

ISSN 0366-502X

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

**БЮЛЛЕТЕНЬ
ГЛАВНОГО
БОТАНИЧЕСКОГО
САДА**

Выпуск 168



« НАУКА »

1993

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ГЛАВНЫЙ БОТАНИЧЕСКИЙ САД ИМ. Н.В. ЦИЦИНА

БЮЛЛЕТЕНЬ
ГЛАВНОГО
БОТАНИЧЕСКОГО
САДА

Выпуск 168

СБОРНИК НАУЧНЫХ СТАТЕЙ



МОСКВА
"НАУКА"
1993

В выпуске помещены материалы по интродукции лаванды в Москве, редких видов древесных на Апшероне, по систематике смородин, узколистных рдестов, ели аянской. Сообщается о находке нового для флоры России вида — борца ялусского, результатах анатомического исследования межродовых гибридов лука, крестовника, представителей семейства бобовых, онтогенезе проломника Куваева. Изучено содержание алкалоидов у представителей лилейных, элементный состав корневищ родиолы розовой, современное состояние газонов старинных усадебных парков, строение семян трех видов тисса и фиалки надрезанной. Описан новый вид зернокармальной пшеницы, особенности культуры декоративных однолетников в Западной Сибири. Помещены рецензии на новые книги, информация и некролог на Н.А. Аврорина.

Ответственный редактор
член-корреспондент РАН *Л.Н. Андреев*

Редакционная коллегия:

Б.Н. Головкин, Ю.Н. Горбунов (зам. отв. редактора), *З.Е. Кузьмин, Л.С. Плотникова, Ю.М. Плотникова, В.Ф. Семихов, А.К. Скворцов, Н.В. Трулевич, В.Г. Шатко* (отв. секретарь)

Рецензенты:

доктор биологических наук *Н.В. Трулевич*
кандидат биологических наук *Е.Б. Кириченко*

This edition contains papers on the introduction of plants into cultivation: *Lavandula vera* in Moscow and rare species of trees in the Apsheron peninsula; taxonomy of *Ribes*, *Picea*, ontogeny of *Androsace*; present-day state of lawns in the country manor house parks. A new species for the flora of Russia — *Aconitum jaluense* is reported, and a new fodder grain wheat is described. The anatomical studies are devoted to intergenetic hybrids of *Allium*, *Senecio* and some species of *Fabaceae* family. Included in this edition are papers on the alcoloid content of some *Liliaceae* species amd element composition of the *Rodiola rosea* roots. Other papers depict seed structure of 3 *Taxus* species and *Viola incisa*, and discuss the cultivation of ornamental annuals in Western Siberia. This edition contains book reviews, an information section and obituary notice of N.A. Avrorin.

Editor-in-Chief
Correspondent Member RAS *L.A. Andreev*

Editorial Board:

B.N. Golovkin, Y.N. Gorbunov (Deputy Editor-in-Chief), *Z.E. Kuzmin, L.S. Plotnikova, Y.M. Plotnikova, V.F. Semichov, A.K. Skvortsov, N. V. Trulevich, V.G. Schatko* (Secretary-in-Chief)

Reviewers:

Dr. Bio. Sci. *N. V. Trulevich*
Cand. Bio. Sci. *E.B. Kirichenko*

ИНТРОДУКЦИЯ И АККЛИМАТИЗАЦИЯ

УДК 631.529:633.812(47+57–25)

© Е.П. Воронина 1993

ИНТРОДУКЦИЯ ЛАВАНДЫ В ГЛАВНОМ БОТАНИЧЕСКОМ САДУ РАН

Е.П. Воронина

Лаванда (*Lavandula vera* DC.) – одна из ведущих эфиромасличных культур. Эфирное масло, добываемое из соцветий лаванды, широко используется во многих отраслях промышленности и медицины. Цветки как пряность употребляются в кулинарии. Лаванда – весьма декоративное растение, является хорошим нектароносом, мед ее считается целебным.

Род включает более 28 видов, распространенных от Канарских островов до Индии и Пакистана, и происходит из Западного Средиземноморья. В культуре известно два вида: *Lavandula vera* DC. (= *L. angustifolia* Mill., *L. officinalis* Chaix.), ареал дикого растения – Южная Франция, Португалия, Корсика, Сардиния, Сицилия; *L. spica* L. (= *L. latifolia* Vill.) в природе растет на Балеарских островах, в Испании, Тунисе, Алжире, Южной Франции, Италии, Далмации [1–3].

Дикорастущая лаванда как источник аромата, косметическое и лекарственное средство была известна задолго до нашей эры. Во второй половине XVI в. в Англии, в начале XX в. во Франции и Италии начата полевая культура лаванды. Появление лаванды настоящей в России относится к первой половине XVIII в., ее выращивали на Аптекарском острове в Санкт-Петербурге (1749 г.), в Астрахани (1752 г.). Первые промышленные плантации в нашей стране заложены в 1929–1930 гг. в Крыму и Абхазии. В 1937 г. ее возделывание начато в предгорной зоне Краснодарского края, с 1948 г. – в Молдавии [4, 5].

Потребность страны в пряном сырье, эфирных маслах, в частности, в лавандовом, удовлетворяется далеко не полностью. В связи с важным народнохозяйственным значением эфиромасличных растений возникла необходимость их испытания в различных условиях для выявления новых возможных районов выращивания эфироносов. Изучение культуры лаванды в более северных районах России безусловно представляет научный и практический интерес.

Опыты по интродукции в Главном ботаническом саду РАН начаты с 80-х годов. Изучали более 70 образцов, семена которых в разное время были получены из научно-исследовательских учреждений как нашей страны, так и из-за рубежа. Задачей исследования было изучение важнейших биологических особенностей лаванды, ритма развития, продуктивности в условиях Нечерноземной зоны европейской части России с целью обоснования возможности выращивания ее здесь, а также выделение из коллекции *L. vera* перспективных образцов.

Лаванда как светолюбивое, горное растение достаточно пластична к температурным условиям. Переносит зимы с морозами в –20 –25°C, а при достаточном снежном покрове до –30°C. По отношению к влаге наиболее критическим является период от

начала вегетации и до цветения включительно. Недостаток воды в это время приводит к уменьшению числа соцветий, понижению урожая и значительному сокращению выделения цветками нектара [2]. Климат Московской области характеризуется теплым летом, умеренно холодной зимой, устойчивым снежным покровом и в целом благоприятен для культуры лаванды [6].

В ГБС РАН *L. vera* выращивают на хорошо окультуренных дерновых слабоподзолистых плодородных почвах, которые характеризуются следующими показателями: pH – 6,4–7,1; NO₃ – 3,2–5,2 мг/100 г; P₂O₅ – 49,1–52,0 мг/100 г; K₂O – 25,5–50,0 мг/100 г; гумус – 9,1–11,8%; сумма обменных оснований – 38,4–42,4 мг-экв/100 г; гидролитическая кислотность – 1,1–3,3 мг-экв/100 г; степень насыщенности основаниями – 97,3%. Анализ почвы проведен Л.И. Возна в агрохимической лаборатории ГБС.

Изучение коллекции лаванды проводили в основном по методике ВНИИЭМК [7, 8]. Рассадку выращивали из семян, полученных от свободного опыления подобранных клонов (метод поликросса) с последующим многократным отбором на популяционном уровне. Метод поликросса является одним из путей создания форм лаванды, слаборасщепляющихся при семенном размножении [9]. Семена предварительно стратифицировали в течение 30–40 сут при температуре 4°. При посеве семена в оранжевое (II декада марта) всходы появляются на 3–6-е сутки. Важно отметить высокую энергию прорастания у семян лаванды собственной репродукции – до 82% и выше (на 3-и сутки) и довольно умеренную – до 44% и ниже – у семян, полученных по дилектусу. Масса 1000 семян собственной репродукции – до 1,2 г. В конце III декады мая рассадку (17–29 см высотой) высаживали в грунт, в конце вегетационного периода растения достигали 36–64 см высоты, причем до 15% особей от общего количества зацветают, но семена не вызревают (рисунок).

В интродукционном эксперименте с лавандой установлено, что активное отрастание растений начинается с III декады апреля, I–II декады мая; бутонизация – в I–II декадах июня; цветение – со II–III декад июля. Сроки начала цветения по годам колеблются в пределах 21 сут, наиболее раннее зацветание отмечено 5.VII.1991 г., наиболее позднее 20.VIII.1989 г. (табл. 1). Средняя продолжительность цветения 46 сут. В период цветения растения достигают 70–80 см высоты.

У выделенных образцов лаванды насчитывали от 350 до 680 цветonoсов на кусте длиной от 7 до 18 см и соцветиями величиной от 9 до 15 см, состоящих из 6–8 мутовок (табл. 2). У растений лаванды, выращенных в Крыму, эти биоморфологические показатели равны соответственно 300–800; 16–18 см; 4–6 см; 5–6 мутовок [10].

Созревание семян лаванды в условиях ГБС отмечено в III декаде августа, I декаде сентября, в среднем на 114-е сутки от начала отрастания (96–138).

В опыте с лавандой выявлено, что на длительность периода развития лаванды существенно влияет количество выпавших осадков за вегетационный период. Так, наиболее продолжительным он был у лаванды в 1990 г. – 138 сут. Количество выпавших осадков за тот период составило 390,7 мм. Наименее продолжительный период вегетации отмечен в 1986 г. – 96 сут, сумма выпавших осадков – 239,5 мм.

Многолетнее изучение особенностей ритма роста и развития лаванды в коллекции ГБС позволило установить широкий диапазон ее адаптивных возможностей. В течение вегетационного периода интродуценты проходят полный цикл развития и характеризуются достаточно высокой продуктивностью (табл. 3).

Высокие показатели по урожаю соцветий и содержанию эфирного масла в них имели выделенные из коллекции образцы: ГБС 85 (в среднем за 3 года) – с 1 м² получено соцветий 0,92 кг (92 ц/га), массовая доля эфирного масла составила 1,75%, ГБС 84 – соответственно 0,85 кг и 1,48%; ГБС – 0,74 кг и 1,17%.

По декоративности и компактности куста заслуживают внимания формы *L. vera* – Солитерная (высота растения до 80 см) и Бордюрная (45 см). Их показатели продуктивности соответственно 1,026 кг/м² соцветий при массовой доле эфирного масла



Растения лаванды первого года вегетации

1,25% и 0,714 кг/м² и 1,35%. Причем длина цветоноса с соцветием у формы Солитерная достигает 24 см с 11 мутовками в соцветии, у формы Бордюрная соответственно 7 и 9.

Биохимический анализ соцветий *L. vera* (1988 г.) показал содержание в них (в %): витамина С – 33,44; сахара – 3,40; азота – 1,12; фосфора – 0,28; калия – 1,77; кальция – 0,46; магния – 0,31; железа – 184,1; марганца – 14,63; хрома – 0,93; цинка – 30,37; меди – 7,83; кадмия – 0,09; свинца – 1,58; никеля – 0,93; стронция – 7,36; алюминия – 94,8 (анализ выполнен в аналитической лаборатории ГБС).

Важно отметить, что образцы растений лаванды, полученные в результате многократных отборов, не вымерзают, достаточно устойчивы к заболеваниям и повреждениям вредителями.

Таблица 1
Зависимость фенологии *Lavandula vera* от температурного режима и осадков
(1985–1991 гг.) в ГБС РАН

Год	Отрастание	Бутонизация	Цветение	Созревание семян	Продолжительность вегетационного периода, сут	Сумма эффективных температур >5°C	Количество осадков, мм
1985	20.V±4	19.VI±7	18.VII±4	30.VIII±5	102	1331,9	407,8
1986	22.V±2	24.VI±8	14.VII±6	26.VIII±6	96	1322,6	239,5
1987	20.V±12	26.VI±14	12.VII±6	7.IX±8	110	1430,0	376,9
1988	15.V±5	6.VI±12	12.VII±2	30.VIII±2	107	1450,3	268,0
1989	29.IV±10	16.VI±10	20.VIII±8	28.VIII±10	125	1781,8	401,0
1990	25.IV±9	8.VI±6	15.VII±6	10.IX±10	138	1347,7	390,7
1991	5.V±6	10.VI±8	5.VII±4	4.IX±6	122	1520,3	365,9

Таблица 2
Биоморфологические показатели у выделенных образцов *Lavandula vera* в ГБС РАН

Образец	Длина цветоноса, см	Длина соцветия, см	Число мутовок в соцветии	Число цветков в мутовке
1985 г.				
Солитерная	15±5	9±4	8±3	6±1
Бордюрная	3±2	3±2	6±3	4±3
1986 г.				
ГБС 40	14±10	15±7	8±4	30±10
ГБС 42	18±6	12±3	7±2	28±10
ГБС 54	18±4	11±4	6±1	21±4
1987 г.				
Солитерная	10±3	13±4	8±2	13±4
ГБС 223953 (из Италии)	8±5	14±3	8±1	14±5
ГБС 230666 (из Швейцарии)	9±4	17±5	9±2	11±4
ГБС 314527 (из Франции фирма Vilmoren)	13±6	9±3	6±1	13±9

Высокая продуктивность и зимостойкость лаванды в Московской области определяет перспективность ее выращивания в этом регионе.

Попытка в первые годы выращивать растения лаванды, завезенные из Крыма, успеха не имела. Так, из ВНИИЭМК г. Симферополь были получены (20.VI 81 г.) растения лаванды сортов Пламя, Степная, Куничка, Зуйская Ранняя, Крымчанка, Сигнал, Волна; из Государственного Никитского ботанического сада, г. Ялта (16.III 81 г.) – Рекорд, Прима, Южнобережная, которые обнадёживающие развивались первые два года, но к 1983 г. погибли.

Следует отметить, что показатели урожайности, содержания эфирного масла у лаванды, выращенной в условиях Московской области, не уступают показателям, получаемым в Крыму, Молдове. В условиях Крыма урожай соцветий составляет 20–

Таблица 3
 Продуктивность растений *Lavandula vera* коллекции ГБС РАН
 (1989–1991 гг.)

Образец	Высота растений, см			Урожай соцветий, кг/м			Массовая доля эфирного масла, %		
	1989	1990	1991	1989	1990	1991	1989	1990	1991
ГБС 84	63	70	65	0,863	0,750	0,931	2,25	1,00	1,20
ГБС 85	72	70	73	1,038	0,802	0,904	1,85	2,20	1,20
ГБС 86	75	75	70	0,703	0,812	0,625	1,22	1,20	1,10
ГБС 87	83	85	75		0,624			1,15	
ГБС 88	65	70	50	0,653	0,754	0,826	1,08	1,35	1,10
ГБС 89		65	60		0,648	0,273		1,35	0,95
ГБС 90		75			0,870	1,026		1,25	2,45

30 ц/га, содержание эфирного масла 0,8–1,5%, в Молдове соответственно 58 и 1,5–1,8 [5–10]. В Главном ботаническом саду РАН урожай соцветий лаванды (у выделенных из коллекции образцов) – 74–92 ц/га при массовой доле эфирного масла 1,17–1,75%.

Выводы

Почвенно-климатические условия Московской области соответствуют биологическим особенностям лаванды настоящей, обеспечивают нормальное развитие и достаточно высокую продуктивность растений. Полный цикл развития у лаванды осуществляется в среднем за 114 сут.

Лучшими по урожаю соцветий и содержанию эфирного масла являются образцы лаванды: ГБС 85, ГБС 84 и ГБС 88, рекомендуемые нами к выращиванию в Нечерноземной зоне европейской части России.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Шишкин Б.К. Род *Lavandula*, L. spica L. // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. Т. 20. С. 226.
2. Романенко Л.Г., Ксендз А.Т., Семак В.И. Эфиромасличные культуры. М.: Колос, 1976. 199 с.
3. Синская Е.Н. Историческая география культурной флоры. Л.: Колос, 1969, 376 с.
4. Машанов В.И., Кильченко А.К., Лещук Т.Я. Биологические основы возделывания лаванды. Симферополь: Таврия, 1972. 120 с.
5. Мустьяц Г.И. Возделывание ароматических растений. Кишинев: Штиинца, 1988. 196 с.
6. Воронина Е.П. Интродукция мяты в Нечерноземной зоне европейской части СССР // Бюл. Гл. ботан. сада. 1985. Вып. 138. С. 6–14.
7. Романенко Л.Г. Лаванда: Метод. указания: Селекция эфиромасличных культур. Симферополь: ВНИИЭМК, 1977. 150 с.
8. Методика полевых опытов по агротехнике эфиромасличных культур. Симферополь: ВНИИЭМК, 1972. 148 с.
9. Петрова М.А., Мельников В.Н., Сажина Н.Г. Продуктивность и качество эфирного масла семенных потомств лаванды, полученной методом поликросса // Тр. ВНИИЭМК. 1986. Т. 17. С. 45–51.
10. Машанов В.И., Андреев Н.Ф., Машанов Н.С. Новые эфиромасличные культуры. Симферополь: Таврия, 1988. 45 с.

Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, Москва

Summary

E.P. Voronina. Introduction fo *Lavandula vera* into cultivation
in the Main Botanical Garden of Russian Academy of Sciences

The paper presents data on biological characteristics and crop production of some forms and specimens of *Lavandula vera*. The species are shown to have a wide range of adaptability. The tested plants had a full development cycle and were characterized by a relatively high crop production. It is shown that *Lavandula vera* can be cultivated as a volatile oil bearing crop in Non Blach Earth Zone of Russia.

УДК 631.529:634.17

© Э.О. Искендеров, 1993

ОЦЕНКА ПЕРСПЕКТИВНОСТИ ИНТРОДУКЦИИ НЕКОТОРЫХ РЕДКИХ И ИСЧЕЗАЮЩИХ ДРЕВЕСНЫХ ВИДОВ КАВКАЗА В УСЛОВИЯХ АПШЕРОНА

Э.О. Искендеров

Жизнеспособность интродуцированных растений проявляется в последовательности прохождения ими полного цикла развития [1–9]. Отклонения от нормального роста и развития позволяют судить о том, насколько тот или другой вид растений пригоден для практического использования в районе интродукции [10–12].

Разработанная П.И. Лапиным и С.В. Сидневой [13] методика интегральной оценки жизнеспособности интродуцентов рассчитана на применение в тех районах, где зимостойкость при интродукции древесных растений – решающий фактор.

В условиях Апшерона одним из важнейших факторов, влияющих на растение, является засухоустойчивость. Поэтому в упомянутую выше шкалу была внесена дополнительная графа – “засухоустойчивость”, а ее наивысший показатель определен в 20 баллов. Учитывая, что на Апшероне зимостойкость не имеет первостепенного значения, мы заменили наивысший показатель ее 10 баллами. Как известно, способность растений сохранять присущую им в природе форму роста зависит от степени зимостойкости. Поэтому, уменьшив показатель зимостойкости до 10 бал., мы сочли целесообразным уменьшить в шкале показатель сохранения габитуса до 5 бал (табл. 1).

Применив модифицированную шкалу П.И. Лапина и С.В. Сидневой к интродуцированным и Апшероне древесным растениям, мы разбили их на 6 групп в соответствии с набранной суммой баллов:

Группа	Сумма баллов
i – Наиболее перспективные	$\frac{56-68^*}{91-100}$
ii – Перспективные	$\frac{46-55}{76-90}$
iii – Менее перспективные	$\frac{36-45}{61-75}$
IV – Малоперспективные	$\frac{26-35}{41-60}$
V – Не перспективные	$\frac{16-25}{21-40}$
VI – Не пригодные	$\frac{5-15}{5-20}$

*В числителе – молодые, в знаменателе – взрослые растения.

Таблица 1
Шкала оценки жизнеспособности интродуцированных растений

Показатель	Балл	Показатель	Балл
Одревеснение побегов		Побегообразование	
100% длины	20	высокое	5
75% длины	15	среднее	3
50% длины	10	низкое	1
25% длины	5	Прирост в высоту	
не одревесневают	1	ежегодный	5
Засухоустойчивость		не ежегодный	2
наиболее устойчивые	20	Генеративное развитие	
средне устойчивые	10	семена созревают	25
наименее устойчивые	5	семена не созревают	20
Зимостойкость		цветут, не плодоносят	15
I	10	не цветут	1
II	8	Способы размножения в культуре	
III	6	самосев	10
IV	4	искусственный посев	7
V	3	естественное вегетативное раз-	5
VI	2	множение	
VII	1	искусственное вегетативное	3
Габитус		размножение	
сохраняется	5		
восстанавливается	3		
не восстанавливается	1		

В I группу вошли *Ficus carica* L., *Punica granatum* L., *Pyrus salicifolia* Pall., *Quercus agrifolia* Grossh., *Zelkova carpinifolia* (Pall.) С. Koch и другие засухоустойчивые растения (табл. 2). Эти виды можно широко использовать на Апшероне для озеленения.

Ruscus hyrcanus Woronow, *Pterocarya pterocarpa* (Michx) Kunth ex Hjnisk, *Taxus baccata* L. вследствие отсутствия у них в Бакинском ботаническом саду цветения и плодоношения набрали малую сумму баллов и потому попали в группу малоперспективных (IV группа).

Остальные виды по сумме баллов вошли во II и III группы. *Albizzia julibrissin* Durazz и *Diospyros lotus* L. вследствие слабой зимостойкости отнесены к группе менее перспективных (III группа).

Среди изученных видов не существует растений, неперспективных и непригодных для Апшерона. Следует также отметить, что в условиях культуры форма всех перечисленных выше растений не меняется.

Таким образом, изученные виды¹ кроме *Albizzia julibrissin*, *Ruscus hyrcanus*, *Pterocarya pterocarpa*, *Taxus baccata*, *Diospyros lotus*, можно рекомендовать для широкого использования в озеленении Апшерона, они с успехом могут быть использованы в равнинной и предгорной зонах республики.

Таблица 2

Перспективность интродукции некоторых древесных растений на Алшере

Вид	Жизненная форма	Возраст растений, лет	Показатель жизнеспособности, балл							Группа перспективности		
			одревеснение побегов	засухоустойчивость	зимостойкость	габитус	побегообразование	прирост в высоту	генеративное развитие		способы размножения в культуре	сумма баллов
<i>Albizia julibrissin</i>	Д*	17	10	5	6	5	3	5	25	10	69	III
<i>Alnus subcordata</i>	Д	34	20	5	10	5	5	5	25	7	82	II
<i>Buxus sempervirens</i>	К	34	20	10	10	5	3	5	25	10	88	II
<i>Corylus colurna</i>	Д	23	20	5	10	5	3	5	25	7	80	II
<i>Danae racemosa</i>	ПК	24	20	10	10	5	5	5	25	7	87	II
<i>Diospyros lotus</i>	Д	24	10	10	6	5	3	5	25	10	74	III
<i>Euonymus velutina</i>	К	11	20	20	10	5	3	5	25	7	95	I
<i>Ficus carica</i>	Д	37	20	20	10	5	5	5	25	3	93	I
<i>Gleditsia caspia</i>	Д	3	20	10	10	5	5	5	—	7	62	I
<i>Ilex spinigera</i>	К	2	20	10	10	5	3	5	—	7	70	I
<i>Ostrya carpinifolia</i>	Д	28	20	20	10	5	3	5	25	7	95	I
<i>Parrotia persica</i>	Д	34	20	10	10	5	5	5	25	10	90	II
<i>Platanus orientalis</i>	Д	32	20	10	10	5	5	5	25	10	90	II
<i>Populus hyrcana</i>	Д	32	20	10	10	5	5	5	25	3	83	II
<i>Pterocarya pterocarpa</i>	Д	16	20	5	10	5	5	5	1	7	58	IY
<i>Punica granatum</i>	К	32	20	20	10	5	5	5	25	10	100	I
<i>Pyrus grossheimii</i>	Д	2	20	10	10	5	5	5	—	7	62	I
<i>Pyrus salicifolia</i>	Д	28	20	20	10	5	5	5	25	7	97	I
<i>Quercus castaneifolia</i>	Д	34	20	20	10	5	5	5	25	10	100	I
<i>Quercus araxina</i>	Д	32	20	20	10	5	5	5	25	10	100	I
<i>Rhamnus imeretina</i>	К	5	20	10	10	5	3	5	25	7	85	II
<i>Ruscus hyrcanus</i>	ПК	24	20	10	10	5	5	5	1	3	59	IY
<i>Sambucus tigranii</i>	Д	3	20	10	10	5	5	5	—	7	85	II
<i>Staphylea colchica</i>	К	1	20	10	10	5	5	3	3	7	58	I
<i>Taxus baccata</i>	Д	18	20	10	10	5	3	2	1	7	58	IY
<i>Zelkova carpinifolia</i>	Д	26	20	20	10	5	5	5	25	7	97	I

*Д — дерево, К — кустарник, ПК — полукустарник.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Агамиров У.М. Испытание североамериканских видов боярышника на Апшеронском полуострове // Бюл. Гл. ботан. сада. 1981. Вып. 121. С. 25–30.
2. Плотникова Л.С. Научные основы интродукции и охраны древесных растений флоры СССР. М.: Наука, 1988. 262 с.
3. Плотникова Л.С. Интродукция древесных растений Китайско-Японской флористической подобласти в Москве. М.: Наука, 1971. 135 с.
4. Гурский А.В. Основные итоги интродукции древесных растений в СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957.
5. Дерюгина Т.Ф. Сезонный рост лиственных древесных пород. Минск: Наука и техника, 1984. 118 с.
6. Искендеров Э.О. Об интродукции клекачки колхидской в условиях Апшерона // Интродукция растений в аридную зону. Ашхабад: Ылым, 1989. С. 23–24.
7. Лапин П.И. Сезонный ритм развития древесных растений и его значение для интродукции // Бюл. Гл. ботан. сада. 1967. Вып. 65. С. 13–18.
8. Масиев А.И. Некоторые биологические особенности хурмы кавказской на Апшероне // Изв. АН АзССР. Сер. биол. наук. 1985. № 4. С. 10–16.
9. Смирнов В.В. Сезонный рост главнейших древесных пород. М.: Наука, 1964. 166 с.
10. Петрова И.П. Интродукция древесных растений Средней Азии в Москве. М.: Наука, 1978. 154 с.
11. Молчанов А.А., Смирнов В.В. Методика изучения прироста древесных растений. М.: Наука, 1967, 99 с.
12. Рябова Н.В. Жимолость. М.: Наука, 1980. 158 с.
13. Лапин П.И., Сиднева С.В. Оценка перспективности интродукции древесных растений по данным визуальных наблюдений // Опыт интродукции древесных растений. М.: ГБС, 1973. С. 7–67.

Институт ботаники АН Азербайджана, Баку

Summary

A.O. Iskenderov. The assessment of the potential of some rare and threatened Caucasian woody species for plant introduction in the Apsheron Peninsular

The paper presents data on 26 woody plants introduced into cultivation in the Apsheron Peninsula with regard to their potential use in landscaping and horticulture in this region. The tested plants are divided into 4 groups, the first group comprising the most promising species. On the basis of the plant introduction tests recommendations are given for horticulturists and landscape designers.

УДК 631.559:582.866 (47+57–25)

© В.С. Долгачева, 1993

ДИНАМИКА УРОЖАЙНОСТИ ОБЛЕПИХИ СЕЛЕКЦИИ МГУ за 1985–1990 гг.

В.С. Долгачева

Ботанический сад МГУ располагает большой коллекцией облепихи собственной селекции, из которых 24 сортаобразца приняты в Госсортоиспытания и четыре из них районированы (Трофимовская, Ботаническая, Ботаническая ароматная и Ботаническая Любительская).

В 1983 г. на основной территории ботанического сада МГУ на Ленинских горах был заложен коллекционный участок облепихи, представленный двухлетними черенкованными саженцами 40 сортаобразцов и элитных форм. Посадка была произведена по схеме 2 × 4 м. Система посадки в ряду: 1 мужское растение, 5 женских одного сортаобразца и т.д. Мужские растения представлены образцами разного эколого-географи-

Сравнительная урожайность сортов и сортообразцов облепихи селекции Ботанического сада МГУ за 1985–1990 гг.

Сорт, сортообразец	Средний урожай, ц/га						Средний годовой урожай за последние три года, ц/га
	1985	1986	1987	1988	1989	1990	
Ботаническая Любительская	91,0	128,8	162,5	232,5	254,0	279,0	255,8
Трофимовская	71,0	78,8	96,3	157,5	264,3	285,6	235,8
Августинка	80,1	117,5	200,0	200,4	209,0	246,0	218,5
Ботаническая Ароматная	81,0	112,5	162,1	184,2	211,3	261,0	218,8
Гибрид Перчика	75,0	109,6	209,6	243,8	255,0	303,0	267,3
Воробьевская	66,0	88,0	160,8	195,0	241,6	274,0	236,9
Ботаническая	81,0	176,3	240,0	302,9	297,3	298,0	299,4
Перчик	40,0	57,5	132,9	165,5	192,3	194,0	183,9
Московская Прозрачная	80,0	103,7	134,6	157,1	159,0	181,0	165,7
Московская Ананасная	93,2	125,0	236,7	277,5	271,7	264,0	271,1
Отрадная	77,0	91,3	167,1	287,5	299,3	273,0	286,6
Красноплодная	72,0	96,3	137,1	178,8	209,6	204,0	197,5
Москвичка	74,0	96,3	152,1	168,3	198,3	223,0	196,5
Подарок Саду МГУ	96,0	146,3	268,7	271,7	285,0	325,0	293,9
Финская	77,0	83,8	226,3	245,8	258,0	260,0	254,6

ческого происхождения. Междурядья залужены смесью трав: мятлика лугового (*Poa pratensis* L.) и овсяницы луговой (*Festuca pratensis* Huds.). Газоны регулярно и многократно выкашивали, периодически осуществляли прополки приствольных кругов на глубину 5 см, осуществляли подкормки и полив. Все растения высажены на едином агрофоне.

Нами обобщены данные по 15 сортообразцам облепихи, принятым в Госсортосеть до 1987 г. За контроль был взят один из районированных сортов облепихи Ботаническая Любительская.

Общая продолжительность периода вегетации высаженных растений 186 дней, средняя продолжительность периода формирования урожая (от начала цветения до начала созревания плодов) – 93 дня. По срокам созревания на участке представлены ранне-, средне- и позднесозревающие образцы [1]. Как известно, плодonoшение у черенкованных саженцев облепихи начинается в основном на четвертом году жизни [2], в наших посадках – с 1985 г. Большая часть сортообразцов облепихи – в основном со средними сроками созревания плодов (с конца первой декады августа до середины августа, в зависимости от погодных условий).

Учет урожайности проводили по общепринятой методике [3]. Статистическую обработку учета урожайности проводили по методике, предложенной Инспектурой Государственного сортоиспытания сельскохозяйственных культур РСФСР. Результаты многолетних данных сравнительной урожайности сортов и сортообразцов облепихи, а также динамики повышения урожайности представлены в таблице и на рис. 1–4, где названия сортов и сортообразцов облепихи обозначены соответствующими цифрами: Трофимовская – 3, Ботаническая – 7, Ботаническая Ароматная – 23, Ботаническая Любительская – 81; сортообразцы: Отрадная – 16, Красноплодная – 20, Перчик – 39, Гибрид Перчика – 39а, Финская – 50, Московская – 57, Московская Прозрачная – 70, Воробьевская – 83, Подарок Саду МГУ – 99, Московская Ананасная – 101, Августинка – 3б.

Анализ таблицы и рис. 1, 2 позволяет представить общую динамику роста урожайности у всех изученных сортов и сортообразцов облепихи из года в год.

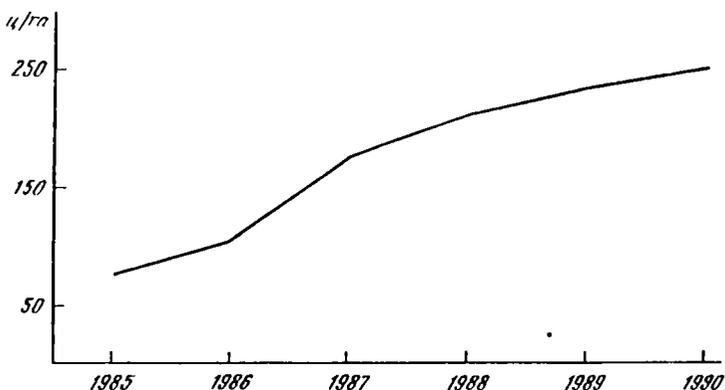


Рис. 1. Общая динамика урожайности сортообразцов облепихи за 1985–1990 гг.

В первые 2 года плодоношения урожайность у всех образцов облепихи была более или менее одинакова и составляла в среднем 79,95 ц/га в 1985 г. и 107,5 ц/га в 1986 г.; на третьем и четвертом годах плодоношения (т.е., на 6–7-м годах жизни) урожайность у большинства из них резко возросла (в среднем до 179,1 ц/га и 217,8 ц/га), затем на 8–9-м годах жизни отмечено лишь незначительное повышение урожайности до 240,4 ц/га в 1989 г. и 258,04 ц/га в 1990 г. У некоторых образцов с желтой окраской плодов (Ботаническая, Московская Ананасная) после резкого подъема урожайности в 1988 г. (см. рис. 2) за последние 2 года отмечается незначительное снижение ее. Для удобства все сорта и сортообразцы облепихи были разделены по окраске плодов на три группы: желто-оранжевые, красно-оранжевые и оранжевоокрашенные. Наибольший рост урожайности у сорта Ботаническая (302,0 ц/га) и Московская Ананасная (277,0 ц/га) из группы желто-оранжевых на 6–7-м году жизни, из группы красно-оранжевых – у сортообразца Отрадная (287,0 ц/га), Подарок Саду МГУ (271,0 ц/га). У оранжевоокрашенной группы сортов и сортообразцов облепихи урожайность не превышала 243,8 ц/га у Гибрида Перчика и 232,5 ц/га у контрольного сорта Ботаническая Любительская. Причем, как было отмечено выше, у образцов с максимальной величиной урожайности в 1988 г. последующие 2 года она постепенно снижалась, в то время как у других сортов постепенно нарастала. Низкая урожайность сортообразца Перчик, видимо, связана с максимальным процентом осыпания завязей (21%) среди других сортообразцов облепихи [4]. Высокие показатели динамики роста урожайности, особенно у сортообразцов с желтоокрашенными плодами, видимо, связаны также с благоприятными условиями для развития облепихи в 1988 г.: теплая зима, мягкая погода апреля и мая, теплое и влажное лето, высокий фон солнечной радиации.

В заключение можно отметить, что у облепихи селекции ботанического сада МГУ за период 1985–1990 гг. выделяют три этапа в динамике роста урожайности: 1-й – с 1985–1986 гг. – период постепенного нарастания урожайности; 2-й – с 1987–1988 гг. – период максимального роста урожайности; 3-й – с 1988–1990 гг. – период относительно стабильного плодоношения с высокой степенью урожайности.

Отмечено, что за последние 3 года плодоношения (т.е. с 1988–1990 гг.) урожайность всех изученных сортов и сортообразцов облепихи более или менее стабильна, в связи с чем можно предположить, что возраст 7–9 лет у облепихи можно считать наиболее устойчивым по урожайности. Исходя из этого, мы разделили изученные сорта и сортообразцы облепихи по степени урожайности на три группы:

- I – высокоурожайные (урожайность более 250 ц/га);
- II – среднеурожайные (урожайность 200–250 ц/га);
- III – малоурожайные (урожайность 150–200 ц/га).

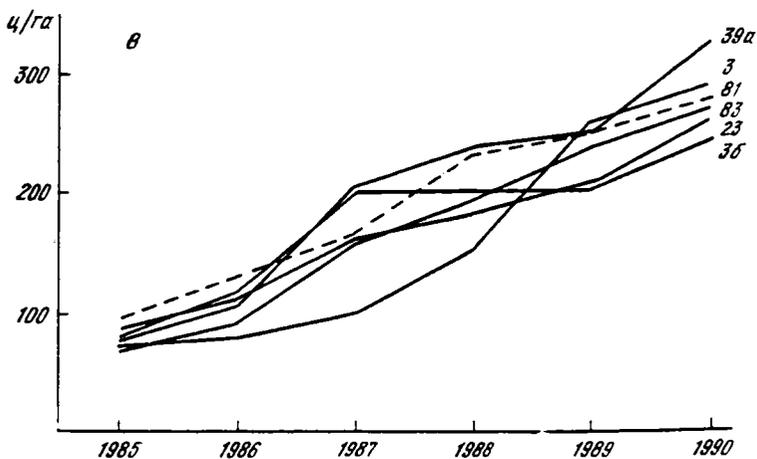
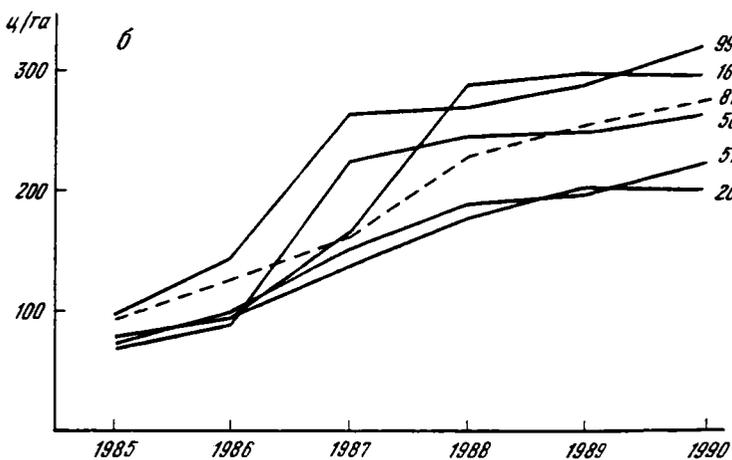
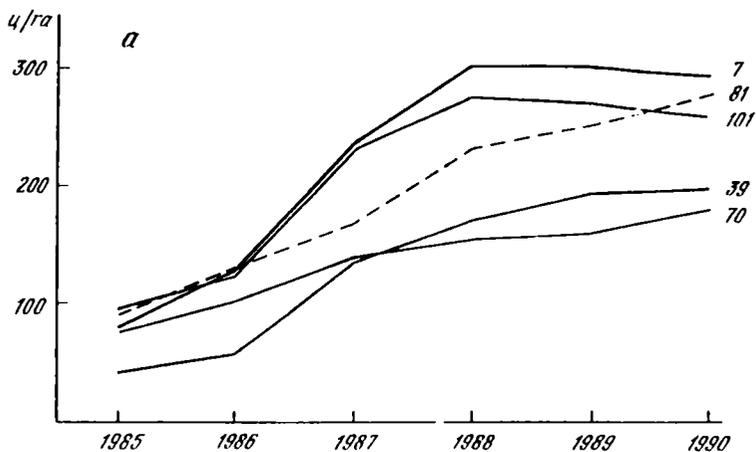


Рис. 2. Динамика урожайности желто-оранжевых (а), красно-оранжевых (б) и оранжевых (в) сортообразцов облепихи за 1985–1990 гг.

Высокоурожайными являются: Ботаническая (299,4 ц/га), Подарок Саду МГУ (293,9 ц/га), Отрадная (286,6 ц/га), Московская Ананасная (271,1 ц/га), Гибрид Перчика (267,3 ц/га), Ботаническая Любительская (255,2 ц/га), Финская (254,6 ц/га). Среднеурожайные: Воробьевская (236,0 ц/га), Трофимовская (235,8 ц/га), Августинка и Ботаническая Ароматная (по 218,5 ц/га). Малоурожайные: Москвичка (196,5 ц/га), Красноплодная (197,5 ц/га), Перчик (183,9 ц/га) и Московская Прозрачная (165,7 ц/га).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Аксенова Н.А., Долгачева В.С. Влияние погодных условий на урожайность, содержание витамина С и кислоты в плодах сортообразцов облепихи селекции ботанического сада МГУ // Сезонное развитие и плодоношение плодовых культур. М.: МФ ГО АН СССР, 1991.
2. Трофимов Т.Т. Облепиха. М.: Изд-во МГУ, 1988. 224 с.
3. Программа и методика сортоизучения плодовых, ягодных и орехоплодных культур. Мичуринск: МСХ СССР, 1973.
4. Хохлов В.П., Еникеев Х.К., Деменко В.И. Изучение хозяйственно-биологических признаков новых сортов и форм облепихи селекции Ботанического сада МГУ им. М.В. Ломоносова // Биологические аспекты интродукции, селекции и агротехники облепихи. Горький, 1985. С. 72–75.

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

Summary

B.S. Dolgacheva. The yield dynamics of *Hippophae rhamnoides* cultivars bred in the Moscow State University in 1985–1990

The yield dynamics of *Hippophae rhamnoides* cultivars bred in the Moscow State University which were introduced into cultivation in the State Nursery Network before 1987 has been studied. Three stages are shown: I – gradual increase in crop yield; II – significant increase in the crop production; III – stable rate of crop production. High, medium and low-yield cultivars have been detected on the basis of the crop production at stage III, high-yield cultivars producing 250 metric center / ha, medium-yield cultivars producing 20–25 t / ha, low-yield cultivars – 15–20 t / ha.

УДК 581.14:582.734.6(47+57–25)

© Л.А. Крамаренко, 1993

РАЗВИТИЕ АБРИКОСОВ, РАЗМНОЖЕННЫХ IN VITRO, В ОТКРЫТОМ ГРУНТЕ

Л.А. Крамаренко

В настоящее время существует множество работ по микроклональному размножению растений. В них подробно описаны условия культивирования и стадии микро-размножения растений. Многие культуры рекомендуются для массового размножения; цифры теоретических расчетов демонстрируют гигантское количество особей, которые могут быть получены из одного экспланта.

Но работы, посвященные дальнейшей судьбе пробирочных растений в поле, весьма немногочисленны, результаты наблюдений не столь оптимистичны, а данные разных авторов часто противоречивы. В связи с этим представляется целесообразным остановиться несколько подробнее на анализе работ по выращиванию растений из стерильной культуры в поле перед представлением наших результатов.

Наиболее сложный этап в процессе микроразмножения – перенос пробирочных растений в условия открытого грунта. Некоторые лаборатории стремятся продать неакклиматизированные растения, чтобы не брать на себя эту рискованную и доро-

гую фазу размножения. В Италии, где в конце 70-х – начале 80-х гг. было широко налажено производство подвоев для персиков в промышленных масштабах, перенос регенерантов в почву составлял 40–80% стоимости всего производства [1, 2].

Высокая чувствительность пробирочных растений к трансплантационному шоку объясняется условиями роста внутри культуральных сосудов, индуцирующими ненормальную физиологию и морфологию растений. Понимание сущности этих аномалий – необходимое условие для разработки эффективных методик адаптации.

Практически все исследователи применяют хорошо зарекомендовавший себя метод постепенного снижения влажности окружающего воздуха примерно за 10-дневный период [2, 3]. V. Dhawan и S. Bhojwani [3] установили, что чрезмерная потеря воды трансплантируемого древесного растения из семейства бобовых *Leucaea leucoserphala* (Lam.) de Wit, происходит из-за недостаточного отложения воска на листьях, нарушения функции устьиц, которые постоянно открыты, и редукции мезофилла. Однако, листья *L. leucoserphala* имели нормальную организацию ткани на стадии размножения *in vitro*. Аномалии появились на стадии укоренения: размер палисадных клеток уменьшился, а клетки губчатой паренхимы потеряли их характерную форму – стали удлиненными параллельно поверхности листа.

Изменения в размерах и форме клеток мезофилла, вероятно, происходят вследствие сложных физиологических процессов, индуцируемых ауксином и связанных с расходом энергии и пластических веществ растения на образование нового органа. Только к концу периода адаптации, уже в открытом грунте, листья восстанавливают нормальные анатомические черты, сравнимые с контролем.

Многие исследователи пытались укоренить пробирочные растения нестерильно – сразу в почве или в жидкой среде и даже непосредственно в поле, открытом грунте. Считается, что этот способ имеет преимущества, заключающиеся в сокращении и удешевлении всего процесса микроразмножения; в избежание травмирования корней при переносе и связанной с этим задержкой роста [4]. На самом же деле, маленькие растеньица, укореняемые прямо в поле, требуют сложных и дорогостоящих систем поддержания необходимой влажности воздуха, полива и подогрева [5]. Вероятно, этот способ укоренения с одновременной адаптацией оправдывает себя лишь для некоторых видов растений при оптимальном подборе условий.

Авторы, имеющие дело с размножением растений умеренного климата, отмечают желательность или необходимость прохождения древесными растениями периода покоя при низких положительных температурах перед посадкой в поле [6, 7].

Полевые характеристики растений, размноженных в стерильной культуре (СК), обнаруживают чрезвычайное разнообразие. Большинство авторов, работающих с травянистыми растениями, определяют их развитие в открытом грунте как успешное и имеющее определенные преимущества перед теми же сортами и клонами, размноженными традиционными способами (ТР). Клубника и земляника, размноженные *in vitro*, давали больше усов и розеток на единицу площади и больше кистей на розетку. Однако масса ягод при этом уменьшалась, и большого выигрыша в урожай в конечном счете не было [8, 9]. Иногда отмечали отсутствие преимуществ в урожайности растений – СК по сравнению с ТР в первом сезоне и повышение урожайности СК-растений почти вдвое в следующем сезоне [8]. Встречаются разноречивые мнения даже у авторов, работающих с одним и тем же видом, например, с бегонией: G. Semin [10] указывает на превосходство растений СК над ТР. А D. Roivainen [11] наблюдал у бегонии из СК менее развитую корневую систему при лучшей облиственности и задержку цветения. Как правило, все различия между травянистыми растениями СК и ТР сглаживаются в первые один–два сезона.

При сравнении древесных плодовых растений СК и ТР выявляется еще большая пестрота результатов. Это связано в первую очередь с невозможностью выведения сравниваемых растений на единый уровень отсчета. На стартовой линии, которой

всякий раз является начало вегетационного сезона, оказывается корнесобственное растение, выращенное *in vitro*, и привитое растение того же сорта или клона, которое имеет преимущества по сравнению с СК, если окулировка была сделана в позапрошлом сезоне (или копулировка в прошлом): следовательно, в прошлом сезоне растение вегетировало и имеет хорошо развитую корневую систему и надземную часть. Если же подвои были окулированы в прошлом сезоне (или копулировка сделана весной текущего сезона), то ТР-растения будут уступать СК, так как рост первых только начнется из одной почки (из черенка), в то время как СК-растения уже имеют более или менее развитую надземную часть.

Сравнение черенкованных обычным способом растений с СК оказывается, как правило, в пользу последних, но проблема выведения на единый уровень отсчета существует и в этом случае.

Иногда для того чтобы выровнять шансы испытуемых яблонь, все растения, находящиеся в опыте, подрезали до одинаковой величины. Однако и эта мера являлась недостаточной, так как разница в степени развития корневой системы все равно существовала [12].

Хотя некоторые авторы с уверенностью говорят о преимуществах плодовых деревьев, размноженных *in vitro* [13], все же большинство исследователей не может признать всестороннего превосходства СК-дренесных растений над ТР. Поскольку развитие и плодоношение деревьев чрезвычайно специфичны по сортам, то одни сорта СК превосходят ТР, другие – им уступают [14]. Или, например, один и тот же сорт яблонь СК может развиваться и плодоносить лучше по сравнению с ТР в одном месте (в одном из городов США) и хуже в другом у одних и тех же исследователей [12].

Тем не менее, удастся проследить некоторые общие закономерности роста и развития в поле плодовых деревьев, размноженных *in vitro*. Практически все авторы отмечают усиление базального ветвления, что в большей степени можно отнести к кустарникам [15, 16], или боковых ветвей по отношению к деревьям [12, 14, 17, 18]. Высказывается предположение, что это явление, общее для всех растений СК, – вероятно, результат обработки цитокининами: находясь на стадии размножения *in vitro*, маленькие растения длительное время получают экзогенные цитокинины, часто в довольно высоких концентрациях. Однако вряд ли факт усиления бокового ветвления можно отнести просто за счет накопления экзогенных цитокининов, так как на стадии укоренения и перед ней концентрацию цитокининов, как правило, снижают либо вообще удаляют их из питательной среды. За стадией укоренения следует продолжительный период адаптации сначала к нестерильным условиям, в оранжерее, затем к условиям открытого грунта, где растения экзогенных гормонов не получают. Специальные опыты, имеющие целью выявить влияние концентрации цитокинина *in vitro* на число узлов и розеток земляники в поле, показали отсутствие статистически значимого влияния концентрации БАП (6-бензиламинопурина) на количество рассады [19].

Влияние экзогенного цитокинина, как и других гормонов, на рост в поле размноженных *in vitro* растений, безусловно, существует, но его можно назвать косвенным, а точнее, следует говорить о явно имеющем место гормональном дисбалансе у растений СК. Это подтверждается также следующими фактами аномалий в развитии растений СК. А. Webster [14] наблюдал от 10 до 27% полегания яблонь-СК в первое лето в поле, и многие из них пришлось укреплять. СК-растения рододендрона [15] росли очень быстро, но вскорегнулись и принимали горизонтальный характер роста, который сохранялся в течение почти 10 мес.

Как правило, косточковые культуры СК, а иногда и яблони [14] в первые годы в саду имеют слабое развитие, и поэтому вступление их в плодоношение запаздывает по сравнению с ТР. Большинство авторов отмечают для яблонь, наоборот, мощное развитие, быстрый рост побегов, большой диаметр ствола по сравнению с ТР [12, 18,

19], что связано, по их мнению с "омолаживанием" растений, прошедших размножение *in vitro*. Плодоношение таких яблонь также запаздывает, по крайней мере, на год. Спуровые яблони теряют свой спуровый характер. Высказывается предположение, что деревья не способны сохранять спуровый характер, когда происходит мощный вегетативный рост. Кроме того, замечено, что деревья, имеющие сильный рост, подвержены истощению. По данным многих авторов [14, 17, 18], все различия в развитии и плодоношении деревьев СК и ТР исчезают спустя 5 лет и более роста в саду.

Большинство авторов считает, что вегетативное потомство, полученное *in vitro*, генетически стабильно и в поле показывает все характеристики исходного вида или сорта, взятого для размножения в стерильной культуре [1, 8, 9, 10, 12, 13, 16–19].

Таким образом, метод клонального микроразмножения, как и всякий метод размножения, имеет свои преимущества и недостатки, которые должны учитываться в соответствии с целями исследования.

В мировом опыте крайне малочисленные (единичны) работы с абрикосом *in vitro*, и нет никаких сведений о дальнейшем развитии абрикосов из СК в поле. Объектом нашего исследования были взрослые деревья абрикоса (*Armeniaca vulgaris* Lam.), адаптированные к условиям московского климата, регулярно плодоносящие, произрастающие на территории Главного ботанического сада РАН.

Метод клонального размножения абрикоса был разработан в Институте физиологии растений РАН под руководством Н.В. Катаевой в лаборатории Р.Г. Бутенко [20]. Растения успешно размножались и укоренялись *in vitro*. Процесс адаптации к нестерильным условиям вызывал трудности. Была предложена двустадийная адаптация (с подращиванием в стерильной почве в условиях асептики), которая дала 70%-ный выход адаптированных к нестерильным условиям растений от 5 до 15 см высотой, которые в мае–июне 1988 г. были высажены в открытый грунт. Часть растений прошла период покоя при пониженных температурах: от 1 до 3 мес в камере фитотрона при температуре 2°C и 16-часовом фотопериоде.

Была предпринята попытка нестерильного укоренения пробирочных растений непосредственно в почве. При этом микропобеги и микрочеренки погружали базальной частью в раствор ауксина – ИМК (индолилмасляная кислота) в концентрации 50–100 мг/л на сутки нестерильно, а затем высаживали в почву в оранжерее.

Всего весной 1988 г. было высажено в грядки 123 растения-регенеранта абрикоса и 29 растений черешни (экспланты для размножения были взяты со взрослого плодоносящего дерева черешни, выращенной в Главном ботаническом саду из семян, собранных проф. А.К. Скорцовым в Карпатах).

В течение первого сезона в поле еженедельно измеряли прирост и увеличение числа листьев на растениях. В течение лета второго сезона (1989 г.) прирост измеряли 1 раз в 2 нед. Фитогормоны, удобрения, гербициды и другие физиологически активные вещества не применяли.

Обрезку не проводили. В течение трех зим в открытом грунте грядки с растениями укрывали лапником. Высокие растения обвязывали лапником для защиты от зайцев.

Способ укоренения пробирочных растений нестерильно, сразу в почве, не дал положительных результатов. Хотя укоренившиеся в нестерильной почве растения легче адаптировались к открытому грунту, большинство микропобегов погибло при укоренении, и окончательный выход растений-регенерантов оказался невысоким. Наибольший выход растений, адаптированных к нестерильным условиям и готовых к высадке в открытый грунт, был получен при упомянутой выше двустадийной адаптации.

При высадке в открытый грунт сразу же выявилась и затем в течение длительного времени сохранилась существенная разница между растениями, прошедшими период покоя при пониженных температурах (растения I группы) и не имевшими его (растения II группы), – в пользу первых.

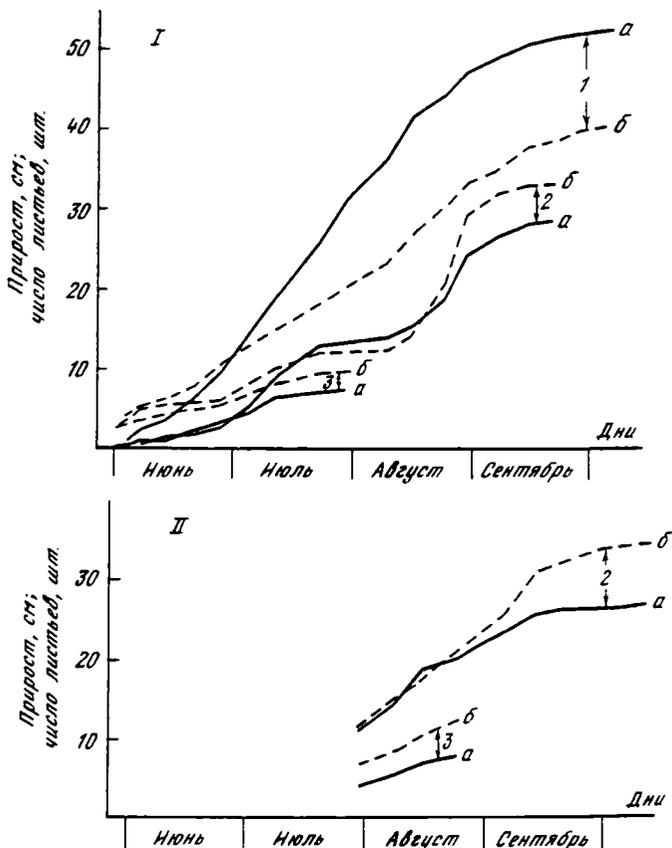


Рис. 1. Динамика развития абрикосов I группы (прошедших период покоя при пониженных температурах) и II группы (не прошедших периода покоя при пониженных температурах) летом 1988 г.

1 – сильнорослые растения, 2 – среднерослые, 3 – слаборослые: а – прирост основного ствола, б – число листьев

Рост растений I группы начался сразу же после высадки и продолжался до октября; наблюдалось, в основном, 2 волны роста: с конца мая – начала июня – до середины июля и вторая – со второй декады августа – до начала сентября. Затем интенсивность роста постепенно снижалась. Наибольшая высота основного побега к осени достигла 50–70 см.

Рост растений II группы начался только в самом конце июля – начале августа и у большинства растений в августе же и закончился, лишь немногие росли до середины сентября. Наибольшая высота основного побега к осени составила 20–40 см.

Динамика развития абрикосов летом 1988 г. представлена на рис. 1, 2. В I группе (рис. 1) растения разделены на сильно-, средне- и слаборослые, а во II группе (рис. 1) – на средне- и слаборослые, так как их суммарные графики (рис. 2) не отражают полной картины развития вследствие большого индивидуального разнообразия роста растений внутри как I, так и II группы.

Летом погибло 22% растений, а первой зимой 1988/89 гг. – 54% (от ушедших в зиму). Гораздо лучше перезимовали растения I группы, прошедшие период покоя при пониженных температурах. Преимущества последних еще ярче видны на примере черешни: данные представлены в табл. 1.

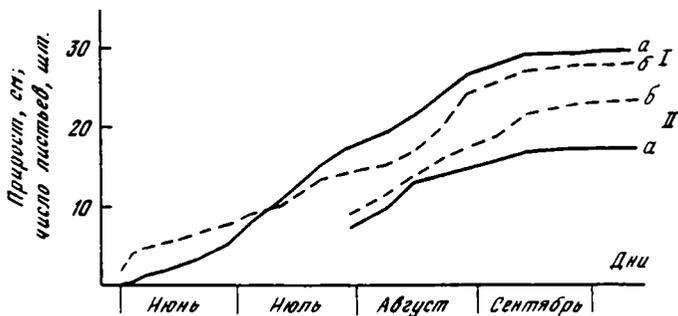


Рис. 2. Суммарные графики динамики развития абрикосов I и II групп летом 1988 г.
а — прирост основного ствола, б — число листьев

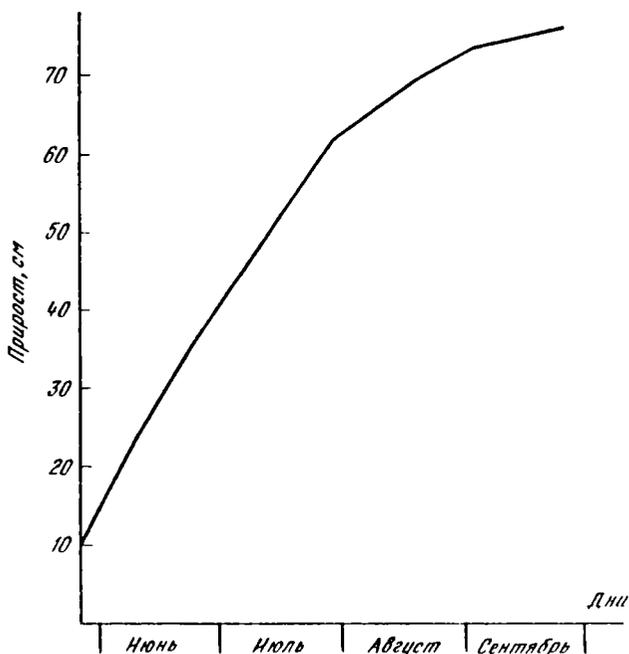


Рис. 3. Суммарный график динамики роста основного ствола абрикосов летом 1989 г.

Была отмечена еще одна интересная закономерность: чем больше был период времени от получения укорененных растений *in vitro* до высадки их в грядку, тем лучше было развитие этих растений летом и большее их количество выжило после первой зимы (табл. 2). В этой таблице учтены растения обеих групп.

Первую зиму 1988/89 гг. лучше перенесли те абрикосы, которые больше выросли за лето. Однако, и среди среднерослых наблюдался высокий процент выживания, и даже уцелели некоторые экземпляры, не имевшие роста вовсе (табл. 3). В табл. 3 также учтены растения I и II групп.

Несмотря на то что почти половина абрикосов пережила первую зиму, надземная часть всех растений погибла практически до корневой шейки, и рост весной 1989 г. возобновился из самых нижних почек стволика. Значительно лучше пережила зиму черешня, хотя многие растения поломало настом, а зайцы поели почки. Обмерзание

Таблица 1

Жизнеспособность растений, прошедших период покоя при пониженных температурах (I) и не имевших его (II) в первый год после высадки

	I				II			
	Абрикос		Черешня		Абрикос		Черешня	
	шт.	%	шт.	%	шт.	%	шт.	%
Всего высажено	22	100	5	100	101	100	23	100
Погибло летом	2	9	0	0	26	26	3	13
Погибло зимой	4	18	0	0	47	47	12	52
Выжило	16	73	5	100	28	28	8	35

Таблица 2

Влияние длительности периода адаптации на выживание абрикосов в открытом грунте

Дата высадки пробирочных растений в нестерильные условия	Процент растений, переживших зиму 1988/89 г.	Период времени с момента высадки в нестерильные условия до высадки в грядку, мес
XI—XII 1987 г.	60	5—6
II 1988 г.	44	3
III 1988 г.	40	2
IV 1988 г.	25	1—1,5
V 1988 г.	22	1
VI 1988 г.	0	10—15 дней

Таблица 3

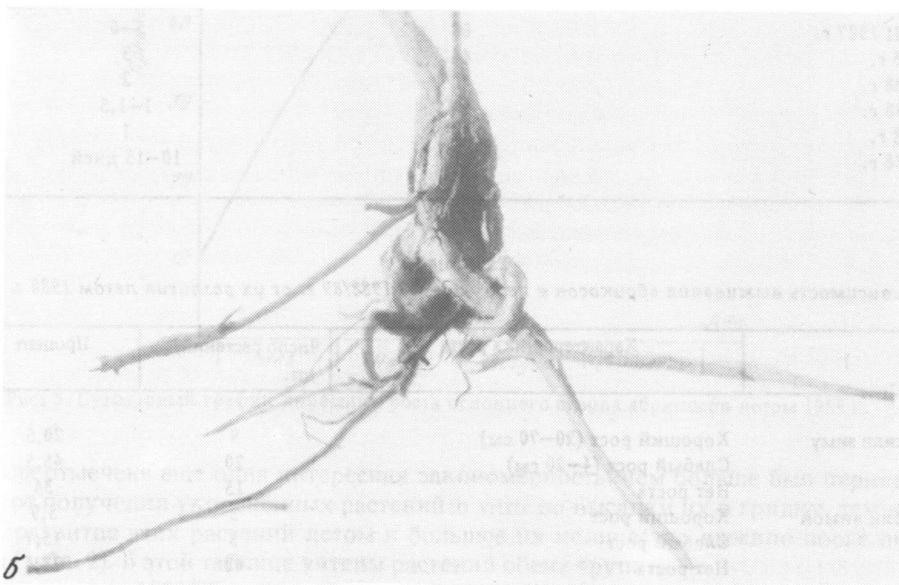
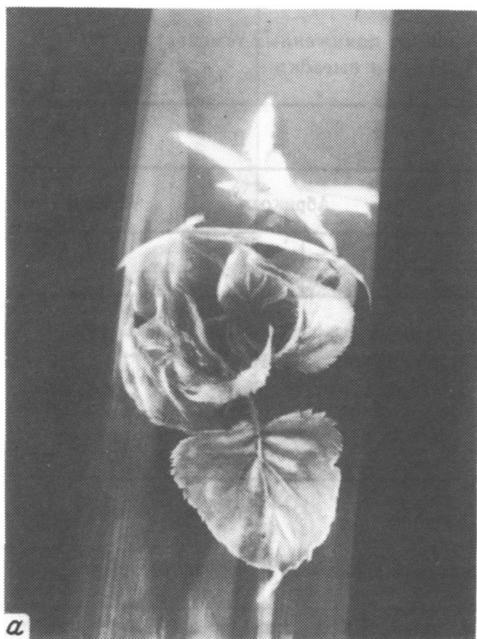
Зависимость выживания абрикосов в первую зиму 1988/89 г. от их развития летом 1988 г.

	Характеристика роста	Число растений, шт.	Процент
Пережили зиму	Хороший рост (20—70 см)	9	20,5
	Слабый рост (4—20 см)	20	45,5
	Нет роста	15	34
Погибли зимой	Хороший рост	3	5,9
	Слабый рост	8	15,7
	Нет роста	40	78,4

черешни было незначительным, и к концу второго лета (1989 г.) некоторые деревья достигли высоты 180 см.

Поскольку рост абрикосов весной 1989 г. начинался из нескольких уцелевших нижних почек, растения формировали сначала по 2—4 стебля и более, принимая кустообразную форму. Но скоро (меньше, чем через месяц) среди множества стеблей выделился один (часто другие при этом засыхали), который становился лидером.

Рис. 4. Корневая система абрикоса, образованная *in vitro* (а) и погибшего после второй зимы в открытом грунте (б)



В сравнении с вегетацией 1988 г. имелись отличия: 1) была только одна волна роста, тогда как в 1988 г. – 2 волны; в целом, рост был более ровным (рис. 3); 2) в 1989 г. наибольшая интенсивность роста пришлось на май–июнь, тогда как в 1988 г. это произошло во второй половине августа, т.е. во время второй волны роста; 3) отличия между растениями I и II групп были незначительными (все же в пользу I группы) и окончательно сгладились к осени 1989 г.

К концу вегетации 1989 г. большинство деревьев имело высоту 70–120 см, а сумма длины всех побегов превышала у отдельных деревьев 2 м.

Несмотря на то, что ожидалась генетическая однородность материала, размноженного микроклонально, в оба летних сезона выделились индивидуальные характеристики каждого дерева, выразившиеся в различной интенсивности роста, разных сроках окончания вегетации и связанной с этим степени одревеснения побегов, а также в различной пространственной ориентации: имелись случаи нарушения ортотропности стебля, и некоторые деревья принимали наклонное и даже лежачее положение.

Зима 1989/90 гг. оказалась последней в жизни большинства деревьев СК и подвела черту под способом микроклонального размножения абрикоса. В живых осталось 12 деревьев (27% от ушедших в зиму): 6 из них почти не утратили надземной части, летом 1990 г. росли весьма успешно и к концу сезона два дерева имели высоту 206 и 208 см и 4 дерева – 50–70 см.

6 растений погибли летом 1990 г. 5 были крайне слабыми. От прошлогодней пышной кроны у них осталось не более 1–2 боковых ветвей, которые погибли к концу июня. Но одно дерево имело хорошо сформированную густооблиственную крону и высоту 145 см. В начале июля, внезапно, без каких-либо внешних причин оно погибло, после чего обнаружилось сильное несоответствие между надземной частью (очень большой и ветвистой) и корневой системой (маленькой, компактной).

Корневая система, характерная для погибших зимой 1989/90 гг. деревьев, представлена на рис. 5, б. Рис. 5, а демонстрирует корни пробирочного растения спустя 4–5 дней после их образования. При сравнении двух фотографий видно, что аномальная корневая система (в норме у молодого абрикоса один мощный, строго вертикальный корень с незначительными боковыми), возникшая под действием экзогенного ауксина, сохранилась на протяжении всей дальнейшей жизни растения СК. Кроме того, корни имели тенденцию расти почти горизонтально. Такая чуждая абрикосу корневая система, по-видимому, не только не способна обеспечить нормальную трофику растения, но даже удержать его в грунте: летом 1991 г. одно из больших деревьев СК сильно наклонилось от ветра – пришлось его укреплять.

Третью зиму 1990/91 г. оставшиеся 6 абрикосов СК пережили благополучно и нормально росли летом 1991 г., правда, они были подвержены основному заболеванию абрикоса – клястероспориозу. Осенью 1991 г. высота основного ствола этих деревьев составила: 250, 240, 154, 106, 100 и 60 см.

Выводы

Наш опыт подтвердил необходимость периода покоя при низких положительных температурах для абрикоса и черешни после размножения *in vitro*.

Не следует спешить с высадкой укорененных растений СК в поле. Маленьким растениям необходимо предоставить время для адаптации к нестерильным условиям, для периода покоя и окончательного укрепления перед высадкой в открытый грунт. Следует рассчитывать весь цикл микроразмножения так, чтобы укоренение прошло не позднее декабря.

После вмешательства в онтогенез дерева, после получения микропобегами больших доз экзогенных фитогормонов, после стрессового перехода к нестерильным условиям и нормальной влажности – после всего этого растения настолько слабы, что первые годы их жизни в открытом грунте посвящены только выживанию. В случае с абрикосом поздняя остановка роста и недостаточное одревеснение, сильное подмерзание зимой, более мелкие листья следует объяснить не "ювенильностью", как это нередко делается, а просто слабостью молодых растений СК.

У абрикоса существует корреляция между формами надземной и подземной части: в норме всегда имеется один мощный ствол и один мощный стержневой корень. В подавляющем большинстве деревья СК были нормальными одноствольными

в надземной части, однако у всех погибших деревьев корневая система оказалась "кудрявой" и небольшого размера. Такие корни не способны, по-видимому, обеспечить нормальное развитие растения, а также удержать его в грунте.

Черешня, размножение которой проводилось в более скромных масштабах, прошла все этапы *in vitro* и *in vivo* гораздо успешнее, чем абрикос в тех же условиях. Следует отметить, что у сеянцев черешни стержневой корень не так отчетливо выражен, как у сеянцев абрикоса.

Несмотря на то что из 123 первоначально высаженных в грунт абрикосов СК, шесть еще растут, приходится признать, что метод микроклонального размножения абрикоса для массового размножения этой культуры *in vitro* мы рекомендовать не можем.

Автор выразит глубокую признательность Н.В. Катаевой за руководство работой по микроразмножению, а также всему коллективу лаборатории Р.Г. Бутенко за всестороннюю помощь в работе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Джонс О.П. Размножение хозяйственно важных древесных растений *in vitro* // Альферманн А.В., Бергманн В., Брайт С. Биотехнология сельскохозяйственных растений. М.: Агропромиздат, 1987. С. 134–152.
2. Loreti F., Morini S. Mass propagation of fruit trees in Italy by tissue culture: Present status and perspectives // Comb. Proc. Intern. Plant Propag. Soc. 1982. Vol. 32. P. 283–291.
3. Dhawan V., Bhajwani S.S. Hardening *in vitro* and morfo-physiological changes in the leaves during acclimatization of micropropagated plants of *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit // Plant Sci. 1987. Vol. 53. P. 65–72.
4. Debergh P.C., Maene L.J. A scheme for commercial propagation of ornamental plants by tissue culture // Sci. Hort. 1981. Vol. 14. P. 335–345.
5. Driver J.A. A method for acclimatizing and propagating plant tissue culture shoots. Pat. 0248131 (US), МКИ А 01 G 7100, Publ. 09.12.87.
6. Howard B.H., Oehl V.H. Improved establishment of *in vitro* propagated plum micropropagules following treatment with GA or prior chilling // J. Hort. Sci. 1981. Vol. 56. P. 1–7.
7. Gray D.J., Benton C.M. *In vitro* micropropagation and plant establishment of muscadine grape cultivars (*Vitis rotundifolia*) // Plant Cell. Tissue and Organ Culture. 1991. N 27. P. 7–14.
8. Zimmerman R.H. Genetic stability of horticultural plants propagated by tissue culture // Comb. Proc. Intern. Plant Propag. Soc. 1981. Vol. 31. P. 118–126.
9. Swartz H.J., Galletta J., Zimmerman R.H. Field performance and phenotypic stability of tissue culture-propagated strawberries // J. Amer. Soc. Hort. Sci. 1981. Vol. 106, N 5. P. 667–673.
10. Samyn G.L., Debergh P.C., Vermaerke D. Field performance and phenotypic stability of virusfree tissue-cultured *Begonia tuberhybrida* "Multiflora" // Sci. Hort. 1984. Vol. 24, N 2. P. 185–191.
11. Roivainen P. The *in vitro* growth and development of micropropagated *Elatior begonia*s (*Begonia***hiemalis*). 1. Study on the effect of lighting and substrate // Agr. Sci. Finl. 1987. Vol. 59, N 5. P. 387.
12. Zimmerman R.H. Propagation of fruit, nut, and vegetable crops Overview // Conference on Tissue culture as a plant production system for horticultural crops. Boston; Zancaster. 1986. P. 183–200.
13. Claude M., Carre M., Vernoy R. La multiplication vegetative *in vitro* des vegetaux ligneux cultives: Cas des arbres fruitiers et discussion generale // Agronomie. 1983. Vol. 3, N 4. P. 303–306.
14. Webster A.D., Oehl V.H., Jacson J.E., Jones O.P. The orchard establishment, growth and precocity of four micropropagated apple scion cultivars // J. Hort. Sci. 1985. Vol. 60, N 2. P. 169–180.
15. Ettinger T.L., Preece J.E. Aseptic micropropagation of *Rhododendron* P.J.M. hybrids // Ibid. P. 269.
16. Wainwright H., Flegmaun A.W. The micropropagation of gooseberry (*Ribes uva-crispa* L.). II. *In vitro* proliferation and *in vivo* establishment // Ibid. N 4. P. 485–491.
17. Rosati P., Gaggioli D. Field performance of micropropagated peach rootstocks and scion cultivars of sour cherry and apple // Acta hort. 1987. N 212. P. 379–390.
18. Rosati P., Gaggioli D. Orchard response of micropropagated sour cherry and apple cultivars // Sci. Hort. 1989. N 39. P. 201–209.
19. Beech M.G., Crisp C.M., Simpson S.E., Atkinson D. The effect of *in vitro* cytokinin concentration on the fruiting and growth of conventionally propagated strawberry runner progeny // J. Hort. Sci. 1988. Vol. 63, N 1. P. 77–81.
20. Катаева Н.В., Крамаренко Л.А. Клональное микроразмножение абрикоса // Бюл. Гл. ботан. сада. 1989. Вып. 153. С. 69–73.

Summary

L. A. Kramarenko. Field performance of tissue culture-propagated apricots

A short review of literature concerning establishment and field performance of tissue culture-propagated plants is given. Investigation was carried out on mature apricot plants adapted to climate conditions of Moscow. Field performance of micropropagated apricots during four years and their survival after three winters are recorded. A dormant period at low temperature is necessary. Several months are required between rooting in vitro and planting in the field. Abnormal root morphology of in vitro propagated apricots was revealed. The method of mass propagation is not commanded for apricot.

УДК 635.965.23

© Т. А. Петушкова, 1993

ЦВЕТЕНИЕ И ПЛОДОНОШЕНИЕ СИНГОНИУМА НОГОЛИСТНОГО В ОРАНЖЕРЕЕ БОТАНИЧЕСКОГО САДА РОСТОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

Т. А. Петушкова

В коллекции Ботанического сада Ростовского университета имеются 3 вида сингониума и одна разновидность [*Syngonium auritum* (L.) Schott, *S. podophyllum* Schott, s.p. "Albo-lineatum" и *S. wendlandii* Schott]. Все виды являются многолетними тропическими лианами из семейства ароидных.

В настоящее время описаны 33 вида *Syngonium* [1]. В культуре наиболее распространен *S. podophyllum* – сингониум ноголистный и его культивар "Albo-lineatum" с беловатыми центральными и боковыми жилками. Эта вечнозеленая лиана, лазящая с помощью придаточных корней, происходит из влажно-тропических лесов Центральной Америки – Мексики, Сальвадора, Гватемалы, Коста-Рики. Встречается также в Гвиане, Бразилии и Боливии. В естественных условиях сингониум является полуэпифитным растением. Побеги сингониума ноголистного сизоватые, тонкие, длинные, в природе достигают нескольких метров длины. Это монохазальное растение и стебель обычно не ветвится, однако у взрослых развитых экземпляров в оранжерее наблюдается ветвление стебля без видимого повреждения его верхушки. В стеблях растения содержится млечный сок.

В культуре широко распространена ювенильная наземная форма со стреловидными и копьевидными листьями. Взрослые лазящие растения с удлинненными междоузлиями развивают большие рассеченные листья с 5–11 долями на длинных черешочках. Этот вид был интродуцирован в европейских ботанических садах в 1871 г. [2]. Как декоративная лиана он широко используется в озеленении внутренних интерьеров. Отличается высокой экологической пластичностью, устойчивостью и способен нормально расти и развиваться в условиях жилых и производственных помещений.

В условиях культуры сингониумы цветут очень редко и семян обычно не завязывают. В Главном ботаническом саду РАН цветение сингониума ноголистного впервые наблюдалось в 1966 г., но семян растение не завязало [3]. Сведений о цветении и плодоношении этого вида в других ботанических садах страны нет. Отсутствие цветения, возможно, связано с продолжительностью светового дня, интенсивностью солнечной радиации, а также с возрастом растения [4]. Поэтому цветение сингониума в оранжерее Ботанического сада Ростовского университета представляет несомненный научный интерес.

Сингониум ноголистный впервые зацвел здесь в январе 1982 г., а через год с него были получены семена. Возраст растения, вступившего в стадию цветения, около 15 лет. Листья цветущего экземпляра – 7–9-дольчатые, длиной 25 см и шириной

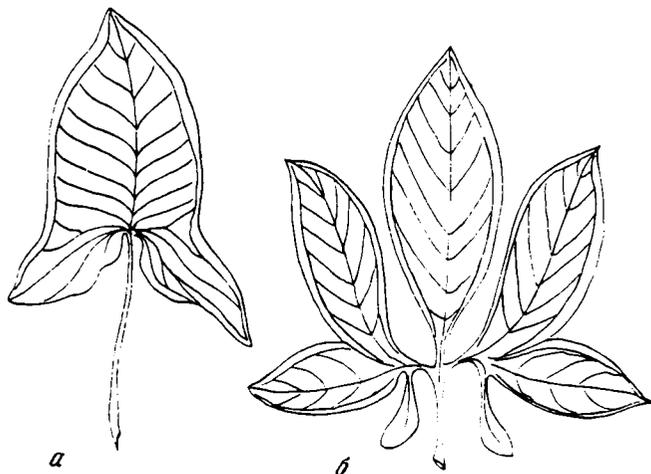


Рис. 1. Ювенильный (а) и виргинильный (б) листья сингониума ноголистного (масштаб 1 : 2)

30 см (рис. 1). Черешочки достигают 45,5 см длины. Окраска листьев темно-зеленая сверху и светло-зеленая снизу. Длина побега к моменту цветения была равна 2,45 м при диаметре 1,5 см, общая длина растения от основания стебля – 5,23 м. Длина междоузлий взрослого растения равна 11–14 см, в период цветения они укорачиваются на конце побега по 2–5 см.

Первое цветение сингониума ноголистного в оранжерее продолжалось 21 день, в последующие годы продолжительность периода цветения увеличилась до 3–5 мес, а цветение наблюдалось в осенне-зимние месяцы (с октября по начало марта). Цветки у сингониума, как и у большинства представителей семейства ароидных, раздельнополые, собраны в соцветие – початок, окруженный покрывалом. Растения однодомные. Соцветия развиваются на конце побега, который до цветения растет моноподиально, а в период цветения из боковой почки, расположенной двумя узлами ниже апекса, появляется боковой побег (симподиально) [1]. Растущий пазушный побег смещает соцветие в сторону и господствует над ним.

В первое цветение на конце побега появилось пять соцветий, которые развивались последовательно друг за другом. В последующие годы число соцветий, появляющихся в одной серии, увеличивалось до 8. В природных условиях в одной серии обычно развивается 6–11 соцветий [1]. Число соцветий, образующих плоды, часто меньше.

Соцветие прямое, цилиндрическое, располагается на относительно коротком цветоносе, достигающем 13 см. У основания початка, занимая одну треть его высоты, находятся пестичные цветки, выше расположены тычиночные цветки. Нижняя часть тычиночной зоны початка состоит из стерильных цветков. Общая высота соцветия равна 6–7 см. Пестичные цветки пятиугольные, диаметром 3–4 мм, состоят из сросшихся плодолистиков. Завязь двухгнездная, рыльце сидячее, дисковидное. Пыльники в тычиночных цветках в числе 4 объединены в мясистый синандрий. Окраска мужских цветков – кремовая, женских – зеленовато-желтая.

Покрывало вначале плотно закручено вокруг початка, обычно превышая его на 1/3 – 1/6 его длины. Во время цветения верхняя часть покрывала разворачивается и имеет форму полусферической чаши (рис. 2). Окраска покрывала снаружи зеленовато-желтая, внутри – зеленовато-белая. Общая длина покрывала равна 11 см, ширина – 5 см. Между верхней частью покрывала (пластиной) и тубусом имеется перетяжка, которая в период готовности пестичных цветков к восприятию пыльцы расширяется и таким образом образуется свободное пространство для проникновения насеко-

Рис. 2. Соцветие (початок) сингониума ноголистного

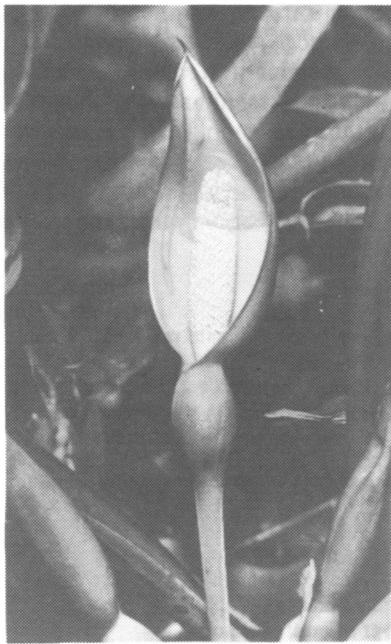


Рис. 3. Соплодия сингониума ноголистного



мых-опылителей. В естественных местообитаниях ими являются, возможно, жуки из подсемейств Rutelinae и Dynastinae [1]. После опыления (через 2-3 дня) тубус плотно закрывается, а покрывало засыхает и падает с остатками тычиночных цветков.

Для получения семян в культуре необходимо производить искусственное опыление, так как самоопыление не происходит вследствие протогинии, присущей представителям рода сингониум. Пестичные цветки восприимчивы к опылению за 1-2 дня до того, как тычиночные цветки начнут пылить. При опылении у первого зрелого соцветия мягкой кисточкой собирают выступившую на поверхности пыльцу и хранят в закрытом сосуде. Пыльца сохраняет высокую жизнеспособность (82,9%) не менее 8 дней. Как только созревают пестичные цветки следующего соцветия серии, пыльцу кисточкой наносят на рыльца.

При созревании плодов тубус окрашивается в красновато-бурый цвет. Плоды созревают через год после окончания цветения. У сингониума ноголистного развивается соплодие – ягода (рис. 3). В оранжерее с каждой серии соцветия было получено по два соплодия. В первом соплодии содержалось 15 вызревших и 8 щуплых нежизнеспособных семян, во втором соплодии – 14 зрелых и 2 недозрелых семени. В природных условиях каждое соплодие продуцирует 50-100 и более семян [1]. Семена погружены в сочный сладкий мезокарпий белого цвета. Семена овальные, на поперечном срезе округлой или грушевидной формы (рис. 4, а), гладкие, черные, блестящие, длиной 5-5,5 мм и шириной 4,5 мм. Семенная кожура тонкая, толщиной 0,1-0,3 мм. Интегументов два, состоящих их удлиненных клеток. Зародыш небольшой, согнутый, малодифференцированный. Большая часть семени заполнена крахмалистым мучнистым эндоспермом. Клетки эндосперма изодиаметрические.

Семена быстро теряют всхожесть, особенно если содержатся в сухом состоянии, поэтому их необходимо высевать тотчас же после сбора. Период прорастания длится от 16 до 25 дней. Всхожесть семян составила 70%. Температура прорастания в наших условиях была равна 17-22,5°C.

В начале прорастания формируется гаусторий, глубоко внедряющийся в эндосперм. Стебель в первое время растет очень медленно, междоузлия очень короткие и

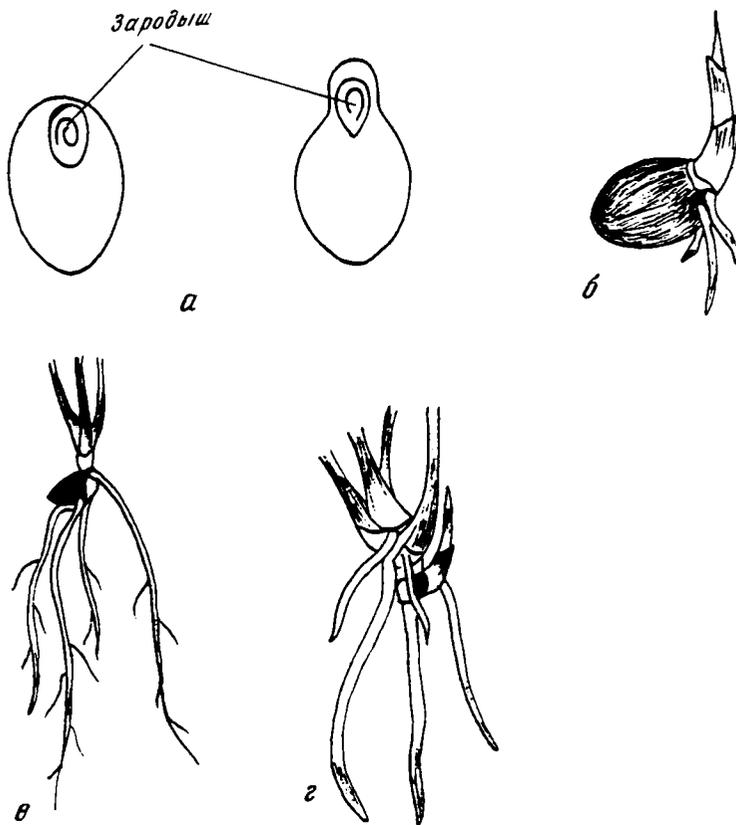


Рис. 4. Семя и проростки сингониума ноголистного

a — схематическое изображение семени, *б-г* — проростки на разных стадиях развития

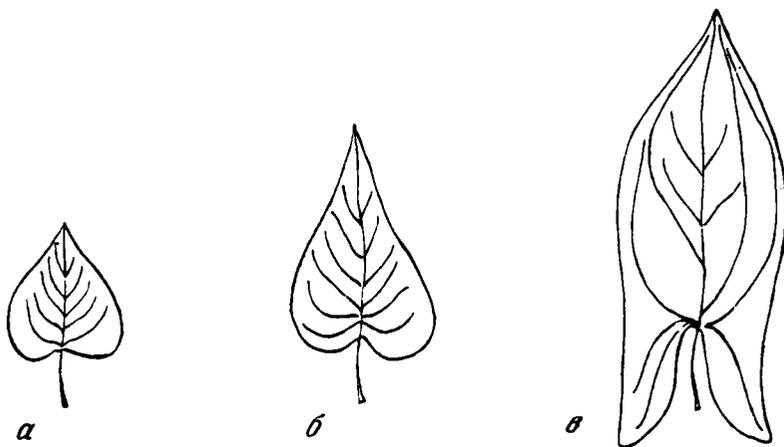


Рис. 5. Ювенильные листья сингониума ноголистного (масштаб 1 : 1)

a — 1-й, *б* — 2-й, *в* — 9-й лист

растение имеет вид розетки (рис. 4, е). Первый лист округлый, второй лист имеет удлинненно-сердцевидную форму (рис. 5). Позже, когда стебель утолщается и становится лазящим, листья приобретают стреловидную или копьевидную форму. У проростков очень рано начинает формироваться придаточная корневая система (рис. 4, з).

Таким образом, опыт выращивания сингониума ноголистного в оранжерее Ростовского ботанического сада показывает, что данный вид в культуре достигает флоральной стадии, но продуцирование жизнеспособных семян возможно лишь при искусственном опылении.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Croat Th.B.* A revision of *syngonium* (Araceae) // *Ann. Miss. Bot. Gard.* 1981. Vol. 68, N 4. P. 565–651.
2. *Röth J.* Pflanzen fürs Zimmer. 2. Aufl. Radebeul: Neumann, 1987. 272 S.
3. Тропические и субтропические растения: Фонды ГБС АН СССР (Marattiaceae–Marantaceae). М.: Наука, 1969. 153 с.

Ботанический сад Ростовского государственного университета, Ростов-на-Дону

Summary

T.A. Petushkova. Flowering and fruiting of *Syngonium podophyllum* in the greenhouse of the Rostov University Botanical Garden

The first flowering of *Syngonium podophyllum* in the green house of the Rostov Botanical Garden is reported. The structure of the inflorescences is described. The seeds obtained through artificial pollination are shown to be fertile.

К СИСТЕМАТИКЕ СМОРОДИН СЕКЦИИ SYMPHOCALYX

Ю.К. Майтулина

В секцию *Symphocalyx* Berl. рода *Ribes* включают виды, имеющие собранные в кисти ярко-желтые цветки с трубчатым цветоложем и голой завязью. Плоды гладкие, черные, красные или желтые. Листья в почках свернутые, а не складчатые, как во всех других секциях, железки прозрачные. Родина смородин секции *Symphocalyx* – западные районы Северной Америки.

Секция настолько хорошо отграничена от других видов рода, что ряд исследователей выделяют ее в особый род *Chrysobotrya* [1].

Большинство авторов [1–3] различают внутри секции два вида: *R. aureum* Pursh (*R. tenuiflorum* Lindl., *R. a. var. tenuiflorum* Torr., *Chrysobotrya aurea* Rydb.) и *R. odoratum* Wendl. (*R. fragrans* Lodd., *R. longiflorum* Nutt., *R. palmatum* Thory, *Chrysobotrya revoluta* Spach, *Ch. odorata* Rydb.). Разграничивают эти два вида по следующим диагностическим признакам: молодые побеги опушенные (неопушенные); кисти прямостоячие (пониклые); доли чашелистиков больше половины длины трубки (меньше половины длины трубки); длина трубки чашечки меньше 1 см (больше 1 см).

Однако известный исследователь смородин и крыжовников М. Янчевский [4] принимал эти два таксона за один вид. Т. Брюгген [5] также считал, что в сущности они представляют собой не более чем различные географические расы одного и того же вида. Из других литературных источников неясно, то ли авторы объединяют оба вида, то ли действительно, в данном регионе встречаются лишь особи с набором признаков, характерных только для одного из таксонов [6–15].

Обобщив литературные данные (табл. 1), мы отмечаем, что *R. aureum* встречается совместно с *R. odoratum* в Северной и Южной Дакоте, Миссури, Арканзасе, Нью-Мексико и Колорадо. *R. odoratum*, помимо этого, встречается в штатах Монтана, Вайоминг, Оклахома, Айова, Канзас, Небраска, Миннесота, Техас, а также в Индиане и Вермонте. Ареал *R. aureum* более широк – ее можно встретить в штатах Юта, Невада, Калифорния, Орегон, Вашингтон, а также в Канаде в провинциях Саскачеван, Британская Колумбия, Онтарио, Квебек, Альберта.

Экологические условия обитания обоих видов сходны, но при этом очень многообразны – от берегов рек и влажных лугов до сухих равнин и открытых или облесенных склонов.

В Европу смородина из этой секции была завезена в первой половине XVII века. В настоящее время разводится как декоративная или ягодная культура во всех европейских странах и в ряде азиатских регионов бывшего Советского Союза.

С целью изучения внутривидовой изменчивости смородины нами были просмотрены ее сборы в гербариях БИНа (LE), ГБС РАН (МНА), Московского (MW) и Латвийского (RIG) университетов, Ботанического сада АН Латвии и Институтов ботаники

Таблица 1
Сравнительная характеристика *R. aureum* и *R. obovatum* по литературным данным

Опушение отдельных побегов	Лист	Цветок	Соцветие	Плод	Ареал в Северной Америке	Литературный источник
Неопушенные	3-раздельный, на ранних стадиях развития с ресничками. Доли л. рассеченные, 5-зубчатые	Ч. трубчатая, длинная и тонкая, доли ее в 2 раза короче трубки	<i>R. aureum</i> Pursh			Арканзас, Миссури, Орегон [9]
		Т.ч. меньше 1 см и обычно меньше, чем две длины чл.		Неопушенный, желтый, черный или коричневый	Нью-Мексика, Южная Дакота, Британская Колумбия, Альберта	[3]
	В очертании от почковидно-округлого до овального, 3-5-лопастной и зубчатый. Основание л. от клиновидного до слегка сердцевидного. Ширина л. 3-5 см. Голый или почти голый	Чл. больше половины длины т.ч. достигающей 6-10 мм. Лп. удлиненные, часто на конце красные	В кисти 5-15 цв., цв. удлиненные или овальные, 5-12 мм в длину	Черный, красный или желтый; 6-8 мм в диаметре	Вашингтон, Саскачеван, Южная Дакота, Нью-Мексика, Калифорния	[1]
	3-лопастной	Лп. часто красные			Колорадо	[14]
	В очертании от почковидно-округлого до обратнояцевидного, лопастной или зубчатый, в основании клиновидный или слегка сердцевидный, шириной до 5 см, голый или опушенный. В молодом возрасте с ресничками	Т.ч. 6-10 мм, чл. 5-8 мм. Лп. удлиненные 2 мм длиной	Кисть 3-7 см длиной	Гладкий желтый, красный или черный	От восточной части штата Вашингтон до северо-восточной части штата Калифорния; восточнее до Черных гор, Южной Дакоты и Аризоны	[2]
					Квебек-Онтарио, Альберта, Британская Колумбия	[15]

Таблица 1 (окончание)

Опушение отдельных побегов	Лист	Цветок	Соцветие	Плод	Ареал в Северной Америке	Литературный источник
			<i>R. odoratum</i> Wendl.			
Опушенные	2—5 см ширины, с обеих сторон голый, плотный, в очертании округло-почковидный, в основании клиновидный или усеченный, глубоко 3—5-лопастной. Лопастии крупнозубчатые или городчатые	Т. ч. 12—15 мм длиной. Лп. удлинённые 5—6 мм длиной	Кисть главным образом из 4—8 цв. Рахис опушенный, цветоножки обычно опушенные	Черный	В естественных условиях на Великой Равнине и часто дичает из культуры в районе тихоокеанских штатов	[2]
	В очертании обратноклиновидный или округлый, в основании клиновидный, 2—5 см шириной	Чл. меньше половины длины т. ч., достигающей 10—15 мм длины. Лп. 2—3 мм длины	Кисти 4—8 цветковые, пщв. округлые или овальные, длиннее чем опушенные цветоножки	Черный, шаровидный; 8 мм в диаметре	Южная Дакота—Техас	[1]
	Контур л. от округлого до клиновидно-образнойцевидного. Основание клиновидное или усеченное. Л. 3-лопастной или редко 5-лопастной, с ресничками, снизу мелкокороткоопушенный или голый. Доли л. в нижней половине цельные, на вершине 5-зубчатые	Т. ч. 11—15 мм, чл. продолговато-яйцевидные 5—6,5 мм. Лп. 2,5—3,5 мм			Миннесота, Арканзас, Северная Дакота, Колорадо, Техас	[7]

Глубоко 3—5-раздельный и зубчатый, в основании клиновидный или слегка сердцевидный. Голый или почти голый	Т.ч. цилиндрическая 6—10 мм длины, чл. больше половины длины т.ч. Лп. часто на конце красные. Весь цв. слегка неправильной формы	Пщ. 5—10 мм длиной	Черный, красный или желтый	[10] Провинция Альберта в Канаде (в природе)
По всей длине голый, часто ширина превышает длину, тонкий, 3-лопастной, в основании ширококлиновидный или усеченный. Лопастя тупоконечные, см., в 2 раза длиннее 5-зубчатые или цельные. Черешки довольно тонкие, опушенные. 3-лопастной, редко сердцевидный. Черешки короткие.	Т.ч. цилиндрическая голая, в 2—3 раза длиннее овальных долей. Лп. 1—1,5 мм длины. Цв. 6—12 мм длины Т.ч. больше 1 см., в 2 раза длиннее чл.	Кисть облиственная прилистниками, 5-цветковая. Рахис и цветоножки волосистые	Черный шаровидный; 3—5 мм в диаметре	[11] Миннесота и Южная Дакота. От Миссури до Техаса [8] Миннесота, Северная Дакота, Техас, Монтана, Индиана [3] Только как интродуцированное
Ч. трубчатая с расширяющимся концом, в 3—4 раза длиннее, чем овальные доли			Черный. У Р.о. f. <i>xanthosagrum</i> Rehd. — желтый	[6] От Южной Дакоты до Техаса, Миннесоты, Миссури и Арканзаса [13] Монтана, Северная Дакота, Южная Дакота, Вайоминг, Небраска, Колорадо, Нью-Мексика, Техас, Оклахома, Канзас, Айова, Миссури

Условные обозначения: л. — лист, ч. — чашечка, т.ч. — трубка чашечки, лп. — лепесток, цв. — цветок, чл. — чашелистик, пщ. — прицветник.

Таблица 2
Частота встречаемости дискретных вариаций смородины золотистой в интродукционных популяциях (в %)

Дискретная вариация	Волгоградская обл.					Тамбовская обл.		Рязанская обл. Рязский р-н	Воронежская обл. Ротавская	Курская обл. с. Веседино	Москва	Тверь
	Верхнее Поромное	Волгоград	Гумрак	Июля	Новоико- лаевский	Котовский р-н	Мичуринск					
Опушение однолетних побегов												
Голые			7	20			6	6				
Слабое, короткие волоски и единичные железистые	35	27	47	49			44	42	33	15	18	22
Сильное, короткие волоски и единичные железистые	48	36	13	32	75	44	62	12	47	46	82	33
Разветвленные волоски	18	45	93	84	83	94	62	94	67	46	35	100
есть	82	55	7	16	17	6	38	6	33	54	65	0
нет												
Опушение черешков												
Голые				9			3	7				
Слабое, короткие и железистые волоски	28	37	53	52	25	44	13	24	40	31	6	
Сильное, короткие и железистые волоски	72	63	47	39	75	53	87	69	60	69	94	100
Число волосков по краю (шт./мм)												
Меньше 10	8	36	13	48			56	12			15	
10—20	75	36	80	45	8	41	75	42	53	38	65	33
20—30	15	28	7	7	83	3	13	9	33		20	56
Больше 30	2				9			4	14	62		11

АН Латвии, Узбекистана, Таджикистана, обследованы интродукционные популяции на территории европейской части России и созданы сравнительные культуры из семян различного географического происхождения на опытном участке ГБС РАН.

Были обследованы природные популяции смородины: в 1984 г. в Саратовской обл. – г. Озинки (в период плодоношения); в 1986 г. в Тамбовской обл. – г. Тамбов, г. Котово; в Волгоградской обл. – станицы Мачеха, Хопер, Бесплемяновская, Бузулук (в период плодоношения); в 1990 г. в Волгоградской обл. – станицы Верхнее Погромное, Гумрак, г. Новониколаев (в период цветения); г. Иловля (в период плодоношения) и г. Волгограде (периоды цветения и плодоношения), Тамбовской обл. – г. Котово, г. Мичуринск (период плодоношения), Воронежской обл. – д. Рогачевка (период цветения), Рязанской обл. – г. Ряжск (в вегетативном состоянии), Курской обл. – д. Беседино (в период цветения), в Москве (в период цветения и плодоношения) и Твери (в вегетативном состоянии).

Все обследованные популяции были интродукционными. В Волгоградской обл. наблюдался слабый самосев.

В каждой исследованной популяции был выявлен спектр дискретной изменчивости по отдельным комплексам признаков. Всего выделено 32 дискретные вариации. В каждой популяции было учтено присутствие разнообразных вариаций и определены частоты, с которыми они встречаются (табл. 2).

Степень опушения однолетнего побега оценивалась непосредственно под точкой роста. В литературе этот признак описывался альтернативно: однолетние побеги опушенные (неопушенные). Однако оказалось, что характер опушения довольно сильно варьирует. Отмечено наличие в опушении трех типов волосков: короткие (меньше 0,5 мм), спутанные длинные (длиной 2–3 мм) и железистые (длиной до 1 мм), последние могли быть и разветвленными.

У растений природных популяций мы видели три степени опушения побегов: слабое опушение короткими волосками с единичными железистыми, сильное опушение короткими волосками с единичными железистыми и сильное опушение короткими и железистыми волосками. Кроме этого, побеги (очень редко) бывают голые.

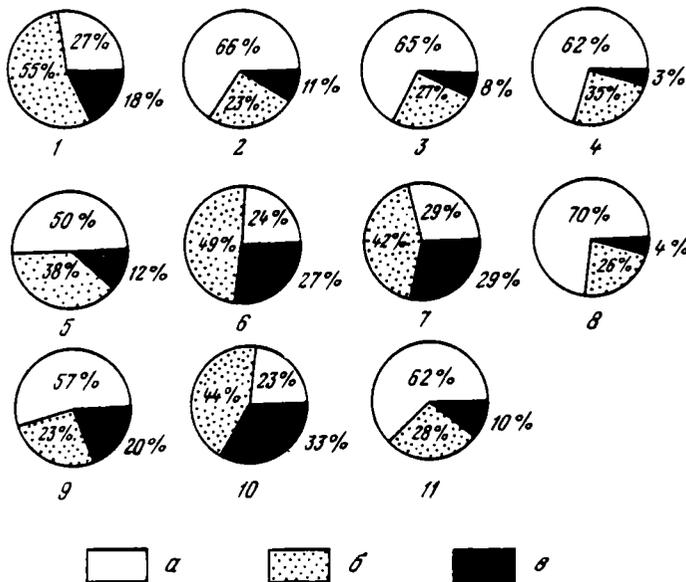
Все шесть дискретных вариаций опушения однолетних побегов встречаются только в трех популяциях: с. Гумрак Волгоградской обл., Котовском р-не Тамбовской обл. и Ряжском р-не Рязанской обл. Обычно популяции характеризуются меньшей степенью реализации фенотипа. Голые однолетние побеги обнаружены лишь в четырех популяциях.

Опушение листьев также сильно варьирует. Очень редко встречаются особи с неопушенными листовыми пластинками и черешками. Есть также слабоопушенные формы с единичными железистыми волосками и формы сильноопушенные железистыми и короткими волосками. Чаще всего листовая пластинка по краю опушена. В половине исследованных популяций встречаются особи, у которых число волосков по краю листа превышает 30 шт./мм.

Широкая амплитуда изменчивости опушения цветоножек позволила нам выделить четыре типа: голые, с единичными короткими волосками, слабо- и сильноопушенные. Во всех популяциях, за исключением с. Гумрак, преобладают особи с голыми цветоножками, но при этом рядом растут и экземпляры с опушенными цветоножками. Лишь в одной популяции (Иловля) отсутствуют особи с сильно опушенными цветоножками.

Ось соцветия смородины (рахис) может быть голой, слабо- или сильноопушенной короткими волосками, сильноопушенной короткими и железистыми волосками. Обычно она опушенная. Лишь в двух популяциях отмечены единичные особи с неопушенным рахисом.

Прицветники чаще всего длиннее цветоножек. Лишь в четырех популяциях найдены особи, у которых верхние цветки в кисти имеют цветоножки, превышающие при-



Соотношение цветовых форм плодов смородины золотистой в различных географических пунктах
 а – плоды черного цвета, б – темно-красного, в – оранжевого цвета; 1 – Волгоград, 2 – Хопер, 3 – Жирновск, 4 – Бесплемянновская, 5 – Иловля, 6 – Котово, 7 – Новониколаевск, 8 – Мачеха, 9 – Тамбов, 10 – Мичуринск, 11 – Москва

цветники. Обычно прицветники опушены только короткими волосками или короткими и железистыми волосками.

Трубка чашечки во всех случаях у полностью распустившихся цветков была больше 1 см. Очень важным признаком является отношение длины трубки чашечки к длине ее отгиба. Этот признак наряду с опушением побегов является диагностическим для разграничения двух близких североамериканских видов – *R. aureum* и *R. odoratum*. В Москве преобладают особи, у которых длина отгиба чашечки больше половины длины трубки. В остальных популяциях длина отгиба чашечки обычно меньше половины длины трубки. А в одной популяции в Волгоградской обл. нами отмечены особи, у которых была очень длинная трубка, в 3 раза превышающая отгиб чашечки.

Во всех популяциях, без исключения, отмечены растения с плодами трех цветов – оранжево-желтые, красные и черные. При этом оранжево-желтые ягоды встречались наиболее редко. Черные ягоды преобладали в 7 из 11 исследованных популяций, а красные – в 4 (рис. 1).

Полученные данные говорят о невозможности применения изученных морфологических признаков в качестве диагностических между двумя близкими американскими видами – *R. aureum* и *R. odoratum* ввиду наличия большой амплитуды их изменчивости и ставит под сомнение само существование второго вида.

Генетическую закрепленность и наследуемость этих "диагностических" признаков мы изучали в течение 4 лет на сравнительных культурах, созданных из семян, собранных в 1986 г. в Волгоградской обл. и г. Добеле (Латвия, сбор А. Куклиной).

У растений в культуре мы выделили шесть типов опушения побегов: 1 – практически голые, в небольшом количестве могут присутствовать железистые волоски; 2 –

Таблица 3
Опушение смородины золотистой при интродукции

Место сбора плодов	Тип опушения*						Число растений			
	1	2	3	4	5	6	с разветвленными волосками на однолетнем побеге	с железистыми волосками по краю листа	с длинными волосками по краю листа	с 10–20 короткими волосками на 1 мм края листовой пластинки**
Хопер	$\frac{0}{0}$	$\frac{25}{37}$	$\frac{13}{42}$	$\frac{20}{0}$	$\frac{0}{21}$	$\frac{42}{0}$	49	26	5	5
Бесплемяновская	$\frac{0}{11}$	$\frac{8}{22}$	$\frac{8}{34}$	$\frac{76}{11}$	$\frac{0}{22}$	$\frac{8}{0}$	62	11	11	56
Бузулук	$\frac{0}{17}$	$\frac{22}{0}$	$\frac{22}{33}$	$\frac{11}{0}$	$\frac{0}{50}$	$\frac{45}{0}$	22	50	17	50
Жирновск	$\frac{31}{10}$	$\frac{22}{20}$	$\frac{0}{10}$	$\frac{8}{20}$	$\frac{8}{30}$	$\frac{31}{10}$	54	0	0	20
Добеле	$\frac{11}{14}$	$\frac{11}{14}$	$\frac{11}{29}$	$\frac{22}{0}$	$\frac{11}{43}$	$\frac{34}{0}$	22	14	0	29

*Число растений (%) с тем или иным типом опушения однолетнего побега (в числителе) и листового черешка (знаменателе).

** У остальных растений меньше 10 волосков на 1 мм.

короткие волоски практически отсутствуют, однако имеется немного длинных и железистых волосков; 3 – слабо опушены короткими волосками и средне опушены длинными волосками; 4 – сильно опушены короткими волосками, длинные и железистые волоски отсутствуют или единичны; 5 – сильно опушены короткими волосками, сильно опушены длинными волосками, имеются железистые волоски; 6 – средне опушены короткими волосками. Длинные и железистые волоски отсутствуют или единичны.

Наиболее часто во всех образцах встречаются особи с побегами средне- или густоопушенными короткими волосками при почти полном отсутствии длинных и железистых волосков (табл. 3). Только в образцах из г. Жирновска и г. Добеле обнаружены отдельные кусты с побегами, сильно опушенными волосками всех трех типов.

Наибольшим разнообразием типов опушения отличается образец из Добеле, в котором представлены особи со всеми типами опушения. Никакой корреляции между типом опушения и цветом плодов не отмечено. Такая широкая амплитуда изменчивости опушения однолетних побегов говорит о полной его непригодности для целей систематики смородин.

Амплитуда изменчивости опушения листовой пластинки у интродуцированных растений также оказалась очень значительной. У некоторых особей (от 22% до 100%) на черешках листьев имелись разветвленные волоски, в то время как у остальных они отсутствовали. Выделено шесть типов опушения зоны перехода черешка в листовую пластинку (см. табл. 3): 1 – опушение короткими и длинными волосками вы-

Таблица 4

Изменчивость некоторых признаков генеративных органов
интродуцированных растений смородины золотистой (число растений, в %)

Цвет плодов материнского растения	Прицветники						Отношение длины трубки чашечки к длине ее отгиба			Рахис						Цветоножки					
	практически голый	опушен ко- роткими волос- ками	опушен корот- кими и железис- тыми волосками	длиннее цветоножек	короче цветоножек	меньше 2 от 2 до 3 больше 3	практически голый	слабо опушен короткими во- лосками	слабо опушен короткими волосками	сильно опушен короткими волосками	сильно опушен короткими и же- лезистыми волос- ками	голые	единичные ко- роткие волоски	слабо опушен короткими во- лосками	слабо опушен короткими и же- лезистыми волос- ками	сильное опу- шение коротки- ми волосками	практически голый	слабо опушен короткими во- лосками	слабо опушен короткими и же- лезистыми волос- ками	сильное опу- шение коротки- ми волосками	
																					33
Оранжевый	34	33	33	100	0	0	100	0	33	0	67	0	34	33	0	33	33	0	33	0	33
Черный	29	0	71	100	0	33	67	0	14	14	71	0	71	0	14	0	14	0	14	0	14
Черный	25	25	50	100	0	25	75	0	0	25	75	0	50	25	0	50	25	0	0	0	25
Красный	33	67	0	100	0	0	100	0	33	67	0	0	67	33	0	67	33	0	0	0	0
Оранжевый	0	0	100	100	0	57	43	0	0	0	29	71	86	0	0	14	0	0	14	0	0
Черный	40	20	40	80	20	40	00	0	0	0	40	60	40	60	0	40	60	0	0	0	0
Красный	0	67	33	100	0	0	100	0	0	0	67	33	67	33	0	67	33	0	0	0	0
Оранжевый	0	100	0	100	0	0	100	0	0	0	0	100	100	0	0	0	0	0	0	0	0
Итого	21	24	55	97	3	29	71	0	9	12	48	31	64	21	3	64	21	3	3	9	9

ражено слабо, железистыми волосками – сильно; 2 – длинных волосков нет, слабое опушение железистыми и сильное – короткими волосками; 3 – слабое опушение короткими, сильное железистыми и длинными волосками; 4 – сильное опушение короткими, слабое – длинными и железистыми волосками; 5 – слабое опушение короткими, длинными и железистыми волосками; 6 – опушение отсутствует.

Ясно, что этот признак ввиду большой амплитуды изменчивости также непригоден для разграничения *R. aureum* и *R. odoratum*.

Интересно, что у интродуцированных растений наблюдалась большая изменчивость типов опушения, чем в природе и, что самое главное, было гораздо больше неопушенных экземпляров, в природных условиях встречающихся крайне редко. Так как неопушенные сеянцы выщеплялись из семян, собранных с опушенных материнских растений, можно предположить, что неопушенные особи являются гомозиготами по рецессивному признаку и имеют более низкую конкурентноспособность по сравнению с особями, несущими доминантные гены. И действительно, наибольший отпад наблюдался именно у неопушенных экземпляров.

Сама листовая пластинка у всех особей практически голая с единичными длинными волосками. По краю листа имеются волоски трех различных типов, число которых на 1 мм весьма сильно варьирует.

Таким же высоким полиморфизмом обладают генеративные органы: варьирует характер опушения прицветников, цветоножек и рахиса, а также отношение длины трубки чашечки к длине ее отгиба (табл. 4).

Прицветники чаще всего опушены короткими и железистыми волосками, только у одного образца из ст. Бесплемянновской преобладают растения, у которых прицветники опушены только короткими волосками. Неопушенные прицветники попадают редко. Практически всегда прицветники длиннее, чем цветоножки. Только у одного растения бузулукского происхождения прицветники были короче цветоножек.

Только в четырех образцах имеются кусты с цветками, у которых отношение длины трубки чашечки к длине ее отгиба меньше 2. У преобладающего большинства растений это отношение колеблется от 2 до 3. Цветков с очень длинной трубкой чашечки (отношение больше 3) в нашей интродукционной популяции не отмечено.

Рахис очень редко голый (всего у 3 растений). Чаще рахис или слабо опушен короткими волосками (12%), или сильно опушен только короткими волосками (у 48% растений) или смесь коротких и железистых волосков (у 31% растений).

Цветоножки, напротив, чаще всего голые (преобладают во всех образцах, за исключением бузулукского). Реже цветоножки покрыты единичными короткими волосками. Крайне редко встречаются растения со слабо- или сильноопушенными цветоножками. В интродукционной популяции обнаружено одно растение бузулукской репродукции, у которого цветоножки были слабо опушены смесью коротких и железистых волосков. Такой признак отсутствовал у родительских растений и не был отмечен в исследованных нами насаждениях смородины в европейской части страны.

Выводы

Поскольку экологические условия обитания *R. aureum* и *R. odoratum* однотипны, ареалы перекрываются, а диагностические признаки настолько изменчивы, что не позволяют четко разграничить эти два таксона, следует "закрывать" второй вид и считать *R. aureum* Pursh единственным видом в секции *Symphocalyx*.

По всей вероятности, растения, описанные как *R. odoratum*, являются гомозиготными формами *R. aureum* по рецессивному признаку отсутствия опушения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Rydberg A.* Flora of the prairies and plains of central North America. N.Y.: Dower, 1971. 503 p.
2. *Abrams L.* Illustrated flora of the Pacific States. Palo Alto (Calif.): Stanford Univ. press, 1950. 536 p.
3. *Scoggan H.J.* The flora of Canada. Ottawa, 1978. Pt 3. P. 547–1115.
4. *Janczewski E.* Monographie des Groseilliers *Ribes L.* Geneve: Kundig and Fils, 1907. 517 c.
5. *Bruggen T.* The vascular plants of South Dakota. Ames: Iowa State Univ. press, 1976. 538 p.
6. *Fernald M.L.* Gray's manual of botany. N.Y.; Cincinnati: Amer. book co, 1950. 1632 p.
7. *Gleason H.A.* The new Britton and Brown illustrated flora. N.Y.; L.: N.Y. Bot. Gard., 1963. Vol. 2. 655 p.
8. *Deam Ch.C.* Flora of Indiana. N.Y.: S-H Service Agency, 1970. 1236 p.
9. *Torrey J., Gray A.A.* Flora of North America. N.Y.; L.: Hafner, 1969. Vol. 1. 711 p.
10. *Moss E.H.* Flora of Alberta. Toronto: Univ. Toronto press, 1959. 546 p.
11. *Britton N.L., Brown H.A.* An illustrated flora of the Northern United States and Canada. N.Y.: Dover, 1970. Vol. 2. 735 p.
12. *Tidestrom J.* Flora of Utah and Nevada. Wash. (D.C.): Gov. print. off., 1925. 665 p.
13. Atlas of Flora of the Great Plains. Ames: Iowa State Univ. press, 1977. 600 p.
14. *Weber W.A.* Rocky Mountain Flora. Boulder: Univ. Col. Mus., 1967. 412 p.
15. *Boivin B.* Enumeration des plants du Canada. Ottawa: Min. Agr., 1966. P. 254–656.

Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН Москва

Summary

**Y.K. Maitulina. A contribution to taxonomy
of *Ribes* sec. *Symphocalyx***

Some taxonomists distinguish *Ribes aureum* Purch. and *R. odoratum* Wendl. of sect. *Symphocalyx* as separate species. Study of the herbarium material available, including some specimens from North America, has shown all diagnostic characters to be variable. Artificial roadside populations of the Volgograd, Saratov, Tambov, Moscow and Riga regions have been investigated. Some types of shoot leaf base rachis and pedicel pubescence have been revealed in these populations. Hypanthium tube length is 6,5 to 19 mm. Seeds from plants of all the populations under consideration have been germinated in the Main Botanical Garden (Moscow). Seedlings displayed bear leaf and shoot pubescence of all the types described. The range of *R. odoratum* in the North America is almost completely overlapped by the range of *R. aureum*. These species are similar ecologically, both *R. aureum* and *R. odoratum* blooming from late April to June. Due to considerable variability of the diagnostic characters, the coincidence of distributional ranges and blooming periods of these taxa I regard them as a single species, *Ribes aureum* Pursh.

УДК 581.9 (571.6)—675.1

© В.Н. Ворошилов, В.В. Макаров, Н.А. Шевырева, 1993

ACONITUM JALUENSE КОМ. НА ДАЛЬНЕМ ВОСТОКЕ

В.Н. Ворошилов, В.В. Макаров, Н.А. Шевырева

Одним из авторов этой статьи в заповеднике "Кедровая падь" был собран борец (рисунок, а), по ряду признаков (стебель до 1,5 м длины, стеблекорни до 2 см толщины, крупнорасчлененные листья с сегментами, сидящими на черешочках, и островатыми треугольно-продолговатыми зубцами 4–7 мм ширины, сине-фиолетовыми цветками с шлемом более или менее конусообразной формы) сходной с борцом Кузнецова (*Aconitum kusnezovii* Reichenb.), но в отличие от него стебель у собранного образца с пониклой верхушкой, усаженный многочисленными пазушными длинными побега-



Верхняя часть стебля *Aconitum jaluense* с соцветием

а — шлем, б — боковой чашелистик, в — нижний чашелистик, г — нектарник, д — нектарник *A. kusnezoffii*

ми, а главное, нектарники (рисунок, г, д) совсем другой формы: с удлиненной пластинкой, постепенно переходящей в шпорец, который примерно в 2 раза ее тоньше, а не с почти квадратной пластинкой и резко отграниченными от нее шпорцем, который тоньше ее в 3–4 раза как у борца Кузнецова. Кроме того, стебель у последнего прямой с 1–3 короткими боковыми ветвями или совсем без них. На основании перечисленных признаков и особенно признаков нектарника, играющих очень большую роль в систематике борцов, образец из "Кедровой пади" нами был определен как борец ялусский (*A. jaluense* Kom.). Этот вид описан из Северной Кореи (основной его ареал — Корея и прилегающие части Северо-Восточного Китая), где он очень изменчив по

ряду признаков. Так, стебель может быть почти лежачим или дугообразно повислым в верхней части, но тогда с длинными пазушными побегами, цветоножки с отстоящим опушением или голые, цветки белые до почти белых или сине-фиолетовые, причем цветки все или частично иногда превращаются в бульбочки.

Борец ялусский приводился для советского Дальнего Востока и раньше [1–3], но впоследствии оказывалось, что эти указания относятся к другим видам. Из них наиболее близким к ялусскому является борец таежный (*A. taigicola* Worosch.), у которого, как и у ялусского борца, повислый вверх стебель и рассеченные листья с черешочковыми сегментами, но конечная кисть у него щитковидная, а не цилиндрическая, как у образца из "Кедровой пади", а боковые побеги короткие, скученные под конечным соцветием, нектарники также другой формы – с горбатой пластинкой и ноготком, отклоненным, а не прилегающим к ней. Кроме указанного В.Л. Комаровым [1] и Е.И. Штейнберг [2], сюда присоединялся борец пазухоцветковый (*A. axilliflorum* Worosch.), у которого не только дуговидно повислый вверх стебель, но и конечное соцветие односторонне цилиндрическое, как у борца ялусского, но листья у борца пазухоцветкового не рассеченные, а глубоко лопастные или раздельные, нектарники с длинной узкой пластинкой. Борец скальный (*A. saxatile* Worosch. et Vorobiev), кроме односторонне цилиндрического конечного соцветия, совсем как у типового экземпляра (LE) борца ялусского, имеет почти лежачий стебель, а цветоножки отстояще волосистые, благодаря чему он тоже некоторое время принимался за борец ялусский [3], но у борца скального листья, как и у борца пазухоцветкового, разделены далеко не до основания пластинки, а нектарники с еще более узкой пластинкой. Борец скальный и борец пазухоцветковый лишь конвергентно сходны по габитусу с борцом ялусским. Оба они принадлежат к группе борца Шукина (*A. sczukinii* Turcz.), в то время как борец таежный и борец ялусский – к группе борца Кузнецова. Борец таежный хорошо отличается от борца ялусского не только морфологически, но имеет также обширный обособленный ареал (главным образом на Сихотэ-Алине, на север до Тернея), поэтому они не могут считаться одним видом. В связи с чем находку настоящего борца ялусского в заповеднике "Кедровая падь" следует считать новинкой для флоры Дальнего Востока. Приводим его рисунок с деталями (рисунок, а–е).

Интересно отметить, что в заповеднике "Кедровая падь" обнаруживалось довольно много других уникальных находок корейско-маньчжурских видов, например, *Carex lasiolepis* Franch., *Clematis koreana* Kom., *Viola albida* Palib., *V. boissieuana* Makino, *V. rossii* Hemsl., *Halosciastrum melanotilingia* (Boissieu) M. Pimen. et V. Tichomir., *Primula saxatilis* Kom., *Trigonotis nakaii* Nara и др.

Достоверная синонимика нового для флоры России вида:

Aconitum jaluense Kom. 1901, Труды С.-Петербур. Бот. Сада, 18: 439; 1903, *ibid.* 22 : 257 – *A. proliferum* Nakai, 1935, Rep. First Sci. Exped., Manch. 4. 2 : 150. – *A. pseudoproliferum* Nakai, 1937, Journ. Jap. Bot. 13 : 397. Борец ялусский.

Единственное известное в России местонахождение: Приморский край, Хасанский район, заповедник "Кедровая падь", среднее течение реки Кедровки, край пихтарника в долине реки, 26.09.1977, собр. В.В. Макаров (МНА).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Комаров В.Л., Клубукова-Алисова Е.Н. Определитель растений Дальневосточного края. Л.: Изд-во АН СССР, 1931. 622 с.
2. Штейнберг Е.И. Род *Aconitum* L. // Флора СССР. М.: Л.: Изд-во АН СССР, 1937. Т. 7. С. 183–236.
3. Ворошилов В.Н. Определитель растений советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. 672 с.

Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, Москва

Summary

V. N. Voroshilov, V.V. Makarov, N.A. Shevureva.
Aconitum jaluense in the Russian Far East

The finding of *Aconitum jaluense* – a new species for the flora of Russia, is reported. The only known habitat of this species in Kedrovaya Padj Reserve, Primorsky kraj (region), is described.

УДК 581.9:582.992

© А.А. Колаковский, 1993

ГОРНЫЕ СИСТЕМЫ ЗАПАДНОЙ ЕВРАЗИИ, КАК КРУПНЕЙШИЙ ЦЕНТР ЭВОЛЮЦИИ КОЛОКОЛЬЧИКОВЫХ

А.А. Колаковский

До настоящего времени все еще мало четких определений типичной экологической природы наиболее крупного рода *Campanula*, не говоря о всех 63 родах семейства. Экологическая природа этого вида широка, виды колокольчика встречаются в лесах, кустарниковых зарослях, на лугах и в степях, на высокогорных лугах и альпийских коврах и даже в полупустынях и пустынях, но многие своеобразные виды произрастают на известняковых скалах [1]. В данной в общем правильной формулировке, однако, как и в других [2], на первый план не выдвинута наиболее характерная скальная стадия, обусловившая основное направление экоморфогенеза: орео- и литофлорогенез как в пределах рода *Campanula*, так и во многих других родах семейства. Причин этому много, и в первую очередь необычайная скудность сведений по экономической характеристике отдельных видов и монотипных родов в работах по систематике и географии колокольчиковых вообще. Кроме этого, крайне важного элемента экоморфогенеза в процессе эволюции таксонов различного ранга в сем. колокольчиковых, вторым, связанным с ним, являются данные по ареалогии и эндемизму как родов, так и видов колокольчиковых, главным образом в пределах евразийской части средиземногорной области [3–6].

Если раньше отмечалось всего 40 видов в сем. колокольчиковых [2], то в настоящее время мы насчитываем их 63. Это произошло главным образом в результате разукрупнения гетерогенного рода *Campanula* при выделении новых монотипных и олиготипных родов. В настоящее время в северном полушарии отмечено 48 родов колокольчиковых, или 76%, а в южном – 15 родов, или 24%.

На европейском континенте, где отмечено преобладание числа родов семейства, географическое распределение последних намечается следующим образом:

I. Западно-евразийское крыло средиземногорной области, включая Макаронезию – 30 родов, или 62,5%: *Annaea* – 1 вид, *Azorina* – 1, *Brachycodonia* – 1, *Canarina* – 3, *Diosphaera* – 1, *Echinocodon* – 1, *Edraianthus* – 20, *Favratia* – 1, *Feeria* – 1, *Gadellia* – 1, *Hemispheera* – 10, *Jasionella* – 1, *Megalocalyx* – 3, *Muchlbergella* – 1, *Musshia* – 1, *Mzymtella* – 1, *Petkovia* – 1, *Petromarula* – 1, *Physoplexis* – 1, *Phyteuma* – 20, *Pseudocampanula* – 1, *Roucella* – 3, *Sachokiella* – 1, *Sicyodon* – 1, *Symphyandra* – 1, *Theodorovia* – 1, *Tracheliopsis* – 1, *Thachelium* – 1, *Zeucandra* – 2.

II. Восточно-евразийское крыло средиземногорной области, примерно от Афганистана до Тихого океана, – 12 родов, или 25%: *Astrocodon* – 2, *Codonopsis* – 40, *Криптокодон* – 1, *Cylindrocarpa* – 1, *Hanabusaya* – 1, *Hyssaria* – 1, *Leptocodon* – 1, *Ostrowskia* – 1, *Peracarpa* – 2, *Platycodon* – 1, *Popoviocodonia* – 2, *Sergia* – 2.

III. Широко евразийско-средиземногорные, а также с более широкими иррадиация-

ми – 6 родов, или 12,5%: *Adenophora* – 50, *Asyneuma* – 20, *Campanula* – 285, *Jasione* – 5, *Legousia* – 5, *Neocodon* – 40.

Как видно из списка, почти все рода семейства, встречающиеся в северном полушарии, кроме нескольких, сконцентрированы в горных системах евразийского континента – 77,5%. Совершенно сходные также данные по географии видов рода *Campanula*. При общем числе 285 видов в западно-евразийском крыле области их насчитывается 255 видов, или 89%. Таким образом, проценты эндемичных видов и родов по одному наиболее крупному роду почти совпадают. На североамериканском континенте отмечено только 8 эндемичных родов при общем числе 20 видов [7].

По отдельным регионам западно-евразийского Средиземногорья виды рода *Campanula* распределяются следующим образом:

Область распространения	Число видов	
	шт.	%
Южное побережье Средиземного моря, в основном Атласские горы	18	7
Европейские Альпы (от Крыма и Балкан до Пиренеев)	116	45,6
Кавказ	53	20,8
Анатолия и прилегающие территории	68	26,6

При этом особенно важным показателем специфичной горной экологии рода является то, что на скалистых экотопах произрастает 202 вида, или 79,2%, из них только на известняках – 103 вида, или 50,9%. Надо полагать, что эти показатели по литофилии, несомненно, возрастут в результате накопления сведений по экологии неизученных еще в этом отношении видов.

Исключительное тяготение колокольчиковых и особенно видов рода *Campanula* к скалистым экотопам, в том числе к известняковым, не является исключением в общем процессе эволюции других цветковых в Средиземногорной области, в данном случае в ее западно-евразийском крыле.

Наглядным подтверждением этой закономерности являются виды рода *Rhamnus* из секции *Eurhamnus* [8], или секции *Rhamnus* в современной трактовке. В этой секции насчитывается 12 видов, распространенных от Афганистана, Малой Азии и Кавказа до Пиренейского полуострова и Атласских гор. Для всех видов секции дается одна четкая экологическая характеристика – в основном скалы (трещины), преимущественно известняковые, от 100 д 2000, реже 4000 м над ур. моря. Не менее показательным примером являются виды этого же рода из секции *Alaternus*. Все ее 8 видов – обитатели склонов, преимущественно известняковых, но только в нижних горных поясах Западного Средиземногорья, до 1000 м над ур. моря. Отметим также попытку В. Вента [9] выделить все виды секции *Rhamnus* в особый род *Oreohertzogia* Vent, географию рода наглядно иллюстрируя картами ареалов. Таким образом, независимо от того, в каком бы таксономическом ранге мы рассматривали отмеченную естественную группу видов, важным является то, что их эволюция явно эколого-морфогенетическая и ее нужно относить к категории лито- и ореофлорогенеза, так как вся эта группа теснейшим образом связана с жизнью на скалах евразийского Средиземногорья. В.И. Грубов [8] ее эволюцию определяет как ксеро- и криоморфогенез в горных условиях, начиная с миоцена. Как видно, эти определения экоморфогенеза в общем совпадают с нашими.

Подобные сходные эколого-географические, вероятно, также и исторические закономерности в роде *Campanula* отмечаются и в других средиземногорных родах. Известную аналогию в этом отношении представляет более ксерофитизированный, исключительно горный род *Acantholimon* Boiss. [10]. Этот род представлен 150 узкоэндемичными видами, распространенными только в пределах от Южной Греции и о-ва

Крит до Западного Тибета и Восточного Тянь-Шаня, на высоте до 2500, реже 4000 м над ур. моря. Интересно, что подобной закономерности подчиняются также многие другие рода семейства.

Колокольчиковые, особенно род *Campanula*, в меньшей степени подверглись ксерофитизации и не являются характерными членами так называемого средиземноморского маквиса в широком смысле [11] или аналогичному чапарралю в Северной Америке. По существу, это типы склерофильно-кустарниковой растительности горной флоры, приспособившиеся к средиземноморскому климату. Они возникли из состава вечнозеленых лавровых лесов еще в эоцене. В позднем плиоцене и особенно в четвертичном периоде, когда усилилось горообразование и увеличилось число эдафических факторов, они стали приобретать ландшафтное значение [12]. Таким образом, по новейшим данным развитие ксерофильных флор или их первичных типов не связывается с существованием особой области так называемой древнесредиземноморской флоры.

В заключение следует отметить, что выяснение экотопологических закономерностей в отдельных родах цветковых растений, с привлечением количественных показателей, представляет довольно надежный метод для выявления центров их эволюции, особенно в пределах средиземногорной области [3]. Это в свою очередь обеспечивает возможность более целенаправленной охраны соответствующих локализованных в этих центрах генофондов растительного мира, нередко представленного в виде уникальных паритетов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Жизнь растений М.: Просвещение, 1981. Т. 5, ч. 2. 512 с.
2. Федоров Ан.А. Флора СССР. М.: Л.: Изд-во АН СССР, 1957. Т. 24. 502 с.
3. Колаковский А.А. Средиземногорная область — арена эволюции цветковых в северном полушарии // Сообщ. АН Грузии. 1991. Т. 141, № 1. С. 157—160.
4. *Domboldt J.* Flora of Turkey. Edinburgh: Univ. press, 1978. Vol. 6, 89 P.
5. *Greuter W., Burdet H.M., Long G.* Med-checklist. Geneve, 1984. 330 p.
6. *Tutin T.O., Heywood V.N. et al.* Campanulaceae // Flora Europaea. Cambridge: Univ. press, 1965. Vol. 4. P. 74—102.
7. *Shetler S.G.* A checklist and key to the species *Campanula* native or commonly naturalized in North America // *Rhodora* 1963. Vol. 65, N 764. P. 319—337.
8. Грубов В.И. Монографический обзор рода *Rhamnus* L. s. 1. // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. 1. 1949. Вып. 8. С. 243—423.
9. *Vent W.* Über die Evolutionstendenzen in der Gattung *Oreoherzogia* W. Vent // *Biol. Beitr.* 1962. Bd. 1, H. 3. S. 204—210.
10. Линчевский И.А. Флора СССР. М.: Л.: Изд-во АН СССР. 1937. 388 с.
11. Ильинский А.П. Растительность земного шара. М.: Л.: Изд-во АН СССР, 1937. 458 с.
12. *Axelrod D.* Age and origin of chaparral // *Natur. Hist. Mus. Los Angeles County. Sci. Ser.* 1989. N 34. P. 7—19.

Сухумский ботанический сад АН Грузии

Summary

A.A. Kolakovsky. Mountain system of Western Eurasia as the largest centre of evolution in Campanulaceae

In the Western Eurasiatic part of the Mediterranean mountainous floristic region there are concentrated 75% genera of Campanulaceae, together with nearly 90% species of *Campanula*. This data confirms the existence of the largest mountainous centre evolution of the Campanulaceae.

К СИСТЕМАТИКЕ УЗКОЛИСТНЫХ РДЕСТОВ СЕКТ. GRAMINIFOLII FRIES НИЖНЕГО ПОВОЛЖЬЯ

Г.Ю. Клинкова

При обработке материалов по рдестам Sect. Graminifolii Fries, собранных автором в ходе флористического обследования водоемов Нижнего Поволжья, обнаружались образцы некоторых видов, имеющие существенные отличия от соответствующих описаний, приводимых в отечественных "Флорах". Были проведены специальные наблюдения в природе и исследование гербарных материалов для выяснения таксономической значимости этих морфологических особенностей и определения статуса обнаруженных форм.

Отличием нижеволжских растений *Potamogeton acutifolius* Link, габитуально вполне типичных для этого вида, является крайне слабая выраженность боковых жилок в листьях и отсутствие железок у основания листьев. Последний признак фигурирует в описании "загадочного" вида *P. henningii* A. Benn. [1], описанного из низовьев Дона и сочетающего в своем строении признаки *P. acutifolius* и *P. compressus* L. Однако у исследованных образцов, кроме указанных отличий, не удалось обнаружить каких-либо других отклонений в сторону *P. compressus*, сближающих их с *P. henningii*. Имеющиеся отличия, скорее всего, находятся в пределах фенотипической изменчивости *P. acutifolius*, соответствуют одной из его разновидностей и должны быть учтены в определительных ключах.

Не вполне типичны и образцы *P. friesii* Rupr., собранные в водоемах региона: их листья нередко имеют обкладку из воздухоносных клеток вдоль средней жилки. Признак с обкладками широко не используется в определительных ключах и рассматривается как один из надежных, но для *P. friesii* в последней обработке для европейской части СССР [2] он прямо отрицается. В то же время других существенных морфологических отличий у нижеволжских образцов *P. friesii*, которые бы позволили рассматривать эту форму в качестве таксона более высокого ранга, не было обнаружено, если не считать того, что и два других признака, приводимых в ключах для данного вида (наличие железок у основания листьев и двух лопастей на прилистниках), у наших образцов являются факультативными. Очевидно, что столь изменчивые признаки не могут быть использованы для надежной идентификации образцов.

Весьма проблематична и таксономическая ценность признака с обкладками и при разграничении близких видов *P. pusillus* и *P. berchtoldii* Fieb. Примерно половина нижеволжских образцов *P. pusillus*, у которого по описанию [2] обкладки в листьях должны отсутствовать, имеет вполне отчетливые 1–2 ряда лакун вдоль средней жилки листьев. При этом другие признаки этого вида (сросшиеся прилистники, прерванное соцветие, форма плодиков) вполне выдерживаются. Наличие лакун, впрочем, не является особенностью только нижеволжских растений *P. pusillus*, но было отмечено и у американских образцов этого вида [3, 4].

В то же время в водоемах Нижней Волги были обнаружены растения, хоть и проявляющие близкое родство с *P. pusillus*, но отличающиеся от последнего целым комплексом признаков, как количественных, так и качественных. Они описываются в качестве самостоятельного вида.

Potamogeton skvortsovii Klinkova sp. nov.¹

Perennis. Caulis cylindricus, filiformis, 60–80 (100) cm longus 0,2–0,4 (–0,5) mm crassus, vulgo ramosus praesertim in parte superiore, rami axillares abbreviati. Folia anguste linearia, setiformia, olivaceo-viridia, (1–)1,5–2(–3,5) cm longa (0,3–)0,4–0,7(–0,8) mm lata, apice sensim acuminata interdum breviter mucronata, 1–3 nervia; nervi laterales vix visibiles, saepe desunt; folia novella ramorum axillarum nervi mediani loco lacunis tantum praedita. Stipulae pallidae fuscidulae, 2–2,5(–3) mm longae. Pedunculi 1–1,5(–2) cm longi, caule paulo crassiores. Inflorescentia 0,4–0,5(–0,7) cm longa, verticillis 2–3-floris duobus. Carpella fuscidulovirdula, 1,5–2 mm longa, 1,2–1,5 mm lata, maxime lata in parte media, faciebus lateralibus convexis nec concavis; stylodio brevi recto lineam medianam fruticuli continuantem; stigma stylodio circiter aequale.

Typus: In viciniis urbis Volgograd, prope pag. Sredniaja Akhtuba, in locis vadosis fluvii Akhtuba et lacusculis adjacentibus, 13.08.1991 G. Klinkova, T. Rybnikova (MHA).

Paratypi: Prov. Volgogradensis, distr. Oktiabrskij, prope pag. Abganerovo, in alveo fluminis Aksaj, 18.07.1990, G. Klinkova (MHA); Prov. Orenburgensis, distr. Orskij, ad orientem ab pago Mozharovo, flumen Akdzhar, 17.09.1927, B. Fedtchenko, N. Gontcharov (LE); Desertum trans fluv. Ural, 18.08.1857, E. Borszczow (LE); Alma-Ata prov., Balkhachskij distr., delta fluminis Ili, lacus Kara-Kul, prope pag. Sarykumib, 17.07.1957, W.M. Katanskaja (LE). Songaria, Alakul, 15.07.1840, Schrenk (LE); Semiretchenskaja prov., Pischpekskij distr., inter pag. Vasilievka et ostio fluv. Ala-Artcha, 21.08.1916, J et T. Zinserling (LE).

Affinitas. P. pusilli affinis, sed habet: verticilla floralia minora compactius disposita; fruticula latitudine maxime in parte media, faciebus lateralibus convexis, stylodio brevi recto centaliter disposito-contrario fruticula latitudine maxima in parte superiore, facie laterali concava, stylodio longiore curvato lateraliter disposito apud P. pusillus.

Habitat in aquis subfluentibus aut stagnantibus, dulcibus aut subsalis regionum Volgae Inferioris, Kasakhsaniae et Asiae Mediae.

Многолетник. Стебель цилиндрический, нитевидный, 60–80(–100) см длиной, 0,2–0,4(–0,5) мм в диаметре, сильно ветвистый, в верхней части с большим количеством коротких пазушных побегов. Листья узколинейные, щетиновидные, на верхушке постепенно заостренные, иногда с коротким остроконечием, (–1)1,5–2(–2,5) см длиной и (0,3–)0,4–0,7(–0,8) мм шириной, с 1–3 жилками; боковые жилки едва заметны, часто отсутствуют, главные жилки в молодых листьях боковых побегов замещены системой лакун. Прилистники светлые, слегка буроватые, 2–2,5(3) мм длиной. Цветоносы 1–1,5(2) см длиной, немного толще, чем стебель. Соцветие 0,4–0,5(0,7) см длиной, из двух сближенных, редко слегка расставленных 2–3-цветковых мутовок. Плодики буровато-зеленые, 1,5–2 мм длиной, 1,2–1,5 мм шириной, с наибольшей шириной в центральной части и выпуклыми боковыми поверхностями без впадин; стилодий короткий и прямой, расположен вдоль средней линии плодика; рыльце приблизительно равно по размеру стилодию (рис. 1).

Тип: Окрестности г. Волгограда, п. Средняя Ахтуба, на мелководьях р. Ахтубы и в прилежащих водоемах, 13.08.1991, Г. Клинкова, Т. Рыбникова (MHA).

Паратипы: Волгоградская обл., Октябрьский р-н, п. Абганерovo, русло р. Аксай, 18.07.1990, Г. Клинкова (MHA); Оренбургская обл., Орский р-н, к востоку от п. Можарово, р. Акдзар, 17.09.1927, Б.А. Федченко, Н.Ф. Гончаров (LE); Desertum trans fluv. Ural, 18.08.1857, E. Borszczow (LE); Алма-Атинская обл., Балхашский р-н, дельта р. Или, оз. Кара-Куль близ п. Сарыкумиб, 17.07.1957, В.М. Катанская (LE); Songaria, Alakul, 15.07.1840, Schrenk (LE); Семиреченская область, Пишпекский уезд, между Васильевкой и устьем р. Ала-Арчи, заводь в пойме р. Чу, 21.06.1916, Ю. и Т. Пинзерлинг (LE).

¹ Назван в честь А.К. Скворцова, в течение многих лет занимающегося изучением флоры Нижнего Поволжья.

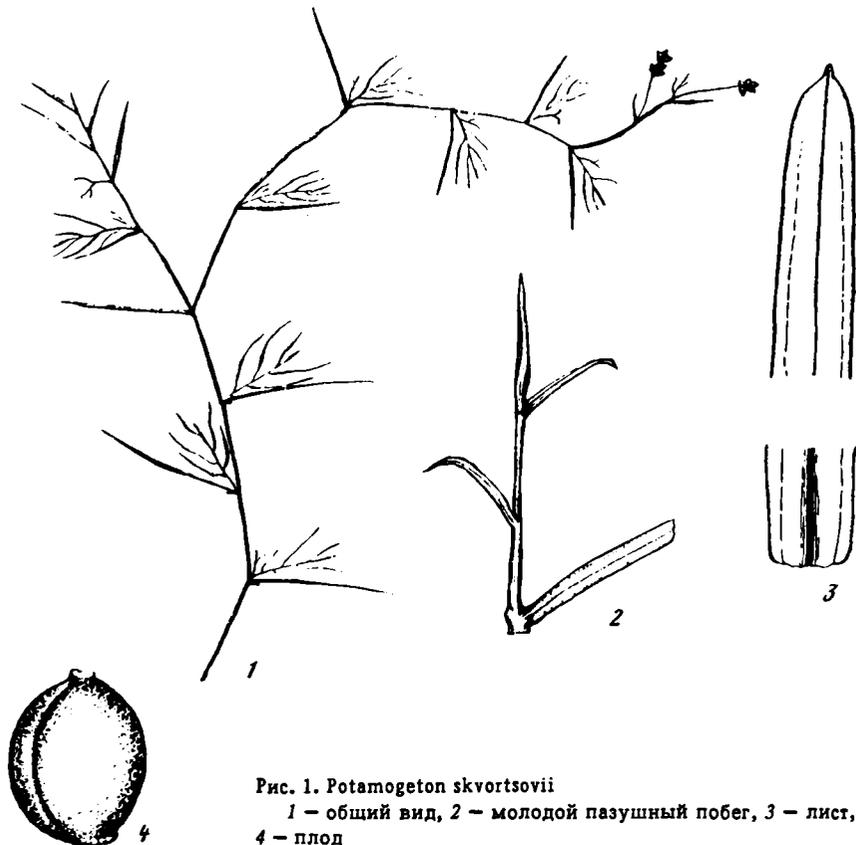


Рис. 1. *Potamogeton skvortsovii*

1 — общий вид, 2 — молодой пазушный побег, 3 — лист, 4 — плод

Родство. Близок к *P. pusillus* L., от которого отличается сближенностью и меньшими размерами цветочных мутовок, плодиками, наиболее широкими в центральной части, с выпуклыми боковыми поверхностями и центральным расположением прямого стилодия (у *P. pusillus* плодики наиболее широкие в верхней части, имеют ямку на боковых поверхностях и изогнутый стилодий, смещенный в сторону от средней линии).

Обитает в слабoproточных и стоячих, пресных и слабосоленоватых водоемах Нижнего Поволжья, Казахстана и Средней Азии (рис. 2).

Образцы, которые относятся к *P. skvortsovii*, обычно определялись как *P. pusillus* в связи с отсутствием железок у основания листьев, слабой выраженностью, а чаще отсутствием каймы лакун вдоль средней жилки листа и благодаря наличию сросшихся прилистников. Однако эти виды отличаются по целому ряду существенных признаков. Кроме уже указанных особенностей в строении соцветий и плодиков, при различении этих таксонов, особенно в полевых условиях, весьма показательны и признаки вегетативных органов. *P. skvortsovii* в водоемах с незначительно изменяющимся уровнем воды имеет сильно ветвистые в верхней части стебли, с многочисленными (почти в каждом узле) короткими пазушными побегами своеобразного строения. Молодые листья этих побегов не плоские, но вальковатые, жесткие, часто назад изогнутые, длинно и тонко заостренные, боковые жилки в них отсутствуют, а центральные замещены многорядной системой лакун. Все листья почти не спадают при вынимании из воды. Стебли у *P. pusillus* если и ветвятся, то преимущественно в

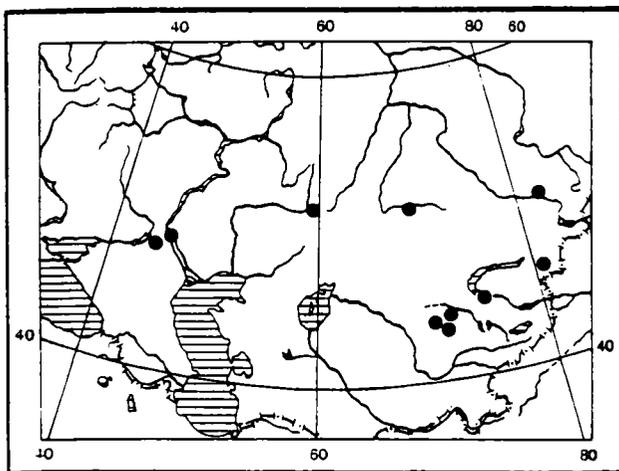


Рис. 2. Распространение *Potamogeton skvortsovii*

нижней части, листья, даже в молодом возрасте, плоские и имеют, как минимум, хорошо выраженную центральную жилку, при вынимании из воды спадаются.

С учетом приведенных данных по особенностям морфологии узколистных рдестов Sect. *Graminifolii* Fries в водоемах Нижнего Поволжья был составлен ключ для определения видов этой группы.

Ключ для определения рдестов Sect. *Graminifolii* Fries Нижнего Поволжья

1. Листья с многочисленными механическими субэпидермальными продольными волокнами между жилок; стебли плоские 2
- + Листья без субэпидермальных волокон, стебли не плоские 3
2. Стебель б.м. крылатый; листья с остроконечием; цветоносы значительно длиннее соцветия *P. compressus*
- + Стебель не крылатый; листья длинно заостренные; цветоносы по длине приблизительно равны соцветиям *P. acutifolius*
3. Листья приблизительно равны по ширине стеблю, щетиновидные, длинно и тонко заостренные; плодики с бугорчатой спинкой *P. trichoides*
- + Листья шире стебля; плодики без бугорчатой спинки 4
4. Прилистники, не сросшиеся при основании 5
- + Прилистники у основания, сросшиеся в трубку 6
5. Листья тупые с едва заметным остроконечием, 2–4 мм шир.; цветоносы и соцветия приблизительно равны по длине; плод с килем или гребнем *P. obtusifolius*
- + Листья коротко заостренные, до 2 мм шир.; цветоносы заметно длиннее соцветия; плод без киля *P. berchtoldii*
6. Большинство листьев на растении с 5 отчетливыми жилками; цветоносы булавовидные *P. friesii*
- + Листья с 1–3 жилками; цветоносы цилиндрические 7
7. Все листья с 3 отчетливыми жилками; плодики с изогнутым стилодием (носиком), их наиболее широкая часть выше середины *P. pusillus*
- + Боковые жилки в листьях отсутствуют или едва видны; плодики с прямым коротким носиком, их наиболее широкая часть близ середины *P. skvortsovii*

1. Юзенчук С.В. *Potamogeton* L. // Флора СССР. Л.: Изд-во АН СССР, 1934. Т. 1. С. 230–261.
2. Мязмерс А.А. *Potamogeton* L. // Флора европейской части СССР. Л.: Наука, 1979. Т. 4. С. 176–192.
3. Fernald M.L. The linear-leaved North American species of *Potamogeton* section *Axillares* // Mem. Amer. Acad. Sci. 1932. Vol. 17. P. 1–183.
4. Haynes R.R. A revision of North American *Potamogeton* subsection *Pusilli* (*Potamogetonaceae*) // *Rhodora*. 1974. Vol. 76. P. 564–649.

Волгоградский государственный педагогический институт

Summary

G.Y. Klinkova. A contribution to the taxonomy of *Potamogeton* sect. *Graminifolii* in the Lower Volga region

Some morphological peculiarities of *Potamogeton* sect. *Graminifolii* from the Lower Volga region are considered. A new species *Potamogeton skvortsovii* from the Lower Volga region reservoirs of Kazakhstan is described and key to the species of the area is provided.

УДК 582.475.2

© В.Д. Фролов, 1993

ЗНАЧЕНИЕ ПРИЗНАКОВ ВЕГЕТАТИВНЫХ ОРГАНОВ ВО ВНУТРИВИДОВОЙ СИСТЕМАТИКЕ ЕЛИ АЯНСКОЙ

В.Д. Фролов

Вопрос об объеме, таксономическом положении и номенклатуре ели аянской остается до сих пор дискуссионным [1, 2]. За 150-летний период систематиками выделено на территории Дальнего Востока 6 видов плоскохвойных елей (секция *Casicta* Mayr): *Picea jezoensis* (Siebold et Zucc) Carr., *P. ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr., *P. microsperma* (Lindl.) Carr., *P. hondoensis* Mayr, *P. kamtschatkensis* Lacass. и *P. komarovii* V. Vasil. Одни авторы понимают эту группу широко, объединяя все дальневосточные формы плоскохвойных елей в один полиморфный вид [3–12], другие отмечают для региона ряд мелких самостоятельных видов [13–15].

Очевидно, что только изучение популяционной изменчивости диагностических признаков в разных частях ареала позволит определить объем и границы изучаемого вида.

Деление плоскохвойных елей (как и елей вообще) на виды и внутривидовые таксоны основано на особенностях строения генеративных органов. Однако при описании некоторых видов далеко не последняя роль отводилась признакам вегетативных органов. Мы попытались оценить таксономическую значимость этой группы признаков. Была изучена изменчивость ели аянской в 11 ценопопуляциях на территории горной системы Сихотэ-Алинь.

Форма верхушки хвои. При первоописании дальневосточных елей секции *Casicta* систематиками было обращено внимание на такой признак, как окончание хвои. Так, для *P. jezoensis* характерна хвоя с тонким, сильно вытянутым остроконечием [13]. У *P. hondoensis* верхушка хвои притупленная или с еле заметным кончиком [16]. Для других плоскохвойных елей авторы отмечают хвою с короткоостроконечной верхушкой.

Изучение изменчивости этого признака на территории Сихотэ-Алинь показало, что в каждой исследованной популяции, а иногда и в пределах кроны отдельного дерева встречаются три формы хвои: с округло-притупленной верхушкой, с небольшим

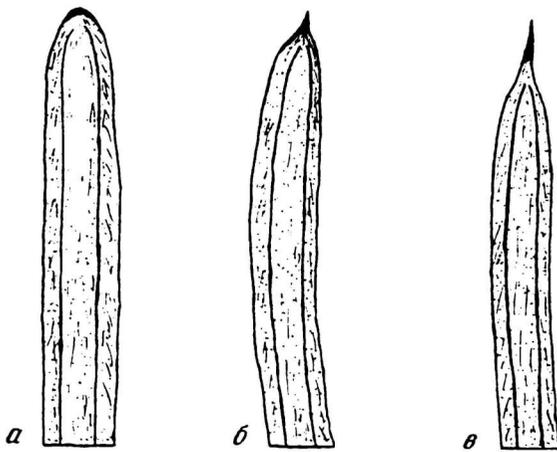


Рис. 1. Вариации хвои ели аянской

а — хвоя с округленно-притупленной верхушкой, *б* — с остроконечием, *в* — с оттянуто-заостренной верхушкой

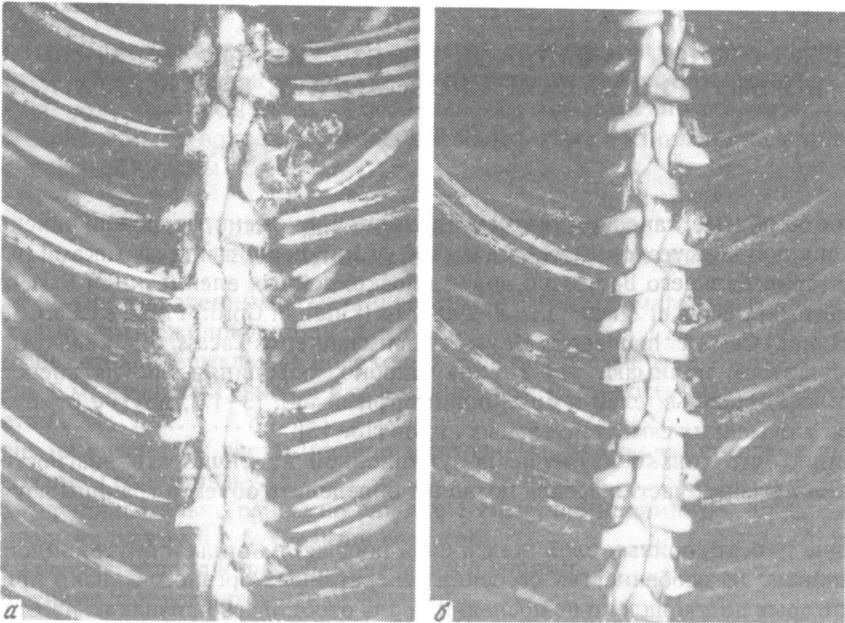


Рис. 2. Молодые побеги ели аянской

а — с опушением, *б* — без опушения

остроконечием и хвоя с оттянуто-заостренным окончанием (рис. 1). Встречаемость той или иной формы зависит от действия экологических факторов, прежде всего от светового режима. Уменьшение интенсивности света ведет к формированию хвои с сильно заостренной или оттянутой верхушкой, в результате чего хвоя заостренной формы характерна для побегов в нижней части кроны, а также для молодых экземпляров, растущих под пологом леса. Снизу вверх по кроне заостренность хвои уменьшается и окончание приобретает более или менее округлую форму. Таким образом,

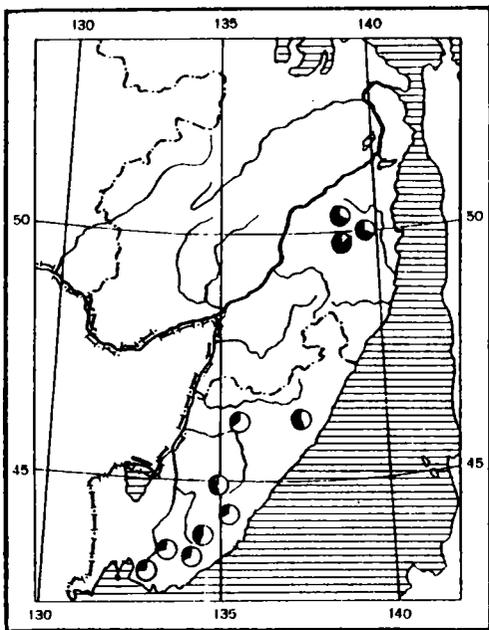


Рис. 3. Частота встречаемости особей с опушенными (1) (черный сектор) и неопушенными (2) (белый сектор) побегами в популяциях ели аянской

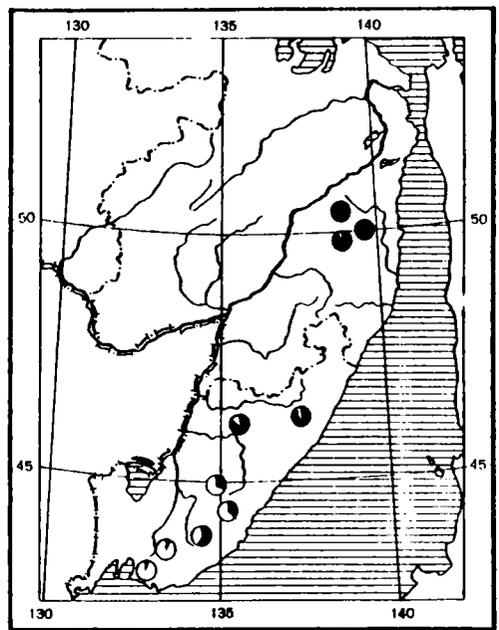


Рис. 4. Встречаемость особей с желтыми (1) (белый сектор) и коричневыми (2) (черный сектор) побегами в популяциях ели аянской

даже в пределах дерева можно выделить две формы хвои, что говорит о невозможности использования этого признака в качестве диагностического.

Опушенность и окраска молодых однолетних побегов. В каждой популяции ели аянской встречаются особи с различной степенью опушения. При выделении вариаций мы не учитывали интенсивности опушения и отмечали лишь крайние варианты: с опушенными (*f. pubescens*) (рис. 2, а) и голыми (*f. nuda*) (рис. 2, б) побегами. В популяциях Южного и Среднего Сихотэ-Алиня частота встречаемости обеих вариаций практически не изменяется (рис. 3). Чаще встречаются экземпляры с голыми побегами (около 60%), реже – опушенные формы, частота которых в среднем составляет 35%. В низовьях Амура доля опушенных форм значительно увеличивается и достигает 75–80%. Зона резкой флуктуации признака проходит примерно по границе Средне-го и Северного Сихотэ-Алиня.

Окраска молодых побегов ели варьирует от светло-желтой до темно-коричневой. Для удобства изучения популяционной структуры мы выделили только две альтернативные вариации – желтую (*f. gilva*) и коричневую (*f. brunnea*). Промежуточные формы в зависимости от интенсивности окраски относили либо к одной, либо к другой вариации. В отличие от опушенности этот признак на территории Приморья проявляет клинальный характер варьирования (рис. 4). С юга на север встречаемость коричневой вариации несколько возрастает, а особей с желтой окраской побегов – падает. На границе Приморского и Хабаровского краев происходит слом клины в частотах встречаемости форм с резкой окраской побегов – доля коричневой вариации резко возрастает. В северной половине Сихотэ-Алиня наблюдается абсолютное преобладание коричневой формы (от 96 до 100%).

Опушенность и окраска побегов не зависят от возрастного состояния деревьев. Не наблюдается зависимости этих признаков и от экологических особенностей место-

произрастания ели. Отсутствие отмеченных закономерностей говорит о сравнительно высокой генетической обусловленности выделенных вариаций.

Окраска и степень опушенности побегов явились диагностическими признаками при описании двух видов елей секции *Casicta*: *P. hondoensis* и *P. kamtschatkensis*. Коричневый цвет молодых побегов явился диагностическим признаком ели хондской [16], а наличие трихом на побегах дало основание для выделения в самостоятельный вид ели камчатской [17]. Считаем, что высокая встречаемость во всех исследованных популяциях как опушенных, так и неопушенных форм, а также особей как с желтыми, так и с коричневыми побегами показывает на необоснованность использования этих признаков в качестве фенетических маркеров вида. Однако в биосистематических исследованиях данные о частоте встречаемости этих форм могут быть полезны для выявления более мелких по масштабу таксономических единиц.

Листовые подушечки. Листовой подушечкой называют вырост коры, в котором можно выделить продолговатое основание и приподнимающийся над ним стебелек. На конце стебелька находится листовой рубец – место прикрепления хвои. Стебельки листовых подушечек ели аянской имеют характерный изгиб, и потому располагаются под определенным углом к побегу. Направление этого изгиба считалось хорошим диагностическим признаком елей секции *Casicta*. Так, ель хондская и ель мелкосеменная (по описанию авторов) отличаются косо вверх направленными стебельками, у ели Комарова стебельки листовых подушечек направлены горизонтально в сторону, *P. ajanensis* s. str. характеризуется листовыми подушечками, изогнутыми косо вниз. Некоторые авторы считают изменчивость данного признака следствием интрогрессивной гибридизации [18].

Наши исследования показали, что в пределах одного дерева и даже одного побега можно выделить листовые подушечки с различным изгибом стебелька: на нижней стороне побега они изогнуты либо в сторону, либо вниз, с противоположной стороны побега – направлены косо вверх (рис. 5). В данном случае мы имеем дело с явлением фототропизма: ориентация стебелька зависит от направления световых лучей. Листовые подушечки на побегах в нижней части кроны отличаются от листовых подушечек с верхней части кроны лишь менее выпуклыми и сильно вытянутыми в длину основаниями.

Таким образом, листовые подушечки ели аянской имеют продольно вытянутое, слегка выпуклое основание и изогнутый стебелек, на конце которого находится листовой рубец ромбической формы. Ориентация изгиба стебелька полностью зависит от положения листовой подушечки на побеге и поэтому не может служить признаком-маркером ни на уровне вида, ни на уровне внутривидовых таксонов.

Структура корки (ритидома). Систематики не заостряли внимание на этом признаке, считая, что различия в структуре корки – результат возрастной изменчивости. Возрастная изменчивость, безусловно, влияет на форму корки. В процессе онтогенеза увеличивается диаметр дерева, что ведет к изменению ритидома: усиливается чешуйчатость и трещиноватость. Эта закономерность позволила использовать внешние признаки корки для определения возраста ели аянской [19]. В своей работе мы учитывали возрастную изменчивость признака и описание морфологических особенностей коры проводили только на спелых деревьях VII класса возраста и выше. Несмотря на большой возраст деревьев в ряде популяций отмечен высокий процент гладкокорых особей (до 60%), что указывает на значительную долю генотипической составляющей этого признака. Считаем, что вариации ели по структуре ритидома могут служить фенами и маркировать своей частотой отдельный внутривидовой таксон. По этому признаку нами выделено четыре основные формы ели:

гладкокорая (f. *laevicortea*) – поверхность корки гладкая или слабошероховатая, по виду напоминает кору пихты;

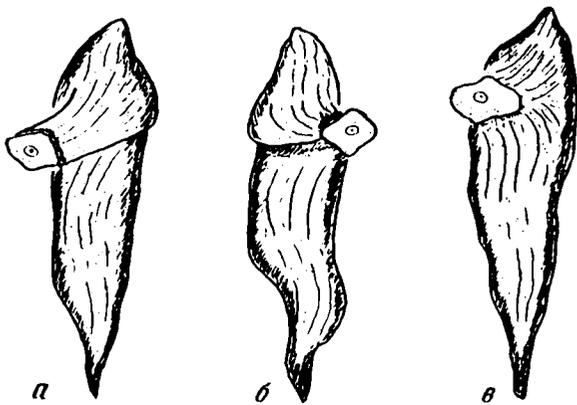


Рис. 5. Листовые подушечки ели аянской
а, б – с нижней стороны побега, в – с верхней стороны

мелкочешуйчатокорая (*f. microsquamosocortea*) – поверхность ствола покрыта чешуями 1–2(3) см в диаметре;

крупночешуйчатокорая (*f. macrosquamosocortea*) – чешуи крупные, от 2 до 5 см в диаметре;

продольнотрещиноватокорая (*f. rimosocortea*) – поверхность ствола в продольных трещинах [20].

Помимо основных форм ели в природе можно отметить ряд промежуточных вариаций, существование которых обусловлено действием ненаследственных факторов, в частности – возрастной изменчивостью. При изучении структуры популяций промежуточные формы отдельно не выделялись. Их относили к той или иной основной вариации.

Частота встречаемости указанных выше форм ели в изученных популяциях различна. Для популяции ели в юго-восточной части Сихотэ-Алиня, а также для ряда популяций в районе Нижнего Амура, характерна повышенная встречаемость гладкокорных вариаций. На западных отрогах Сихотэ-Алиня и вдоль центрального хребта возрастает процент чешуйчатокорых и продольнотрещиноватых форм. Гладкокорые вариации в этом районе практически отсутствуют.

Таким образом, при внутривидовой диагностике следует отдавать предпочтение устойчивым к модифицирующему влиянию среды признакам – структуре корки, окраске молодых побегов и их опушенности. Лабильные признаки (форма верхушки хвои, ориентация стебелька листовой подушечки) не являются надежными для таксономических суждений. Использование любого из изученных признаков в видовой систематике считаем необоснованным.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Манько Ю.И. Ель аянская. Л.: Наука, 1987. 280 с.
2. Манько Ю.И. Ель на советском Дальнем Востоке и некоторые задачи ее изучения // Ель на Дальнем Востоке. Владивосток: ДВО АН СССР, 1987. С. 3–14.
3. Комаров В.Л. Флора Маньчжурии. СПб., 1901. Т. 1. 559 с.
4. Комаров В.Л., Клобукова-Алисова Е.Н. Определитель растений Дальневосточного края: В 2 ч. Л.: Изд-во АН СССР, 1931–1932. 1175 с.
5. Васильев Я.Я., Уханов В.В. Род *Picea* // Деревья и кустарники СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. Т. 1. С. 122–151.
6. Rehder A. Manual of cultivated trees and shrubs hardy in North America. N.Y.: Mc press, 1949. 996 p.

7. Бобров Е.Г. История и систематика рода *Picea* A. Dietr. // Новости систематики высших растений, 1970. Л.: Наука, 1971. Т. 7. С. 5–40.
8. Соколов С.Я., Сяезева О.А., Кубли В.А. и др. Ареалы деревьев и кустарников СССР. Л.: Наука, 1977. Т. 1. 164 с.
9. Schmedt-Vogt H. Die Fichte. Bd. 1. Taxonomie. Verbreitung. Morphologie. Waldgesellschaften. Hamburg: V., 1977. 647 S.
10. Черепанов С.К. Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с.
11. Ворошилов В.Н. Определитель растений советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. 672 с.
12. Коропачинский И.Ю. Род ель — *Picea* A. Dietr. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л.: Наука, 1989. Т. 4. С. 12–14.
13. Васильев В.Н. Дальневосточные ели секции *Otoriga* Willkm. // Ботан. журн. 1950. Т. 35, № 5. С. 498–511.
14. Воробьев Д.П. Дикорастущие деревья и кустарники Дальнего Востока. Л.: Наука, 1968. 278 с.
15. Гушин Ф.Л., Урусов В.М. Кариологические особенности и систематическое положение *Picea microsperma* Южного Сахалина. Южно-Сахалинск, 1985. Деп. в ЦБНТИ левхоз 26.11.86, № 540.
16. Маур Н. Monographie der Abietineen des Japanischen Reiches. München, 1890. 101 S.
17. Lacassagne M. Studes morphologique, anatomique et systematique du genre *Picea* // Trav. Lab. Forest. Toulouse. 1934. Vol. 2, pt 3, N 1. P. 1–292.
18. Урусов В.М. Генетика растительности и рациональное природопользование на Дальнем Востоке. Владивосток: ДВО АН СССР, 1988. 356 с.
19. Дуплищев И.Т. Определение возраста ели аянской и пихты белокорой по внешним признакам в елово-пихтовых древостоях Нижнего Амура // Сб. тр. ДальНИИЛХ. 1965. Вып. 7. С. 461–473.
20. Фролов В.Д. Внутривидовая изменчивость ели аянской по морфологическому строению ритида на Сихотэ-Алине. М., 1991. Деп. в ВИНТИ 08.01.91, № 130–В91.

Горнотаежная станция ДВО РАН,
Приморский край, с. Горнотаежное

Summary

V.D. Frolov. The taxonomic value of vegetative organ characters
for infraspecific classification of *Picea ajanensis*

Variability of vegetative organ characters of *Picea ajanensis* within the Sikhote Alin mountain system has been studied. Their significance for the infraspecific taxonomy of *Picea ajanensis* is shown. 8 variations of *Picea ajanensis* from the territory were detected. Some previously described species are critically examined.

УДК 582.542.1+581.9

© С.Л. Мосякин, В.Ю. Бочкин, 1993

СЕВЕРОАМЕРИКАНСКИЕ АДВЕНТИВНЫЕ ВИДЫ *ECHINOCHLOA* ВО ФЛОРАХ УКРАИНЫ И РОССИИ

С.Л. Мосякин, В.Д. Бочкин

Род *Echinochloa* Beauv. (Poaceae) по справедливости считается одним из наиболее сложных в таксономическом отношении среди паникоидных злаков (триба Paniceae R. Br.), хотя по числу видов он значительно уступает таким родам, как *Panicum* L., *Pennisetum* Rich., *Digitaria* Hall., *Setaria* Beauv. и др.

По рацаличным оценкам, в данном роде насчитывается от 20 до 30–40 (50?) видов [1, 2], многие из которых весьма полиморфны. Надежная таксономическая трактовка рода в его полном объеме пока что не разработана, хотя в этом направлении уже предприняты достаточно серьезные попытки [3, 4].

Виды *Echinochloa* флоры СССР рассматривались в работах некоторых ботаников [5–8]. Однако сейчас приведенная в упомянутых источниках информация нуждается

в существенных дополнениях и изменениях, так как в последние годы на нашей территории появились новые адвентивные виды.

В данной статье сообщаются детальные сведения о находках трех североамериканских адвентивных видов в Киеве и Москве. Все эти три вида являются новыми для Украины и России. Предварительные беглые упоминания об этих видах были опубликованы нами ранее [9–11].

Существуют весьма различные взгляды на систематику и номенклатуру аборигенных североамериканских тетраплоидных видов группы *E. muricata* s.l. (адвентивный в Америке евразийский вид *E. crusgalli* (L.) Beauv. s. str. представлен в основном гексаплоидными расами).

Одни авторы не считают нужным вообще таксономически отличать их от *E. crusgalli* s.l. [12–16], в то время как другие признают самостоятельность одного вида с несколькими разновидностями [3, 17–19], либо различают в этом комплексе два–три отдельных вида [4, 20–22]. Мы считаем наиболее обоснованной последнюю точку зрения и признаем три вида данной группы. Все они сейчас уже известны на Украине (Киев), а один в России (Москва). Ниже приводятся для каждого вида таксономические цитаты и сведения об обнаруженных локалитетах.

Echinochloa muricata (Beauv.) Fernald, 1915, *Rhodora*, 17:106.

- *Panicum muricatum* Michx. 1803, *Fl. Bor. Amer.* 1:47, non Retz. 1786, *Obs. Bot.* 4:18.
- *Setaria muricata* Beauv. 1812, *Ess. Agrost.*: 51, 170, 178.
- *Panicum pungens* Poir. in Lam. 1816, *Encycl. Méth. Bot. Suppl.* 4:273.
- *Echinochloa pungens* (Poir.) Rydb. 1931, *Brittonia*, 1:81.
- *E. crusgalli* auct. fl. Amer. Septentr. p.p., non (L.) Beauv.

Этот вид обнаружен С.Л. Мосякиным недавно (26 августа 1991 г.) в Киеве на железнодорожной станции Киев-Товарный, где существует небольшая колония данных растений. *E. muricata* удалось найти в результате усиленных целенаправленных поисков, ведущихся с 1990 г., поскольку автор был почти уверен, что этот вид рано или поздно будет найден в Киеве или каком-либо другом крупном городе страны.

Echinochloa microstachya (Wieg.) Rydb. 1931, *Brittonia*, 1:82.

- *Panicum crusgalli* L. var. *mite* Pursh, 1814, *Fl. Amer. Septentr.* 66, p.p.
- *Echinochloa crusgalli* (L.) Beauv. var. *mitis* (Pursh) Peterm. 1838, *Fl. Lips.*: 82, quoad nom.
- *E. muricata* var. *microstachya* Wieg. 1921, *Rhodora*, 23:58.
- *E. pungens* var. *microstachya* (Wieg.) Fernald et Griscom, 1935, *Rhodora*, 37:137.
- *E. crusgalli* auct. fl. Amer. Septentr. p.p., non (L.) Beauv.
- *E. muricata* auct. fl. Amer. Septentr. p.p., non (Beauv.) Fernald.

В Киеве этот вид (большая колония) встречается в окрестностях Дарницкого железнодорожного узла (левобережная часть города) от восточной границы ст. Дарница до ст. Депо, и на пункте мойки товарных вагонов. Небольшая колония *E. microstachya* (несколько десятков растений) отмечена также на песке возле железнодорожной ст. Петровка (правобережная северная часть Киева). Впервые вид собран С.Л. Мосякиным в Киеве в 1989 г., после чего неоднократно собирался в 1990 и 1991 гг.

В Москве одно растение этого вида было собрано В.Д. Бочкиным на Казанской железной дороге вдоль ж.д. полотна сортировочной ст. Перово, 24.08.1989 г.

Таким образом, можно говорить о натурализации *E. microstachya* на Украине, в то время как в России он в данный момент является всего лишь эфемерофитом.

Echinochloa wiegandii (Fassett) McNeill et Dore, 1976, *Naturaliste Canad.* 103:557.

- *E. muricata* var. *occidentalis* Wieg. 1921, *Rhodora*, 23:58, p. max. p., excl. typo.
- *E. occidentalis* (Wieg.) Rydb. 1931, *Brittonia*, 1:82, quoad pl., typo basion. excl. (non *E. occidentalis* sensu Tzvel. et Probat.)
- *E. pungens* var. *wiegandii* Fassett, 1949, *Rhodora*, 51:2.
- *E. crusgalli* et *E. muricata* sensu auct. fl. Amer. Septentr., p.p.

Данный вид известен в Киеве пока что лишь в окрестностях Дарницкого железно-

дорожного узла (северо-западная оконечность ст. Дарница, колония на песчано-гравийной насыпи; а также большая колония на северном сортировочном участке к востоку от ст. Дарница). Впервые вид обнаружен здесь С.Л. Мосякиным в 1990 г., после чего собирался неоднократно. Полевое определение *E. wiegandii* затруднительно вследствие значительного габитуального сходства с *E. crusgalli*, поэтому не исключено, что при более детальных обследованиях будут выявлены новые местонахождения.

В последнее время в сводках "Сосудистые растения советского Дальнего Востока" и "Флора Сибири" [8, 23] название *E. occidentalis* принято в качестве приоритетного для вида, известного ранее под названием *E. spiralis* Vasing. Однако, как явствует из приведенной выше синонимики, данное название длительное время применялось по отношению к одной из рас цикла *E. muricata* s.l., что в целом соответствовало первоначальному авторскому пониманию. Как было убедительно показано [24, 22], в качестве типа *E. muricata* var. *occidentalis* был ошибочно указан образец "Grand Tower, Ill., Gleason 1720", отличающийся от прочих экземпляров, относимых к данному таксону его автором. Упомянутый образец, очевидно, представляет собой *E. crusgalli* s. str. По крайней мере, нет никаких оснований утверждать, что название *E. occidentalis* относится к тому же виду, что и *E. spiralis*. Источником этой ошибки, очевидно, послужило мнение Н.Н. Цвелева [6], выраженное, однако, в достаточно осторожной форме в примечании к новой номенклатурной комбинации *E. crusgalli* ssp. *spiralis* (Vasing.) Tzvel.: "Синонимами этого подвида..., вероятно, являются такие ранее описанные таксономические единицы, как *E. crusgalli* var. *mitis* (Pursh) Peterm., *E. muricata* var. *occidentalis* Wiegand, *E. occidentalis* (Wiegand) Rydb., *E. crusgalli* var. *praticola* Ohwi, хотя типового материала по ним мы не видели" [6, с. 17]. В монографии "Злаки СССР" [25] названные таксоны уже приводятся в синонимике *E. crusgalli* ssp. *spiralis* без комментариев. Таким образом, мы можем утверждать, что отождествление *E. occidentalis* и *E. spiralis* ошибочно.

Точные и надежные сведения как о природных ареалах указанных видов в Северной Америке, так и об их встречаемости в качестве адвентивных растений, весьма ограничены. Причинами этого являются прежде всего различия в таксономической трактовке и недостаточное внимание к данной группе со стороны флористов. Весьма показательны, что при изучении достаточно представительных материалов по роду *Echinochloa* в гербарии БИНА (LE) С.Л. Мосякин был вынужден переопределить более половины североамериканских образцов "*E. crusgalli*". В основном они были отнесены к расам группы *E. muricata* s.l., но среди них попадались и другие виды: *E. crus-ravonis* (Kunth) Schult., *E. polystachya* (Kunth) Hitchc., *E. walteri* (Pursh) Heller.

E. muricata s.l. приводится для Германии, Чехо-Словакии [26, 27]. *E. muricata* s. str. и *E. microstachya* приведены также для Франции и Великобритании [28]. Весьма вероятно, что представители видов данной группы неоднократно заносились и в Северную Европу, поскольку многие собранные там образцы *Echinochloa* (особенно занесенные с кукурузой и соей) явно имеют североамериканское происхождение [29]. Несомненный образец *E. microstachya*, собранный на территории Японии ("Tage, Towa-cho, Iwate pref., Japan, 24.09.1977. Coll. Kozo Inoue"), обнаружен и идентифицирован в гербарии Главного ботанического сада РАН (МНА). Очевидно, на Японских островах этот вид появился в результате заноса из Северной Америки, предположительно во время оккупации Японии американскими войсками после второй мировой войны.

В дальнейшем более детальные исследования позволят четче уяснить реальное распространение адвентивных рас данной группы в Европе. Учитывая возрастающий поток американских адвентивных видов, следует ожидать появления представителей группы *E. muricata* s.l. в различных регионах Европы и на Дальнем Востоке России. Для их выявления нужны новые целенаправленные гербарные сборы.

Рассмотрим некоторые морфологические особенности упомянутых видов группы

E. muricata s.l. Их можно отличить от *E. crusgalli* по целому ряду признаков. В частности, у *E. muricata*, *E. microstachya* и *E. wiegandii* цветковые чешуи фертильного цветка на верхушке довольно плавно переходят в оттянутый носик, причем на сочленении носика и тела чешуи имеются лишь мелкие немногочисленные шипики (иногда также единичные реснички по краю). Этот признак, кстати, характерен и для *E. caudata* Roshev. и *E. crus-ravonis*, которые также являются тетраплоидами. У *E. crusgalli* s. str. верхушечный носик нижней чешуи фертильного цветка, как правило, более резко отграничен от тела чешуи (иногда на сочленение развиты мелкие морщинки) и несет многочисленные мелкие реснички.

Кроме того, *E. microstachya* и *E. muricata* отличаются от *E. crusgalli* и *E. wiegandii* тем, что у первых двух видов верхняя колосковая чешуя и нижняя цветковая чешуя стерильного цветка имеют прочные отогнутые шиповидные щетинки, которые сидят на расширенных папиллах. Благодаря этим шиповидным щетинкам, сам колосок при увеличении даже несколько напоминает колючие колоски некоторых видов рода *Cenchrus* L.

Названные виды также различаются по размерам колосков. У *E. muricata* колоски от коротко- до длинноостистых, превышают в длину 3,7–3,8 мм, иногда достигая 5 мм (не считая длины остей). У *E. microstachya* и *E. wiegandii* колоски, как правило, безостые или короткоостистые, до 3–3,5 мм длиной, но в большинстве случаев – заметно более мелкие по сравнению с колосками *E. crusgalli* s. str.

По данным Gleason [20], *E. wiegandii* можно отличить от *E. crusgalli* еще и по характеру жилок нижней колосковой чешуи: у первого вида две боковые жилки в средней части резко дуговидно изогнутые и приближены к краям чешуи, а в верхней части сближаются друг с другом. У *E. crusgalli* эти жилки почти прямые, либо слегка дуговидно изогнутые. По нашему мнению, широкая изменчивость данного признака в пределах *E. crusgalli* значительно снижает его диагностическую ценность.

В настоящее время на территории "Флоры СССР", по данным С.Л. Мосякина, встречается 12 видов рода *Echinochloa*. Эти виды могут быть объединены в 5 групп:

I. *E. oryzoides* aggr.

1. *E. oryzoides* (Ard.) Fritsch s.str.
2. *E. phylloponon* (Stapf) Kossenko

II. *E. colonum* aggr.

3. *E. colonum* (L.) Link s.str.
4. *E. frumentacea* Link

III. *E. crus-ravonis* aggr.

5. *E. caudata* Roshev.

IV. *E. muricata* aggr.

6. *E. muricata* (Beauv.) Fernald s.str.
7. *E. microstachya* (Wieg.) Rydb.
8. *E. wiegandii* (Fassett) McNeill et Dore

V. *E. crusgalli* aggr.

9. *E. crusgalli* (L.) Beauv. s. str.
10. *E. spiralis* Vasing. (= *E. erecta* (Pollacci) Pign.?)
11. *E. pseudocaudata* Mosyakin, ined.
12. *E. utilis* Ohwi et Yabuno

Ключ для определения этих видов и их обзор будут опубликованы.

Собранный авторами гербарный материал хранится в гербариях Института ботаники им. Н.Г. Холодного АН Украины (KW) и Главного ботанического сада РАН (MHA), отдельные дублиеты переданы в гербарий Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (LE).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Clayton W.D., Renvoize S.A. Genera Graminum: Grasses of the World. L.: HMSO, 1986. 390 p.
2. Цвелев Н.Н. Система злаков (Poaceae) и их эволюция. Л.: Наука, 1987. 75 с. (Комаровские чтения; 37).
3. Gould F.W., Ali M.A., Fairbrothers D.E. A revision of *Echinochloa* in the United States // Amer. Midland Natur. 1972. Vol. 87, N 1. P. 36–59.
4. Michael P.W. Taxonomy and distribution of *Echinochloa* species with special reference to their occurrence as weeds of rice // Proc. conf. weed control in rice (Manila, Phillipines, Aug. 31–Sept. 4, 1981). Manila, 1983. P. 291–306.
5. Рожевец Р.Ю., Вазингер А.В. Род Ежовник – *Echinochloa* P.B. // Флора СССР. Л.: Изд-во АН СССР, 1934. Т. 2. С. 31–35.
6. Цвелев Н.Н. Заметки о злаках флоры СССР. 5 // Новости систематики высших растений. Л.: Наука, 1968. С. 15–30.
7. Прокудин Ю.Н., Воек А.Г., Петрова О.А. и др. Злаки Украины. Киев: Наук, думка, 1977. 518 с.
8. Пробогова Н.С. Сем. Мятликовые или Злаки – Poaceae Barnh. (Gramineae Juss.) // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л.: Наука, 1985. Т. 1. С. 89–382.
9. Мосьякин С.Л. Нові відомості про поширення адвентивних видів родини Poaceae в м. Києві // Укр. ботан. журн. 1991. Т. 48, № 3. С. 45–48.
10. Mosyakin S.L. Preliminary list of recent additions to the alien flora of Ukraine // Укр. ботан. журн. 1991. Т. 48, № 4. С. 28–34.
11. Бочкин В.Д. Растения сем. Poaceae Barnhart во флоре железных дорог Москвы // Систематика и эволюция злаков: Тез. докл. Всесоюз. совещ. 10–14 сент. 1991. Краснодар, 1991. С. 15–17.
12. Hitchcock A.S. Types of American grasses: A study of the American species of grasses described by Linnaeus, Gronovius, Sloane, Swartz and Michaux // Contrib. U.S. Nat. Herb. 1909. Vol. 13. P. 113–158.
13. Hitchcock A.S. The North American species of *Echinochloa* // Ibid. 1920. Vol. 22. P. 133–153.
14. Hitchcock A.S. Manual of the grasses of the United States. Wash. (D.C.): USDA, 1935. 1040 p.
15. Deam Ch.C. Flora of Indiana. Indianapolis, 1940. 1236 p.
16. Hitchcock A.S., Chase A. Manual of the grasses of the United States. Wash. (D.C.): USDA, 1951. 1051 p.
17. Wiegand K.M. The genus *Echinochloa* in North America // Rhodora. 1921. Vol. 23. P. 49–65.
18. Fernald M.L. Gray's manual of botany. 8th-ed. N.Y., 1950. 1632 p.
19. Dore W.G. Grasses of the Ottawa district. Ottawa: Canad. Dep. Agr., 1959. 102 p.
20. Gleason H.A. The new Britton and Brown illustrated flora of the northeastern United States and adjacent Canada. N.Y., 1952. Vol. 1. 1, XXV, 557 p.
21. Gleason H.A., Cronquist A. Manual of the vascular plants of northeastern United States and adjacent Canada. Princeton (N.Y.) etc.: Van Nostrand, 1963. 810 p.
22. McNeill J., Dore W.G. Taxonomic and nomenclatural notes on Ontario grasses // Natur. Canad. 1976. Vol. 103, N 6. P. 553–567.
23. Пешкова Г.А. *Echinochloa* Beauv. – Ежовник // Флора Сибири. Новосибирск: Наука, 1990. Т. 2. С. 237–238.
24. Fassett R.C. Some note on *Echinochloa* // Rhodora. 1949. Vol. 51. P. 1–3.
25. Цвелев Н.Н. Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. 788 с.
26. Hejný S., Jehlík V., Kopecký K. et al. Karanténní plevele Československa // Stud. ČSAV. 1973. С. 8. S. 160.
27. Conert H.J. *Echinochloa* // Hegi G. Illustrierte Flora von Mitteleuropa. 3. Aufl. B.; Hamburg: Parey, 1979. Bd. 1, Th. 3, Lfg. 1. S. 63–68.
28. Kerguelen M. (coll. G. Bosc et J. Lambinon). Données taxonomiques, nomenclaturales de chorologiques pour une révision de la flore de France // Lejeunia. N.S. 1987. N 120. P. 264.
29. Suominen J. The grain immigrant flora of Finland // Acta bot. fenn. 1979. Vol. 111. P. 1–108.

Институт ботаники им. Н.Г. Холодного АН Украины, Киев
 Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, Москва

Summary

S.L. Mosyakin, V.D. Bochkin. North American alien species
of *Echinochloa* in the flora of the Ukraine and Russia

Three North American alien species of *Echinochloa* are reported for the first time from the "Flora of the USSR" territory. *Echinochloa muricata*, *E. microstachya* and *E. wiegandii* were found in Kiev by S.L. Mosyakin, *E. microstachya* is reported from Moscow by V.D. Bochkin. The taxonomy, nomenclature and morphological characters of these species are discussed.

УДК 019.941:582.714(571.6)

© А.П. Хохряков, П.Ю. Жмылев, 1993

ПО ПОВОДУ ОБРАБОТКИ РОДА *SAXIFRAGA* L. ВО "ФЛОРЕ СОВЕТСКОГО ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА"

А.П. Хохряков, П.Ю. Жмылев

Изучение флоры Дальнего Востока СССР за последнее десятилетие ознаменовалось публикациями ряда "Флор", "Определителей" и "Конспектов" [1–7]. Десятым выпуском "Арктической флоры СССР" [8] завершена публикация критического обзора сосудистых растений арктических районов. И в этом ряду начало издания десятитомного свода по "Сосудистым растениям советского Дальнего Востока" [9], охватывающего территории Приморского и Хабаровского края, Амурской, Магаданской, Камчатской и Сахалинской областей, можно рассматривать как подведение итогов почти 250-летнего изучения растительного покрова этого региона. Отрадно, что этому достижению отечественной флористики сопутствуют и успехи отечественной полиграфии. Вышедшие пока 4 тома, все без исключения, изданы добротной: хороший формат, превосходная бумага и со вкусом выполненная обложка. Хороши и рисунки, и точечные карты. Во всем этом – несомненная заслуга организатора издания – профессора С.С. Харкевича.

Не вызывает сомнения, что рецензируемое издание привлечет к себе внимание не только отечественных, но и зарубежных ботаников. Сознавая важность всего издания, мы не могли не обратить внимание на досадные промахи и, в частности, на неудовлетворительную обработку рода *Saxifraga* L., выполненную С.С. Харкевичем. А ведь этот род – один из самых крупных на СДВ и насчитывает по данным автора обработки 68 видов (по нашему мнению, род представлен во флоре большим числом видов!).

Начнем с того, что в любой сводке, содержащей таблицы для определения, последние должны быть выполнены аккуратно, так, чтобы по ним действительно можно было что-то определить. Условие это кажется элементарным и не требует объяснений. К сожалению, оно-то часто и не выполняется. В качестве такого примера укажем "Определитель сосудистых растений Камчатской области" [4] (также под редакцией С.С. Харкевича), на который уже написана рецензия [10]. Вероятно, на опубликованные в ней пожелания не было обращено внимания, так как и в "Сосудистых растениях СДВ" [9] повторяются те же ошибки. И что досаднее всего – в определительных таблицах.

Уже антитеза первой ступени – "Цв. не правильные" – ведет нас к ступени 66 и виду *S. sichotensis* Gorovoi et N.S. Pavlova, у которого "цветки без венчика" (с. 130) и, как оказывается из описания, – вполне правильные (с. 174). Далее, теза ступени 4 – "Гермативный побег без листьев" – выводит нас на *S. sieversiana* Sternb., у которой, как

явствует из описания, "генеративный побег с уменьшающимися снизу вверх немногочисленными листьями" (с. 148). Кстати, и у других видов этой секции не редки растения, цветоносы которых несут 1–2 нормальных листа как у типовых (!) образцов *S. vicaria* Sipl. и *S. oblongifolia* Nakai. Далее, теза ступени 6 – "Листья по краю без ресничек (секция *Hirculus*); – выводит к видам *S. setigera* Pursch, *S. platysepala* (Trautv.) Tolm., *S. serpyllifolia* Pursch и *S. eschscholtzii* Sternb., у которых лист по краю соответственно "со светлыми ресничками" (с. 153), с "железистыми волосками" (с. 153), "с редкими железистыми волосками: (с. 155), "реснитчатые" (с. 155). Относительно последнего вида уже в той же таблице (ступень 42) говорится, что край листа "бахромчато-реснитчатый".

Впрочем, убедиться в несоответствии ступеней таблицы можно гораздо быстрее и проще. Достаточно сравнить ступени, непосредственно следующие друг за другом. Например, теза ступени 11 – "Листья... покрытые смятыми волосками" – ведет к ступени 12, где значится, что листья либо "голые" (*S. staminosa* Schloth. et Worosch.), либо покрыты "железистыми волосками" (*S. svetlanae* Worosch.). Не зная видов заранее, определить их можно только по морфологическому описанию. Однако и это сделать не совсем просто, поскольку номера их перепутаны. Первый вид в таблице значится под № 26, второй – под № 27, а в тексте же, соответственно – под № 24 и 25. Признаки, указанные в таблице, часто не соответствуют указанным в описании. Так, согласно таблице (ступень 15), у *S. vaginalis* Turcz. ex Ledeb. лепестки около 2 мм дл., а у *S. nudicaulis* D. Don – 4 мм. В тексте же номера этих видов также перепутаны, как и предыдущих, на стр. 140 значится: у первого вида лепестки до 5 мм дл. и 3 мм шир., у второго – до 6 мм дл. и 2 мм шир. И таких примеров, к сожалению, много. Остается не ясным, как неискушенный читатель сможет определить, например, *S. voroschilovii* Sipl., у которой то ли "Лепестки превышают длину чашелистиков в 2 и более раза" (антитеза ступени 31), то ли "не превышают долей чашечки" (с. 143), или *S. nelsoniana* D. Don, у которой то ли "Листовая пластинка яйцевидная" (антитеза ступени 23), то ли "Листовая пластинка... почковидная" (с. 132) и т.д.

Ступень 16 делит растения на имеющие более 40 зубцов по краю листа и менее 40. Вот, наконец, мы определили два вида с более чем 40 зубцами – *S. manchuriensis* (Engl.) Kom. и *S. fusca* Maxim. (ступень 17). Однако из описания этих видов (с. 130) следует, что никаких зубцов по краю листа у них вовсе нет. У первого листовая пластинка описывается как "с многочисленными овально-треугольными неглубокими лопастями, острой верхушкой и реснитчато-городчатым краем", а у второго – как "с городчатым краем, с заостренными лопастями". Но разве у названных видов листовые пластинки вырезные? А, во-вторых, разве у них, как впрочем и у подобных им видов (например у *S. reniformis* Ohwi), городчатый край существует помимо лопастей? Мы не зря сослались на этот последний вид, так как он изображен на рисунке (табл. XI, А), на котором прекрасно видно, что и под городками, и под лопастями автор имел в виду одно – зубцы. Но зачем было вносить путаницу в описания?

Важнейшей частью издания "Сосудистые растения СЛВ" являются морфологические описания видов, данные на русском языке. Досадно, что и здесь встречаются разного рода ошибки. На некоторые из них мы уже обратили внимание (путаница между зубцами и лопастями). Приведем еще несколько примеров.

Не зная соответствующих видов, невозможно понять, что есть "Корневнице тонкое, с нитевидными столонами, образующими длинно-черешковые листья и тонкие малоцветковые побеги" (о *S. korchinskii* Kom., с. 149). По крайней мере на рисунке этого вида (табл. XII, А), помещенном на следующей странице, никаких столон и корневищ не изображено. И далее, как понимать: "Вегетативные побеги... разветвленные, с колонкообразными члениками?" Это относительно *S. pulvinata* Small (с. 172). Единственное, что из всего этого ясно, так это то, что во "Флорах" и "Определителях" необходимо избегать новых морфологических терминов и понятий. Но вот что не

поддается объяснению, так это расхождение между описанием растения, даваемое С.С. Харкевичем и автором конкретного таксона.

Речь в данном случае идет о не так давно описанной *S. ajanica* Sipl. В.Н. Сипливинский [10] счел необходимым охарактеризовать свой вид следующим образом: листья 3,5–5 мм дл., 2,5–3 мм шир., снизу не килеватые; доли чашечки реснитчатые, но не железистые; лепестки – 6–7 мм шир., бледно-розовые; пыльники – серо-голубые (с. 191). У С.С. Харкевича же читаем (с. 172): листья до 4,5 мм дл., 2,5 мм шир., с килевидным основанием; доли чашечки голые или опушенные длинностебельчатыми железистыми волосками; лепестки 4,5–5 мм шир., розово-фиолетовые, пыльники – желтовато-зеленые. Читатель, конечно, вправе спросить: "Да тот ли это вид, что описан В.Н. Сипливинским? Или какой-то иной, новый для науки, найденный С.С. Харкевичем, но "загнанный" им в диагноз уже известного?" Для нас же ответ совершенно ясен: в диагноз вида Сипливинского "втиснут" вид, описанный одним из авторов этой рецензии [11]. А именно – *S. pseudoajanica* Khokhrjakov, который если и имеет что-то общее с *S. ajanica*, так это количество известьевыделяющих ямок – гидатод (а вовсе не "погруженных железок", как о том пишет С.С. Харкевич), и больше похож на *S. pulvinata*, по крайней мере, "колонкообразными члениками" [7].

Такие же неточности допущены С.С. Харкевичем и в описании другого вида В.Н. Сипливинского – *S. algisii* Egor. et Sipl., в протологе которого [12] читаем: "Листья... 1–1,3 мм шир., по краю реснитчатые. Доли чашечки яйцевидные, наверху округло-тупые; лепестки 1,5–1,8 мм шир. "Напротив, у С.С. Харкевича (с. 165); "Листья... 2,5 мм шир. Доли чашечки яйцевидные, заостренные. Лепестки 1,2 мм шир. "Опять-таки возникает впечатление иного, чем авторский, вида.

После всего изложенного, конечно трудно говорить о высоком профессиональном уровне обработки камнеломок. Не удивляет поэтому и пропуск некоторых видов, т.е. их полное упоминание (*S. caulescens* Sipl., *S. arinae* Zhmylev), невнимание к вновь описанным секциям [13]. Нет смысла и вступать с автором в полемику по поводу интерпретации тех или иных таксонов. Заметим только, что *S. microglobularia* Khokhr. никак не может "вкладываться" в амплитуду морфологической изменчивости *S. kruchiana* Fisch. ex Ser., поскольку имеет другую форму листа [7], а в синонимы к *S. stellerana* Merk ex Ser. с гораздо большим основанием, чем *S. kolymensis* Khokhr., может быть сведена *S. algisii* [14].

Все вышеизложенное не бросает тень на все издание "Сосудистых растений СДВ", большинство обработок в котором выполнено на достаточно высоком профессиональном уровне. Несомненно повышает объективную ценность издания привлечение к обработке сложных и полиморфных таксонов ряда крупных специалистов (А. У. Кожевникова, В.С. Новикова, М.Г. Пименова, Н.С. Пробатову, В.Н. Тихомирова, Н.Н. Пвелова и др.). Что касается досадных оплошностей, то они, по-видимому, могут быть устранены, во всяком случае в дополнениях.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Губанов И.А., Игнатов М.С., Новиков В.С., Петелин Д.А. Сосудистые растения // Флора и растительность хр. Тукурингра (Амурская область). М.: Наука, 1981. С. 86–166.
2. Кожевников Ю.П. Список сосудистых растений Чукотки // Новости систематики высших растений. 1981. Т. 18. С. 230–247.
3. Куренцова Г.Э. Сосудистые растения островов Дальневосточного государственного морского заповедника // Цветковые растения островов Дальневосточного морского заповедника. Владивосток, 1981. С. 34–61.
4. Определитель сосудистых растений Камчатской области. М.: Наука, 1981. 412 с.
5. Воробьев Д.П. Определитель сосудистых растений окрестностей Владивостока. Л.: Наука, 1982. 252 с.
6. Ворошилов В.Н. Определитель растений советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. 672 с.
7. Хохряков А.П. Флора Магаданской области. М.: Наука, 1985. 398 с.

8. Арктическая флора СССР, М.; Л.: Наука, 1987. Вып. 10. 409 с.
9. Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л.: Наука, 1989. Т. 4. 379 с.
10. Сиплиевский В.Н. Камнеломки (*Saxifraga* L.) секции *Porphygion* Tausch в Восточной Сибири // Новости систематики высших растений. 1972. Т. 9. С. 187–191.
11. Хохряков А.П. Определитель сосудистых растений Камчатской области // Биол. науки. 1983. № 6 (234). С. 108–109.
12. Хохряков А.П. Два новых вида с хребта Черского // Ботан. журн. 1977. Т. 11. С. 1520–1522.
13. Егорова Т.В., Сиплиевский В.Н. Флористические находки в северо-западном Прибайкалье // Новости систематики высших растений. 1969. Т. 6. С. 223–254.
14. Жмылев П.Ю. Новые секции рода *Saxifraga* L. (*Saxifragaceae*) // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 1987. Т. 92, вып. 5. С. 133–136.
15. Жмылев П.Ю. Заметки о камнеломках (*Saxifraga* L.) секции *Trachyphyllum* Gaub. // Там же. 1988. Т. 93, вып. 1. С. 91–98.

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

Summary

**A.P. Khokhrjakov, P.Y. Zmylev. On the treatment of the genus
Saxifraga in the "Flora of the Soviet Far East"**

The Authors note the unsatisfactory treatment of the genus *Saxifraga* which is one of the biggest in the Far East. A number of inadequacies and oversights in the key tables and morphological descriptions of the species are revealed. However, these annoying deficiencies do not lower the value of the whole edition of the "Flora of the Soviet Far East".

ОСОБЕННОСТИ ПOKPOBHOЙ ТКАНИ ЛИСТА МЕЖВИДОВЫХ ГИБРИДОВ ЛУКА В СВЯЗИ С УСТОЙЧИВОСТЬЮ К ПЕРОНОСПОРОЗУ

Е.П. Павленко

Пероноспороз – заболевание лука, которое наносит существенный урон урожаю этой овощной культуры. В настоящее время наиболее радикальными мерами борьбы с этой болезнью считается создание устойчивых сортов, основой для которых служат межвидовые гибриды. Эта работа проводится во ВНИИССОК, где в 80-х годах уже были получены гибриды между поражаемым видом *A. сера* L. и иммунным *A. putans* L. Мы поставили задачу изучить особенности покровной ткани листьев восприимчивых и устойчивых к пероноспорозу гибридных растений лука, используя для этой цели анатомический, гистометрический и гистохимический методы. С помощью первых двух методов нам не удалось выявить четкую корреляцию отдельных анатомических признаков с устойчивостью к пероноспорозу [1, 2]. В настоящей статье приводятся результаты гистохимического исследования покровной ткани этих растений.

Покровная ткань играет важную роль в системе защитных механизмов растения. Она является первым барьером на пути патогена, препятствуя проникновению инфекции внутрь организма. Изучая гистохимический состав покровной ткани различных по устойчивости к пероноспорозу видов лука, Г.Г. Фурст [3] обнаружила, что для устойчивых видов характерна сильная лигнификация покровной ткани и низкое содержание в ней пектиновых веществ. Также большую роль в устойчивости растений играют воска, покрывающие эпидермис, их химический состав и скульптурность, степень кутикулизации эпидермальных стенок, наличие фосфолипидов и белковых веществ, сахаров и слизевых веществ в эпидермальных ямках.

Настоящие исследования проводились на тех же объектах, что и в предыдущих работах, а именно:

1. *A. сера* – лук репчатый, сорт Штутгартский, восприимчивый к пероноспорозу вид (сорт относительно устойчивый), образующий луковичу, имеющий листья дудчатой формы с центральной полостью вдоль всей оси листа.

2. *A. putans* – лук слизун, многолетний, не образующий луковичу вид, иммунный к пероноспорозу. Листья узкоремневидной формы.

3. Гибриды первого поколения (F_1) *A. сера* × *A. putans* – 4 растения. Все изученные гибриды – многолетние растения, не образующие луковичу и имеющие узкоремневидную форму листьев. Семян не дают. Два гибридных растения, в статье обозначены как Н6-16 и Н6-18, восприимчивы к пероноспорозу, два других – Н5-1 и Н6-5 – устойчивы.

4. Гибрид второго поколения F_2 – многолетнее растение, не образующее луковичу, имеющее узкоремневидные листья, устойчиво к пероноспорозу. Семян не дает.

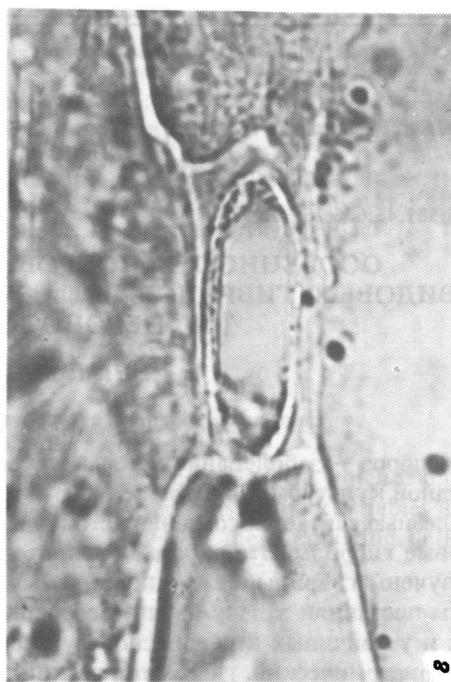
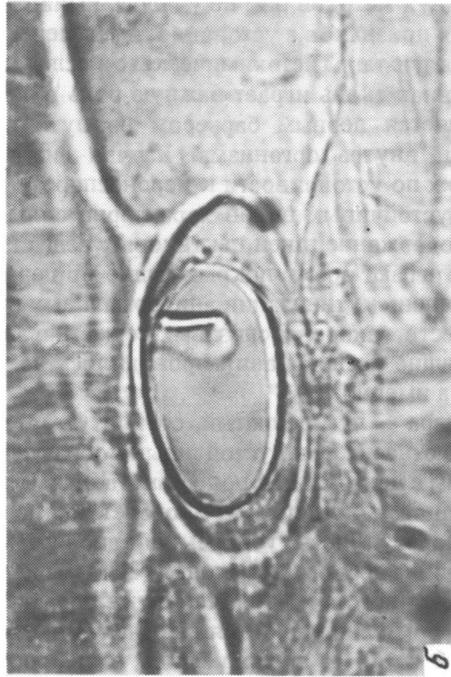
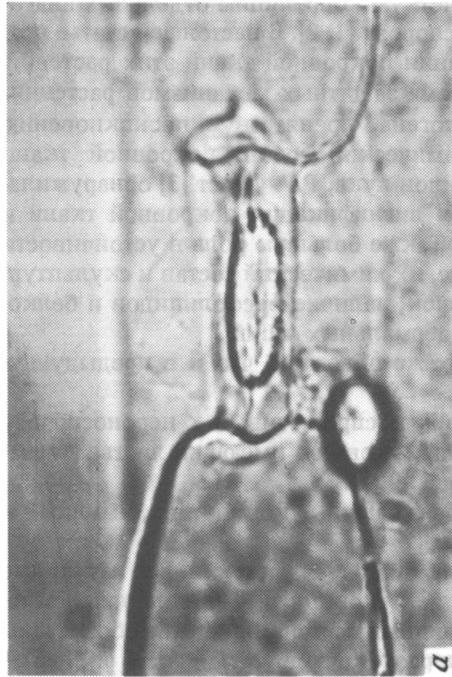


Рис. 1. Вид эпидемальной ямки с поверхности
а — *Allium scapa*, б — *A. putans*, в — F₂, г — H5-1 (x 250)

5. Растение беккросс (ВСН₃-4) – получено путем возвратного скрещивания А сера × F₁ (А. сера × А. putans) – многолетнее растение, не образующее луковицу, имеющее узкоремневидные листья с желостью вдоль всей продольной оси листа, устойчиво к пероноспорозу. Семян не дает.

Для анатомического и гистохимического исследования покровной ткани листа брали среднюю часть 5-го листа растения в одинаковой фазе развития. Срезы делали от руки опасной бритвой, толщиной 10–20 мм. Гистохимические реакции проводили на свежем материале. Наличие пектиновых веществ определяли по методу Дево и окраской рутением красным [4], фосфолипиды выявляли суданом черным В по модифицированному методу Лизона [5]. клетчатку определяли реактивом хлорцинка–йод [4], кутин–суданом III по Прозиной, модификация Фурст [5], белки – реакцией Мезиа [6].

Эпидермальная ямка представляет собой углубление, ограниченное радиальными стенками околоустьичных клеток. Замыкающие клетки устьиц лежат под этими клетками, с поверхности в этом случае видна только узкая щель. Глубина эпидермальной ямки зависит от высоты околоустьичных эпидермальных клеток. Как правило, оно составляет 1/2 их высоты. Как было отмечено в предыдущей работе [2], для А. putans и устойчивых гибридных растений характерна широкая и глубокая эпидермальнев ямка, для А. сера и восприимчивых гибридных растений – узкая и мелкая. Данные о более глубокой эпидермальной ямке у устойчивых гибридных растений совпадают с данными Г.Г. Фурст [3] относительно корреляции этого признака с устойчивостью к пероноспорозу у диких устойчивых видов. Корреляция признака устойчивости с шириной эпидермальной ямки выявлена лишь у гибридов.

Эпидермальная ямка А. сера и А. putans и их гибридов отличается не только размерами, но и конфигурацией (рис. 1, 2). Для А. сера характерны вертикальные стенки, форма ямки прямоугольная, для А. putans – наклонные, форма ямки – конусообразная. Гибридные растения унаследовали либо отцовскую, либо материнскую форму эпидермальной ямки, причем характер наследования не связан с устойчивостью. Так, эпидермальная ямка материнского типа (восприимчивого вида) наследуется устойчивыми Н5-1, ВСН₄-4 и восприимчивым Н6-16. Эпидермальная ямка отцовского (устойчивого вида) наследуется устойчивым Н6-5 и восприимчивым Н6-18, причем Н6-5 имеет ярковыраженную конусообразную форму. От всех изученных растений наиболее отличается гибридное растение F₂, у которого эпидермальная ямка имеет округлую форму.

Таким образом, можно сказать, что форма эпидермальной ямки не связана с устойчивостью или восприимчивостью в отличие от другого признака – ширины эпидермальной ямки, где наблюдается строгая корреляция между устойчивостью и шириной эпидермальной ямки.

Большинство эпидермальных ямок у всех изученных гибридов заполнены жирподобным веществом, дающим реакции с суданом III и суданом черным.

На поперечном срезе видно, что стенки околоустьичных клеток, образующие эпидермальную ямку, выстланы кутикулой. Она же покрывает клювики у замыкающих клеток устьиц (ЗКУ) и по своему строению и химическому составу не отличается от кутикулы, покрывающей основные эпидермальные клетки (ОЭК).

Кутикула по своему строению в составу неоднородна [7]. Она обычно состоит из эпикутикулы, мезокутикулы и эндокутикулы и включает в свой состав кутиновые и пектиновые вещества, целлюлозу и фосфолипиды, лигнин, суберин и др.

Толщина кутикулярного слоя у А. putans равна 2,61 мкм, т.е. в 2 раза толще, чем у А. сера (1,24 мкм). У восприимчивых гибридов кутикула тонкая, почти такая же, как и у материнского растения, – у Н6-18 она составляет 1,25 мкм, у Н6-16 – 1,45 мкм. У устойчивых гибридов толщина кутикулы увеличивается, хотя и не достигает значений А. putans – у всех ВСН₄-4 она равна 1,78 мкм, у Н6-5 – 1,81 мкм.

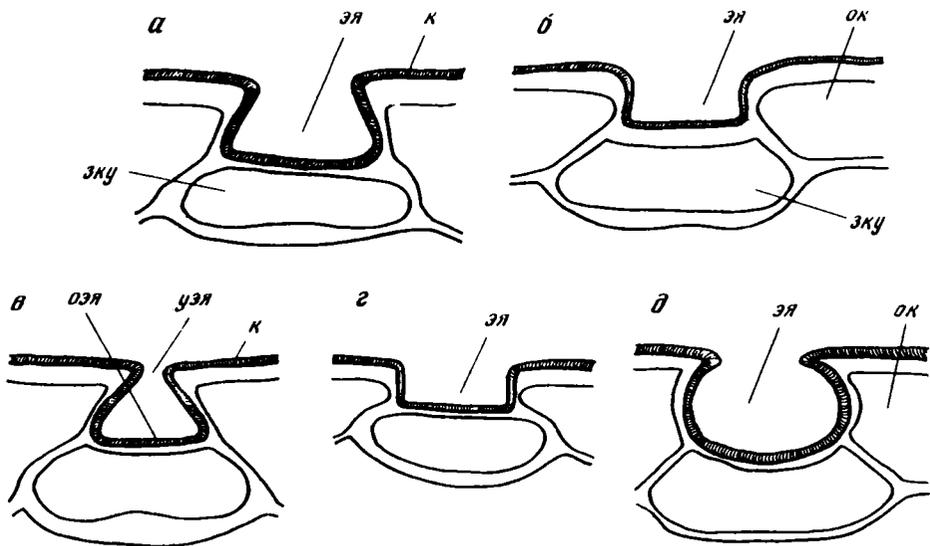


Рис. 2. Продольный срез эпидермальной ямки (схема)

а - *A. nutans*, б - *A. sera*, в - Н6-5, г - Н5-1, д - F₂; эя - эпидермальная ямка, к - кутикула, зку - замыкающие клетки устьиц, ок - околоустьичные клетки, узя - устье эпидермальной ямки, озя - основание эпидермальной ямки

Трехслойная структура хорошо выражена только лишь у растений с хорошо развитой кутикулой. У *A. sera*, Н6-16 и Н6-18 не удается отметить границы между тремя слоями, на поперечном срезе на больших участках кутикулы хорошо виден один ярко окрашенный слой, который не имеет определенной топографии. Он может лежать на нижней границе кутикулы, в толщине ее или являться наружной стороной.

У *A. nutans* и остальных изученных гибридов кутикулярная пленка на препарате видна как полоска с хорошо выраженными темными краями и более светлой серединой, т.е. неоднородна по интенсивности реакции на кутин. В ЗКУ клювики содержат много кутиновых веществ. На препарате они выглядят очень ярко у всех изученных гибридов. Кутиновые вещества пропитывают радиальные стенки ЗКУ, обращенные к устьичной щели, причем у родительских видов это происходит интенсивнее, чем у всех гибридов.

Кроме кутиновых веществ, кутикулярная пленка содержит фосфолипиды и белки. Наибольшее количество фосфолипидов содержится в клювиках ЗКУ. Кутикулярная пленка имеет два хорошо выраженных слоя фосфолипидов (рис. 3)¹. Толщина каждого слоя неодинакова и непостоянна. Наружный слой более толстый, но встречаются места, где он более тонкий относительно другого внутреннего слоя. Местами виден третий фосфолипидный слой.

Наиболее выражена слоистость кутикулярного слоя у ВСН₄-4.

Таким образом, можно заключить, что для устойчивых гибридных растений, как и для иммунного отцовского вида *A. nutans*, характерна сильно развитая кутикула с четко выраженной слоистостью. В более тонкой кутикуле у восприимчивых гибридных растений и у восприимчивого вида *A. sera* дифференцировать кутиновые и фосфолипидные слои не удается.

В наружной тангентальной стенке (НТС) фосфолипиды присутствуют в небольшом

¹ Локализация фосфолипидов, а также пектиновых веществ (рис. 4) дана на рисунках штриховкой, густота которой свидетельствует об интенсивности окрашивания ткани.

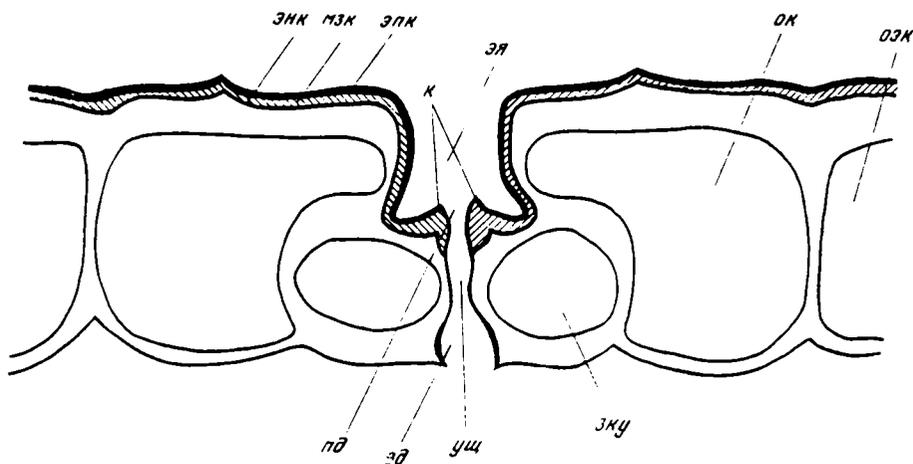


Рис. 3. Распределение фосфолипидов в покровной ткани лука (схема)

Поперечный срез: оэк — основные эпидермальные клетки, эя — эпидермальная ямка, эку — замыкающие клетки устьиц, ущ — устьичная щель, к — кловики, пд — передний дворик, эд — задний дворик, элк — эпикутикула, мэк — мезокутикула, энк — эндокутикула, ок — околоустьичные клетки

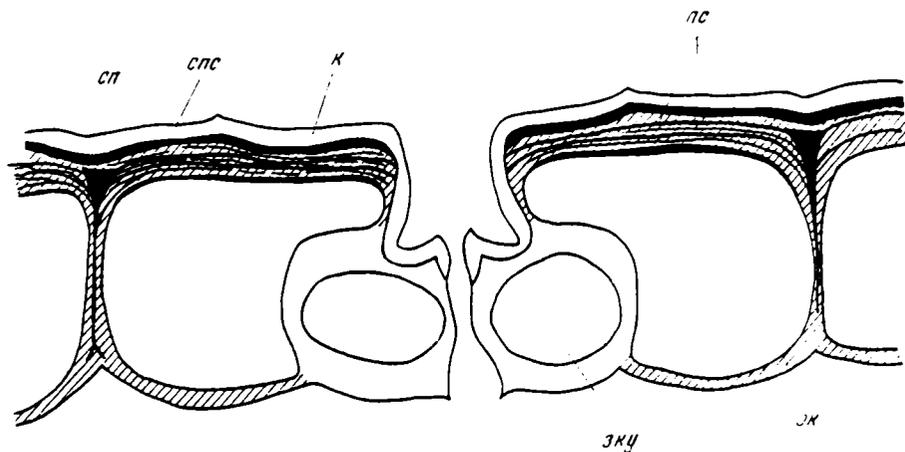


Рис. 4. Локализация пектиновых веществ в покровной ткани лука (схема)

Поперечный срез: к — кутикула, спс — субкутикулярный пектиновый слой, сп — срединная пластинка, пс — пектиновые слои, эку — замыкающие клетки устьица, ок — околоустьичные клетки

количестве, образуя слабовыраженную слоистость. Некоторые основные клетки эпидермиса содержат суданофильные зернистые включения. Тонкий фосфолипидный слой находится на внутренней стороне НТС, а также выявляется в радиальных стенках ЭКУ, в тех местах, где они образуют наружный и внутренний дворики.

Наименьшее количество фосфолипидов обнаружено у гибрида Н5-1, наибольшее — у ВСН₄-4 и *A. nutans*. Следует отметить, что локализация кутина и фосфолипидов в кутикулярной пленке листьев всех изученных растений сходна.

Белки присутствуют как в НТС, так и в кутикуле. Белковый слой на поверхности стенок эпидермальной ямки имеет вид темной полоски с мелкими глыбками вокруг.

Распределение пектиновых веществ в стенках покровной ткани листа *A. сера* и *A. nutans* в общих чертах сходно. НТС околоустьичных клеток и ОЭК имеют слоистую структуру, и на препарате это выглядит как чередование темных и светлых полос. Срединная пластинка хорошо заметна в виде треугольника, от которого отходят горизонтальные полосы. Стенки околоустьичных клеток, ограничивающие эпидермальную ямку, содержат много пектиновых веществ (см. рис. 4). Различная топография распределения пектиновых веществ в исследуемых клетках говорит о разном качественном составе пектинов у *A. сера* и *A. nutans*. Так, с помощью реакции Дево хорошо выявляются у *A. nutans* наличие срединной пластинки и у *A. сера* слоистость НТС, реакцией с рутением красным – НТС у *A. nutans* и срединная пластинка у *A. сера*.

Восприимчивый вид *A. сера* от устойчивого *A. nutans* отличается тем, что у него пектиновые вещества содержатся не только в НТС, но и в радиальных и внутренних тангентальных стенках околоустьичных клеток и ОЭК, тогда как у *A. nutans* пектинизированы только НТС этих клеток. Об этом же говорят и литературные данные [3]. Стенки ЗКУ у *A. сера* и *A. nutans* по сравнению с околоустьичными клетками пектинизированы гораздо слабее, у *A. nutans* пектин содержит только стенки ЗКУ, обращенные к околоустьичным клеткам.

НТС у гибридных растений имеет также слоистую структуру, причем пектиновые вещества распределяются либо по материнскому, либо по отцовскому типу. Так, у гибридных растений Н6-5, ВСН₄-4 и F₂ (устойчивые) топография пектиновых веществ сходна с устойчивым отцовским видом *A. nutans*, т.е. слоистость НТС выявляется реакцией с рутением красным, срединная пластинка – реакцией Дево, а радиальная и внутренние тангентальные стенки околоустьичных клеток, ОЭК и ЗКУ практически не содержат пектиновых веществ. По типу *A. сера* идет пектинизация клеток покровной ткани у восприимчивых гибридных растений Н6-16, Н6-18 и устойчивого Н5-1.

Исследования показали, что распределение пектиновых веществ в стенках у ОЭК у родительских видов и их гибридов сходно. Общим для всех изученных растений является наличие сильно пектинизированного субкутикулярного слоя. На поперечном срезе этот слой имеет вид яркоокрашенной полоски шириной 0,2–0,5 мкм.

На поперечном срезе ОЭК видны очень тонкие слои целлюлозы. Определить их количество удалось только у гибрида ВСН₄-4 (7–8 темных полосок). Достаточно четко выражена слоистость у гибридного растения F₂. У остальных гибридов наблюдается довольно равномерное распределение целлюлозы в толще стенки.

Сторона НТС околоустьичных клеток и ОЭК, обращенная в полость клетки, содержит много целлюлозы, судя по интенсивной окраске. Срединная пластинка, которая была хорошо заметна при выявлении пектиновых веществ при реакции на целлюлозу, остается бесцветной.

Сопоставляя результаты проведенных гистохимических реакций, можно сделать вывод, что НТС околоустьичных клеток состоит из чередующихся целлюлозных и пектиновых слоев, причем слой, лежащий под кутикулой, содержит в основном пектиновые вещества, их количество уменьшается в срединных слоях НТС, а целлюлоза в большом количестве заполняет ее внутренний слой.

Для сравнения полученных результатов содержания пектиновых веществ и фосфолипидов в покровной ткани листа лука использовали пятибалльную систему оценки. Суммарную оценку содержания этих веществ определяли следующим образом: каждый элемент покровной ткани рассматривали отдельно, т.е. наличие определяемого вещества в НТС, замыкающих клетках устьиц, в полостях основных клеток эпидермиса, его локализация в данной структуре, а затем подводили суммарный итог.

Сопоставляя данные о содержании и распределении пектиновых веществ и фосфолипидов, можно заметить, что у растений, содержащих мало пектиновых веществ,

обнаружено много фосфолипидов, а также жирные масла в виде мелких капелек или зернистости в полостях ОЭК и ЗКУ. У гибридов с большим количеством пектиновых веществ этого не наблюдается.

Содержание пектиновых веществ (в баллах) и фосфолипидов в покровной ткани межвидовых гибридов было следующим:

Вид, гибрид	Пектиновые вещества	Фосфолипиды	Вид, гибрид	Пектиновые вещества	Фосфолипиды
	Восприимчивые			Устойчивые	
Н6-16	5	3	Н5-1	3	2
Н6-18	4	1	Н6-5	3	3
А. сепа	3		А. nutans	2	5
			ВСН ₄ -4	2	5
			F ₂	1	5

Полученные результаты соответствуют данным Г.Г. Фурст [7] о том, что у растений устойчивых видов лука наблюдается низкое содержание пектиновых веществ и более высокое – фосфолипидов. У изученных гибридов обнаружена та же закономерность.

Выводы

Устойчивые к пероноспорозу гибридные растения имеют хорошо развитую кутикулу с четко выраженной слоистостью.

Восприимчивые гибридные растения характеризуются высоким содержанием пектина и низким содержанием фосфолипидов в стенках клеток покровной ткани.

Форма эпидермальной ямки не коррелирует с устойчивостью к пероноспорозу. С ней коррелирует ширина эпидермальной ямки.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Павленко Е.П. Анатомическое строение межвидовых гибридов лука в связи с устойчивостью к пероноспорозу // Бюл. Гл. ботан. сада. 1991. Вып. 161. С. 59–67.
2. Павленко Е.П. Гистометрический анализ элементов покровной ткани листа межвидовых гибридов лука в связи с устойчивостью к пероноспорозу // Там же. 1993. Вып. 167.
3. Талиева М.Н., Фурст Г.Г. Пероноспороз луков. М.: Наука, 1989. 144 с.
4. Джапаридзе Л.И. Практикум по микроскопической химии растений. М.: Сов. наука, 1953. 152 с.
5. Фурст Г.Г. Методы анатомо-гистохимического исследования растительных тканей. М.: Наука, 1979. 156 с.
6. Пирс Э. Гистохимия. М.: Изд-во иностр. лит., 1962. 965 с.
7. Фурст Г.Г. Анатомическое и гистохимическое исследование вегетативных органов некоторых видов *Allium L.*: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1973. 34 с.

Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, Москва

Summary

E.P. Pavlenko. Histochemical characteristics of leaf epidermis of onion hybrids according to its resistance of Peronospora

This article summarizes the result of histochemical characteristic of leaf epidermis for *Allium cepa*, *A. nutans* and their hybrids. Our investigations show that if hybrid plants are not resistant to *Peronospora*, they have a high content of pectin substances, as in *A. cepa*. Heredity of epidermal hole forms does not correlate with plant resistance to *Peronospora*.

О ЛОЖНОБИФАЦИАЛЬНЫХ ЛИСТЬЯХ *SENECIO SERPENS*

А.К. Тимонин, Л.В. Озерова

Senecio serpens Rowl. – листовая суккулент из секции *Rowleyani* C. Jeffrey (Asteraceae), большинство видов которой также являются листовыми суккулентами. Становление суккулентных листьев в данной секции сопровождалось сильной редукцией адаксиальной стороны листа, которая у таких видов, как *S. citrifolius* Rowl., *S. spiculosus* (Sheph.) Rowl., *S. ficoides* (L.) Sch. Bip¹, почти полностью абортирована. Резкий контраст с этими видами составляют мясистые линейные листья *S. serpens*, у которых можно видеть хорошо развитую верхнюю сторону (рис. 1, а). Столь резкое уклонение листьев этого вида от типа суккулентных листьев, присущего другим видам секции *Rowleyani*, побудило нас более подробно исследовать строение листьев у *S. serpens* и родственных ему видов.

Материалом послужили листья *S. serpens*, *S. spiculosus*, *S. kleinia* (L.) Less., *S. amaniensis* (Engl.) Jacobs., *L. longiflorus* (DC.) Sch. Bip., собранные с коллекционных растений, культивируемых в оранжерее ГБС РАН, и зафиксированные в 70°-м этаноле. Для выяснения особенностей внутреннего строения листьев была применена обычная методика анатомических исследований [2] с использованием флороглюциновой реакции и обработкой срезов раствором иода в иодиде калия. Рисунки выполнены с помощью рисовального аппарата РА-1. Васкулатура листьев реконструирована по серийным поперечным срезам листьев и тотальным листьям, просветленным разбавленной соляной кислотой.

Как было отмечено выше, мясистые линейные листья *S. serpens* (рис. 1, а) производят впечатление вполне бифациальных листьев с хорошо выраженными от основания до верхушки листа краями и плоской верхней стороной, лишь немногим уступающей по ширине выпуклой нижней стороне. Однако уже при поверхностном осмотре листа обращает на себя внимание треугольное полупрозрачное "окно", развивающееся на верхней стороне листа в его основании (рис. 1, а) и особенно хорошо заметное при рассматривании листа на просвет. Оно очень напоминает значительно более мелкие "окна" – рудименты верхней стороны у унифациальных вальковатых листьев *S. ficoides*, *S. spiculosus* и некоторых других видов. Велико сходство между линейными листьями *S. serpens* и унифациальными вальковатыми листьями других крестовников и в анатомическом строении.

Типичный унифациальный вальковатый лист *S. spiculosus* (рис. 1, б) снаружи покрыт однослойной эпидермой, под которой располагается кольцо однослойной гиподермы. Мезофилл расположен субгиподермально полукольцом с абаксиальной стороны листа (рис. 1, б). Под гиподермой, напротив флоэмы каждого коллатерального пучка в листе расположены секреторные каналы. Проводящие пучки находятся на границе между мезофиллом и водоносной тканью, которая занимает центральную часть листа. С адаксиальной стороны водоносная ткань достигает гиподермы, в результате чего образуется полупрозрачное "окно", видимое снаружи. "Окно" и представляет собой всю адаксиальную сторону листа. Сравнительно широкая в основании листа, она сужается вверх по листу и, наконец, полностью выклинивается. Поэтому основной дистальный участок листа унифациален (рис. 1, б).

Унифациальный участок (рис. 1, б) покрыт однослойной эпидермой, под которой находится непрерывный слой гиподермы. Мезофилл располагается кольцом над гиподермой. Проводящие пучки также располагаются кольцом на границе между мезо-

¹Номенклатура дана по [1].

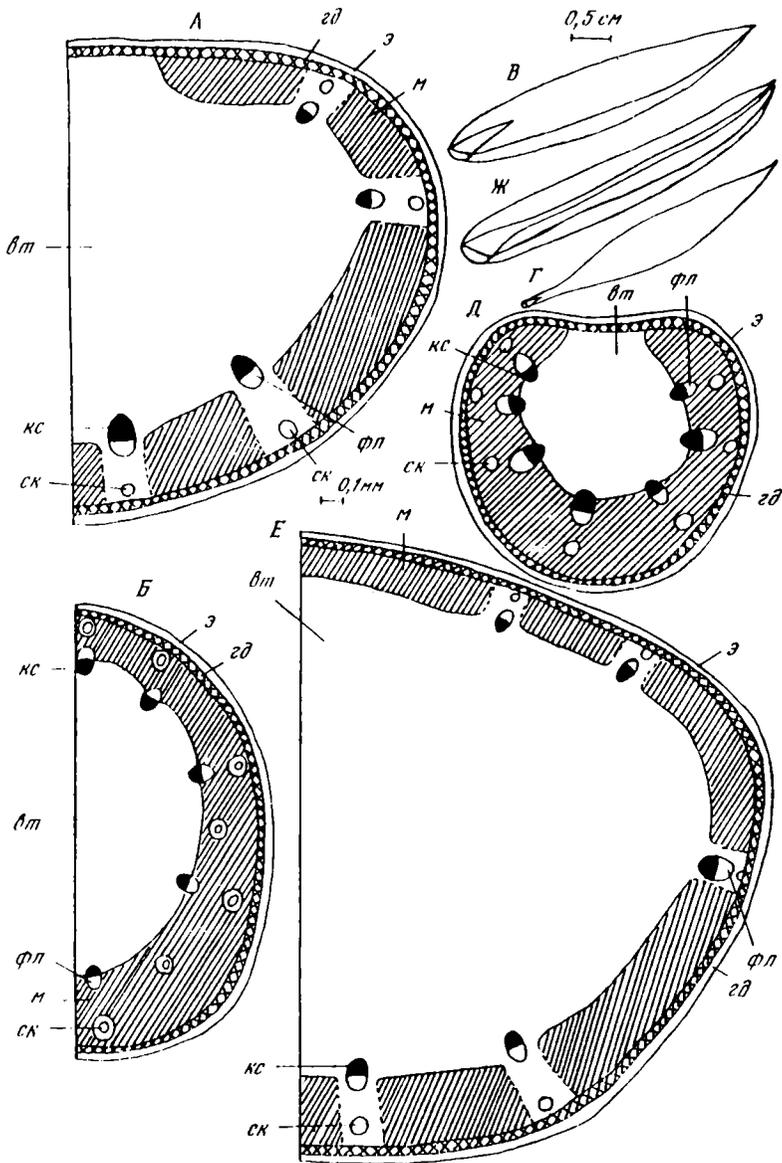


Рис. 1. Строение листовой пластинки (Б, Е), основания листа (А, Д) и внешний вид листа (В, Ж, Г) у *Senecio serpens* (А, В, Ж, Е) и *S. spiculosus* (Б, Г, Д)

вт — водоносная ткань, гд — гиподерма, кс — ксилема, м — мезофилл, ск — секреторные каналы, фл — флоэма, э — эпидерма

филлом и водоносной тканью, занимающей всю центральную часть листа. Ксилема во всех пучках ориентирована внутрь, а флоэма — наружу листа.

В основании листа *S. serpens* (рис. 1, а), как и в бифациальном основании листа *S. spiculosus*, под однослойной эпидермой находится гиподерма. Мезофилл располагается субгиподермально только с абаксиальной стороны листа слоем, прерывающимся в области проводящих пучков небольшими участками бесцветной паренхимы. Под гиподермой находятся секреторные каналы, которые расположены напротив флоэмы

каждого пучка. Центральную часть листа занимает водоносная ткань, которая на адаксиальной стороне простирается до гиподермы, вследствие чего в листе возникает "окно", заметное снаружи. Коллатеральные пучки располагаются по границе между мезофиллом и водоносной тканью полукольцом, прерванным под адаксиальной поверхностью листа. Все пучки ориентированы ксилемой внутрь листа, а флоэмой наружу.

Вверх по листу расположение мезофилла и проводящих пучков меняется: края полукольца мезофилла постепенно сближаются и, наконец, соединяются, крайние проводящие пучки также сближаются. Поэтому, начиная с определенного расстояния от основания листа, мезофилл и проводящие пучки располагаются по кольцу, охватывая со всех сторон центральную часть листа, занятую водоносной тканью (рис. 1, е).

Таким образом, мясистые линейные листья *S. serpens*, явно бифациальные по внешней морфологии, в анатомическом строении проявляют весьма значительное сходство с унифациальными вальковатыми листьями, особенно заметное в строении васкулатуры (сравн. на рис. 1, б, д и а, е). Какова же в таком случае истинная природа линейных листьев *S. serpens*?

Широко распространено мнение [3–4], что у высших растений анатомические признаки более стабильны и консервативны, чем морфологические и поэтому более точно свидетельствуют о морфологической природе тех или иных структур. Однако известны случаи [5], когда именно во внешней морфологии, а не в анатомическом строении наиболее полно сохраняются черты исходной структуры органа. Поэтому при решении вопроса о морфологической природе листьев *S. serpens* априорно невозможно отдать предпочтение ни их внешней морфологии, ни анатомии.

Решение данного вопроса еще более затруднено тем, что кольцевое расположение проводящих пучков довольно часто встречается в листовых осях безусловно бифациальных листьев [6–9] и очень характерно для суккулентных листьев так называемого эквифациального типа [10]. При этом перестройка обычного дугового расположения в кольцевое как в бифациальных листьях двудольных [6, 7, 11, 12], так и в унифациальных листьях [12–14] происходит по существу одинаково — путем сближения друг с другом краевых пучков.

Следовательно, ни внешне морфологические, ни анатомические признаки листа *S. serpens* сами по себе не позволяют однозначно интерпретировать его природу. Поэтому мы сравнили строение листьев данного вида со строением линейных листьев *S. kleinia* и *S. longiflorus*.

Строение линейных листьев *S. kleinia* не отличается от обычных бифациальных листьев дорсивентального типа (рис. 2, а). Лист данного вида покрыт однослойной эпидермой, под которой расположена гиподерма. Мезофилл дифференцирован на многослойные палисадную и губчатую ткани, которые расположены соответственно на адаксиальной и абаксиальной сторонах листа. В области средней жилки мезофилл замещается бесцветной паренхимой. По средней жилке проходят три крупных пучка, проводящие ткани которых ориентированы обычным образом: флоэма обращена к абаксиальной, а ксилема — к адаксиальной сторонам листа. Под гиподермой, с абаксиальной стороны листа расположены секреторные кауды, сопровождающие некоторые из проводящих пучков.

Таким образом, для линейных листьев *S. kleinia* и *S. longiflorus* характерно наличие всего 3 проводящих пучков в листовой оси, располагающихся обычным образом: ксилема обращена к адаксиальной, а флоэма — абаксиальной сторонам листа. Этим листья данных двух видов сильно отличаются от листьев *S. serpens*. Однако нельзя исключить того, что отсутствие в их листьях системы инвертированных адаксиальных пучков, обращенных флоэмой к верхней, а ксилемой к нижней сторонам листа, может быть обусловлено значительно меньшей толщиной листьев этих видов, чем листьев *S. serpens*.

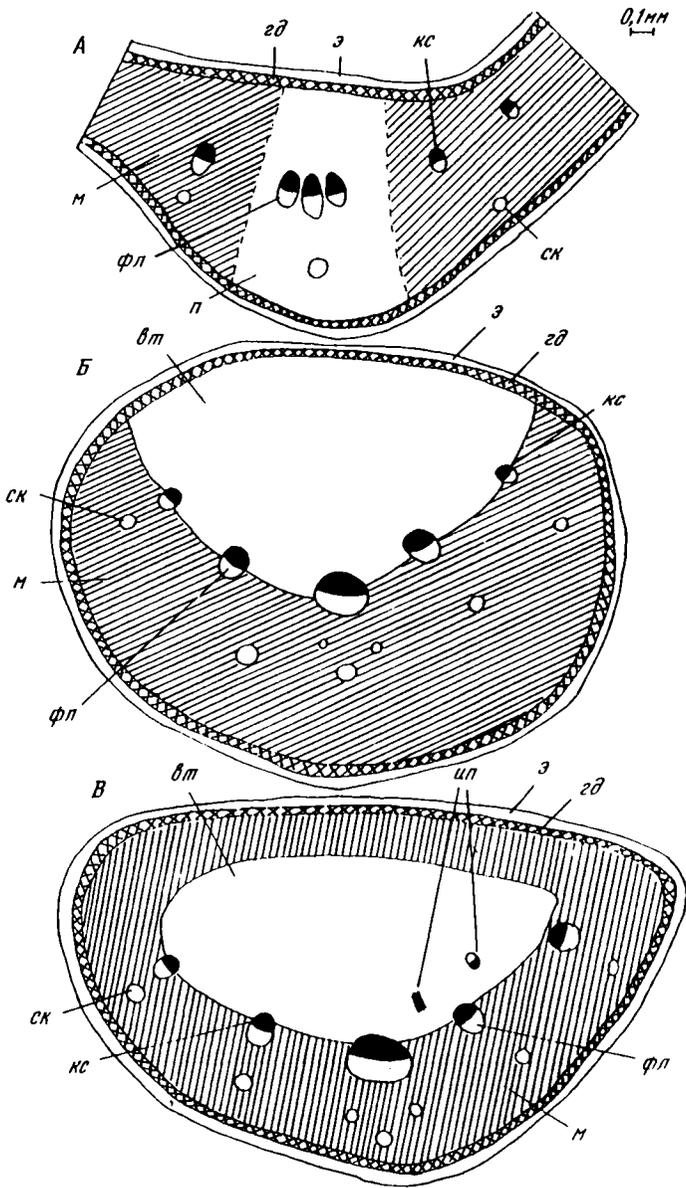


Рис. 2. Строение листовой пластинки (А), черешка (Б) и основания листовой пластинки (В) у *Senecio kleinia* (А) и *S. amaniensis* (Б, В)

ил — инвертированные пучки, п — паренхима; остальные обозначения те же, что на рис. 1

Для того чтобы проверить, не вызвано ли наличие адаксиальных инвертированных проводящих пучков в листьях *S. sergens* их значительной толщиной, мы исследовали анатомию толстых листьев у *S. amaniensis*.

Типичный бифациальный короткочерешковый лист *S. amaniensis* снаружи покрыт однослойной эпидермой, под которой располагается гиподерма (рис. 3, б). Под гиподермой с адаксиальной и абаксиальной сторон листовой пластинки расположен многослойный мезофилл. В субгиподермальном слое мезофилла находятся секреторные

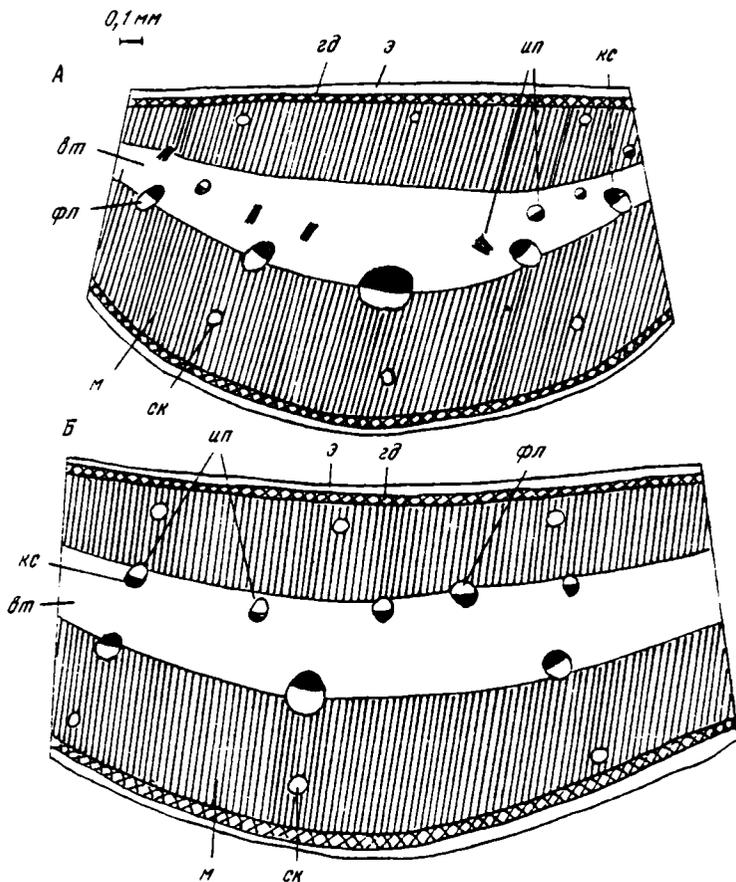


Рис. 3. Строение листовой пластинки *Senecio amaniensis* (А, Б)
Обозначения те же, что на рис. 1

каналы, сопровождающие некоторые из проводящих пучков. В центральной части листовой пластинки расположена водоносная ткань. На границе мезофилла и водоносной ткани располагаются проводящие пучки. Ксилема во всех пучках ориентирована внутрь, а флоэма — наружу листа.

Проводящая система черешка представлена 5 коллатеральными проводящими пучками, расположенными дугой (рис. 2, б). В основании листовой пластинки от любого из них ответвляются более мелкие пучки (рис. 2, в), которые вверх по листу постепенно смещаются на адаксиальную сторону листа (рис. 3, а). По мере этого смещения они постепенно инвертируются, так что их ксилемные части оказываются обращенными к абаксиальной стороне листа, а флоэмные — к адаксиальной стороне (рис. 3, б).

Таким образом, у крестовников в толстых бифациальных листьях проводящие пучки могут располагаться кольцом, но васкулатура их кардинально отличается от васкулатуры листьев *S. serpens* (рис. 1, е).

Следовательно, суккулентные линейные листья *S. serpens* анатомически очень существенно отличаются как от безусловно бифациальных линейных несуккулентных или слабо суккулентных листьев, так и от несомненно бифациальных толстых суккулентных листьев других крестовников. Поэтому их анатомическое и отчасти внешнее сходство с унифациальными вальковатыми листьями видов *Senecio* из секции *Rowleyana* мы склонны рассматривать не как случайное совпадение, а как свидетельство прин-

ципиально одинаковой их организации. Иными словами, линейный внешне бифациальный лист *S. serpens* в действительности на большем своем протяжении унифицирован. Только в основании у него развита адаксиальная сторона, выклинивающаяся дистально, — это треугольное "окно", лишенное субгиподермальной хлоренхимы. Вероятно, что линейные суккулентные листья *S. serpens* возникли из унифицированных цилиндрических или вальковатых листьев, подобно листьям современного *S. spiculosus*, путем их уплощения. Уплощение унифицированных листьев свойственно многим покрытосеменным, но происходит, как правило, в вертикальной плоскости [9, 10, 13, 14]. Уплощение же в горизонтальной плоскости встречается, очевидно, очень редко, хотя и отмечалось ранее И.Г. Серебряковым [13] у некоторых неназванных им таксонов.

Уплощение в горизонтальной плоскости вальковатого листа привело к появлению у листьев *S. serpens* хорошо заметного вторичного края листа, нигде не совпадающего с первичным краем — границей "окна". О вторичности видимого края у листьев данного вида свидетельствует, помимо прочего, и строение единственного аберрантного листа (рис. 1, ж), у которого узкая адаксиальная сторона простиралась до верхушки листа.

Итак, мы полагаем, что суккулентные мясистые линейные листья *S. serpens* являются ложнобифациальными или, точнее, вторично бифациальными. Они возникли, по видимому, в результате уплощения в горизонтальной плоскости исходных унифицированных вальковатых листьев, причем возникшие при этом вторичные края листа ни морфогенетически, ни топографически не связаны с первоначальными краями, разделявшими первичные абаксиальную и адаксиальную стороны листа.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Jacobsen H.* Das Sukkulenten Lexikon. Jena, 1970. 589 S.
2. *Прозина М.Н.* Ботаническая микротехника. М.: Высш. шк., 1960. 206 с.
3. *Имс А.* Морфология цветковых растений. М.: Мир, 1964. 497 с.
4. *Тахтаджян А.Л.* Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М., Л.: Наука, 1964. 497 с.
5. *Sharma M., Singh V.* Procambial development of some labiatae in relation to vascular conservatism // *Ann. Bot.* 1980. Vol. 46, N 1. P. 119—123.
6. *Napp-Zinn K.* Anatomie des Blattes. B.; Stuttgart, 1984. 519 S.
7. *Coll A.* Recherches sur disposition des plantes vaculaires et les phases principales de son evolution // *Ann. Sci. natur. bot. Ser. 8.* 1904. T. 20. P. 1—285.
8. *Hare C.L.* On the taxonomic value of the anatomical structure of the vegetative organs of the Dicotyledons. 5. The anatomy of the petiole and its taxonomic value // *Proc. Linn. Soc.* 1943—1944. Vol. 153, pt. 3. P. 223—229.
9. *Howard R.A.* The stem-node-leaf continuum of the Dicotyledoneae // *J. Arnold Arboretum.* 1974. Vol. 55, N. 2. P. 125—173.
10. *Kaussmann B.* Pflanzenanatomie. Jena, 1963. 624 S.
11. *Тимонин А.К.* Строение первичной проводящей системы побега представителей семейства Amaryllidaceae Jussien // Морфология центросеменных как источник эволюционной информации. М.: Наука, 1990. С. 66—95.
12. *Goebel K.* Organographie der Pflanzen. Jena, 1923. 1789 S.
13. *Серебряков И.Г.* Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Сов. наука, 1952. 391 с.
14. *Эзу К.* Анатомия семенных растений. М.: Мир, 1980. Кн. 2. 335 с.

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова
Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, Москва

Summary

A.K. Timonin, L.V. Ozerova. Pseudo-bifacial leaves
in *Senecio serpens*

The linear, fleshy, outwardly bifacial leaves of *Senecio serpens* Rowl. differ anatomically, especially concerning the texture of the primary vascular tissue cardinally from the bifacial leaves of the other species of *Senecio* and are also very similar to the unifacial terete leaves of related species of *Senecio*. As a result the leaves of *S. serpens* are interpreted as pseudo-bifacial, arising by the flattening in the horizontal plane of unifacial terete leaves in ancestral species. The edge of the linear leaf is secondary and not homologous to the morphological border between the adaxial and abaxial sides of the leaf. The pseudo-bifacial leaf is a rare example of transformation or unifacial leaves.

УДК 582.739:537.533.35

© В.В. Ворончихин, 1993

УЛЬТРАСТРУКТУРА СЕМЕННОЙ КОЖУРЫ У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДОВ GLYCYRRHIZA И MERISTOTROPIS

В.В. Ворончихин

В предлагаемой работе продолжается анализ структур семенной кожуры с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) у различных родов сем. Leguminosae, которые являются достаточно стабильными признаками [1–3]. Ранее нами были рассмотрены признаки ультраструктуры и ультраскульптуры в качестве видовых [4], а также в качестве секционных на примере рода *Vicia* L. [5]. Кроме того, на основании ряда признаков ультраструктуры семенной кожуры: индекс эпидерма/гиподерма, отношение длины клеток гиподермы к длине клеток эпидермы, толщина стенок клеток эпидермы и гиподермы и др., нами были построены схемы возможных направлений специализации структур семенной кожуры у видов родов *Melilotus* Mill., *Vicia* L.

В данном случае объектами нашего исследования послужили виды родов *Glycyrrhiza* L. и *Meristotropis* Fisch. et Mey. Нами уже рассматривался вопрос систематики этих близких родов на основе признаков плодов и семян [6], а также было проведено изучение структур семенной кожуры у близких видов (*G. bueharica* Regel., *G. macedonica* Boiss. et Oph., *M. tryphylla* (Fisch. et Mey) Fisch. et Mey, которое подтвердило близкие генетические связи этих родов [7].

В настоящем сообщении предлагаются результаты исследования 10 из 12 видов рода *Glycyrrhiza* и 2 из 3 видов рода *Meristotropis*.

Род *Glycyrrhiza* L.

Поверхность семян представлена выпуклыми клетками, образующими своеобразный сетчатый или мелкосетчатый гранулярный рисунок; лопастными, извилисто-гранулярными, складчато-ребристыми, струйчато-извилистыми клетками; округлыми, сросшимися между собой бугорками, иногда также образующими своеобразный сетчатый рисунок.

На поперечном срезе клетки эпидермы удлинены в радиальном направлении. Стенки клеток тонкие, слабо утолщенные. Клетки заполнены содержимым.

Гиподерма представлена 1–3 слоями клеток различной формы с тонкими, утолщенными стенками, иногда удлинёнными в радиальном направлении.

Индекс эпидерма/гиподерма – 3–4/1. По своей длине клетки гиподермы относятся к клеткам эпидермы как 1:3, 1:4, 1:6, 1:10. Слои дериватов интегументальной паренхимы дезинтегрированы и, по-видимому, не имеют диагностического значения.

1. *G. aspera* Pall.

Поверхность семян представлена ребристо-лопастными плотно прилегающими друг к другу клетками, образующими своеобразный сетчатый рисунок (рис. 1, а).

Клетки эпидермы на поперечном срезе удлинены в радиальном направлении, стенки клеток утолщены (рис. 1, б).

Гиподерма представлена 3 слоями толстостенных клеток. Первый, наружный слой представлен толстостенными клетками различной формы. Второй слой – толстостенными клетками различной формы, слегка вытянутыми в тангентальном направлении (рис. 1, б).

Индекс эпидерма/гиподерма – 4/1. По своей длине клетки гиподермы относятся к клеткам эпидермы как 1:6.

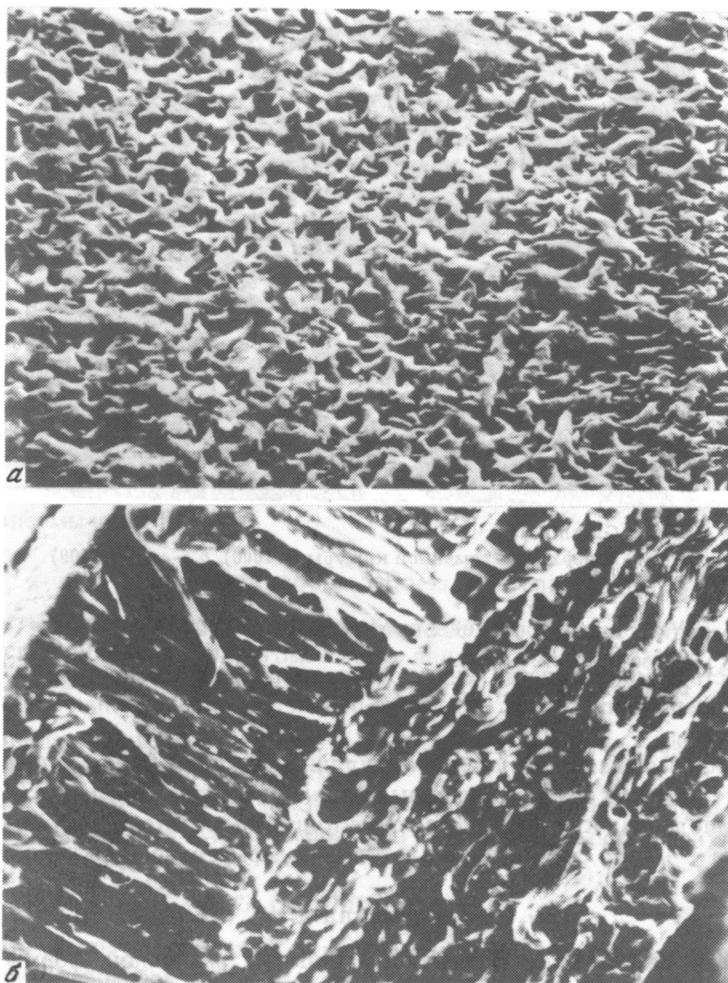


Рис. 1. *Glycyrrhiza aspera*

а – поверхность семенной кожуры (x 1000), б – скол (x 400)

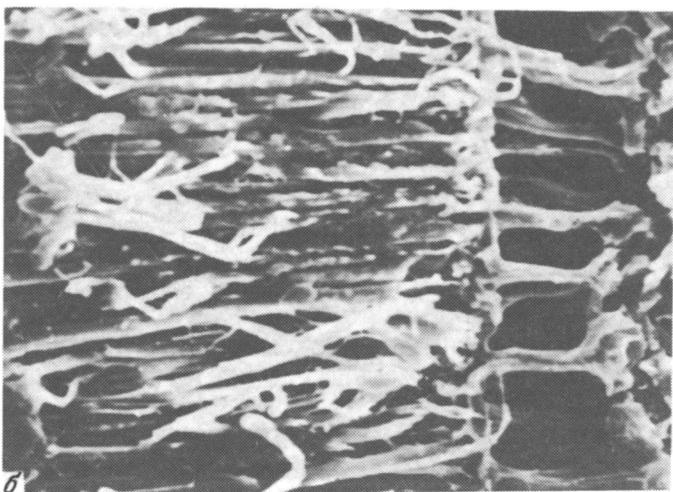


Рис. 2. *G. echinata*
 а – поверхность семенной кожуры (x 1000), б – скол (x 500)

2. *G. bucharica* Regel.

Поверхность семян представлена удлиненными, слабо лопастными, вытянутыми клетками. Поверхность клеток складчато-ребристая, образованная главным образом за счет кутикулы.

Клетки эпидермы на поперечном срезе удлинены в радиальном направлении, ровные, тонкостенные или слабо утолщенные, заполнены содержимым.

Клетки гиподермы крупные, со слабо утолщенными стенками. Индекс эпидерма/гиподерма – 4/1. По своей длине клетки гиподермы относятся к клеткам эпидермы как 1:4.

3. *G. echinata* L.

Поверхность семян представлена лопастными, различной формы выростами (рис. 2, а).

На поперечном срезе клетки эпидермы удлинены в радиальном направлении, расположены в один слой (рис. 2, б).

Индекс эпидерма/гиподерма – 4/1. Гиподерма представлена тонкостенными клетками, удлинёнными в радиальном направлении, расположенными в один слой (рис. 2, б). По своей длине клетки гиподермы относятся к клеткам эпидермы как 1:3,5.

Этот вид сильно отличается от всех остальных исследованных нами видов.

4. *G. glabra* L.

Поверхность семян представлена выпуклыми, плотно прилегающими между собой клетками, которые образуют своеобразный бугорчатый рисунок. Поверхность бугорков слабо ребристая (рис. 3, а).

Клетки эпидермы на поперечном срезе вытянуты в радиальном направлении. Стенки клеток сильно утолщены (рис. 3, б).

Гиподерма представлена одним слоем клеток с сильно утолщенными стенками. Клетки ее более или менее прямоугольной формы (рис. 3, в).

Индекс эпидерма/гиподерма – 3/1. По своей длине клетки гиподермы относятся к клеткам эпидермы как 1:6.

5. *G. korshinskyi* Grig.

Поверхность семян мелкоячеистая, гранулярная. На поперечном срезе клетки эпидермы вытянуты в радиальном направлении, слабоутолщенные, заполнены содержимым.

Гиподерма представлена тонкостенными клетками, квадратными или слегка вытянутыми в тангентальном направлении.

Индекс эпидерма/гиподерма – 3/1. По своей длине клетки гиподермы относятся к клеткам эпидермы как 1:6.

6. *G. kulabensis* Masl.

Поверхность семян извилисто-гранулярная. На поперечном срезе клетки эпидермы удлинены в радиальном направлении, тонкостенные, заполнены содержимым.

Гиподерма представлена 2 слоями толстостенных клеток различной формы и размеров. Клетки верхнего слоя вытянуты в радиальном направлении, а внутреннего – в тангентальном.

Индекс эпидерма/гиподерма – 2/1. По своей длине клетки гиподермы относятся к клеткам эпидермы как 1:4.

7. *G. macedonica* Boiss. et Orph.

Поверхность семян мелкоячеистая, она образована выступами эпидермальных клеток, как бы слившихся друг с другом. Клетки эпидермы на поперечном срезе сильно удлинены в радиальном направлении, стенки клеток слабо утолщены, заполнены содержимым.

Клетки гиподермы выражены слабо, рыхлые. Они почти не отличаются по своему строению от клеток дериватов паренхимы.

Индекс эпидерма/гиподерма – 4/1. По своей длине клетки гиподермы относятся к клеткам эпидермы как 1:10. Клетки дериватов интегументальной паренхимы довольно рыхлые, крупные.

8. *G. pallidiflora* Maxim.

Поверхность семян представлена округлыми, сросшимися между собой бугорками, образующими своеобразный звездчатый рисунок (рис. 4, а). Клетки эпидермы на поперечном срезе вытянуты в радиальном направлении. Стенки клеток слабо утолщены (рис. 4, б).

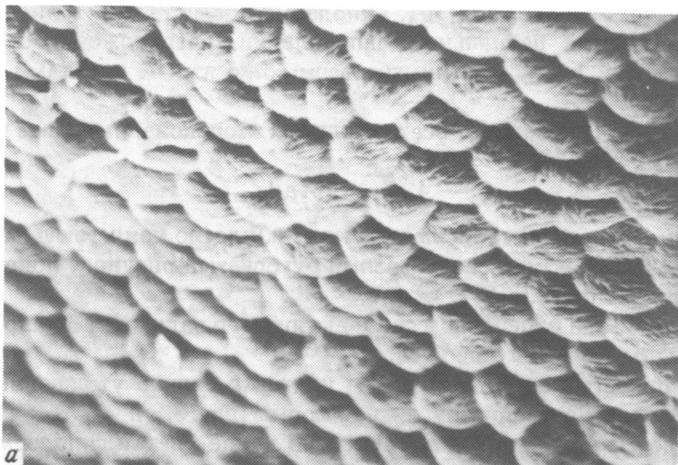


Рис. 3. *G. glabra*
а — поверхность семенной кожуры (x 8000), б — скол (x 1000), в — клетка гиподермы (x 4000)

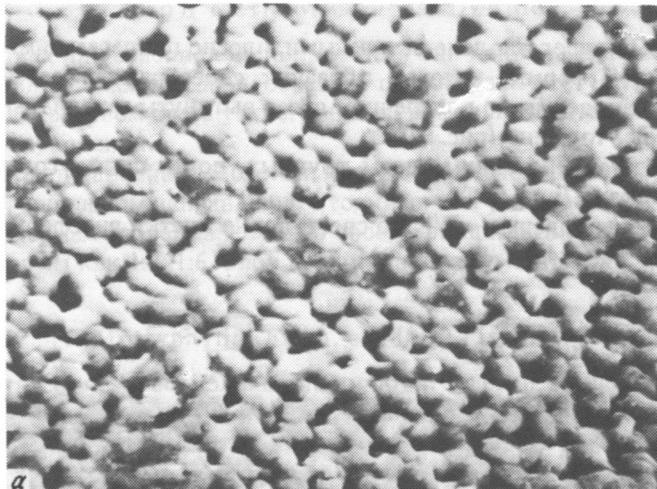


Рис. 4. *G. pallidiflora*
 а – поверхность семенной кожуры (x 1000), б – скол (x 600)

Клетки гиподермы почти квадратные или слегка вытянутые в радиальном направлении. Стенки клеток слабо утолщены (рис. 4, б)

Индекс эпидерма/гиподерма – 3/1. По своей длине клетки гиподермы относятся к клеткам эпидермы как 1:6.

9. *uralensis* Fisch.

Поверхность семян представлена клетками, которые образуют струйчато-извилистый рисунок. На поперечном срезе клетки эпидермы удлинены в радиальном направлении, слабо утолщенные, заполнены содержимым.

Гиподерма представлена толстостенными клетками, расположенными в один слой и слегка вытянутыми в тангентальном направлении.

Индекс эпидерма/гиподерма – 3/1. По своей длине клетки гиподермы относятся к клеткам эпидермы как 1:4.

10. *G. zaissanica* Serg.

Поверхность семян представлена выпуклыми, плотно прилегающими друг к другу клетками различной формы, которые образуют своеобразный сетчатый рисунок (рис. 5, а). Клетки эпидермы на поперечном срезе вытянуты в радиальном направлении. Стенки клеток утолщены (рис. 5, б).

Гиподерма представлена одним слоем крупных, почти прямоугольных клеток с утолщенными стенками (рис. 5, б).

Индекс эпидерма/гиподерма – 4/1. По своей длине клетки гиподермы относятся к клеткам эпидермы как 1:4.

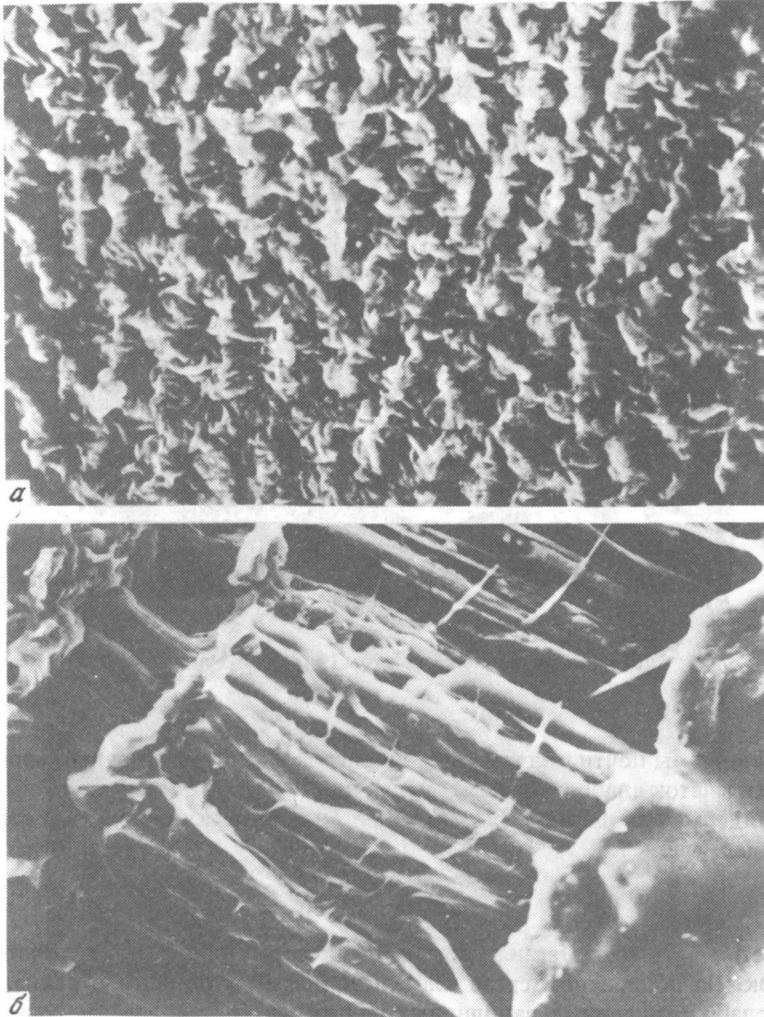


Рис. 5. *G. zaissanica*

а – поверхность семенной кожуры (x 1000), б – скол (x 750)

Род *Meristotropis* Fisch. et Mey.

Поверхность семян слабоволнистая, ямчатая или покрыта выпуклыми бугорками, которые, соединяясь между собой, образуют своеобразный сетчатый рисунок. Клетки эпидермы на поперечном срезе узкие, тонкостенные или толстостенные, вытянутые в радиальном направлении.

Гиподерма представлена 1–2 слоями клеток различной формы и размеров, иногда вытянутых в радиальном направлении с тонкими или утолщенными стенками.

Индекс эпидерма/гиподерма – 2/1. По своей длине клетки гиподермы относятся к клеткам эпидермы как 1:3, 1:6. Слои дериватов интегументальной паренхимы сильно смяты.

1. *M. tryphylla* (Fisch. et Mey.) Fisch. et Mey.

Поверхность семян слабоволнистая, ямчатая. Клетки эпидермы на поперечном срезе узкие, толстостенные, удлинённые в радиальном направлении.

Гиподерма представлена двумя слоями клеток. Клетки верхнего слоя – толстостенные, различной формы и размеров; нижний слой представлен более мелкими толстостенными клетками.

Индекс эпидерма/гиподерма – 2/1. По своей длине клетки гиподермы относятся к клеткам эпидермы как 1:6. Слои дериватов интегументальной паренхимы сильно смяты.

2. *M. xanthioides* Vass.

Поверхность семян представлена выпуклыми, сросшимися между собой клетками, которые образуют своеобразный сетчатый рисунок (рис. 6, а). Клетки эпидермы на поперечном срезе вытянуты в радиальном направлении, тонкостенные, узкие (рис. 6, б).

Гиподерма представлена одним слоем тонкостенных, вытянутых в радиальном направлении клеток (рис. 6, в).

Индекс эпидерма/гиподерма – 2/1. По своей длине клетки гиподермы относятся к клеткам эпидермы как 1:3.

Как показали наши исследования, ультраструктура поверхности семенной кожуры и ультраструктура клеток эпидермы и гиподермы у изученных нами родов имеют ряд общих признаков, которые свидетельствуют в пользу того, что по-видимому, это один род, имеющий одного предка, но в дальнейшем разделившийся на две самостоятельные ветви. Ареалы исследованных родов подтверждают эту гипотезу.

Для выявления возможных направлений специализации структур семенной кожуры нами использованы следующие признаки: 1) отсутствие единого типа поверхности семенной кожуры, 2) перекрывается индекс эпидерма/гиподерма, 3) перекрывается признак отношения длины клеток гиподермы к клеткам эпидермы, 4) формы клеток эпидермы и гиподермы общие для обоих родов, 5) наличие одного и двух слоев клеток гиподермы характерно для обоих родов, 6) наличие тонких и утолщенных стенок эпидермы и гиподермы у обоих родов.

На основании этих признаков нами построена схема возможных направлений специализации структур семенной кожуры родов *Glycyrrhiza* и *Meristotropis*, которая приведена на рис. 7.

Наличие в спермодерме 2–3 слоев клеток гиподермы различной формы является признаком примитивности. Также сравнительно более примитивны типы спермодермы с утолщенными и сильно утолщенными стенками. Это свидетельствует о более длительном времени формирования семенной кожуры. Тонкостенные клетки спермодермы свидетельствуют о более высокой их специализации и продвинутости.

На основании проведенных исследований мы считаем, что специализация структур семенной кожуры у видов родов *Glycyrrhiza* и *Meristotropis* имеет три основных направления: 1) увеличение соотношения длины клеток эпидермы к клеткам гипо-

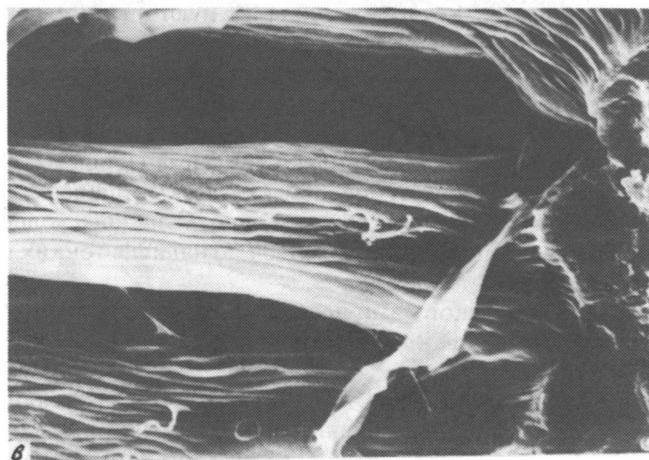
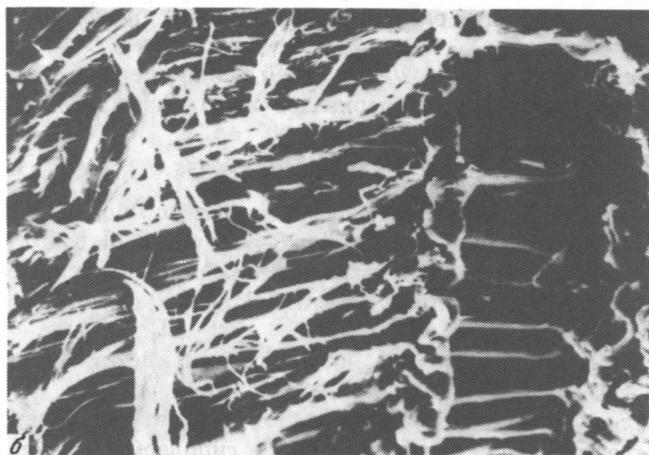
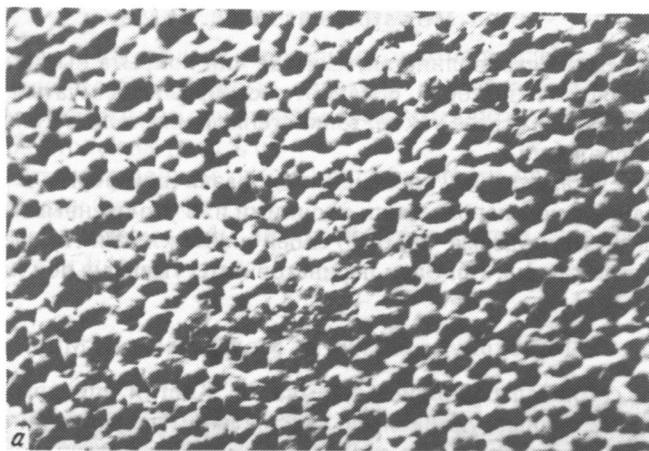


Рис. 6. *Meristotropis xanthioides*

a — поверхность семенной кожуры (x 1000), *б* — скол (x 600), *в* — клетка гиподермы (x 3000)

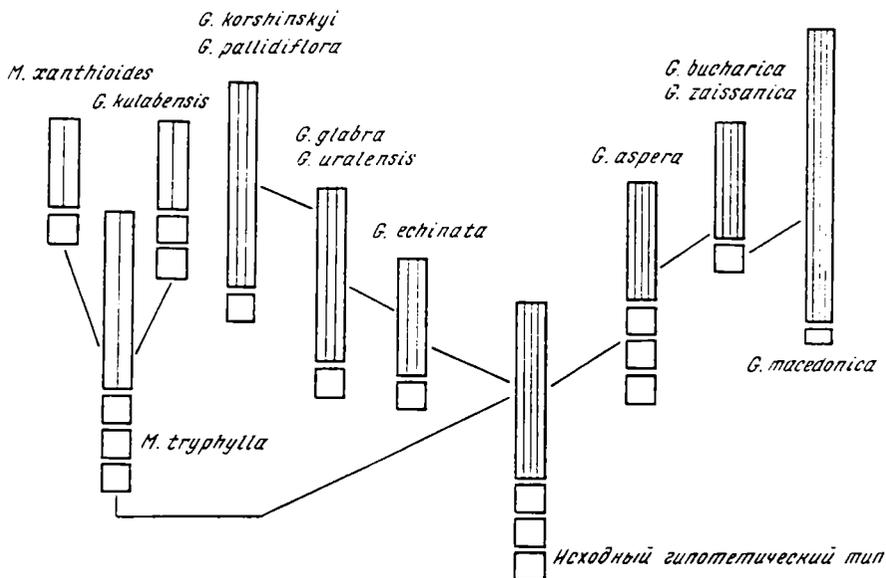


Рис. 7. Схема возможных направлений специализации структур семенной кожуры у видов родов *Glycyrrhiza* и *Meristotropis*

дермы от 4:1 до 10:1 с одновременной редукцией слоев гиподермы (индекс эпидерма/гиподерма 4/1); 2) индекс эпидерма/гиподерма является постоянным (3/1), при слабом увеличении отношения длины клеток эпидермы к длине клеток гиподермы, стенки клеток эпидермы слабо утолщены; 3) индекс эпидерма/гиподерма – 2/1, наблюдается редукция слоев гиподермы от 3 до 1.

Возможно, что дальнейшая специализация структур семенной кожуры заключается в изменении толщины стенок клеток эпидермы и гиподермы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Пономаренко С.Ф. Структурная эволюция семян бобовых (пор. Fabales Nakai.): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск, 1986. 33 с.
2. Corner E.J.H. The Leguminous seed // *Phytomorphology*. 1951. Vol. 1, N 1/2. P. 117–150.
3. Corner E.J.H. The seed of dicotyledons. L., 1976. Vol. 1. 311 p.
4. Ворончихин В.В. Диагностическое значение признаков спермодермы у видов рода *Melilotus* Mill. // Бюл. Гл. ботан. сада. 1990. Вып. 158. С. 80–82.
5. Ворончихин В.В. Анатомия и ультраструктура семенной кожуры представителей рода *Vicia* // Там же. 1991. Вып. 160. С. 42–45.
6. Базилевская Н.А., Ворончихин В.В. Определение по плодам видов рода *Glycyrrhiza* и *Meristotropis* флоры СССР // Составление определителей по плодам и семенам. Киев, 1974. С. 10–27.
7. Ворончихин В.В. Диагностика родов *Glycyrrhiza* и *Meristotropis* по строению семенной кожуры // Бюл. Гл. ботан. сада. 1991. Вып. 161. С. 71–74.

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

Summary

V.V. Voronchikin. The ultrastructure of the seed-coat of *Glycyrrhiza* and *Meristotropis*

The question of the possibility of the common origin of two close, related genera *Glycyrrhiza* and *Meristotropis* is studied in. Their seed-coat structure is examined using a scanning electronic microscope.

РЕНТГЕНОГРАФИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ПРИВОЙНЫХ ПОЧЕК

М.Т. Кръстев

В настоящее время в практике и в научных исследованиях для определения качества привойных почек и их пригодности для прививок используют только визуальный метод. Суть его состоит в том, что привойные почки оценивают по внешним признакам.

Большинство авторов рекомендуют брать пазушные почки со средней части однолетнего побега, так как почки, образующиеся у основания или в верхней части побега, недостаточно развиты и непригодны для прививки [1,2]. В то же время ряд авторов утверждают, что из любой вегетативной почки, использованной в качестве привоя, можно получить нормально развитые привитые растения [3,4]. Такое расхождение во мнениях объясняется субъективностью визуальной оценки привойных почек.

При работе с малораспространенными древесными растениями визуальный метод отбора привойных почек сопряжен с дополнительными трудностями, так как, во-первых, этот метод требует длительных многолетних исследований с большим числом повторностей; во-вторых, не дает возможности учесть те изменения, которые неминуемо наступают в органогенезе любого растения при интродукции; в-третьих, успешное срастание компоненте прививки зависит от многих факторов, поэтому очень трудно определить, какое влияние оказывает сама привойная почка на приживаемость прививки и ее стабильность.

Обзор литературных данных показывает, что почки одного индивидуума сильно варьируют как по величине, форме, так и по специализации, что имеет большое значение при оценке пригодности пазушных почек как привойного материала.

Для прививки важным моментом является однородность привойного материала, способного воспроизвести нормальные, хорошо развитые жизнеспособные растения, полностью сохраняющие все признаки исходной формы. Таким образом, в практических работах не внешние признаки, а внутренняя структура почек и степень их сформированности должны быть основным критерием их пригодности для прививки.

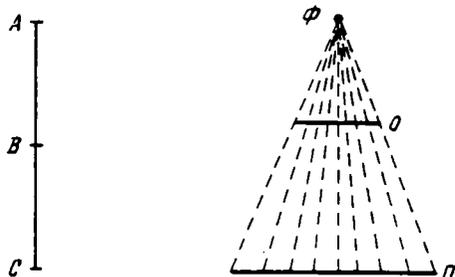
Применение рентгенографического метода для изучения прививочных компонентов, в частности привойных почек, дает возможность с большой достоверностью ответить на эти вопросы. При этом основная ценность рентгенографического метода состоит в том, что он позволяет получить топографическую картину строения зачаточных органов почки, не нарушая ее целостности и жизнеспособности.

Техника рентгенографии. Для рентгено съемки был использован рентгеновский аппарат РЕИС-И, выпускаемый объединением "Светлана", с микрофокусной рентгеновской трубкой БС-1, позволяющей генерировать мягкое рентгеновское излучение при диаметре фокусного пятна до 15 ± 10 мкм. В некоторых случаях при съемке был использован метод проекционной рентгенографии, т.е. изображение объекта по отношению к оригиналу было увеличенным. Для получения увеличенного изображения объект помещали на расстоянии 15 см от фокуса трубки, а фоточувствительная пленка располагалась под объектом на 7–8 см ниже его, т.е. на расстоянии 22–23 см от фокуса трубки. Кратность увеличения изображения определяли по формуле: $\frac{AB}{BC}$, где АВ – расстояние от фокусной трубки до объекта; ВС – расстояние от объекта до фоточувствительной пленки (рис. 1).

Как правило, в данной работе использовали полтора кратное увеличение объекта на рентгенограмме, хотя в некоторых случаях оно было двукратным и более.

Рис. 1. Схема получения увеличенного изображения объекта на рентгенограмме

AB — расстояние от фокусной трубки до объекта, BC — расстояние от объекта до фоточувствительной пленки, Φ — фокус трубки, O — объект, Π — пленка



Рентгено съемку осуществляли на фототехнической пленке ФТ-41, обладающей хотя и низкой чувствительностью (0,5 ед), но высокой разрешающей способностью (не менее 183 лин/мм), что дало возможность выявить мельчайшие детали внутреннего строения изучаемых объектов. При режимах 40 кВ и 100 мА экспозиция составляла 20–24 мин.

Обработку пленки проводили в стандартном проявителе № 1.

Для рентгено съемки побеги разрезали таким образом, чтобы в каждый отрезок попадали одна или две почки, которые впоследствии использовали как привой. Отрезки с почками раскладывали в деревянных рамках с доньшками из склеивающей ленты типа ЛЦ. При этом почки каждого побега размещали в той последовательности, в которой они были расположены на побеге. Это позволяло проводить сравнительную оценку почек, занимающих одно и то же положение на различных побегах.

Дешифрирование рентгенограмм. Основное внимание в наших исследованиях уделялось дешифрированию рентгенограмм зимующих почек лиственных древесных растений с целью определения их качества и пригодности для прививки. Из-за отсутствия в литературе каких-либо сведений по этому вопросу возникла необходимость в разработке методики дешифрирования рентгенограмм, т.е. выявления основных признаков, которые были бы общими или сугубо индивидуальными, присущими только конкретному типу почек (вегетативных или генеративных, пазушных или терминальных, спящих или придаточных и т.д.). Основным критерием при дешифрировании рентгенограмм является плотность изображения, которая варьирует в зависимости от того, через какие ткани и органы проходят рентгеновские лучи, их топографического положения и физиологического состояния. Кроме того, для более достоверной оценки рентгенографической картины некоторые почки после рентгеновской съемки подвергали микроскопическому изучению. Надо отметить, что как на рентгенограммах, так и под микроскопом видны основные органы и прилегающие к ним ткани внутривидового побега, такие как почечные чешуи, зачатки листа, осевая часть зачаточного побега, переходная зона сердцевин, сердцевина, перидерма, ксилема, флоэма, а у генеративных почек — элементы соцветия (рис. 2).

В зависимости от видовых особенностей растений основные органы почек на рентгенограмме имеют определенное топографическое расположение, форму и плотность рентгенографического изображения. Например, дешифрируя рентгенограммы пазушных почек *Quercus robur* 'Fastigiata', *Fraxinus excelsior* 'Aurea', *Cerasus vulgaris* 'Rhexii' и др., можно отметить, что у этих почек видны почечные чешуи, расовоженные вокруг зачаточного побега (рис. 3 а–е). В то же время видны и некоторые различия в расположении и форме почечных чешуй. Наиболее плотное расположение почечных чешуй, покрывающих весь зачаточный побег, наблюдается на рентгенограмме почки *Quercus robur* 'Fastigiata'. У почки *Cerasus vulgaris* 'Rhexii' почечные чешуи видны только в нижней части зачаточного побега, а у *Fraxinus excelsior* 'Aurea' и *Ulmus procera* 'Purpurea', кроме наружных кроющих почечных чешуй, видны еще внутренние. В большинстве случаев почечные чешуи имеют на рентгенограммах наименьшую плот-

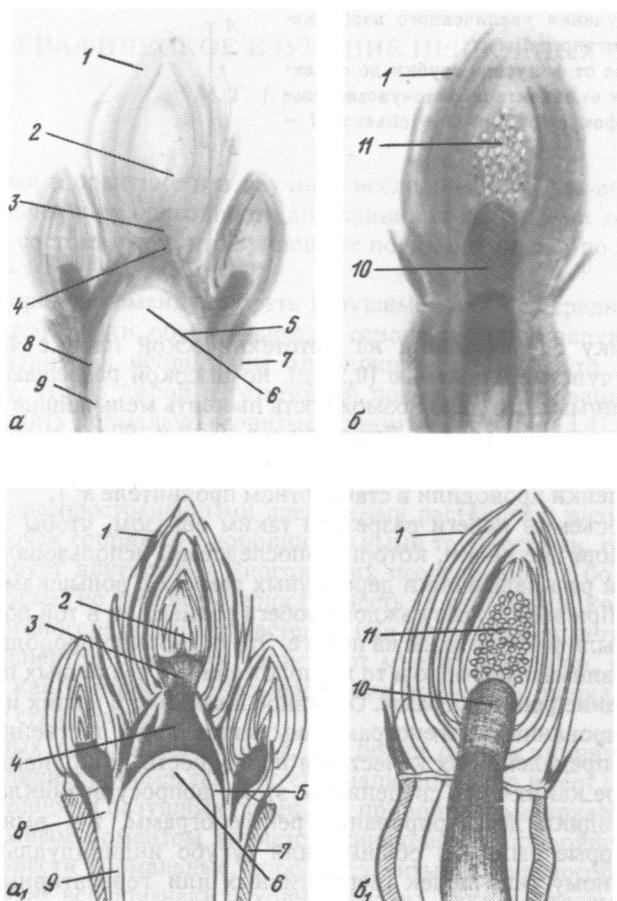


Рис. 2. Рентгенограмма *а, б* и схема (*а₁, б₁*) почек *Acer platanoides* 'Crimson King'

а, а₁ — терминальная вегетативная почка (х 10), *б, б₁* — терминальная генеративная почка (х 12); *1* — почечные чешуи, *2* — зачатки листьев, *3* — ось зачаточного побега, *4* — переходная зона сердцевины, *5* — перимедулярная зона сердцевины, *6* — сердцевина, *7* — перидерма, *8* — флоэма, *9* — ксилема, *10* — ось зачаточного соцветия, *11* — зачаточное соцветие

ность изображения, что позволяет увидеть и другие органы почки, такие как зачаточные листья, зачаточный побег и его апикальную часть.

На рентгенограмме почки *Fraxinus excelsior* 'Aurea' и *Ulmus procera* 'Purpurea' в зависимости от степени дифференциации видны отдельные неразвернутые непарно-перистые зачаточные листья. У *Cerasus vulgaris* 'Rhexii' простые очередно расположенные зачаточные листья лучше всего видны на верхушке зачаточного побега, т.е. в апикальной зоне. О наличии зачаточных лопастно-зубчатых листьев у почки *Quercus robur* 'Fastigiata', расположенных между отдельными почечными чешуями, можно судить по имеющемуся на рентгенограмме изображению различной плотности. Это различие более четко выражено в зоне апекса.

Зачаточные побеги на рентгенограмме имеют наибольшую плотность изображения. У *Cerasus vulgaris* 'Rhexii' очень хорошо выражен зачаточный побег с типичной конусообразной формой, а у *Fraxinus excelsior* 'Aurea' из-за наличия большого числа хорошо дифференцированных зачаточных листьев он плохо заметен. Тем не менее при внимательном рассмотрении его можно увидеть. В зависимости от видовых особен-

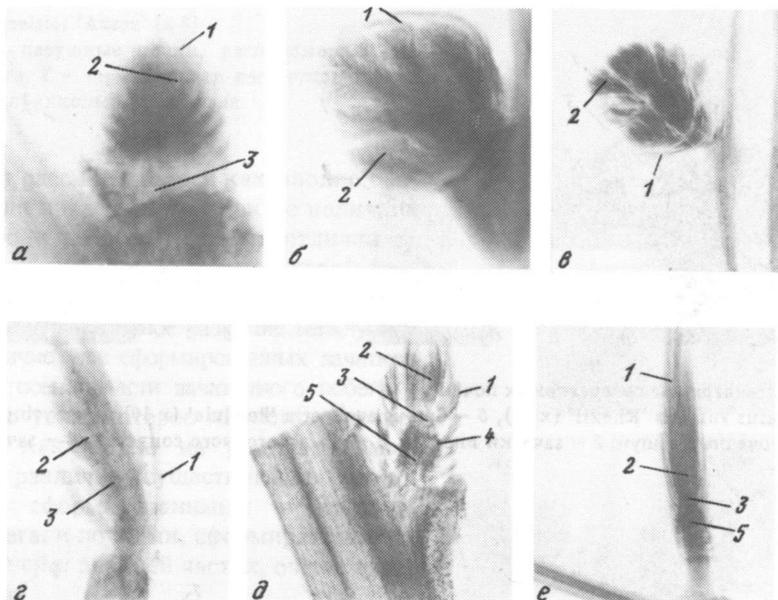


Рис. 3. Рентгенограммы пазушных почек

а — *Quercus robur* 'Fastigiata' (x 25), б — *Fraxinus excelsior* 'Aurea' (x 10), в — *Ulmus procera* 'Purpurea' (x 10), г — *Betula pendula* 'Purpurea' (x 7), д — *Cerasus vulgaris* 'Rhexii' (x 25), е — *Fagus orientalis* 'Purpurea' (x 7); 1 — почечные чешуи, 2 — зачатки листьев, 3 — ось зачаточного побега, 4 — зачаточная пазушная почка следующего порядка, 5 — междоузлие будущего побега

ностей и в тех случаях, когда пазушные вегетативные почки хорошо дифференцированы, на рентгенограмме можно увидеть в пазухах зачаточных листьев зачаточные бугорки пазушных почек следующего порядка, узлы и междоузлия будущего побега, например у *Cerasus vulgaris* 'Rhexii' (рис. 3, д). При рентгенографической оценке пазушных почек для прививки основным признаком является наличие или отсутствие зачаточного побега, зачаточных листьев и недифференцированных бугорков почек следующего порядка, их форма и степень дифференциации в зависимости от видовой принадлежности растений.

Дешифрируя рентгенограммы вегетативных и генеративных почек различных древесных растений, можно увидеть не только общие, характерные для них признаки, но и существенные различия между ними. Так, на рентгенограммах генеративных почек видно зачаточное соцветие — в одном случае, у *Cerasus vulgaris* 'Rhexii', — простой зонтик, в другом, у *Sorbus aucuparia* 'Pendula' — щиток, а в третьем, у *Syringa vulgaris* L., — метелка (рис. 4, а–в).

Помимо этого, рентгенографический метод позволяет выявлять различия между почками, относящимися не только к различным видам растений, но и в пределах одного вида. На рис. 5 показаны позитивы рентгенограмм двух побегов *Quercus robur* 'Fastigiata', взятых с различных маточных растений. Видно, что пазушные почки одного побега отличаются от почек другого. У всех почек, расположенных на побеге "б", видна четко выраженная осевая часть зачаточного побега, почечные чешуи и зачаточные листья. У пазушных почек, сформировавшихся на побеге "а", видны только почечные чешуи и зачатки листьев.

Как показали данные наших многолетних рентгенографических анализов почек листовенных древесных интродуцентов, у многих видов и их форм наблюдается четко выраженное различие между почками, сформировавшимися на одном побеге или даже на одном узле.

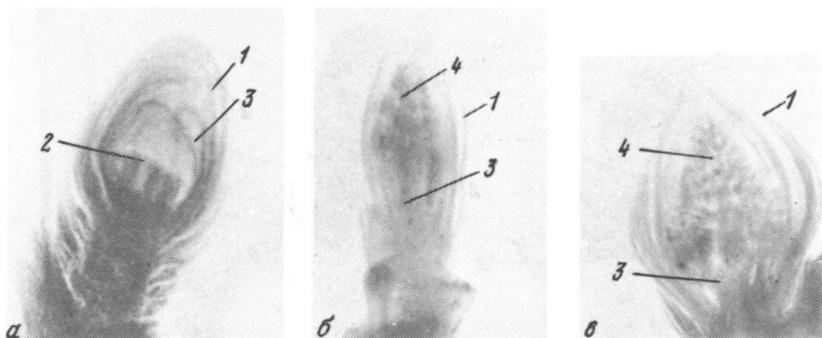


Рис. 4. Рентгенограмма генеративных почек

а — *Cerasus vulgaris* 'Rhexii' (x 25), б — *Sorbus aucuparia* 'Pendula' (x 10), в — *Syringa vulgaris* L. (x 7); 1 — почечные чешуи, 2 — зачатки листьев, 3 — ось зачаточного соцветия, 4 — зачаточное соцветие

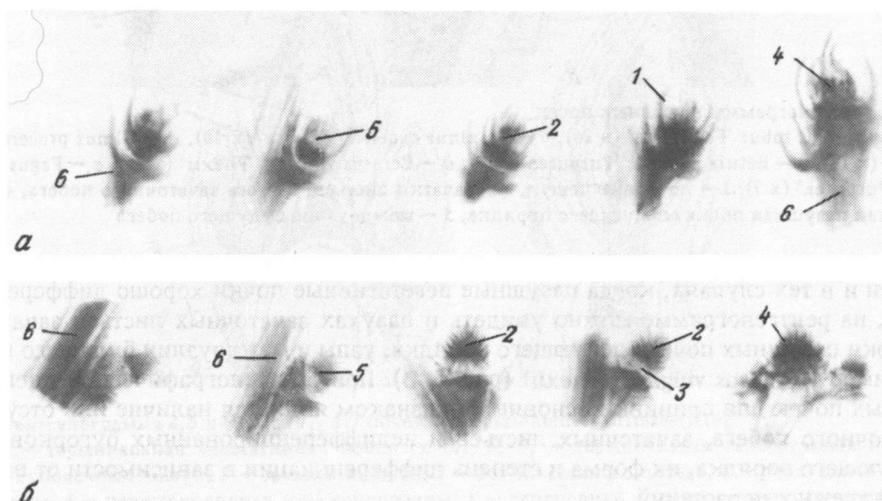


Рис. 5. Рентгенограмма почек двух побегов *Quercus robus* 'Fastigiata', взятых с различных маточных растений

1 — почечные чешуи, 2 — зачатки листьев, 3 — ось зачаточного побега, 4 — терминальная почка, 5 — пазушная почка, 6 — стемель годовичного побега; а, б — годовичные побеги различных маточных растений (x 15)

Подтверждением может послужить позитив рентгенограммы почек годовичного побега *Fraxinus excelsior* 'Aurea' (рис. 6). Видно, что пазушные почки с первого по седьмой узел отличаются не только по величине и форме, но и по степени развития. Наиболее развитые почки сформировались на 3-м, 4-м и 5-м узлах. В пазушных почках этих узлов, кроме основных органов, которые можно увидеть на рентгенограмме (почечные чешуи, зачатки листьев и ось зачаточного побега), просматривается от четырех до восьми зачатков листьев. Такие зачаточные листья наблюдаются и в пазушных почках 2-го узла, но в меньшем числе. Например, у почки а₂ видны три зачаточных листа, а у почки б₂ — их два. В почках 1-го узла зачаточные листья не просматриваются, а в почках 6-го и 7-го узлов видны в основном только наружные и внутренние почечные чешуи. При визуальной оценке почки 1-го, 2-го, 6-го и 7-го уз-

Рис. 6. Рентгенограмма почек годичного побега *Fraxinus excelsior* 'Aurea' (x 4)

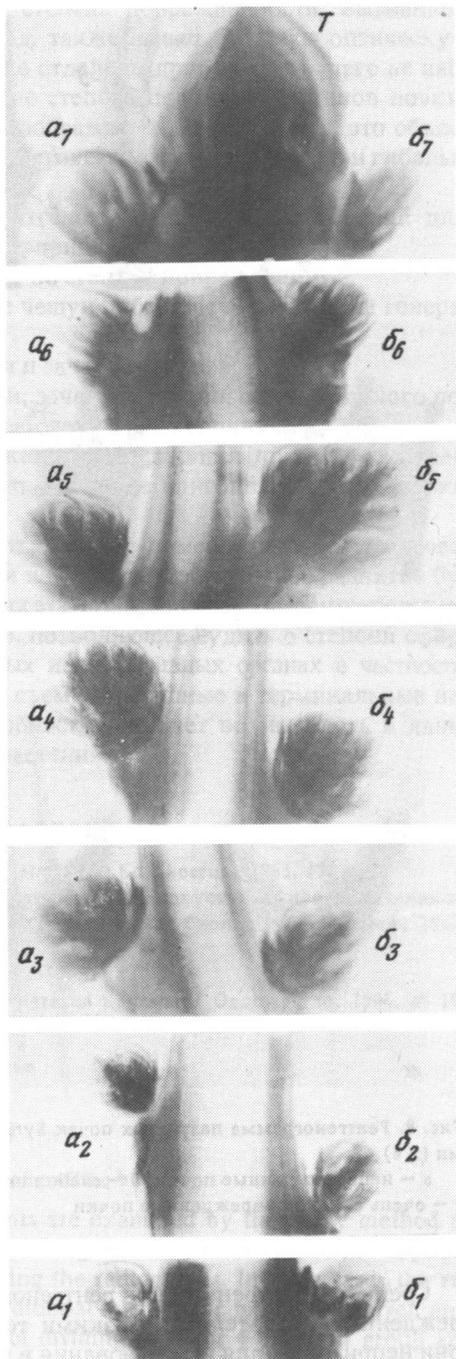
α_1-7 — пазушные почки, расположенные на узлах побега, Γ — терминальная вегетативная почка, 1-7 — порядковый номер узла

лов могут рассматриваться как вполне пригодные для прививки, так как по величине и форме они не имеют особых отличий от почек 3-го узла. Однако рентгенографический анализ дает возможность увидеть основное и существенное различие между ними — наличие уже сформированных зачатков листьев и осевой части зачаточного побега у почек 3-го узла, которое является определяющим. Как видно на рентгенограмме (рис. 6), различия, существующие между почками, сформированными в средней части побега, и почками, сформированными в его нижней и верхней частях, очень четко выражены.

При дешифрировании рентгенограмм нельзя не обратить внимания и на то, что у почек, сформированных в пазухах супротивно расположенных листьев, также наблюдаются различия. Эти различия выражаются в степени развития конкретных структур, фиксируемых на рентгенограммах. Кроме того, в результате рентгенографического анализа можно выявить степень дифференциации супротивно расположенных пазушных почек в той или иной части годичного побега (например, у *Fraxinus excelsior* 'Aurea'), что несомненно, имеет значение для объективной оценки качественных показателей привойных почек. Надо отметить, что различия между супротивно расположенными почками, их неравноценность выявляется при рентгенографическом анализе независимо от видовых особенностей и местоположения почки на годичном побеге.

Несомненно, разработка методики для оценки качества привойных почек на основе рентгенографического анализа является весьма перспективным делом в практике и в научных исследованиях.

При дешифрировании рентгеновских снимков можно увидеть и спящие почки. Как правило, спящие почки формируются в нижней части годичного побега или в переходной зоне между приростами прошлого и текущего года (рис. 7). Независимо от видовых и сортовых особенностей они выглядят одинаково, т.е. видны только выпячивания на поверхности стебля и почечный след в древесине.



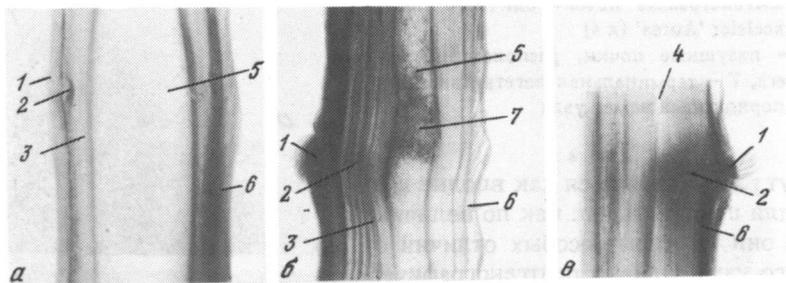


Рис. 7. Рентгенограмма спящих почек

а — спящая почка *Aesculus pavia* L. (x 4), *б* — спящая почка *Ryugus ussuriensis* Maxim. (x 10), *в* — спящая почка *Malus baccata* (L.) Barckh. (x 10); 1 — спящая почка, 2 — след спящей почки в древесине, 3 — древесина, 4 — граница годичных колец, 5 — сердцевина, 6 — кора, 7 — граница годичных приростов (переходная зона сердцевины)

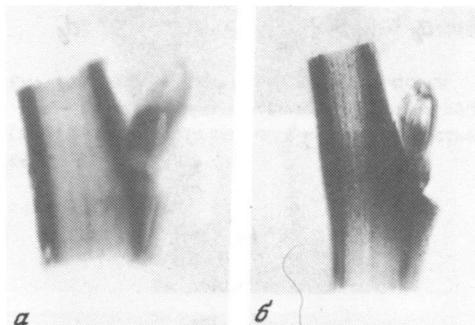


Рис. 8. Рентгенограмма пазушных почек *Rosa canina*, поврежденных (*б*) и не поврежденных (*а*) вредителями (x 15)

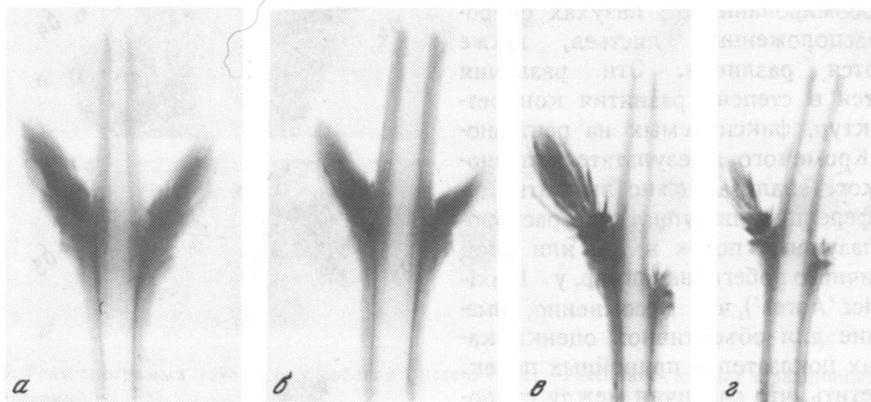


Рис. 9. Рентгенограмма пазушных почек *Syringa vulgaris* L., поврежденных низкими температурами (x 6)

а — неповрежденные почки, *б* — слабо поврежденные почки, *в* — сильно поврежденные почки, *г* — очень сильно поврежденные почки

Среди просмотренных при рентгенографическом изучении встречаются почки, поврежденные вредителями, низкими температурами или механическими факторами; они непригодны для использования в качестве привойного материала.

Поврежденные почки, независимо от их видовой принадлежности, отличаются на снимках от тех почек, у которых нет каких-либо внутренних повреждений. Например, выеденные вредителями части почки имеют на рентгенограмме большую оптическую плотность изображения, чем неповрежденные. При этом четко видно, какая часть почки повреждена, степень повреждения, его форма, а также наличие или отсутствие самого вредителя (рис. 8, *а*, *б*).

Почки, у которых наблюдается различная степень поврежденности, вызванной действием низких температур в зимний период, также имеют большую оптическую плотность изображения, а почечные чешуи четко отделены друг от друга, чего не наблюдается у неповрежденных почек. Чем больше степень поражения органов почки, тем больше плотность их рентгенографического изображения. По-видимому, это объясняется сильным обезвоживанием тканей под действием низких температур и гибелью зачаточных листьев (рис. 9, а-г).

Многолетнее изучение и дешифрирование рентгенограмм послужило основой для выделения 4 групп почек по их пригодности к прививкам:

I группа – погибшие или имеющие различные по степени повреждения;

II группа – в почках видны только почечные чешуи либо почечные чешуи и генеративные органы;

III группа – в почках видны почечные чешуи и зачатки листьев;

IV группа – в почках видны почечные чешуи, зачатки листьев, ось зачаточного побега, а у некоторых – и зачатки пазушных почек следующего порядка.

Для практических работ по прививкам такая классификация привойных почек вполне приемлема, так как позволяет отобрать наиболее пригодные для прививки почки III и IV групп.

Резюмируя изложенное выше, можно сказать, что при помощи рентгенографического метода с большой достоверностью удастся изучать внутрпочечное развитие будущего побега у пазушных и терминальных вегетативных почек. На рентгеновских пленках получается объективное изображение, позволяющее судить о степени сформированности почки в целом и о ее вегетативных и генеративных органах в частности.

Важно также и то, что после рентгеновской съемки пазушные и терминальные вегетативные почки сохраняют свою жизнеспособность, что дает возможность в дальнейшем изучать полученные из них привитые растения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Гартман Х.Т., Кестер Д.К. Размножение садовых растений. М.: Сельхозгиз, 1963. 471 с.
2. Тюменев В.М. Особенности роста и развития плодовых растений, полученных при вегетативном размножении из разнокачественных почек: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Воронеж, 1967. 29 с.
3. Степанов С.Н. Плодовые питомники. М.: Сельхозгиз, 1963. 511 с.
4. Минков С. За възбудимоста на пъпките по дължината на калема // Овощарство. 1966. № 10. С. 10–11.

Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, Москва

Summary

M.T. Krystev. X-ray study of grafting buds

Grafting buds of different species of woody plants are examined by the X-ray method to provide means of selecting best developed buds for grafting. The author describes the application of the X-ray method and the way of interpreting the radiographs. In some cases the results of a parallel investigation of buds using the traditional microscopic method are given and confirm the data of X-ray study. The principles of dividing buds for 4 different groups are given. Multiple radiographs help to demonstrate the use of the X-ray method for the study and selection of buds for grafting.

ОНТОГЕНЕЗ ПРОЛОМНИКА КУВАЕВА С КОЛЫМСКОГО НАГОРЬЯ

М.Т. Мазуренко, О.А. Хохрякова

Проломник Куваева (*Androsace kuvajavii* Mazurenko, Primulaceae) близкий вид к проломнику Городкова (*A. gorodkovii* Karav. and Ovcz.) был идентифицирован нами недавно, однако материал по онтогенезу этого вида собирался нами в 1980–1982 гг., в основном на Колымском нагорье, в верховье р. Таскан – где в единственном месте обитает этот вид. Небольшая группа растений представлена разнообразными экземплярами на очень небольшом участке $1 \times 0,5$ м². Это небольшая площадка в ложбине известняковых останцов и отвесных скал на высоте 1500 м над ур. моря, зимой забиваемая снегом. Грунт в месте обитания проломника черного цвета, мягкий, гумусированный. Очевидно, здесь находится место зимней лежки снежных баранов (*Ovis nivicola* Eschscholtz), которых раньше было много в верховьях Таскана. Еа терраске скапливаются экскременты горного барана. Правомочно предположить, что гумусированный черный грунт связан с разложением экскрементов. Среди скал это единственный плодородный грунт, везде рядом лишь каменистые осыпи и скалы, скопления крупных обломочных пород. На площадке, кроме проломника, никаких других растений нет.

Популяция полная, рядом со взрослыми и стареющими отрастают молодые, очень мелкие растения. По всей видимости, здесь находится верхняя граница распространения растительности, так как кроме проломника других растений по соседству не обнаруживается. Но несколько ниже, на расстоянии всего 100–200 м от описанного места, на каменистых плато располагаются типичные мохово-лишайниковые горные тундры.

При периодизации онтогенеза проломника Городкова мы руководствуемся критериями и терминологией, принятыми нами ранее для разнообразных жизненных форм (ЖФ) [1–3], в том числе и для подушковидных растений [4, 5].

В онтогенезе проломника Куваева нами выделено 3 периода и 5 онтобиоморф, которым соответствуют 5 фаз онтогенеза.

1 период – преобладают ростовые процессы.

1-я онтобиоморфа – проросток. Первый год жизни растения. 2-я онтобиоморфа – одноосная розетка, со 2-го до 3–4-го года жизни. 3-я онтобиоморфа – первичная подушечка. С 4-го по 7-й годы жизни (рисунок, 1–3).

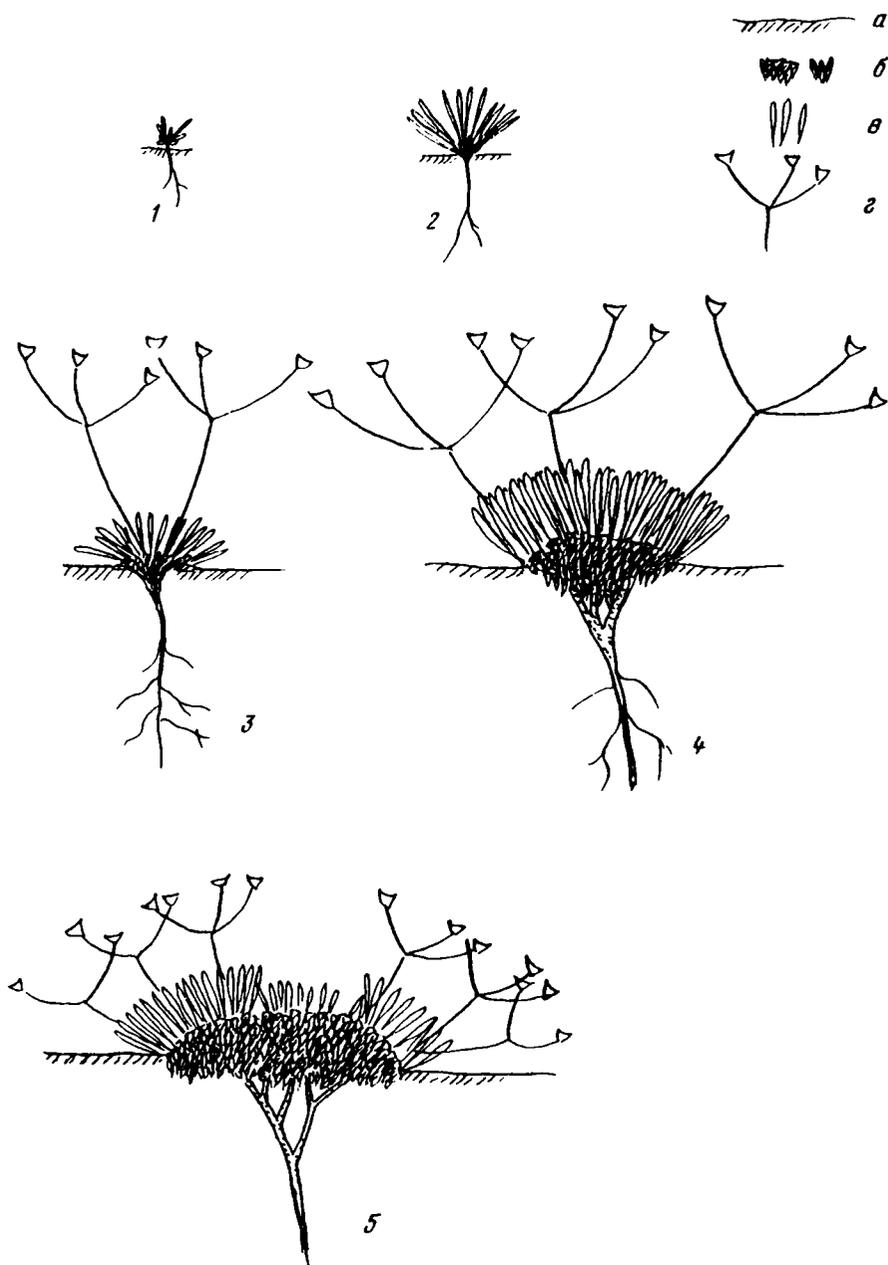
II период. Равновесие роста и отмирания, время наибольшего плодоношения. 4-я онтобиоморфа. Многоосная обильно плодоносящая подушечка. 7–15 лет (рисунок, 4).

III период. Прогрессирующее старение, в конце приводящее к полной смерти своего организма. 5-я онтобиоморфа. Разрушающаяся расширенная подушечка с вельминым кольцом. 15–20 (25) лет (рисунок, 5).

I период.

1-я онтобиоморфа. Семена прорастают в июне, сразу после схода снега. Развертываются две семядоли 2–4 мм, продолговатой формы, тонкие, яркозеленые, лежат на грунт. На верхушке стебля к концу вегетации, в августе формируется почка 0,2 мм, с зачатком листьев будущего года. Невооруженным глазом она еле просматривается. Ниже семядолей уходит вертикально вниз в грунт гипокотиль 5–10 мм дл., который переходит в корень 7–10 мм дл. На его конце находятся всасывающие корешки первого порядка, 2–4 мм.

2-я онтобиоморфа. Одноосная розетка. На второй год жизни семядоли отмирают, с началом вегетации отрастает первый прирост 1–2 мм. Это небольшая розетка с 5–7



Онтобиоморфы (1-5) проломника Куваева

а - уровень почвы, б - отмершие листья, в - живые листья, г - цветоносы

цельными линейно-ланцетными листьями, суженными на концах. На побеге они располагаются по спирали, прилегая друг к другу основаниями. Нижние листья меньше верхних, выше они увеличиваются до 0,5—1,5 см и далее на конусе нарастания переходят в мелкие зачатки листьев вегетативной почки будущего года. Эта почка не имеет почечных чешуй и закрыта только основаниями развитых листьев розетки. Розетка — первый прирост вместе с гопокотилем составляет первичный побег (ПЛ).

Гопокотиль на второй год линяет. Первичная кора с эпидермисом слущивается. Этот участок побега постепенно утолщается, становится более морщинистым, ребристым на поверхности, и сливается с корнем, проникающим в грунт на глубину 2–3 см. В нижней части корень разветвляется на 2–3 порядка тонких нитевидных корешков. Основание розетки втягивается в грунт.

Моноподиальное нарастание ПП длится 1–2 года. Ежегодно отрастает очередной розеточный прирост, равный первичному. Одновременно с нарастанием розетки вверх, нижний прирост втягивается в грунт. На поверхности растения остаются только последние 1–2 прироста, скрытые за отмершими, но оставшимися на растении листьями. Ко 2–3-му году длина системы главного корня достигает 2–3 см, на конце он разветвляется на 1–2 порядка. Боковые корни 0,5–1 см.

3-я онтобиоморфа. Первичный побег продолжает нарастать или формируется терминальная генеративная почка. В розетке до 10 плоских 10-1,2 мм линейно-ланцетных продолговатых листа, несколько расширяющихся к верхушке, близ которой одна пара зубцов. Листья светло-зеленые. Нижние – больше верхних, которые по направлению к терминальной почке резко убывают в размерах, что создает воронковидную форму розетки. К осени листья краснеют, уходя под зиму зелено-красными, отмирая следующей весной, но не опадают, а в засохшем состоянии остаются на побеге, в дальнейшем создавая внутреннюю среду подушечки. Нарастание первичного побега на 3-й, иногда на 4-й годы завершается формированием терминального соцветия. Из генеративной почки в начале вегетации отрастает терминальная стрелка цветоноса дл. 2–4 см, которая несет до 3 цветков. Прицветники 2 мм, линейные, заостренные, при основании расширенные. После цветения цветоножка продолжает отрастать, достигая 5 см, в момент плодоношения цветоножки отгибаются до 90°. Венчик желтоватый.

Уже на 2-й, а чаще на 3–4-й годы ПП начинает моноподиально ветвиться. Из верхних пазушных почек отрастают боковые розеточные побеги в числе 2–3. Они также розеточные, отрастают одновременно с терминальным (если терминальный вегетативный), но уступают ему в размерах, листья боковых розеток тех же размеров, что и листья верхней розетки. Боковые побеги, как и ПП, нарастают 1–2 года, затем завершают цикл формированием терминального соцветия. Первичная подушечка 1–1,5 см в диаметре представляет собой систему побегов двух порядков. Подушечка имеет конусовидную форму, в основании она втягивается контрактильным главным корнем в грунт.

Боковые побеги ветвления (ПВ) сжимаются соседними ПВ, плотно прилегают друг к другу. Слабые отмирают, составляя мертвую прослойку между соседними, более сильными побегами, которые завершают цикл цветением. Эти сильные ПВ по мере нарастания образуют колонку ("каудикула"). Таких колонок в первичной подушечке насчитывается 3–4 [5].

Корень вместе с гопокотилем углубляется в грунт на глубину до 5–6 см. Он делится на две зоны: верхнюю – 1 см, без придаточных корней, искривленную, выполняющую втягивающую функцию, и вторую – нижнюю – всасывающую, с корнями второго–третьего порядков. Подушечки вместе с живыми листьями имеют диаметр 3–4 (до 5) см, несут от 3–4 до 5 цветоносов.

II период.

Онтобиоморфа. Боковое ветвление продолжается. Подушечка с каждым годом увеличивается, достигая в диаметре (в начале фазы) 3 см, высота ее – 1,5 см, что обеспечивается быстрым нарастанием колонок. Погруженная в грунт конусовидная часть включает 3–5 оснований систем побегов ветвления (СПВ). У границы с почвой основания СПВ оголяются из-за отмерших листьев, которые отмирают уже на второй год жизни.

Подушечка утрачивает конусовидную форму и по мере ветвления СПВ расширяет-

ся, становится овально-округлой. Теперь ежегодно на ней отрастает до 20 соцветий. Настоящая травянистая подушечка – компактное образование. Цветоножки в начале цветения 2–3 см, затем увеличиваются, часто достигая 7 см, что совпадает с моментом рассеивания семян. Система главного корня достигает максимума – 7 см. Ежегодно диаметр подушечки увеличивается, к концу фазы до 4 см. Ее высота остается стабильной, не более 2 см. В середине подушечки находятся скопления отмерших листьев, которые препятствуют нормальному развитию побегов, цветоносы теперь располагаются преимущественно на периферии подушечки.

Подушечка выглядит единым целым и колонки (число их достигает 10–12) не просматриваются и только при препарировке обнаруживается их некоторая автономность. Такие относительно друг друга автономные колонки типичны для многих травянистых высокогорных подушек, например для лапчатки изящной и лапчатки Валлея (*Potentilla elegans* Cham., *P. vahliana* Lehm), крупки бородатой (*Draba barbata* Phole), камнеломок псевдоаянской и подушечной (*Saxifraga pseudoajapnica* Khokh. *S. pulvinata* Small), широко распространенных на крайнем северо-востоке. Однако эти подушки значительно уступают по своим размерам настоящим подушкам гор Центральной и Средней Азии, достигающих нескольких метров в диаметре, например эспарцет рогаый (*Onobrychis cornuta* (L.) Desv.), остролодочник ехидна (*Oxytropis echidna* Vved.), качим подушечный (*Gypsophila aretioides* Boiss.) и др. Поэтому северные подушки и арктические подушковидные растения нами далее обозначаются как подушечки, чтобы подчеркнуть их незначительные размеры. Крупных подушек на севере нами не обнаружено.

С начала третьей и в начале четвертой фазы отмершие листья были лишь в конусовидной втягивающей части растения. Позже, к концу четвертой фазы, они уже находятся в основании подушечки и таким образом подушечка уже делится на 2 зоны: нижнюю – преимущественно мертвую, в ней скопления отмерших и частично перегнивших листьев – внутренняя среда, и верхнюю до 1 см зону жизнеобеспечения с молодыми листьями и соцветиями.

III период.

5 фаза. Процессы старения усиливаются. К 15-ти годам в середине подушки скапливаются отмершие части 4–5 колонок, закончивших свой цикл развития и уже отмерших. Плодоносящие побеги располагаются по сторонам от четко обозначившегося таким образом “ведьминого кольца”. Выпуклая дуговидная форма подушечки утрачивается, она становится плоской. Ее диаметр достигает 5–6 см. С каждым годом процессы старения усиливаются, компактность увеличивается. Живые боковые побеги ветвления не имеют возможности свободно развиваться, сжатые отмершими частями ПВ. Цветоносы становятся короче (1–1,5 см). На всей подушечке их насчитывается до 30, но это цветоносы разных, последних 3 лет, которые сохраняются сухими на растении. Листья становятся более мелкими (не более 1 см).

К концу онтогенеза отмершие части – плотные мертвые скопления побегов и их систем преобладают. Живыми остаются лишь 2–3 СПВ с самого края подушечки. Далее плодоношение прекращается и к 25-ти годам подушечка полностью отмирает.

Проломник Куваева – типичная многолетняя травянистая подушечка, характеризующаяся небольшими размерами, типичными для подушковидных растений севера.

Сравнение ее с более крупными травянистыми подушками проломника охотского (*Androsace ochotensis* Willd.), широко распространенного вида на щебнистых горных плато Колымского нагорья, позволило обнаружить некоторые принципиальные отличия биоморфологического строения этих видов.

Проломник охотский – растение более длительного развития [4], в начале онтогенеза благодаря более крупному и более сильному гипокотилу обладает более выраженными контрактивными свойствами, что объясняется защитой от выдувания растений в зимний период на бесснежных вершинах и горных плато – типичных обитаниях этого вида. Растения, не обладающие крепкой корневой системой, – выду-

ваются. У более мелкого проломника Куваева возможность выдувания меньшая из-за более мелких размеров первичной подушечки. Кроме того, по крайней мере в наблюдаемом нами местообитании, проломник Куваева в отличие от проломника охотского – типичный хионофил.

Формирование более крупной длительно развивающейся подушки проломника охотского обеспечивается более долговечными длительно нарастающими колонками, тогда как цикличность колонок у проломника Куваева не превышает 2, реже 3 лет.

У проломника охотского из-за сильной втягивающей способности гопокотилия и главного корня имеется выраженная тенденция к формированию плоской подушки [4], что выгодно на вершинах обдуваемых горных седловин. А у проломника Куваева втягивание не так сильно проявляется и поэтому подушка имеет большей частью выпуклую, округлую форму.

У проломника охотского невысокие, короткие цветоножки и многочисленные цветки, благодаря чему во время цветения подушка выглядит красочным розовым букетом. Разнос семян происходит преимущественно ветром, наблюдаемым в местах обитания проломника круглый год. Семена легко рассеиваются рядом со взрослыми растениями.

У более мелких подушечек проломника Куваева цветоножки более крупные и они обладают способностью роста после цветения – одна из характерных черт тундровых растений [6], что для мелких подушечек проломника Куваева весьма существенно и дает шанс более далекого рассеивания семян плодами-баллистами.

Сравнение двух видов проломников, местообитания которых связаны с горными тудрами высокогорий, демонстрирует редуцированный ряд двух биоморф от более долговечной и более крупной подушки проломника охотского – к более мелкой и быстрее проходящей как циклы развития колонок (СПВ), так и всего жизненного цикла подушечке проломника Куваева.

Главное отличие этих двух видов заключается в том, что у проломника охотского с середины онтогенеза начинают развиваться системы побега формирования (СПФ), которые обновляют подушку и продлевают онтогенез растения. Таких СПФ у проломника Куваева не обнаруживается. По модели своего строения она более сходна с лапчаткой изящной [5]. В этом мы видим причину того, что подушечки проломника Куваева гораздо менее долговечны, чем подушки проломника охотского.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Мазуренко М.Т. Вересковые кустарнички Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. 184 с.
2. Мазуренко М.Т. Рододендроны Дальнего Востока. М.: Наука, 1988. 231 с.
3. Мазуренко М.Т. Биоморфологические адаптации растений Крайнего Севера. М.: Наука, 1986. 209 с.
4. Хохрякова О.А. Экобиоморфы и онтогенез проломника охотского на северо-востоке СССР // Экология, распространение и жизненные формы растений Магаданской области. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1987. С. 119–127.
5. Антропова Г.Л. Онтогенез подушковидной формы роста лапчатки изящной // Биология и экология растений бассейна Колымы. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1981. С. 41–467.
6. Тихомиров Б.А. Очерки по биологии растений Арктики. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 150 с.

Батумский ботанический сад АН Грузии

Summary

M.T. Mazurenko, O.A. Khokhrajikova. The ontogeny of *Androsace kuvajevii* from the Kolimskoye Plateau

A detailed description is given of the ontogeny of *Androsace kuvajevii* (Primulaceae) – a new species from the Kolimskoye plateau. The authors note 3 period and 5 ontobiomorphs which correspond with the 5 ontogeny phases. A comparative study of ontogeny of *A. kuvajevii* and *A. ochotensis* is presented.

ОБ АЛКАЛОИДНОСТИ ЛИЛЕЙНЫХ

*С.М. Соколова, М.Я. Ловкова, Г.Н. Бузук, О.В. Шелепова
В.Н. Шураева, Л.М. Сафронова*

Специфическая особенность подавляющего большинства растений состоит в том, что они способны синтезировать большое количество разнообразных химических соединений, но объединяемых в единую группу соединений специализированного обмена. Они, в частности алкалоиды, находят широкое применение в медицине. Поэтому поиск растений, обладающих физиологической активностью, для получения лекарственного растительного сырья зачастую связан с поиском неизвестных ранее растений-алкалоидоносов. Изучение алкалоидов является важным и для уточнения систематического положения отдельных таксонов, поскольку алкалоиды, отличающиеся своеобразным химическим строением, нередко встречаются у растений спорадически. О возможности использования алкалоидов в качестве хемотаксономического признака в литературе известно уже давно [1,2].

В сем. Liliaceae 215 родов и 2550 видов [3], из них лишь 32 рода и 103 вида содержат алкалоиды [1].

Исчерпывающего изучения лилейных на алкалоидоносность, в том числе представителей пяти подсемейств, насчитывающих 43 рода, ранее не проводилось.

Для уточнения систематического положения таксонов лилейных и изучения природных ресурсов с целью возможного расширения сырьевой базы за счет нового растительного сырья нами была поставлена задача определить содержание алкалоидов в растениях, относящихся к 150 видам 22 родов этого семейства.

Материал для исследования (семена, луковицы, корневища) был получен из отделов Главного ботанического сада РАН¹

Определение общего содержания алкалоидов проводили по разработанному нами методу [4], качественный состав суммы алкалоидов – тонкослойным хроматографированием на пластинках "Силуфол" в смеси толуол–ацетон–аммиак (12:10:2:1). Для идентификации полученных хроматограмм использовали метчики алкалоидов (галантомин, колхицин и др.). Качественный состав алкалоидов характеризовали по величинам R_f .

Сравнительное определение содержания алкалоидов в семенах и луковицах показало, что последние содержат алкалоидов больше или столько же, что и семена (это согласуется с литературными данными).

¹Вносим глубокую благодарность сотрудникам отделов флоры и декоративных растений ГБС РАН, сотрудникам других ботанических садов за предоставление материала и оказанную помощь в работе, а также кандидату биологических наук С.М. Пономаревой, принимавшей участие в этой работе.

Вид	Содержание алкалоидов, % на воздушно-сухое ве- щество	
	в семенах	в луковицах
<i>Fritillaria pallidiflora</i> Schrenk	0,03	0,30
<i>Lilium martagon</i> L.	0,02	0,02
<i>Tulipa tarda</i> Stapf	0,11	0,11
<i>Eremurus robustus</i> Regel	0,01	0,03

В дальнейшей работе мы исследовали в основном луковицы и корневища лилейных.

Были взяты виды *Veratrum*, *Colchicum* (подсем. *Melanthioideae*); *Asphodeline*, *Eremurus*, *Hemerocallis*, *Anthericum* L. (подсем. *Asphodeloideae*); *Gagea*, *Allium* (подсем. *Allioideae*); *Convallaria*, *Polygonatum*, *Majanthemum* (подсем. *Asparagoideae*); *Lilium*, *Fritillaria*, *Tulipa*, *Scilla*, *Ornithogalum*, *Leopoldia*, *Bellevalia*, *Hyacinthella*, *Erythronium*, *Puschkina*, *Rhinopetalum* (подсем. *Lilioideae*).

Оказалось, что алкалоиды встречаются у растений, относящихся к 13 родам данного семейства. Наиболее богаты ими представители *Colchicum* и *Veratrum* (таблица). Они достаточно хорошо изучены [5, 6]. Хроматографическое разделение суммы алкалоидов, выделенных у растений, показало большое разнообразие алкалоидов. Все представители видов *Colchicum* содержали колхицин ($R_f 36$), а *Veratrum* – более токсичный алкалоид протOVERATРИН, а также вератральбин, нервин. Много алкалоидов обнаружено у *V. oxysepalum* и *V. lobelianum* (2,39% и 2,20% соответственно). Присутствие в таких количествах колхицина, например, позволило некоторым авторам [1, 5, 6] более четко классифицировать подсем. *Melanthioideae*, установить родство входящих в него родов. В том же подсемействе алкалоиды стероидного типа часто встречаются у видов *Veratrum* и *Zygadenus*, которые составляют естественную группу. Это один из немногих примеров, когда присутствие алкалоидов определенного строения характерно для нескольких родов одного семейства.

Представители родов *Asphodeline*, *Eremurus*, *Hemerocallis*, входящих в подсем. *Asphodeloideae*, отличаются низким содержанием алкалоидов. Так, в корневищах *Hemerocallis* общее содержание алкалоидов равно 0,01%, а у *H. middendoffii* и *H. dimortieri* обнаружен алкалоид с высоким R_f (50). У *Anthericum ramosum* алкалоидов много (0,44), причем при качественном анализе было отмечено большое их разнообразие. В то же время *A. ramosum* и виды *Asphodeline* имели общий алкалоид с $R_f 2$.

Из четырех исследованных видов *Gagea* алкалоиды обнаружены только у *G. taurica*.

Наиболее полно нами был изучен род *Allium* (21 вид). Систематическое положение луков до сих пор является спорным. По ряду морфологических признаков луки занимают промежуточное положение между лилейными и амариллисовыми. Дж. Хатчинсон [7] отнес их к амариллисовым. С.К. Черепанов [8] выделил их в самостоятельное сем. *Alliaceae*. В соответствии с классификацией А.Л. Тахтаджяна [3] мы рассматривали луки как род, относящийся к подсем. *Allioideae* сем. *Liliaceae*.

У большинства луков обнаружены следы алкалоидов (0,01%): *A. victorialis* L., *A. sactile* L., *A. szovitsii* Regel, *A. paradoxum* (Bieb.) g. Donfil., *A. ursianum* L., *A. aneum* L., *A. stipitatum* Regel, *A. oflatunense* B. Fedtsch., *A. schoenoprasum* L., *A. gloiosum* Bieb., *A. odorum* L. У *A. altaicum* Pall., *A. altissimum* Regel, *A. pskemense* B. Fensch., *A. longicuspis* Regel, *A. coeruleum* Schrenk., *A. odoratum* L. алкалоиды не обнаружены. Только у четырех видов содержание алкалоидов варьировало от 0,12 до 0,18 (см. таблицу).

Сравнительный хроматографический анализ показал значительное качественное разнообразие алкалоидов. Так, у *A. aneum* выделено семь, у *A. ursianum* и *A. szovitsii* – шесть алкалоидов с различными R_f . *A. victorialis*, *A. szovitsii*, *A. paradoxum*, *A. ur-*

Содержание и качественный состав алкалоидов у лилейных

Вид	Содержание суммы алкалоидов, %	R _f
<i>Veratrum oxysepalum</i> Turcz.	2,39	14(+),36(+),45(+),53(+)
<i>V. nigrum</i> L.	0,80	11(+),34(+),36(+),45(+),52
<i>V. lobelianum</i> Bern.	2,20	2(+),10(+),17(+),36(+),45(+) 53(+),59(+),66(+).
<i>Colchicum autumnale</i> L.	0,50	36(++),54(++),59,64,74,
<i>C. luteum</i> Baker	0,48	36(++),55,58,63,73.
<i>Asphodeline lutea</i> (L.) Rchb.	0,01	2(+)
<i>A. tenuiflora</i> (C.Koch) Misoz.	0,50	2(+)
<i>A. tenuior</i> (Bieb.) Ledeb.	0,02	2(+)
<i>Hemerocallis esculenta</i> Koidz.	0,15	2(+)
<i>H. middendorffii</i> Trautv. et Mey	0,01	2(+),50(++)
<i>H. dumortieri</i> Morr.	0,01	50(++)
<i>H. minor</i> Mill.	0,01	50(++)
<i>Anthericum ramosum</i> L.	0,44	2(+),11(+),42(+),45(+). 58
<i>Gagea taurica</i> Stev.	0,17	14(+),66(+)
<i>G. pusilla</i> (F.W. Schmidt) Schult. et Schult	0,01	
<i>Allium firmotunicatum</i> Fom.	0,18	
<i>A. rotundum</i> L.	0,16	
<i>A. albanum</i> Grosh.	0,12	9(+)
<i>A. nutans</i> L.	0,12	10(+)
<i>Majanthemum kamtschaticum</i> (Cham.) Nacai	0,25	9(+),47(+)
<i>Scilla sibirica</i> Andr.	0,01	
<i>S. autumnalis</i> L.	0,32	
<i>S. pratensis</i> Waldst. et Kit.	0,01	
<i>S. rosenii</i> C. Koch	0,14	
<i>Ornithogalum gussonii</i> Ten.	0,16	
<i>O. pyrenaicum</i> L.	0,32	44(+)
<i>O. woronovii</i> Krasch.	0,12	
<i>O. umbellatum</i> L.	0,23	44(+)
<i>O. fischerianum</i> Krasch.	0,22	
<i>O. flavescens</i> Lam.	0,17	
<i>O. transcaasicum</i> Misch	0,01	34(+),40(+)
<i>Fritillaria plaidiflora</i> Shrenk	0,56	12(+),20(+),30(+),34(+),47(+) 54(+),63,67
<i>F. kamtschaticensis</i> (L.) Ker Gawl.	0,12	12(+)
<i>F. caucasica</i> Adems	0,10	12(+),54(+)
<i>F. ruthenica</i> Wikstr.	0,11	12(+),30(+)
<i>F. imperialis</i> L.	0,28	54(++),58(++),64(++),69(++), 78(+)
<i>F. severzowii</i> Regel	0,80	12(+),17(+),20(+),30(+), 49(+),54(+)
<i>Rhinopetalum karelini</i> Fisch.	0,81	11(+++),34(+),48(++),54(+)
<i>Lilium martagon</i> L.	0,02	
<i>L. regale</i> Wils.	0,24	12(+++),19(++)
<i>L. candidum</i> L.	0,17	2(+),8(+),12(+),44(+)
<i>L. tigrinum</i> Ker-Gawi.	0,16	12(++),44(+)

Примечание. (+) — Интенсивность пятен.

num. *A. aneum*, *A. stipitatum* содержали алкалоид с R_f 55. Вероятно, это алкалоид аллин, выделенный Анцуповой [9] у ряда некоторых луков.

Представители подсем. *Asparagoideae* характеризовались различным содержанием алкалоидов: у *Polygonatum* алкалоиды не обнаружены, у *Majanthemum* их 0,01–0,25%. У *Convallaria* отмечено высокое содержание сердечных гликозидов (0,36% у *C. trascaucasica* Utkin и 0,38 у *C. keiskei* Miq.). А.Ф. Гаммерман [10], Н.Ф. Комиссаренко и Э.И. Ступакова [11] у трех видов ландышей выделили 42 кардиотонических вещества карденолидной природы, из которых главным гликозидом является конваллотоксин – монозид, расщепляющийся на агликон строфантодин и сахар рамнозу. Кроме того, у ландышей найдены стероидные сапонины, соединения флавоноидной природы, производные коричной кислоты, гидроксикумарины и т.п. Такой сложный химический состав, наличие физиологически активных веществ позволили использовать ландыши как источник промышленного производства лекарственных препаратов.

В подсем. *Lilioideae* входит 15 родов. У *Leopoldia* алкалоиды не обнаружены, у *Tulipa*, *Muscari*, *Erythronium*, *Hyacinthella*, *Bellevalia*, *Puschkinia*: они не превышали 0,01%.

Исследованные представители видов *Ornithogalum* содержали от 0,12 до 0,32% алкалоидов, но только для *O. rugosaicum* и *O. umbellatum* характерно наличие алкалоида с довольно высоким R_f (44). В луковичах *Scilla autumnalis* и *S. rosenii* было 0,32 и 0,14% алкалоидов, в том числе кофеин, а у представителей рода *Fritillaria* отмечены в основном алкалоиды стероидного типа (вертицин, вертицилин, фритилларин, алгинин и др.) [12]. Нами высокое содержание алкалоидов выявлено у *F. severzowii* – 0,80% и у *F. palidiflora* – 0,65%. Причем у всех, кроме *F. imperialis*, обнаружено присутствие алкалоидов с R_f 12.

Рассматривая динамику накопления алкалоидов в луковичах рябчиков в течение вегетационного периода, следует отметить, что максимальное количество алкалоидов наблюдалось нами в конце периода вегетации. Так, содержание суммы алкалоидов у *F. palidiflora* в начале вегетации составило 0,56%, в конце – 0,65%, а у *P. caucasica* 0,07% и 0,10% соответственно.

Следует отметить, что у большинства изученных видов *Muscari* при общем низком содержании алкалоидов (0,01%) выделен алкалоид с R_f 2.

Различное количество алкалоидов зафиксировано у семи видов лилий: *Lilium L. glehunii*, *L. meddindorfii* – менее 0,01%, а *L. regale* – 0,24%, *L. candidum* – 0,17%, *L. tigrinum* – 0,16%. Имеются данные, что *L. dahuricum* Ker.-Gawl, *L. martagon* содержат алкалоидов больше в наземных органах, чем в луковичах [9]. Сравнительный хроматографический анализ суммы алкалоидов большинства лилий показал присутствие одного и того же алкалоида с R_f 12.

Следует отметить, что алкалоид с R_f 12 выделен не только у представителей *Lilium*, но и *Tulipa* и *Fritillaria*. По-видимому, это свидетельствует о родстве данных родов и о возможности объединения их в одну группу. Однако этот алкалоид не является специфичным для всего подсем. *Lilioideae*. Так, у представителей *Muscari*, *Ornithogalum* он не выделен.

Наряду с дикорастущими лилиями нами исследованы 49 сортов садовых лилий из коллекции Главного ботанического сада РАН.

В луковичах из группы Азиатских гибридов алкалоидов содержалось крайне мало: сорт *Ligonertiebe* – 0,02%, *Marinka* – 0,05%, *Edith* – 0,15%, *Polar Bear* – 0,11%, *Volchva* – 0,15%, *Полянка* – 0,10%, *Smena* – 0,15%, *Польмя* – 0,18%. У них выделен алкалоид с R_f 12, характерный для некоторых видов дикорастущих лилий. В сортах *Пламенная*, *Золотинка*, *Chinok*, *Blenda* *Walts*, *Jubille*, *Bernsteiger*, *Byanis* *Ruby*, *Yellow* *Blaze*, *Narodnaja*, *Alena* *Sanara*, *Pepper*, *Ivona*, *Kampfire*, *Melon*, *Tirebrand*, *Inka*, *Rosita*, *Intermezzo* алкалоиды отсутствовали.

Среди других садовых групп лилий следует отметить содержащие алкалоиды сорта: *Slutchainaja* *Mocrvitchka* – 0,24%, *Норовчанка* – 0,18, *Nutmegger* – 0,17%

алкалоидов. Незначительное содержание алкалоидов (0,01–0,08%) было у сортов Золотое руно, Swetlana, Anninea, Opheig, Iraier, а у Zlata, Klara, Katinka, Red Blanty, Norka, Paprica, Red Star, Red Tiger, Sonnertiger, Strojnjaja, Red Velvet, Nubian, Summer Soune, Kischunova, Piemina алкалоиды не обнаружены.

Исследование воздушных луковичек – бульб, образующихся в пазухах листьев некоторых сортов, показало, что максимальное количество алкалоидов свойственно сортам Рябинка (0,21%) и Галактика (0,15%). У большинства сортов алкалоиды отсутствовали как в бульбах, так и в луковицах.

Выводы

Алкалоидоносность не является типовым признаком сем. Liliaceae.

В значимых количествах алкалоиды обнаружены у представителей 13 родов. У большинства видов *Neemerocallis* выделен алкалоид с $R_f 50$; у растений *Lilium*, *Tulipa*, *Fritillaria* найден алкалоид с $R_f 12$.

Таким образом, использование признаков химического родства видов нецелесообразно среди крупных таксонов, таких как семейство, однако является весьма эффективным для решения вопросов систематики таксонов небольшого ранга (род, вид).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Лазурьевский Т.В., Терентьева И.В. Алкалоиды и растения. Кишинев: Штиинца, 1975. 149 с.
2. Ловкова М.Я. Биосинтез и метаболизм алкалоидов в растениях. М.: Наука, 1981. 169 с.
3. Тахтаджян А.Л. Систематика и филогения высших растений. М.: Л.: Наука, 1966. 611 с.
4. Пономарева С.М., Бузук Г.Н., Ловкова М.Я., Соколова С.М. Метод количественного определения алкалоидов неизвестного строения у растений // Бюл. гл. ботан сада. 1988. Вып. 147. С. 38–40.
5. Шангаева Ф. Алкалоиды группы колхицина и родственные соединения // Химия природ. соединений. 1972. № 1. С. 17–18.
6. Магаудзе Н.Л. Алкалоиды *Veratrum lobelianum* Bernh. // Там же, 1982. № 5. С. 659–660.
7. Hutchinson F. The families of flowering plants: Monocotyledons. Oxford: Univ. press, 1959. Vol. 2. 646 p.
8. Черепанов С.К. Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 509 с.
9. Анцупова Т.П., Тасханова Э.М. Динамика содержания алкалоидов в некоторых видах семейства лилейных флоры Бурятии // Раст. ресурсы. 1976. Т. 12. вып. 4. С. 542–545.
10. Гаммерман А.Ф., Гром И.И. Дикорастущие лекарственные растения СССР. М.: Медицина, 1976. 286 с.
11. Комиссаренко Н.Ф., Ступакова Э.И. Род *Convallaria* L., его химический состав и лекарственное значение // Раст. ресурсы. 1989. Т. 25, вып. 3. С. 453–469.
12. Glasby J. S. Encyclopedia of the alkaloids. L.: Plenum Press, 1975. Vol. 2. 1734 p.

Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, Москва
Витебский медицинский институт

Summary

S.M. Sokolova, M.Y. Loykova, G.N. Buzuk, O.V. Shelepova,
V.N. Shuraeva, L.M. Safronova. On alkaloid content in Liliaceae

The quality and quantity of alkaloid content of 150 species belonging to 22 genera of Liliaceae has been studied by the spectrophotometry method. It has been found that alkaloid contents are not typical character of this family. However, 13 genera contain considerable quantities of alkaloids. We can conclude that it is inepedient to use the character of chemical relationship of species (alkaloid content) to define soprageneric taxa. However, it is advisable to use it to solve taxonomic problems for taxa of lower rank.

ЭЛЕМЕНТНЫЙ СОСТАВ КОРНЕВИЩ РОДИОЛЫ РОЗОВОЙ И ЕЕ КОРНЕОБИТАЕМОГО СЛОЯ В КАРПАТАХ

Н.О. Старчук, Е.Б. Кириченко, Ю.Г. Масикевич

Экстракт корневищ родиолы розовой издавна применяется в качестве стимулирующего и адаптогенного средства, используется для лечения функциональных заболеваний центральной нервной системы [1]. Не вызывает сомнения необходимость интродукции целебного лекарственного растения для получения эффективных препаратов. Однако снижение качества корневищ, имеющее место при интродукции данного растения [2, 3], сдерживает внедрение лекарственного сырья корневищ родиолы розовой в медицинскую практику. Изучение всевозможных причин, регулирующих качество сырья через накопление салидрозиды – главного действующего вещества, является, на наш взгляд, весьма актуальным.

Целью данной работы служило исследование минерального состава корневищ и почв мест произрастания карпатского экотипа родиолы розовой как одного из возможных лимитирующих факторов качества продукции. Следует отметить, что в литературе [4, 5] имеются сведения о типах почв Карпат, содержащих в них гумуса, гидролитической кислотности почв, однако отсутствуют данные о специфике выноса элементов минерального питания растениями карпатского экотипа родиолы розовой.

Исследовали почвы четырех высокогорных районов Черногорского массива Восточных карпат (1800 м) и корневищ родиолы розовой, произрастающей в данных районах. На всех 4 экспериментальных участках почвы определены нами как горные бурые лесные в разной степени оподзоленные. Содержание гумуса и верхнем горизонте А составило 4,8%, в составе гумуса преобладали фульвокислоты рН КС1 4,5–6,5, содержание поглощенных оснований в A_1 11–15 мг/эк к 100 г почвы, насыщенность основаниями почвенно-поглощающего комплекса 60–70%. Характерный почвенный процесс – оглишение (образование вторичных минералов).

По генетическим признакам почвы горных районов аналогичны почвенным типам Черновицкой области. Поэтому данный регион предложен как возможное место интродукции родиолы розовой.

Образцы корневищ подготавливали по общепринятой методике [6]. Почвы и корневища перед проведением спектрального анализа подвергали мокрому озолению [7, 8]. Навеску почвы (20 г) и растительного материала (3–4 г) помещали в колбы и заливали концентрированной азотной кислотой в объеме 40–60 мл. Затем проводили нагревание колб на песчаной бане до изменения цвета содержащегося в них раствора от темно-бурого до светло-коричневого. Раствор фильтровали, к фильтрату добавляли по каплям 30%-ный раствор перекиси водорода до появления светло-желтого окрашивания, объем фильтрата доводили до отметки 50 мл. Спектральный анализ образцов почв и корневищ проводили на атомно-абсорбционном комплексе КАС-120 [9]. Результаты обработаны статистически.

Процеденный экспериментальный анализ показал, что, несмотря на достаточно близкое сходство почв регионов произрастания родиолы розовой по химическому составу, между ними все же существуют различия по отдельным элементам минерального питания (см. таблицу). Так, для первого региона, характеризующегося реакцией среды корнеобитаемого слоя, близкой к нейтральной, свойственно наиболее высокое содержание кальция, меди, марганца, тогда как слабокислотные почвы четвертого региона характеризуются повышенным содержанием цинка и кобальта. Анализ выноса элементов минерального питания корневищами родиолы розовой свидетельствует о различном содержании химических элементов в золе (см. таблицу). При этом следует учитывать тот факт, что содержание элемента в золе еще не

*Содержание макро- и микроэлементов в почвах и корневищах
родиолы розовой на 4 экспериментальных участках Карпат (M±m, m = 4)*

Элемент	I экспериментальный участок		II экспериментальный участок	
	Почва	Зола корневищ	Почва	Зола корневищ
Макроэлементы, %				
Ca	0,77 ± 0,01	2,58 ± 0,08	0,11 ± 0,02	3,37 ± 0,01
K	0,45 ± 0,02	0,39 ± 0,01	0,45 ± 0,01	0,35 ± 0,01
Mg	0,27 ± 0,04	0,25 ± 0,03	0,30 ± 0,04	0,33 ± 0,05
Fe	2,94 ± 0,05	0,07 ± 0,02	2,95 ± 0,05	0,14 ± 0,02
Микроэлементы, мг/кг				
Zn	30,7 ± 0,03	89,8 ± 0,5	30,7 ± 0,6	110,8 ± 1,0
Mn	259,0 ± 5,0	33,8 ± 0,2	171,0 ± 7,0	41,3 ± 0,7
Cu	17,7 ± 0,3	3,9 ± 0,4	12,6 ± 0,5	10,3 ± 0,1
Ni	4,8 ± 0,4	—	4,8 ± 0,5	—
Cr	14,3 ± 0,9	5,9 ± 0,6	13,6 ± 0,4	11,1 ± 0,8
Sr	9,2 ± 0,7	4,3 ± 0,1	10,4 ± 0,6	—
Mo	0,5 ± 0,1	51,5 ± 0,2	0,6 ± 0,1	59,1 ± 0,2
III экспериментальный участок				
Макроэлементы, %				
Ca	0,10 ± 0,08	2,60 ± 0,04	0,13 ± 0,02	1,12 ± 0,05
K	0,41 ± 0,06	0,39 ± 0,08	0,35 ± 0,01	0,15 ± 0,06
Mg	0,28 ± 0,01	0,25 ± 0,06	0,45 ± 0,01	0,75 ± 0,03
Fe	2,93 ± 0,03	0,04 ± 0,01	2,40 ± 0,02	0,04 ± 0,01
Микроэлементы, мг/кг				
Zn	30,8 ± 0,7	101,3 ± 0,4	80,5 ± 4,0	184,0 ± 6,4
Mn	178,5 ± 5,0	21,9 ± 0,1	20,2 ± 3,0	—
Cu	9,4 ± 0,4	4,6 ± 0,8	12,6 ± 0,7	9,8 ± 0,1
Ni	3,1 ± 0,4	—	20,2 ± 0,7	14,2 ± 0,5
Cr	10,6 ± 0,4	11,6 ± 0,4	7,7 ± 0,6	3,5 ± 0,5
Sr	9,5 ± 0,3	0,9 ± 0,1	—	—
Mo	0,4 ± 0,1	39,9 ± 0,3	—	—

Примечание. (—) — Содержание элемента не определялось.

дает представления об интенсивности его накопления растением, поскольку сами почвы характеризуются неодинаковым содержанием того или иного элемента. В этом плане более объективную характеристику дает относительная величина поглощения — коэффициент биологического накопления (КБН). Данный показатель равен отношению содержания элемента питания в золе к его содержанию в корнеобитаемом слое почвы [10]. Указанный подход дал возможность нам составить своеобразные ряды поглощения и разделить их на отдельные классы минеральных элементов, отличающихся по интенсивности усвоения растениями родиолы розовой. Для макроэлементов этот ряд принимает следующий вид:

$$\frac{\text{Ca}}{3,3-30,6} > \frac{\text{Mg}}{0,9-1,7} > \frac{\text{K}}{0,4-0,9} > \frac{\text{Fe}}{0,01-0,05} .$$

Первый класс составляет наиболее интенсивно накапливающийся элемент — кальций, поскольку в золе его содержится во много раз больше, нежели в почве. На значитель-

ный вынос корневищами родиолы розовой кальция указывают также результаты исследований Н.В. Казариновой [10, 11]. Во второй класс попадают менее активные элементы – магний и натрий, и, наконец, третий класс элементов представлен калием и железом, характеризующимися отрицательной степенью поглощения.

Аналогичный ряд поглощения нами составлен и для микроэлементов:

$$\frac{\text{Sr}}{198,0-103,0} > \frac{\text{Zn}}{2,3-3,6} > \frac{\text{Ni}}{0,4-1,1} > \frac{\text{Cu}}{0,2-0,8} > \frac{\text{Mn}}{1,0-0,2} > \frac{\text{Cr}}{0,09-0,5}.$$

Из шести представленных в ряду микроэлементов в особо значительных количествах в корневищах накапливается только стронций. К этому следует лишь добавить, что в литературе нами не обнаружено сведений относительно специфики выноса данного элемента корневищами родиолы розовой. Второй класс представлен цинком и никелем. Согласно Н.В. Казариновой [10] корневища родиолы розовой способны выносить значительное количество никеля (КБН равен 4–8). В то же время рядом других авторов [12] показана отрицательная степень накопления никеля корневищами родиолы розовой. Результаты наших исследований (см. таблицу) свидетельствуют о том, что вынос никеля корневищами родиолы розовой не превышает содержание данного элемента в почве, а коэффициент биологического накопления элемента варьирует в пределах 0,4–1,1. Следует отметить весьма противоречивые сведения, имеющиеся в литературе относительно накопления в корневищах родиолы розовой меди, марганца и кобальта [10, 12]. Так, согласно данным Н.К. Казариновой [10] КБН для меди равен 2,0. Нами не обнаружено существенного накопления меди корневищами родиолы розовой Карпатского экотипа (КБН равен 0,2–0,8), что согласуется с данными других авторов [12].

Отдельно следует остановиться на кобальте, характеризующимся высокой степенью биологической инертности в отношении растений родиолы розовой и практически не поглощаемым корневищами, за исключением региона IV (см. таблицу). Однако и в данном случае кобальт имеет отрицательную степень поглощения (КБН равен 0,7).

Выявленные особенности накопления зольных элементов могут служить, на наш взгляд, основой для создания модельной системы питания родиолы розовой, а также для оптимизации режима минерального питания растений в условиях интродукции.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Саратиков А.С., Краснов Е.А. Родиола розовая – ценное лекарственное растение (золотой корень). Томск, 1987. 252 с.
2. Ким Е.Ф. Динамика накопления салидрозида в корневищах родиолы розовой в связи с интродукцией в низкогорье Алтай // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1976. Вып. 3, № 15. С. 41–46.
3. Ким Е.Ф. Эколого-биологические основы интродукции родиолы розовой – *Rhodiola rosea* L (сем. *Gtassulaceae*) в предгорьях Алтая: Автореф. дис. ...канд. биол.наук. Киев 1977. 20 с.
4. Качунский П.А., Яневская Л.П. Почвы Черновицкой области и определение потребности их в удобрении. Львов: Изд-во Львов ун-та, 1965. 25 с.
5. Кит М.В. О воздушном режиме почв западных регионов УССР // Вестн. Львов. ун-та. 1988. Вып. 16. С. 21–25.
6. Сувор Ю.П., Краснов Е.А., Золотова М.И. Инструкция по сбору и сушке родиолы розовой // Инструкции, аннотации и другие материалы по применению медицинских средств. М., 1974. № 6. С. 25–28.
7. Цыпленков В.П., Банкина Т.А., Федорова А.С. Определение зонального состава растительного материала: Практическое руководство. Л.: Наука, 1981. 195 с.
8. Химия почв: Микроэлементы в почвах и современные методы их изучения. М. 1985. 215 с.
9. Хавезо И., Цалеев Д. Атомно-абсорбционный анализ. Л.: Химия, 1983. 144 с.
10. Казаринова Н.В. О взаимозависимости содержания химических элементов в почве и корневищах родиолы розовой // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1975. Вып. 1, № 5. С. 128–131.

11. Казаринова Н.В. Вопросы биологии и экологии родюлы розовой на Алтае (хребет Холзун): Дис. ...канд. биол. наук. Томск, 1975. 134 с.
12. Почему растения лечат. М.: Наука, 1989. С. 25.

Черновицкий государственный университет; Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, Москва

Summary

N.O. Starchuk, E.B. Kirichenko, Yu.G. Masikevich.
Composition of mineral elements in the rhizomes
of *Rhodiola rosea* and in the root-habitable layers
in the Carpathians

The content of macro- and microelements in the rhizomes of *R. rosea* and in the surrounding soils in various plant habitats in the Carpathians was analyzed. The rhizomes grown in soil with nearly neutral pH contained more Ca, Cu and Mg, while the soil with slightly acidic pH they contained more Zn and Cu. The macroelement accumulation in the *Rhodiola* rhizomes decreases in the following order: Ca – Mg – K – Fe. The order of microelements accumulation in the *Rhodiola* rhizomes decreases in the series: Sr – Zn – Ni – Cu – Mn – Cr.

УДК 581.1:582.912.4

ФОТОПЕРИОДИЧЕСКОЕ ВОЗДЕЙСТВИЕ НА ОДНОЛЕТНИЕ САЖЕНЦЫ РОДОДЕНДРОНА КЭТЕВБИНСКОГО

С.Г. Сахарова

Для района северо-запада России характерной особенностью является наличие длинного светового периода. Фотопериодическая реакция растений тесно связана с их местом происхождения – короткодневность в низких и длиннодневность в высоких широтах. Имеющиеся исключения из этого общего правила относятся к растениям высокогорных тропиков, которые считаются длиннодневными [1].

Рододендроны представлены в основном, в южных широтах. В лесах северного полушария тропиков Центральной Америки и Азии распространены виды *Vaccinium* и *Rhododendron*, имеющие голарктическое происхождение. Возможность миграции северных видов на юг через альпийские районы горных систем следует полагать весьма очевидной [1, 2]. При этом фактор длины дня "...не является в ряде случаев непреодолимой преградой" [1, с. 55]. Одновременно решающую роль могли играть и другие факторы – температура, влага, конкурентные взаимоотношения мигрирующих видов с аборигенами, а также "узость" самих мостов.

Относительно же фотопериодической реакции "переселенцев", во-видимому, значение имеет не только длина дня за вегетационный период, но в большей степени температурный режим вегетационного периода [3]. На отсутствие строгой закономерности между географией современного ареала растения и его фотопериодической реакцией указывал Б.С. Мошков [4].

Учитывая некоторую неоднородность выводов предыдущих исследований, нами экспериментально проверена возможность повышения степени зимостойкости однолетних саженцев рододендрона кэтевбинского в зависимости от соотношения длины дня и ночи при их выращивании.

Rh. catawbiense обладает высокими конкурентными возможностями (на широте г. Риги популяция дает самосев) [6], зимостойкость оценивается в 3 балла (часто повреждается морозами, но обычно цветет и нередко плодоносит). Ареал обширный – от 61° с.ш. до 35°30' с.ш. на востоке Северной Америки.

Опыты проводили в течение 1976–78 гг. на однолетних саженцах *Rh. catawbiense*. Рододендрон кэтевбинский по своему отношению к фотопериодичности принадлежит к типу Б, т.е. дубовому типу [5]. Рост представителей этого типа обусловлен эндогенными компонентами, отсюда особенности в росте: летний покой, возобновление приростов в высоту, – условиями ассимиляции прошлого года.

Семена рододендрона были получены из питомника "Яучбредики" (Латвия, 56° с.ш.) 15.04.76 г. и в этот же день посеяны в чашки Петри с верховым торфом (K_2O –112,0, P_2O_5 –8,44, NO_3 – больше нормы, рН водный – 4,60; рН солевой – 3,85, мг/100 г субстрата).

Всходы, появившиеся 23.04.76 г., распикированы в ящики с верховым торфом. Один из ящиков с сеянцами (660 шт.) был вынесен осенью в открытый грунт. Сеянцы всю зиму зимовали без укрытия. Повреждений и отпада за зимний период не отмечено.

Часть сеянцев (335 шт.) выращивали в оранжерее. Из-за довольно высокой температуры (в отдельные дни до 30°C) и некоторой сухости воздуха отпад однолетних растений в оранжерее составил от 15% до 30%. 19 апреля 1977 г. была произведена подкормка оранжерейных растений (21,5 г сульфата аммония, 8,3 г суперфосфата, 6,3 г сульфата калия на 10 л воды). Ко времени пересадки в открытый грунт (30 мая 1977 г.) саженцы рододендрона кэтевбинского закончили вегетацию.

Грядки посыпали (слоем – 10 см) субстратом, состоящим из ТМАУ (торфо-минеральное аммиачное удобрение), верхнего торфа, коровяка, хвои в соотношении 3:2:1:1. Содержание основных макроэлементов (в мг/100 г субстрата) было следующим, K_2O – 13,8; P_2O_5 –75,0; NO_3 – больше нормы; рН водный – 6,10; рН солевой – 5,3.

Растения высаживали на расстоянии 6 см друг от друга, между строчками – 10 см. После пересадки саженцы притеняли щитами. Отпад растений размером 1,2–2,2% см наблюдался при высоких температурах воздуха в июне, июле и августе, что связано с сухостью воздуха. Искусственный полив в утренние часы не компенсировал в достаточной мере ее дефицит.

Растения в опыте подвергали воздействию фотопериодами (закрыли черной бумагой, кроме пасмурных дней) по следующей схеме: 9-часовой день в течение 6 дней в июне, 15 дней в августе и 5 дней в сентябре. Контролем служили сеянцы, растущие при естественном фотопериоде (60° с.ш.).

В вариантах опыта с укороченным днем было 52 саженца, зимовавших в оранжерее и 53 саженца, зимовавших в открытом грунте; на естественный длине по 42 шт. Наблюдения за растениями проводили в течение вегетационных периодов 1977 и 1978 гг. У опытных и контрольных растений измеряли их высоту, диаметр корневой шейки, длину листовой пластинки наибольшего по размеру листа, подсчитывали число листьев, а та же число погибших саженцев.

За вегетационный период 1977 г. растения измеряли – 16 августа и 24 ноября. Приросты у опытных растений отсутствовали. Отмечено увеличение листовой пластинки и появление незначительного числа молодых листьев у отдельных растений, пересаженных из оранжереи и выращиваемых на длинном дне. Первый заморозок в воздухе и на почве (22 сентября) вызвал обмерзание молодых листьев и верхушечных почек у этих растений. На зиму растения не укрывали.

Измерения прироста и размеры листовых пластинок в 1978 г. были проведены также в два срока – 30 июня и 30 сентября, диаметр корневой шейки – 5 июня 1978 г.

Помимо фотопериодической реакции, полученные данные позволили установить сравнительную характеристику темпов роста, относительного прироста растений в высоту и ряд других параметров.

Проведенное перед пересадкой (30 мая 1977 г.) обследование одновозрастных растений рододендрона кэтевбинского выявило не только количественные, но и

качественные различия между саженцами, выращиваемыми с первого года в оранжерее и в открытом грунте. Лучшее состояние растений за оранжереей объясняется, в основном, условиями выращивания. Для посадки в открытый грунт использовали растения, по-своему элитные, т.е. лучшие из большого количества исходного материала. Саженцы, росшие в открытом грунте и зимовавшие с северной стороны здания, ко времени пересадки были в покоящемся состоянии.

Утверждение, что листья, а у некоторых древесных растений и почки являются местом восприятия фотопериодического раздражения [4, 7,] определило необходимость вычисления еще одного показателя – площади листовой поверхности среднестатистического растения в каждом варианте опыта. Для сопоставления растений, растущих при укороченном дне и естественной длине дня, имеет значение то обстоятельство, что причиной наступления периода покоя является образование в листьях ингибиторов в течение периода темноты [8]. Число листьев, их общая площадь у среднестатистического саженца, выращенного в оранжерее, по сравнению с одно-возрастным растением открытого грунта значительно больше – соответственно 4,2 см и 1,9 см .

Явное отсутствие прироста в высоту за вегетационный период 1977 г. у саженцев, находящихся с первого года в открытом грунте, является реакцией на крайне низкую относительную влажность воздуха в июне (48%) и в июле (56%). По-видимому, произошла блокировка фотосинтетической деятельности. При относительно благоприятной погоде в августе 1977 г. у растений открытого грунта наблюдалось увеличение прироста диаметра корневой шейки.

Растения из оранжереи, как уже отмечалось выше, прошли предварительно (в силу обстоятельств) стадию отбора. Отсутствие прироста (терминального и радиального) летом 1977 г., безусловно, связано с их ранней вегетацией в оранжерее (с 15 марта 1977 г.). При пересадке в открытый грунт ввиду экстремальных погодных условий диссимиляционные процессы у этих саженцев, видимо, преобладали над ассимиляционными. Это, безусловно, отразилось на увеличении энергетических затрат на поддержание жизни растений в непривычных условиях новой среды.

Действие укороченного дня на однолетние саженцы рододендрона кэтевбинского при температуре 17° не сказалось сколько-нибудь существенно на рост и высоту, и только у растений, ранее выращиваемых в оранжерее, была попытка возобновить рост в конце лета. Эта провокация роста была вызвана скорее всего повышенной температурой (средняя за I декаду августа 20,2°) и повышением относительной влажности воздуха до 61%. Подобное явление подтверждает мнение, что рододендроны, все без исключения, имеют к осени сформированные зачатки побега будущего года, а почки не имеют глубокого периода покоя [9]. Понижение температуры воздуха в сентябре до -3° привело к гибели некоторых растений уже осенью или ослаблению и отпаду их в дальнейшем.

Таким образом, если низкую относительную влажность воздуха в открытом грунте растениям, пересаженным из оранжереи, удалось пережить без потерь, то наступление раннеосенних заморозков в сентябре 1977 г. и последующие отрицательные температуры усугубили перезимовку и дальнейшую жизнеспособность растений.

Наибольший процент вымерзших саженцев (52,4%) наблюдался у растений, выращивавшихся в первый год в оранжерее находившихся в опыте при естественной длине дня, затем (44,2%) следуют растения из оранжереи, но бывшие на укороченном дне.

Темпы относительного прироста в высоту значительно выше у растений на коротком дне. Так, у рододендронов, выращиваемых изначально в открытом грунте, относительный прирост на сокращенном дне составил 195,2%, при естественной длине дня – 129,7%, а у растений из оранжереи соответственно 109,6% и 109,3%. Незначительный относительный прирост последних на укороченном дне объясняется более ранним окончанием роста, т.е. сокращение светопериода повышает степень зимостой-

Условия первого года выращивания	Выжило саженцев, %				Отпад растений, % от числа высаженных	
	на 24.11.77	на 30.06.78 от числа перезимо- вавших	на 31.10.78 от числа перезимо- вавших зимой 1977/78 г.	за 2 года ис- пытаний, от числа высажен- ных	вымерзло	высохло
Оранжерея	9,8 100,0	88,0 85,0	63,0 55,0	55,8 47,6	44,2 52,4	— —
Открытый грунт	98,0 100,0	90,0 85,7	80,85 83,3	71,7 71,4	1,9 9,5	26,4 19,1
Примечание В числителе — опытные, в знаменателе — контрольные растения.						

кости саженцев. Лучшее развитие опытных растений, по сравнению с контрольными, можно, по-видимому, объяснить более сильными повреждениями последних осенними и зимними морозами.

Следует отметить, что проявление реакции растений на укороченный день наступило, в основном, во второй год. В первый год оно проявилось значительно у растений из оранжереи: на укороченном дне у них отсутствовали признаки возобновления роста, а у растений, находившихся при естественной длине дня, в августе (при наступлении благоприятных условий), отмечалась тенденция к разverzанию вегетативных почек и появлению новых листьев.

Связь между условиями, в которых росли саженцы в первый год, и выживаемостью растений, находившихся на разной длине дня при пониженной относительной влажности воздуха в течение одного вегетационного периода, очень слабая (см. таблицу).

Анализ данных по отпаду саженцев рододендронов, пересаженных в открытый грунт, указывает на то, что критическим периодом рододендронов является не только зимний, но и летний.

Четкие различия между растениями, росшими в первый год в оранжерее, и растениями, находившимися с первого года в открытом грунте, обнаружены в сроках наступления фенологических фаз. Так, если фаза начала вегетации — разverzание почек имела небольшие по времени расхождения (19 и 22 мая 1978 г.) у растений из оранжереи и (24 и 25 мая 1978 г.) у растений открытого грунта, то сроки окончания роста у растений из оранжереи, находившихся при естественной длине дня, были более растянуты, чем у растений открытого грунта. Рост первых прекратился при укороченном дне 20 июля и при естественной длине — 30 июля, у вторых — 10 и 15 июля 1978 г. соответственно.

В условиях северо-запада РСФСР длинный день с благоприятными погодно-климатическими условиями в весенне-летне-осенний период может провоцировать вечнозеленые виды рододендронов ко второму периоду вегетативного роста. Установлено также, что длинный летний световой день на севере в какой-то степени компенсирует недостаток тепла [10]. Применение удобрений может явиться дополнительным стимулом к усиленному росту одно-двухлетних саженцев. Особенно это характерно при нерегулярном выпадении осадков на фоне высокой температуры воздуха и почвы.

Таким образом, процессы саморегуляции у растений, выращиваемых с первого года в оранжерее, при пересадке в открытый грунт не сбавляются. В то время как растения, выращиваемые с первых месяцев в открытом грунте, воспринимают условия внешней среды в комплексе. Процессы саморегуляции в этом случае практически

синхронны колебаниям факторов внешней среды, что обеспечивает адекватную климатическим показателям ритмичность роста.

Следовательно, форсировать ювенильный период можно с помощью удобрений и приемов светокультуры. Вместе с тем, эффект, получаемый от такой, в общем, дорогостоящей агротехники, не оправдывает себя.

Сокращение фотопериода для однолетних саженцев рододендрона кэтевбинского имеет более положительное действие на качественное состояние растений, выращиваемых с первого года в открытом грунте, чем для растений оранжерейных. Послание, подчиняясь инерционному ритму, способны при благоприятных условиях (теплый и влажный август 1977 г.) давать повторный прирост, что является особенно губительным при раннеосенних заморозках. Сокращение дня для таких растений позволяет не допустить возобновления роста, способствует полному одревеснению саженцев рододендронов, но требует дополнительных трудовых затрат. Очевидно, естественным и более экономичным является способ выращивания рододендронов из семян в открытом грунте с применением технологической схемы закаливания сеянцев [11]. При этом фотопериод 60° с.ш. даже при очень неблагоприятных сочетаниях других экологических факторов для саженцев рододендрона кэтевбинского, выращиваемых с первого года в открытом грунте, способствует повышению степени зимостойкости (см. таблицу).

Тенденция к более раннему прекращению роста и лучшей подготовке к зимнему периоду растений, выращенных с первого года в открытом грунте, является гарантией уверенности в преодолении ими в онтогенезе сочетаний критических факторов в зимний, так и в лезний периоды.

Пересадку саженцев из ящиков на гряды следует проводить на второй-третий год, когда они уже хорошо сформировались.

Полученные данные позволяют проследить влияние температуры, относительной влажности воздуха и фотопериодов на ритмичность роста рододендрона кэтевбинского в первые годы его жизни.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Скрипчинский В.В. Фотопериодизм, его происхождение и эволюция. Л.: Наука, 1975. 300 с.
2. Вальтер Г. Растительность земного шара. М.: Прогресс, 1968. Т. 1. 551 с.
3. Pettersen H. The effect of temperature and daylength on shoot growth and bud formation in azaleas // J. Amer. Soc. Hort. Sci. 1972. Vol. 97, N 1. P. 17-24.
4. Мошков Б.С. Фотопериодизм растений. М.; Л.: Сельхозгиз, 1961. 318 с.
5. Nitsch J.P., Nitsch C. Photoperiodic effect in woody plants: Evidence for the interplay of growth regulating substances // Photoperiodism and related phenomena in plants and animals. Washington, 1959. P. 225-242.
6. Кондратович Р.Я. Рододендроны в Латвийской ССР. Рига: Зинатне, 1981, 32 с.
7. Чайлахян М.Х. Гормональная теория развития растений. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1937. 198 с.
8. Лир Х., Польстер Г., Фидлер Г.-И. Физиология древесных растений. М.: Лесн. пром-сть, 1974. 423 с.
9. Гулисашвили В.З. Значение особенностей цветения рододендронов понтийского и кавказского для познания их происхождения // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1966. Т. 71. С. 968-978.
10. Шульц Г.Э. Общая фенология. Л.: Наука, 1981. 188 с.
11. Сахарова С.Г. Предварительные итоги интродукции некоторых видов рода рододендрон в Ботаническом саду ЛТА им. С.М. Кирова // Лесная геоботаника и биология древесных растений: Сб. науч. тр. Брянск, 1987. С. 126-131.

Санкт-Петербургская лесотехническая академия

In the conditions of the north-west of the Russia the katevbinskiy rhododendron reacts to a shortened day. During 26 days and nights of the shortened day 44,2% of the seedlings which were grown during the 1-st year in a greenhouse following 2 years growth in the open ground, were frozen while under a natural day length – 52,4% were frozen. For the plants grown in the open ground from the 1-st year these data are correspondingly – 1,0 and 9,5%. The short growing season and better ripening of the seedlings from the 1-st year in the open ground results in much higher resistance to unfavourable environmental factors.

УДК 581.1/4:633.1

© Е.Б. Кириченко, О.Л. Мартынов, 1993

КОРРЕЛЯЦИОННЫЕ ОТНОШЕНИЯ МЕЖДУ ПИГМЕНТНЫМ ПОТЕНЦИАЛОМ ГЕНЕРАТИВНЫХ ОРГАНОВ И МАССОЙ ЗЕРНА У ИСХОДНЫХ ФОРМ И ГИБРИДОВ ТРИТИКАЛЕ

Е.Б. Кириченко, О.Л. Мартынов

Современный этап познания онтогенетических закономерностей жизнедеятельности растений характеризуется усилением внимания к выяснению роли фотосинтетической функции их генеративных органов. Предыдущими исследованиями показано, что в пыльниках и зерновках хлебных злаков формируется высокоактивный фотосинтетический аппарат, функциональная деятельность которого имеет важнейшее значение для формирования полноценной пыльцы, эффективного эмбриогенеза и эндоспермогенеза, оптимизации развития зерновок [1–8].

Установлены важные особенности пигментной системы, структуры и функциональной активности хлоропластов в клетках эндотеция микроспорангиев и перикарпия зерновок [2, 4, 8], указывающие на специфическую роль этих пластид в процессах генеративного развития злаков. Фотосинтезирующие клетки обеспечивают генеративные органы ассимилятами, АТФ, восстановителями и кислородом, используемыми в процессах биосинтеза и дыхания. В свою очередь CO_2 , выделяемый в результате дыхания, рефиксируется в хлоропластах генеративных органов и включается в углеродный метаболизм. Поступление ассимилятов в пыльники и зерновки из листьев и покровных элементов колоса происходит в течение всего онтогенеза генеративных органов. Однако функционирование их собственного фотосинтетического аппарата является основным фактором надежного энергообеспечения формирования полноценных зерновок в постоянно меняющихся естественных условиях. В этой связи приобретают особую актуальность количественные исследования вклада фотосинтетического аппарата генеративных органов в процесс образования зерна и его влияние на качество урожая в зависимости от видовых и сортовых особенностей сельскохозяйственных культур. Исходя из вышеизложенного, мы поставили в этой работе задачу проанализировать соотношение пигментного потенциала генеративных органов у исходных форм и гибридов тритикале, а также связь количественных характеристик пигментной системы зерновок с их конечной биомассой.

Растения выращивали на экспериментальном участке лаборатории физиологии и биохимии растений Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН в 1990–1991 гг. Погодные условия за время наблюдений сильно не отличались от среднесезонных данных. Были использованы сортообразцы ярового гексаплоидного тритикале мексиканской селекции К-357124, И-371468 и их гибриды F_2 (опыт 1990 г.), а также сорта озимого гексаплоидного тритикале Дагестанский, Ставропольский Зернокормо-

вой, Простор, 15283 и их гибриды F₂ (опыт 1991 г.). Определение содержания хлорофиллов (а и б) в пыльниках и зерновках проводили по методу А. Wellburn и К. Zichenthaler [9]. Содержание белкового азота в генеративных органах определяли по микро-Кьельдалю. Анализы пигментов проводили в трех повторностях. Каждую повторность составляли пыльники и формирующиеся зерновки, выделенные из главных колосьев трех растений. Анализы содержания белкового азота в зрелых зерновках проводили в трех повторностях. Навеска каждой повторности пыльников составляла 0,50 г, а зерновок – 0,2 г. Статистическую обработку результатов анализов проводили по Б.А. Доспехову [10]. Коэффициенты корреляции между содержанием пигментов в онтогенезе генеративных органов и количественными признаками колосьев определяли на ПЭВМ СМ 1914 по программе, разработанной Ю.Л. Гужовым [11]. Коэффициент корреляции (r) определяли по формуле

$$r = \frac{EXY - (E \times EY) : n}{\sqrt{(EX^2 - (EX)^2 : n) (EY^2 - (EY)^2 : n)}}$$

Этот коэффициент отражает такую функциональную связь, когда каждому значению признака X соответствует множество возможных значений Y, т.е. их распределение. Иначе говоря – это числовой показатель простой линейной корреляции, указывающий на тесноту и направление связи X и Y.

Как видно из рис. 1, а, б, пыльники ярового тритикале накапливали значительное количество хлорофиллов (а и б). Максимум их содержания достигался в фазе двухклеточной пыльцы. Материнская форма (сортообразец К-357124) характеризовалась более высоким содержанием пигментов в пыльниках колоса в ранней профазе мейоза, но на последующих этапах онтогенеза микроспорангиев оно было ниже по сравнению с изученными сортообразцами. У отцовской формы (сортообразцы И-371468 и К-372516) содержание пигментов в пыльниках колоса в фазе двух- и трехклеточной пыльцы было выше, чем у материнской формы. Пыльники гибрида F₂ (рис. 1, а) отличались более высоким содержанием хлорофиллов по сравнению с исходными формами в фазе двухклеточной пыльцы. Это превышение сохранялось также в фазе трехклеточной пыльцы. Пыльники гибрида F₂ от второй пары исходных форм (рис. 1б) имели сходную кривую накопления хлорофиллов до фазы двухклеточной пыльцы. В фазе трехклеточной пыльцы в клетках стареющих стенок микроспорангиев гибрида F₂, по-видимому, происходил более интенсивный распад пигментов и их содержание снизилось до уровня содержания пигментов в пыльниках материнской формы. Озимые исходные формы тритикале и гибриды характеризовались несколько более низким уровнем содержания хлорофиллов в пыльниках колоса (табл. 1). Это могло быть обусловлено прежде всего особенностями пластидного аппарата микроспорангиев тритикале этого биотипа по сравнению с яровыми формами. Кроме того, на уровень содержания пигментов в генеративных органах в данном опыте могли повлиять особенности климатических условий года (опыт 1991 г.). Результаты, приведенные в табл. 1, указывают на то, что накопление хлорофиллов в развивающихся пыльниках озимого тритикале может продолжаться до фазы трехклеточной пыльцы. Пыльники гибрида F₂ первой триады (Дагестанский x Ставропольский зернокомовой) по содержанию пигментов занимали промежуточное положение по сравнению с пыльниками исходных форм. У гибрида F₂ второй триады (Простор x 15283) пыльники значительно превосходили по содержанию хлорофиллов исходные родительские формы (см. табл. 1).

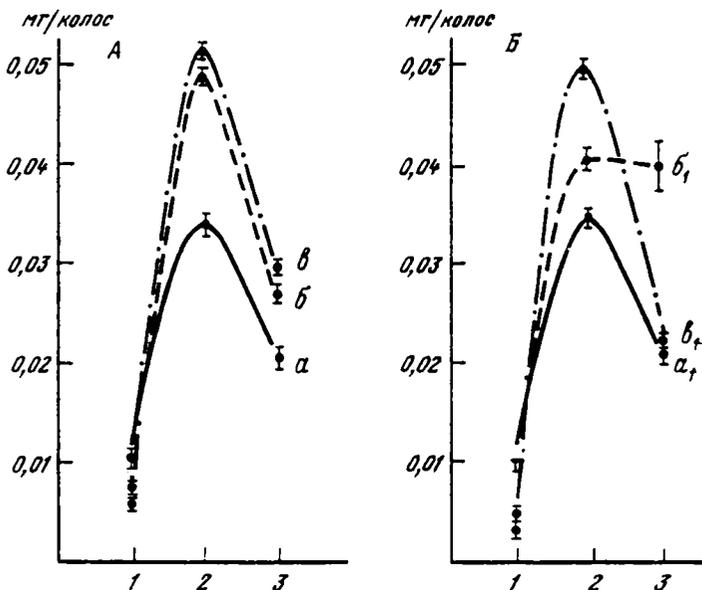


Рис. 1. Динамика накопления хлорофиллов ($a + b$) в развивающихся пыльниках ярового тритикале

А, Б — варианты скрещиваний; 1 — ранняя профза мейоза, 2 — фаза двухклеточной пыльцы, 3 — фаза трехклеточной пыльцы, а, а₁ — К-357124, б — И-371468, б₁ — К-372516, а, а₁ — F₂

Представленные результаты позволяют заключить, что при синтезе новых гибридов тритикале как ярового, так и озимого типов в определенных условиях может усиливаться пигментный потенциал их пыльников. При этом гибриды тритикале могут обладать более высоким содержанием хлорофиллов в пыльниках в отдельные фазы их онтогенеза. Наши данные, а также ранее полученные сведения [1–8] указывают на то, что функциональная деятельность хлоропластов в стенке микроспорангиев способствует снижению отрицательного действия неблагоприятных внешних факторов на темпы формирования и жизнеспособность пыльцы. Участие полноценной пыльцы в последующих процессах двойного оплодотворения имеет важнейшее значение для реализации зиготогенеза, эмбриогенеза и эндоспермогенеза. Эффективность последовательного осуществления этих этапов эмбриональных процессов, в результате которых формируется зерновка, в значительной мере предопределяется жизнеспособностью пыльцы. Таким образом, детальный анализ функциональной деятельности хлоропластов в клетках стенки микроспорангиев может способствовать выяснению возможностей формирования качественной пыльцы в пыльниках растений, испытывающих действие неблагоприятных факторов среды.

Анализ особенностей содержания хлорофиллов в формирующихся зерновках (рис. 2, а–г) показал, что у гибридов F₂ ярового тритикале обеих изученных триад пигменты накапливались интенсивнее, чем у исходных форм, в ранний период образования перикарпия (5–8-й дни после опыления). В последующий период (11–17-й дни после опыления) содержание хлорофиллов в формирующихся зерновках главного колоса у гибридов F₂ озимого тритикале было выше, чем у мужской формы, но ниже, чем у материнской формы (рис. 2, а, б). У ярового тритикале на раннем этапе формирования зерновок (5–8-й дни после опыления) гибриды F₂ занимали промежуточное положение или уступали исходным формам по содержанию хлорофиллов в зерновках (рис. 2, в, г).

Таблица 1
Изменение содержания пигментов (Хл а + b) в развивающихся пыльниках озимого тритикале (мг/колос)

Сорт	Двухклеточная пыльца	Трехклеточная пыльца	Сорт	Двухклеточная пыльца	Трехклеточная пыльца
Дагестанский	0,019±0,002	0,022±0,003	Простор	0,020±0,002	0,027±0,003
Ставропольский зернокормовой F ₂	0,010±0,001	0,015±0,001	15283	0,018±0,002	0,027±0,002
	0,14±0,002	0,017±0,002	F ₂	0,030±0,002	0,034±0,003

Таблица 2
Площади фигур, ограниченных кривыми динамики накопления хлорофиллов (а + в) в развивающихся зерновках яровых и озимых форм тритикале

Сорт	Площадь фигуры (в мм ²)	Сорт	Площадь фигуры (в мм ²)
К-357124	3256	Дагестанский	2111
И-371468	2117	Ставропольский зернокормовой F ₂	1677
F ₂	1925		3473
К-357124	3256	Простор	2196
К-372516	1846	15283	2027
F ₂	2484	F ₂	2236

Таблица 3
Количественные показатели структуры главного колоса яровых и озимых форм тритикале

Сорт	Длина главного колоса, см	Число колосков главного колоса, шт.	Масса главного колоса, г	Масса зерна с главного колоса, г
К-357124	6,21	16,78	2,61	1,80
И-371468	8,60	16,89	2,64	2,02
F ₂	7,00	16,56	3,08	2,39
К-357124	6,21	16,78	2,61	1,80
К-372516	7,97	15,33	2,60	1,84
F ₂	8,16	16,22	2,20	1,83
Дагестанский	10,58	27,11	3,81	3,01
Ставропольский зернокормовой F ₂	6,33	16,22	2,00	1,56
	9,40	25,00	3,29	2,34
Простор	10,84	25,89	3,57	2,77
15283	6,24	17,67	1,27	0,95
F ₂	9,88	24,56	2,81	2,12

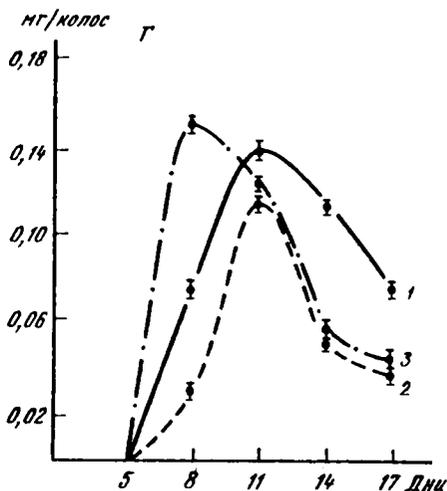
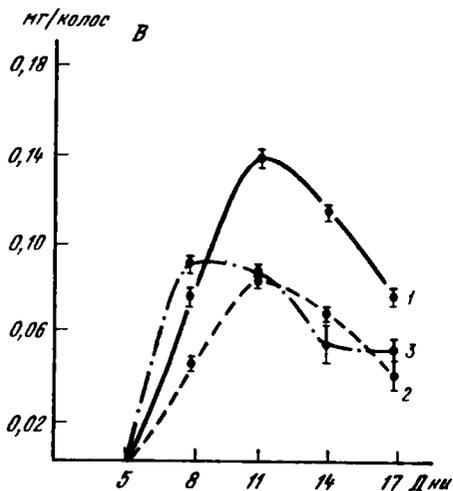
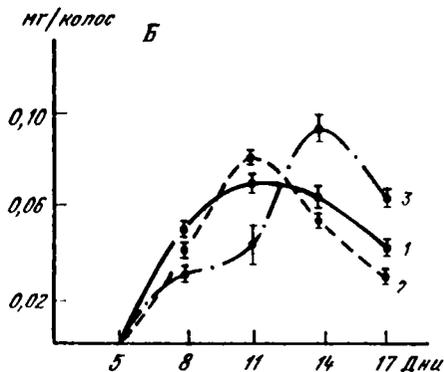
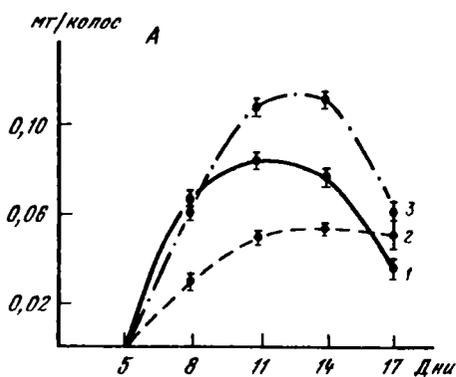


Рис. 2. Динамика накопления хлорофиллов (a + b) в развивающихся зерновках озимых и яровых форм тритикале

А-Г — варианты скрещиваний; А: 1 — Дагестанский, 2 — Ставропольский Зернокармовой, 3 — F_2 ; Б: 1 — Простор, 2 — 15283, 3 — F_2 ; В: 1 — К-357124, 2 — И-371468, 3 — F_2 ; Г: 1 — К-357124, 2 — К-372516, 3 — F_2

В последующий период формирования зерновок (14–17-й дни после опыления) гибриды значительно превосходили по содержанию пигментов в репродуктивных органах исходные формы.

Выявленные отличия динамики накопления хлорофиллов в перикарпии зерновок у яровых и озимых тритикале могли быть обусловлены генотипическими особенностями этих биотипов. Мы определили площадь фигур, образуемых кривыми (которые представлены на рис. 2), содержание хлорофиллов в развивающихся пыльниках и формирующихся зерновках и выразили результат расчетов в мм^2 . Таким образом, мы получили интегральный показатель пигментного потенциала пыльников и зерновок за весь период их онтогенеза. Результаты расчетов приведены в таблице 2.

Следует отметить, что интегральный показатель пигментного потенциала растения за период вегетации был впервые предложен Л.М. Дороховым [12]. Он был использован в большой серии работ при анализе роли пигментов листового аппарата

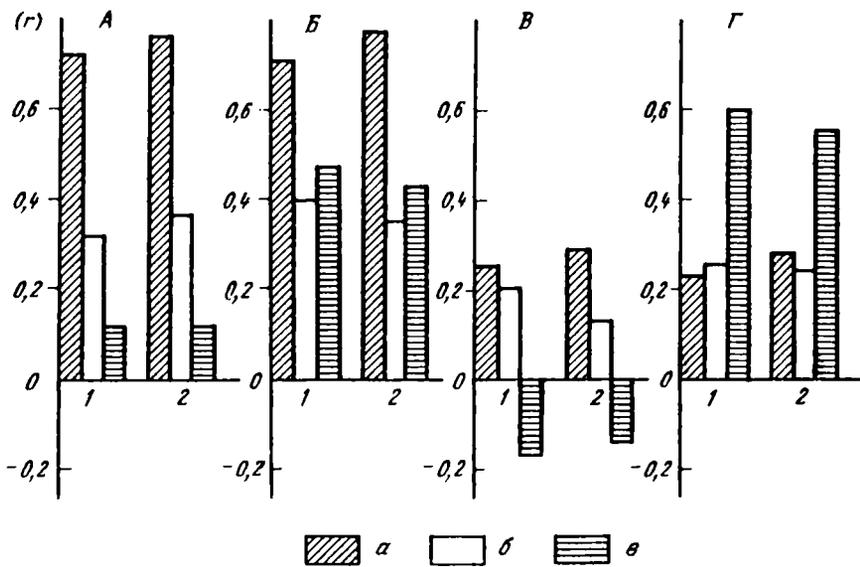


Рис. 3. Коэффициенты корреляции между содержанием хлорофиллов ($a + b$) в зерновке и показателями структурного анализа колоса

А, Г — варианты скрещиваний; А: a — К-357124, b — И-371468, v — F_2 ; Б: a — К-357124, b — К-372516, v — F_2 ; В: a — Дагестанский, b — Ставропольский Зернокармовой, v — F_2 ; Г: a — Простор, b — 15283, v — F_2 ; 1 — масса главного колоса, 2 — масса зерна с главного колоса

Таблица 4
Содержание белкового азота в зерновках ярового тритикале

Сорт	17 дней после цветения	Полная зрелость
	содержание белков	содержание белков
К-357124	$10,22 \pm 0,67$	$11,30 \pm 0,55$
	180 ± 9	200 ± 9
И-371468	$10,02 \pm 0,50$	$12,93 \pm 0,72$
	220 ± 10	260 ± 12
F_2	$9,27 \pm 0,42$	$10,15 \pm 0,46$
	230 ± 11	270 ± 18
К-357124	$10,22 \pm 0,67$	$11,30 \pm 0,55$
	180 ± 9	200 ± 9
К-372516	$9,55 \pm 0,38$	$10,08 \pm 0,52$
	160 ± 6	190 ± 7
F_2	$8,59 \pm 0,26$	$8,94 \pm 0,41$
	200 ± 11	260 ± 13

Примечание. В числителе — содержание белков (%), в знаменателе — содержание белков в зерновках главного колоса (мг/колос)

растения в продукционном процессе [13, 14]. В данной работе определен показатель пигментного потенциала пыльников за период их онтогенеза и формирующихся зерновок за период функционирования перикарпия у исходных форм и гибридов тритикале и проанализировано корреляционное отношение между пигментным потенциалом формирующихся зерновок и их массой. У озимого тритикале материнские формы превосходили по величине пигментного потенциала отцовские формы, а гибриды F_2 превосходили обе исходные формы (табл. 2). У ярового тритикале гибриды F_2 занимали промежуточное положение между исходными формами.

Анализ корреляционных связей между конечным содержанием биомассы в зрелых зерновках и их интегральным пигментным потенциалом за весь период функционирования перикарпия в формирующихся зерновках (в течение 17 дней после опыления) показал, что у тритикале существует прямая и достаточно значительная корреляция между этими показателями. Она выявлена как у яровых, так и у озимых форм. У последних корреляция менее ярко выражена (рис. 3 и табл. 3).

Более высокий уровень продуктивности колоса у гибридов тритикале сочетается с более значительным содержанием белков в зерновках (табл. 4). Необходимо отметить, что уже на этапе формирующихся зерновок (17 дней после опыления) репродуктивные органы гибридов отличаются более значительным содержанием белков. В этой связи мы предполагаем, что функциональная деятельность хлоропластов перикарпия формирующихся зерновок может прямо и/или опосредованно стимулировать генезис белкового комплекса семян при их наливе. Таким образом, синтез новых гибридов тритикале может не только сопровождаться усилением мощности фотосинтетического аппарата генеративной сферы (пыльников и формирующихся зерновок), но также и повышением роли хлоропластов перикарпия в формировании фонда белков зрелых зерновок.

Выводы

При селекции новых гибридов тритикале в определенных условиях может усиливаться пигментный потенциал генеративной сферы (пыльников и формирующихся зерновок).

Существует положительная, достаточно выраженная связь между интегральной величиной пигментного потенциала формирующихся зерновок и содержанием биомассы в зрелых зерновках.

Гибриды F_2 тритикале отличаются более высоким содержанием белка в формирующихся зерновках, что может быть обусловлено функциональной деятельностью пластидного аппарата перикарпия.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Кириченко Е.Б., Зякун А.М., Кириченко А.Б. и др. Соотношение стабильных изотопов углерода ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) в вегетативных и генеративных органах злаков // ДАН СССР. 1980. Т. 250, № 2. С. 505–508.
2. Кириченко Е.Б. Состав пигментов генеративных органов и зерновок злаков // Физиология растений. 1982. Т. 29, № 2. С. 325–331.
3. Kirichenko E.B. Properties of the plastid apparatus of generative organs of Angiosperms // XXI Intern. horticult. Congr. Hamburg, 1985. Т. 2. P. 1116–1124.
4. Kirichenko E.B. Recherche sur le development des organes reproducteurs des cereales // Physiol. veget. 1983. N 21(3). P. 367–374.
5. Кириченко Е.Б., Чернядьев И.И., Воронкова Т.В. Активность фиксации CO_2 пыльниками и листьями хлебных злаков // ДАН СССР. 1986. Т. 288, № 4. С. 1021–1024.
6. Кириченко Е.Б., Чернядьев И.И., Евтич С.Л. и др. Фотосинтетическая деятельность генеративных органов и оптимизация формирования урожая у пшеницы // Savremena poljoprivreda (Соврем. сельск. хоз-во). Ser. Novi Sad. 1990. Vol. 38. Br. 3–4. Str. 309–312.

7. Kirichenko E.B., Cherniadiev I.I., Krendeleva T.E. Photosynthetic activity of generative organs in cereals // Embryology and seed reproduction. Leningrad, 1992. P. 105–110.
8. Kiritchenko E.B., Krendeleva T.E., Koukarskih G.V. et al. Structure et activite fonctionnelle des caryopses de ble et de seigle // C.R. Acad. sci. D.1992. T. 314. P. 365–370.
9. Lichtenthaler K., Wellburn A. Determination of total carotinoids and chlorophylls A and B of leaf extracts in different solvents // Biochem. Soc. Trans. 1983. Vol. 603. P. 591–592.
10. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. М.: Агрпромиздат, 1985. 531 с.
11. Гужов Ю.Л., Малюженец Н.С. Применение ЭВМ в селекционно-генетических исследованиях. М.: Ун-т дружбы народов, 1986. 78 с.
12. Дорохов Л.М. Минеральное питание как фактор повышения интенсивности и продуктивности фотосинтеза растений: Автореф. дис. . д-ра биол. наук. М.: ИФР АН СССР, 1957. 30 с.
13. Кириченко Е.Б., Дорохов Л.М. Продуктивность фотосинтеза кукурузы при различных режимах минерального питания // I Конф. физиологов и биохимиков растений Молдавии. Кишинев: Штиинца, 1964. С. 54–62.
14. Тарчевский И.А., Андрианова Ю.Е. Содержание пигментов как показатель мощности развития фотосинтетического аппарата у пшеницы // Физиол. раст. 1980. Т. 27, вып. 2. С. 341–348.

Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, Москва
 Российский университет дружбы народов, Москва

Summary

E.B. Kirichenko, O.L. Martynov. Correlation between pigment content in generative organs and caryopse biomass in parental forms and hybrids of triticale

The changes of chlorophylls a and b content during the growth and development of anthers and caryopses of parental forms and hybrids of winter and spring triticale were studied, as well as dry weight of mature seeds. The elevated pigment content in generative organs of hybrids appear to be due to the alteration of nuclear-plastid interactions in them. The positive correlation between integral content of pigments in developing caryopses and dry biomass in mature grains was found. This correlation was closer in hybrids than in parent forms. The triticale hybrids had higher protein content in developing caryopses than parent forms. This phenomenon can be explained by photosynthetic activity of pericarp plastids.

О КЛАССИФИКАЦИИ ПЕСТРОЛИСТНЫХ ФОРМ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

Г.В. Куликов, Л.И. Улейская

К настоящему времени ботаниками описано множество пестролистных растений, среди которых значительное место занимают древесные культуры (садовые) формы, широкое разнообразие которых нуждается в классификации. Изначально пестролистные формы разделялись по признакам, характеризующим особенности окраски [1] и расположения цветных участков на листовой пластинке [2]. Так, еще в 1874 г. А. Петунников выделил растения: пестрые (*variegata*), крапчатые (*punctata*), порошистые (*pulverulenta*), пятнистые (*maculata*), расписные (*picata*), срединнорасписные (*medio-picata*), сетчатые (*reticulata*), окаймленные (*marginata*). [3]. Несмотря на условность такой классификации, она и сегодня используется систематиками растений [4, 5].

Однако очевидно, что для анализа всего многообразия проявления пестролистности древесных растений необходима комплексная естественная классификация, в основе которой лежали бы качественные и количественные признаки, отражающие особенности цветоизменений листовой пластинки в пространстве и во времени.

На основе представлений о разнообразии пестролистных форм древесных растений, встречающихся в коллекциях ботанических садов нашей страны, нами сделана попытка предложить такую естественную классификацию пестролистности, учитывающую механизм распределения окраски на листе и количественное проявление пестрых тканей на листовой пластинке.

Имеются данные [6], что в основе цветоизменений окраски шкур у животных (геопард, зебра) лежит волновой механизм, свойственный, возможно, и пестролистным формам растений, у которых он, по-видимому, запускается и регулируется под влиянием световых колебаний и образует структуры, зависящие от стартовых условий, геометрии и размеров листовой пластинки.

У растений, как известно, наблюдается значительная изменчивость в образовании цветных структур, и имеет место сочетание простых узоров (*Striata-oblongo* – у хвойных и однодольных древесных) с более сложными (*Diffusa-punctata* – у листьев агав). Тем не менее очевидно, что формирование "пестрых структур" обуславливается сочетанием как эндогенных факторов (генетических, физиолого-биохимических), так и экзогенных (температур, свет, влажность, радиация, минеральное питание и др.). Следует заметить, что из эндогенных факторов, влияющих на образование "пестрых структур", некоторые могут быть ведущими, как, например, "предварительная химическая структура" (предструктура). Различные модели ее развития описаны Е. Кюстером [2], Н.П. Кренке [7], В.Л. Рыжковым [8]. У более тонких листовых пластинок листопадных растений (по сравнению с вечнозелеными) процесс цветоизменения более глубокий, затрагивающий все слои хлоренхимы, что демонстрируется в однородных стационарных состояниях в реакционно-диффузных системах одноцветных вариаций листьев *aurea*-форм.

По мере увеличения размеров тканей листа одновременно возрастает и сложность возникающей структуры. Очевидно, что реакционно-диффузный механизм может



Рис. 1. Классификация пестролистности древесных растений

проявляться как на микрофильном листе самшита, так и на макрофильном листе банана, но как мелкие, так и крупные листья дают поразительно богатое разнообразие рисунков. Здесь нет противоречий, так как принцип волнообразного механизма цветоизменения тканей листьев у растений имеет значительную амплитуду колебаний, и даже очень малые поверхности могут их поддерживать. У растений в осуществлении определенного типа рисунка большую роль играет жилкование листа. Так, у листьев с продольным и дуговым типами жилкования наблюдаются полосы продольные и поперечные. Этот узор сохраняется даже тогда, когда лист становится довольно крупным. У пальчатых, лопастных листьев с сетчатым жилкованием наблюдаются более сложные структуры с большим числом пятен, например *Diffusa: punctata, pulverulenta, marmorata, reticulata*.

Предлагаемая нами классификация пестролистных древесных растений отражает, на наш взгляд, естественную эволюцию цветовой изменчивости листа у культурных форм, различающихся эколого-филогенетически (голосеменные—покрытосеменные, двудольные—однодольные, вечнозеленые—листопадные), и демонстрирует значительный спектр морфоструктур растений, произрастающих в ботанических садах нашей страны.

Биологические типы пестролистности у древесных растений

Lutea (Aurea)

Большую часть пестролистных древесных составляют золотисто-пестрые — aurea-вариации. Они наиболее преадаптированы в условиях культуры

Alba (Argentea)

Чисто-белых разновидностей нет. Бело-пестрые древесные, большинство которых листопадные виды, встречаются реже и они менее жизнеспособны

I. Localis

Этот тип пестролистности характерен большей частью для вечнозеленых видов растений. Как правило, одно пятно, сектор, кайма занимают определенный locus на листовой пластинке:

terminalis — апикальный

Пятно занимает лишь верхнюю часть листовой пластинке (рис. 1, *t*)

basalis — базальный

Пятно расположено от основания листа вдоль главной жилки (рис. 1, *e*)

marginata — кайма

Желтоокаймленные и белоокаймленные формы измestны среди очень многих культурных древесных растений. Кайма может быть узкой, например, у *Hedera helix* 'Tricolor', широкой — *Acer platanoides* 'Drummondii' или же развиваться по всей листовой пластинке с одинаковой шириной — *Daphne odota* 'Aureomarginata' (рис. 1, *m*)

II. Striata

Полосатые листья характерны для узкой специфической группы хвойных и однодольных древесных. Данная пестрота связана с продольным и дуговым типами жилкования листа. У древесных, как правило, наблюдается *Striata-oblongo* — продольные полосы (рис. 1, *ov*).

III. Diffusa

Диффузное распределение пятен, пятнышек, небольших участков гораздо чаще встречается у листопадных древесных. Диффузный тип представлен самыми сложными "пестрыми структурами", они же и более лабильны.

punctata — пятнистый

Пятнистая пестролистность встречается во всех тех случаях, в которых на зеленой листовой пластинке появляются белые и желтые пятна различной величины и численности (рис. 1, *p*)

pulverulenta — крапчатый, порошистый

Порошистость проявляется в виде мелких пятнышек (крапинок), которые покрывают всю листовую пластинку. Этот тип пестролистности встречается в таких родах, как *Ligustrum*, *Aesculus*, *Spiraea* (рис. 1, *pl*)

reticulata — сетчатый

Очень редкий тип пестролистности.

Желтизна "идет" вдоль жилок (*Lonicera japonica* 'Aureoreticulata')

marmorata — мраморный

Этот тип пестролистности встречается только у *Alba*-вариаций. Листовая пластинка "инкрустирована" под "мрамор" небольшими участками светлой окраски. При данном типе пестроты овальные, округлые пятна приобретают угловые формы (рис. 1, *mR*)

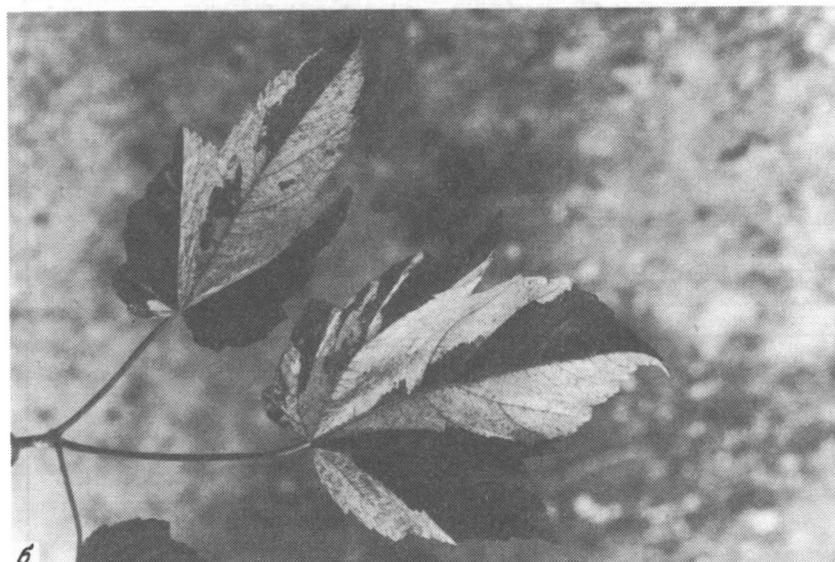


Рис. 2. *Acer pseudoplatanus* 'Leopoldii' (A. п. 'Alba-diffusa-marmorata') (а), A. п. 'Leopoldii' (A. п. 'Alba-striata-oblongo') (б)

Различные типы пестролистности могут сочетаться друг с другом: 'Diffusa-punctata' и 'Localis-marginata' (*Fraxinus pensylvanica* 'Variegata'), 'Diffusa-punctata' и 'Diffusa-pulverulenta' (*Aucuba japonica* 'Variegata'), 'Diffusa-marmorata' и 'Striata-oblongo' (*Acer pseudoplatanus* 'Leopoldii') (рис. 2, 3), 'Diffusa-pulverulenta' и 'Striata-oblongo' (*Aesculus hippocastanum* 'Memmingeri'). Согласно закону гомологических рядов Н.И. Вавилова, мы вправе ожидать проявление всех типов пестролистности внутри таких древесных таксонов, в которых уже известны пестрые формы.

Возможно, изначальный тип пестролистности носил локальный характер, в частности 'Localis-basalis' (рис. 4, а), т.е. единственное пятно развивалось от основания листа. От 'Localis-basalis' возникли 'Localis-terminalis' (рис. 4, т) – цветной locus сместил-

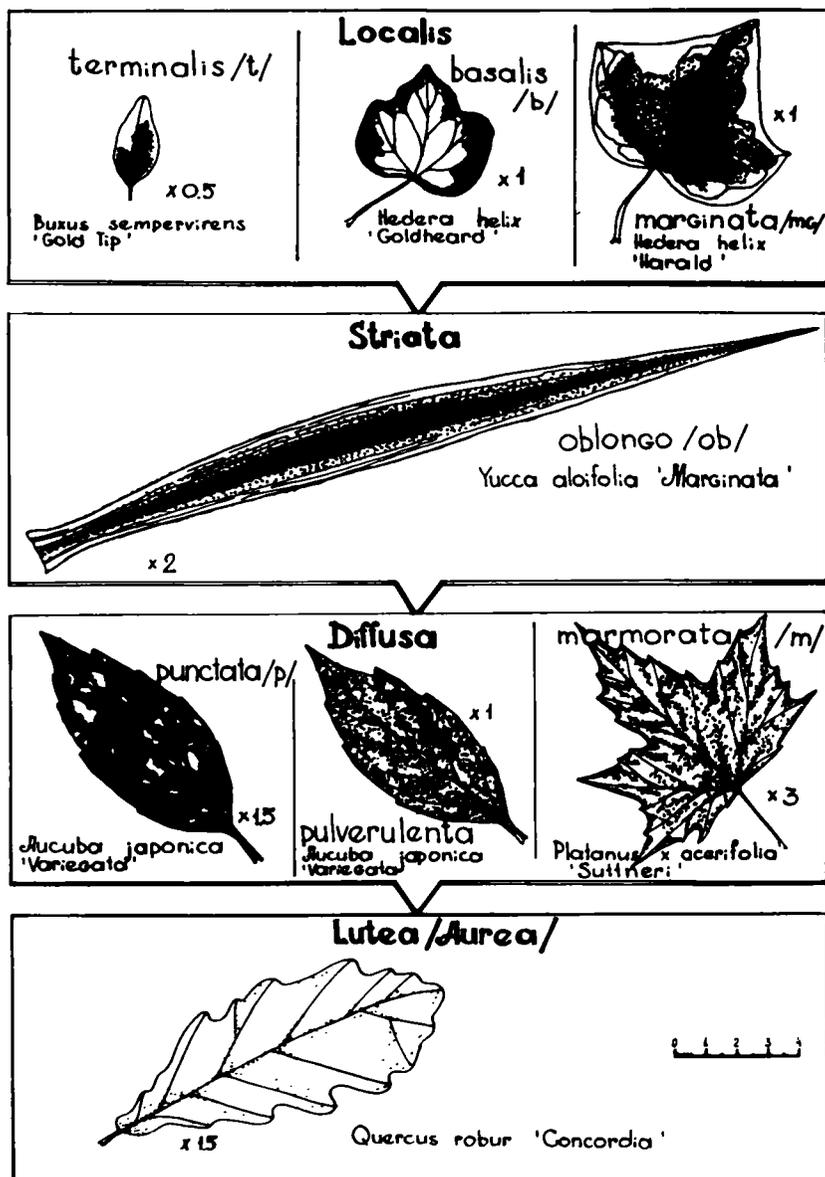
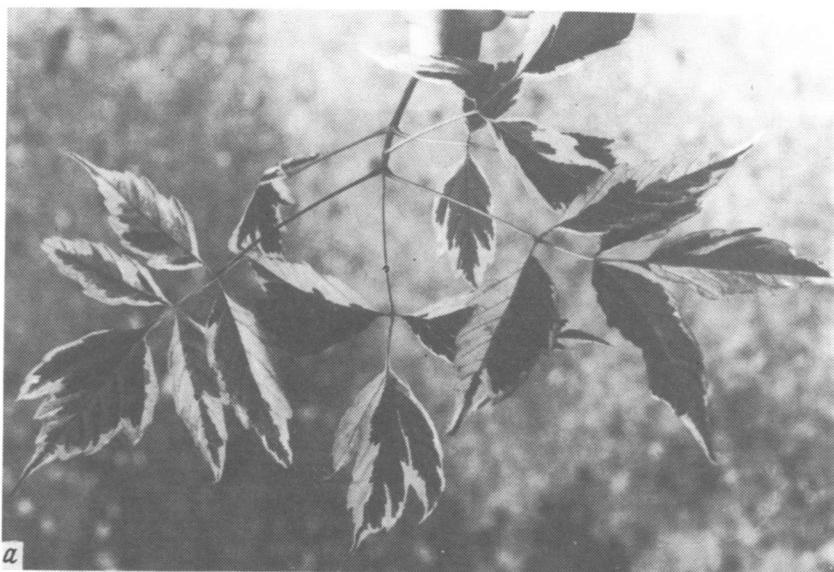


Рис. 3. Возможная филогенетическая трансформация пестролистных форм древесных растений

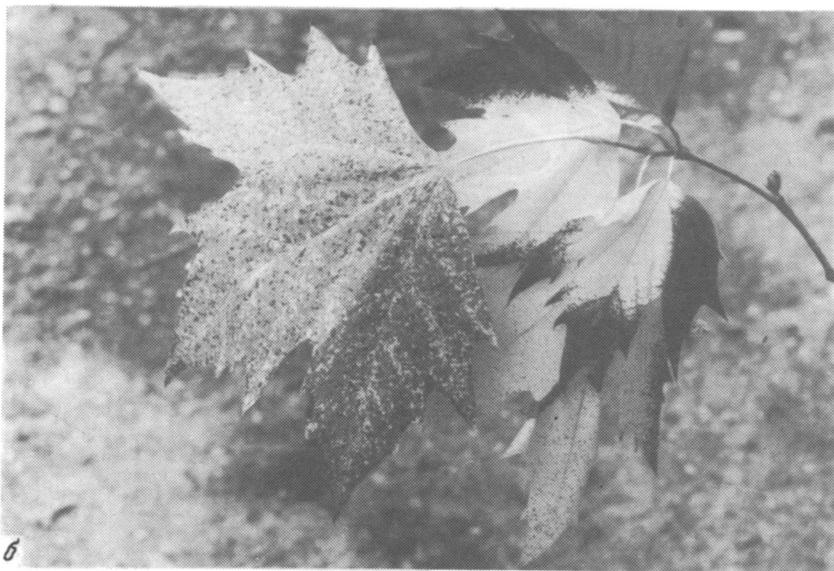
ся к вершине листовой пластинки и Localis-marginata (рис. 4, *mc*) – на край. Предполагаемая форма Localis-media (локальный-срединный тип пестролистности) даже у описанных ранее вариаций *media-picta* не было обнаружена в описанной нами коллекции древесных [6]; во всех случаях пятно развивалось от основания листа.

Мы выделили отдельно тип Striata (рис. 4, *ob*) как весьма специфический тип пестролистности.

Диффузный тип пестролистности, по нашему мнению, наиболее "современный тип", так как характерен, в основном, более молодой ветви листопадных растений (рис. 4, *p*, *pl*, *m*).



a



b

Рис. 4. *Acer negundo* 'Argenteomarginatum' (а. п. 'Alba-localis-marginata') (а); *Platanus* x *acerifolia* 'Suttneri' (А. п. а. 'Alba-diffusa-marmorata') (б)

Возможно предположить, что Аугеа-формы – результат прогрессивной эволюции, когда дальнейшее исчезновение каротиноидов и ксантофиллов пошло по пути эволюционного регресса. Появление же Альба-форм венчает регрессивный процесс цветоизменений листа.

Таким образом, покрытосеменные древесные демонстрируют исключительное разнообразие "пестрых структур" листа (рис. 5, 6). И, хотя экзогенные условия стимулируют проявление пестролистности у растений, в основе изначальных цветоизменений листовой пластинки лежат генетические факторы. Представленная нами классификация, как нам кажется, естественная и найдет применение в унификации пестролистных культурных форм древесных растений.

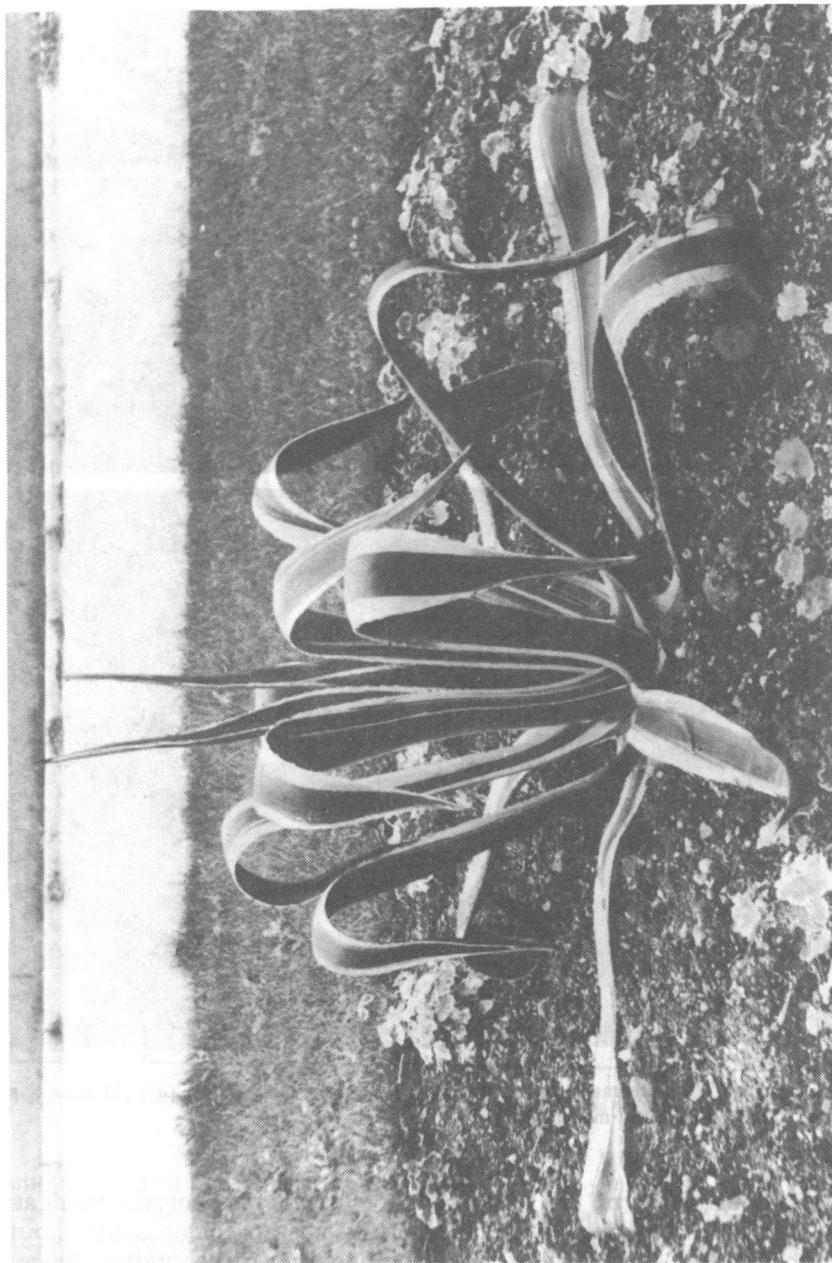


Рис. 5. *Agave americana* 'Variegata' (A. a. 'Aurea-striata-obolobgo')



Рис. 6. *Sambucus nigra* 'Aurea'

1. *Correns*. Zur Kenntnis einfacher mendelnder Bastarde // S.-Ber. Kg. Preuss. Akad. Wiss. 1981. Gesamtelte Abh.
2. *Kuster E.* Panaschierung // Pathologische Pflanzenanatomie. Jena: Fisher, 1919. S. 9–26.
3. *Перунников А.* Пестролистные растения // Природа. М., 1874. Кн. 3. С. 277–296.
4. *Rehder A.* Manual of cultivated trees and shrubs. N.Y.: Macmillan, 1977. 996 p.
5. *Krussman G.* Manual of cultivated broadleaved trees and shrubs. 1984. Vol. 1. 448 p.
6. *Марри Д.Д.* Отчего у леопарда пятна на шкуре // В мире науки. 1988. № 5. С. 46–54.
7. *Кренке Н.П.* Химеры растений. М.: Изд-во АН СССР, 1947. 386 с.
8. *Рыжков В.Д.* Химеры и гистогенез у растений // Успехи соврем. биологии. 1940. Т. 23, № 1(4). С. 479–499.

Никитский ботанический сад, Ялта

Summary

G.V. Kulikov, L.I. Ulejskaja. On the classification of variegated forms of woody plants

A new classification of variegated woody plants is presented which reflects, according to the authors, the natural evolution of the leaf colour variability of cultivated forms. The classification is worked out on the basis of the significant morphostructural diversity of plants grown in the botanical gardens of former USSR. Possible trends of the leaf colour variability evolution of woody plants is discussed.

УДК 631.529:635.931 (571.14)

© Е.В. Байкова, 1993

ОСОБЕННОСТИ БЕЗРАССАДНОЙ И РАССАДНОЙ КУЛЬТУРЫ ДЕКОРАТИВНЫХ ОДНОЛЕТНИКОВ В ЛЕСОСТЕПНОЙ ЗОНЕ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

Е.В. Байкова

Однолетние декоративные растения широко используются в озеленении различных районов Сибири [1–3]. По сравнению с многолетниками они более пластичны, что облегчает их приспособление к местным суровым условиям. Однолетники не подвергаются действию неблагоприятных факторов зимой, так как их жизненный цикл укладывается в один сезон и завершается до установления снежного покрова. Эти биологические особенности делают однолетние растения ценным материалом для интродукции в лесостепную зону Западной Сибири.

В качестве летников культивируются не только однолетние растения, но и не зимостойкие многолетники, которые в первый год жизни обильно цветут и дают зрелые семена (*Antirrhinum majus*, *Ageratum houstonianum*, *Petunia × hybrida* и др.).

Известны два основных способа выращивания летников – безрассадный и рассадный. Их соотношение длительное время привлекает внимание интродукторов и неоднократно обсуждалось [4–6]. Безрассадную культуру летников изучали и в Сибири [7–9].

Предварительная оценка существующего сортимента летников показала, что не все они могут успешно выращиваться при безрассадной культуре. Исходя из этого были определены важнейшие направления исследований: 1) сравнительное изучение наиболее ценных для озеленения однолетников при различных способах выращивания с целью определения оптимального способа культуры для каждого вида; 2) разработка цельного сортимента декоративных летников для безрассадной культуры в

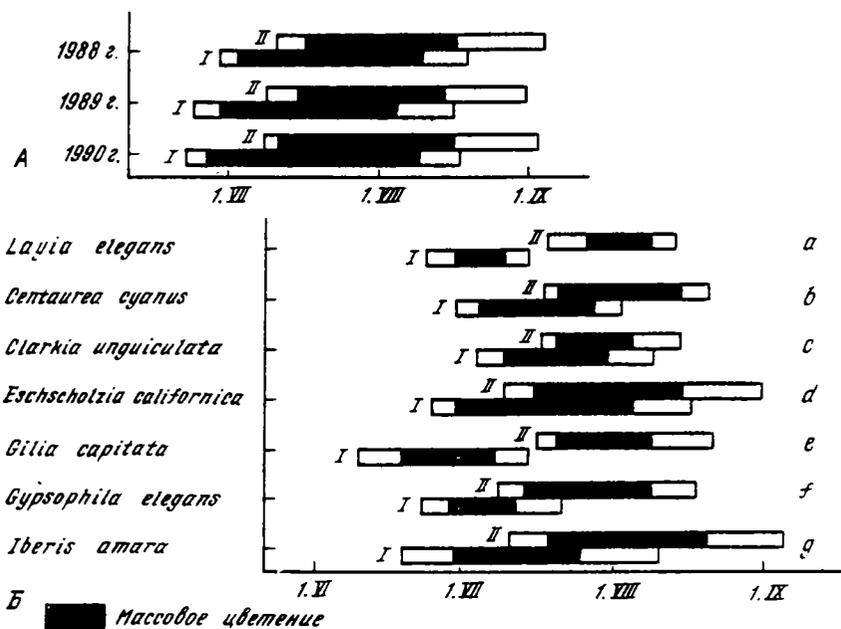


Рис. 1. Спектр цветения летников второй группы при подзимнем (I) и весеннем (II) посевах в грунт
 А — *Eschscholzia californica*; Б — модельные виды из второй группы (данные 1989 г.): а — *Layia elegans*, б — *Centaurea cyanus*, с — *Clarkia unguiculata*, д — *Eschscholzia californica*, е — *Gilia capitata*, ф — *Gypsophila elegans*, г — *Iberia amara*

условиях Новосибирска; 3) поиск агротехнических приемов, позволяющих традиционно рассадные в наших условиях культуры выращивать безрассадным способом; 4) выявление нескольких основных биологических характеристик, позволяющих по итогам предварительного интродукционного испытания установить оптимальный способ выращивания.

Наблюдения проводили в 1988–1990 гг. на интродукционном участке Центрального Сибирского ботанического сада (Новосибирск) по общепринятой методике [10]. Изучали 73 вида летников в рассадной культуре, а также при подзимнем и весеннем посевах семян в грунт. Среди объектов исследования были летники не только промышленного сорта, но также и малораспространенные в озеленении, перспективные виды. Подзимний посев производили 15–25 октября, весенний — 10–20 мая. Рассадку выращивали в обогреваемых теплицах или в холодных парниках. Растения каждого вида в открытом грунте размещали на делянках площадью не менее 2 м² в трехкратной повторности. Расстояние между растениями в рядах — 10 см, между рядами — 15 см.

Изучение ритмов роста и развития показало, что основной биологической характеристикой, определяющей возможность безрассадной культуры в наших условиях, является продолжительность вегетационного периода. Безморозный период о Новосибирске (среднее многолетнее значение) составляет 119 дней. Полностью завершить онтогенез в этих условиях успевают виды, продолжительность вегетационного периода которых не превышает 125 дней. Среди изученных летников таких видов оказалось 36. В наших условиях они традиционно выращиваются безрассадным способом. При этом наибольшее распространение получил весенний посев. Однако подзимний посев имеет преимущества. Он дает возможность получить более компактные и выровненные растения, раннее цветение, а также более раннее и полное вызревание семян (рис. 1).

При выборе сроков посева наиболее существенной биологической характеристикой оказывается зимостойкость семян. На основании этого признака и продолжительности вегетационного периода мы разделили летники на 6 групп, причем к 1-й и 2-й группам отнесены виды, представители которых имеют короткий вегетационный период.

Виды летников, входящие в разные группы

Группа 1

<i>Amberboa moschata</i> (L.) Less.	<i>Emilia coccinea</i> (Sims) G. Don
<i>Arctotis stoechadifolia</i> Berg. var. <i>grandis</i> (Tunb.) Less.	<i>Helipterum roseum</i> (Hook.) Benth.
<i>Convolvulus tricolor</i> L.	<i>Lavatera trimestris</i> L.
<i>Coreopsis tinctoria</i> Nutt.	<i>Malope frifida</i> Cav.
<i>Cosmos bipinnatus</i> Cav.	<i>Nigella damascena</i> L.
<i>C. sulphureus</i> Cav.	<i>Phacelia campanularia</i> A. Gray
<i>Crepis rubra</i> L.	<i>Ph. tanacetifolia</i> Benth.
<i>Dimorphotheca pluvialis</i> (L.) Moench	<i>Phaseolus coccineus</i> L.
<i>D. sinuata</i> DC.	<i>Ursinia anethoides</i> (DC.) N.E. Br.
	<i>Venidium fastuosum</i> Stapf.

Группа 2

<i>Adonis annua</i> L.	<i>Gilia capitata</i> Sims
<i>Amaranthus caudatus</i> L.	<i>Godetia amoena</i> (Lehm.) G. Don
<i>A. paniculatus</i> L.	<i>Gypsophila elegans</i> Bieb.
<i>Argemone mexicana</i> L.	<i>Iberis amara</i> L.
<i>Calendula officinalis</i> L.	<i>Layia elegans</i> Torr. et A. Gray
<i>Centaurea cyanus</i> L.	<i>Linum grandiflorum</i> Desf.
<i>Clarkia unguiculata</i> Lindl.	<i>Nicandra physalodes</i> (L.) Gaerth.
<i>C. pulchella</i> Pursh	<i>Papaver rhoeas</i> L.
<i>Eschscholzia californica</i> Cham.	<i>Schizanthus pinnatus</i> Ruiz et Pav.

Группа 3

<i>Callistephus chinensis</i> (L.) Nees	<i>Helichrysum bracteatum</i> (Vent.) Andr.
<i>Dianthus chinensis</i> L. var. <i>heddewigii</i> Regel	<i>Viola</i> × <i>wotrockiana</i> Gams.
<i>Phlow drummondii</i> Hook.	

Группа 4

<i>Antirrhinum majus</i> L.	<i>Nicotiana alata</i> Link et Otto
<i>Brachycome iberidifolia</i> Benth.	<i>Petunia</i> × <i>hybrida</i> Vilm.
<i>Calceolaria scabiosifolia</i> Sims	<i>Portulaca grandiflora</i> Hook.
<i>Dorotheanthus bellidiformis</i> N.E.Br.	<i>Salpiglossis sinuata</i> Ruiz et Pav.

Группа 5

<i>Ageratum houstonianum</i> Mill.	<i>M. luteus</i> L.
<i>Ammobium alatum</i> R.Br.	<i>Nemesia</i> × <i>hybrida</i> hort.
<i>Begonia semperflorens</i> Link et Otto	<i>Salvia splendens</i> Sello ex Nees
<i>Cleome spinosa</i> Jacq.	<i>Scabiosa atropurpurea</i> L.
<i>Cazania</i> × <i>splendens</i> hort.	<i>Tagetes erecta</i> L.
<i>Gomphrena globosa</i> L.	<i>T. × hybrida</i> hort.
<i>Limonium sinuatum</i> (L.) Mill.	<i>T. tenuifolia</i> Cav.
<i>Lobelia erinus</i> L.	<i>Tithonia rotundifolia</i> (Mill.) Blake
<i>Lonas annua</i> (L.) Vines et Druce	<i>Verbena</i> × <i>hybrida</i> Voss
<i>Mimulus</i> × <i>hybridus</i> hort.	

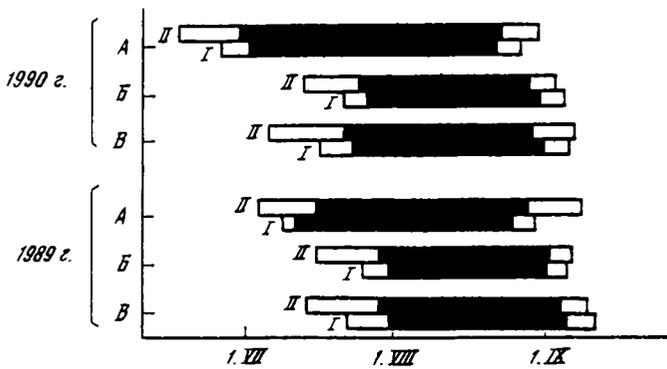


Рис. 2. Спектр цветения летников третьей группы при подзимнем посеве в грунт (I) и рассадном способе выращивания (II)

A — *Phlox drummondii*, B — *Helichrysum bracteatum*, B — *Dianthus chinensis* var. *heddewigii*

Группа 6

Dahlia × *cultorum* Throsr. et Reis.
Lobularia maritima (L.) Desv.
Mirabilis jalapa L.

Tagetes patula L.
Tropaeolum majus L.
Zinnia elegans Jacq.

Для растений, семена которых не переносят зимовку в открытом грунте (1-я группа), весенний посев является единственным возможным. Летники с зимующими семенами (2-я группа) могут выращиваться при подзимнем посеве. Однако существенным недостатком при этом является раннее окончание цветения (рис. 1, Б) и снижение декоративности. Поэтому для достижения максимального декоративного эффекта при их выращивании мы считаем наиболее целесообразным сочетание подзимнего и весеннего посевов в грунт.

Однолетники, вегетационный период которых свыше 125 дней, при весеннем посеве не успевают завершить жизненный цикл до заморозков. В конце сентября они находятся в фазе цветения, а их семена, как правило, не успевают вызреть. В наших условиях они традиционно выращиваются рассадным способом. Мы попытались найти агротехнические приемы, позволяющие перевести эти культуры на безрассадную технологию. Таким приемом оказался подзимний посев. Прорастание семян в этом случае наблюдается на 10–20 дней раньше, чем при весеннем посеве. Кроме того, в результате стратификации развитие растений ускоряется.

Основными биологическими особенностями, определяющими возможность выращивания долговегетирующих летников посевом под зиму, являются холодостойкость семян и проростков. Среди изученных летников с вегетационным периодом более 125 дней нами выделено 13, семена которых успешно зимуют в открытом грунте, а проростки не повреждаются весенними заморозками. Однако подзимний посев целесообразен только для 5 из них (3-я группа), имеющих относительно крупные семена. При подзимнем посеве они зацветают лишь немного позднее, чем при рассадном способе выращивания. Массовое цветение в обоих случаях наступает почти одновременно (рис. 2). Кроме того, удается избежать малодекоративного состояния растений после весенней пересадки, неизбежной при рассадном способе. Повышаются и декоративные качества: растения более компактные и выровненные, цветение дружное.

Летники с мелкими семенами (менее 1 мм в диаметре) отнесены к 4-й группе. При подзимнем посеве прорастание растянуто, проростки развиваются медленнее, цветение наступает позднее, чем при выращивании рассадным способом (рис. 2).

5-я и 6-я группы составляют долговегетирующие летники, семена которых не зимуют в открытом грунте. Растения этой группы имеют наиболее продолжительный вегетационный период (160–180 дней) и на ранних этапах онтогенеза развиваются медленно (период от прорастания семян до начала цветения свыше 75 дней). Семена необходимо сеять в конце марта–начале апреля, что делает единственно возможным для них рассадный способ выращивания. Эта группа весьма многочисленна (19 видов) и включает главным образом многолетние растения (культивируемые в наших условиях как летники).

К 6-й группе относятся летники с вегетационным периодом 125–155 сут, быстро развивающиеся в фазах проростков и виргинальных растений (период от прорастания до начала цветения составляет 45–75 дней). В наших условиях их сеют в начале мая в холодных парниках, реже в теплицах. Весенний посев семян в грунт, несмотря на его большую экономичность, не позволяет полностью раскрыть высокие декоративные качества этих растений. Поэтому для использования видов, вошедших в 6-ю группу, в Новосибирске в парадных композициях их необходимо выращивать рассадой.

Выводы

Сравнительное изучение биологии и ритмов роста ценных для озеленения летников при выращивании рассадным и безрассадным способами позволило разделить их на 6 групп. Для каждой группы определены оптимальные способы культуры (см. таблицу).

Безрассадный способ является оптимальным для летников 1–3-й групп, перспективных для озеленения в наших условиях. Это связано с относительно коротким безморозным периодом в лесостепной зоне Западной Сибири.

Биологическая характеристика и способ выращивания летников по группам

Группа					
1	2	3	4	5	6
Биологическая характеристика					
Продолжительность вегетационного периода 85–125 сут		Продолжительность вегетационного периода более 125 сут			
Семена не зимуют в открытом грунте	Семена хорошо зимуют в открытом грунте; проростки не повреждаются весенними заморозками	Семена хорошо зимуют в открытом грунте; проростки не повреждаются заморозками	Семена не зимуют в открытом грунте		
		Семена крупные (1 мм в диаметре)	Семена мелкие, (1 мм в диаметре)	Период от прорастания до начала цветения более 75 сут	Период от прорастания до начала цветения 45–75 сут
Способ выращивания					
Безрассадный			Рассадный		
Посев в грунт весной	Подзимний посев в грунт		Выращивание рассады в отапливаемых теплицах		Выращивание рассады в холодных парниках

Рассадный способ при его большей трудоемкости все же является предпочтительным для видов с мелкими семенами (группа 4) и необходимым для большого числа летников с длительным периодом вегетации (группы 5 и 6), составляющим основу современного промышленного ассортимента (*Antirrhinum majus*, *Salvia splendens*, *Tagetes patula*, *Verbena* × *hybrida* и др.).

Летники 1-й и 2-й групп пока еще мало распространены в озеленении. Они могут быть рекомендованы для смесей и цветочных газонов, небольших клумб и рабаток.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Кротова З.Е. Декоративные однолетние растения в условиях вечной мерзлоты. Л.: Наука, 1970. 151 с.
2. Верещагина И.В. Цветы в Сибири. Барнаул: Алт. кн. изд-во, 1972. 295 с.
3. Зубкус Л.П., Пятницкая Л.И. Интродукция однолетних цветочных растений в ЦСБС // Декоративные растения для лесостепной зоны Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1978. С. 3–39.
4. Базилевская Н.А. Ритм развития и акклиматизация травянистых растений // Растения и среда. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. Т. 2. С. 169–189.
5. Тамберг Т.Г. Грунтовые посевы однолетников на севере // Бюл. Гл. ботан. сада. 1955. Вып. 21. С. 50–54.
6. Кротова З.Е., Ярина О.А. Интродукция декоративных растений в условиях Крайнего Севера. Новосибирск: Наука, 1977. 160 с.
7. Ангилин М.С. О безрассадной культуре однолетних декоративных растений в Центральной Якутии // Интродукция растений в Центральной Якутии. М.; Л.: Наука, 1965. С. 145–171.
8. Зубкус Л.П., Шукина Т.Л. Самосев и посев семян цветочных растений в грунт // Интродукция декоративных растений для цветников и газонов Сибири. Новосибирск: Наука, 1968. С. 172–177.
9. Зубкус Л.П., Бурова Т.К. Грунтовые посевы летников в разных географических пунктах // Декоративные растения для зеленого строительства. Новосибирск: Наука, 1986. С. 51–59.
10. Методика фенологических наблюдений в ботанических садах СССР. М.: ГБС АН СССР, 1975. 27 с.

Центральный Сибирский ботанический сад СО РАН, Новосибирск

Summary

E.V. Bajkova. Germination in place and transplanted methods of cultivation of ornamental annuals in the forest-and-steppe zone of West Siberia

73 species of ornamental annual cultivated in the forest-and-steppe zone of West Siberia have been studied. The duration of their vegetative period, the size of the seeds and their hardiness are compared. 6 groups are circumscribed, optimum recommendations being given for each of the groups. Germinating in place and transplanted methods of growing annual in the given region are considered.

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ГАЗОНОВ СТАРИННЫХ УСАДЕБНЫХ ПАРКОВ ОКРЕСТНОСТЕЙ МОСКВЫ И САНКТ-ПЕТЕРБУРГА

Г.А. Полякова, Р.А. Ротов, А.Н. Швецов

Неотъемлемым составным элементом различных типов усадебных парков являются открытые пространства с травянистой растительностью газонного типа.

Богатый материал по ассортименту используемых трав, технике создания, ухода, а также типологии газонов и т.д. можно найти в опубликованных работах [1-8]. Однако проблемам газонов старинных парков в них уделяется недостаточное внимание. Наш опыт изучения состояния старинных усадебных парков позволяет сделать вывод, что общие принципы современного газоноведения применительно к парковым газонам нуждаются в корректировке. Необходимо также учитывать такое принципиальное обстоятельство, что практически во всех усадьбах не менее 75 лет надлежащего ухода за газонами не было.

Большинство авторов [7-8] подразделяют газоны на партерные, обыкновенные, луговые, красивоцветущие и специального назначения, из которых в старинных парках встречаются обычно первые три типа. Партерные газоны являются одним из характерных и основных элементов регулярных парков, так как отражали семантику этого стиля паркоостроения. В типичном виде они были представлены в Архангельском, Кускове, Екатерининском парке в Царском Селе и др.

Основными особенностями партерных газонов являются их регулярная, многократная за сезон стрижка, однородность по цвету и фактуре, которая достигается одновидовым составом [7]. В настоящее время газоны этого типа не сохранились, в лучшем случае они трансформировались в обыкновенные.

Спецификой обыкновенного газона является режим скашивания (2-3 раза за сезон), более разнообразный состав, преимущественно из злаков. Создание, уход и содержание их не требовало значительных усилий, поэтому они и были широко распространены, особенно в небольших усадьбах.

Для собственно пейзажных парков наиболее характерным был красочный луговой газон, который создавал цветовой контраст и служил фоном для групп деревьев и кустарников. Классическим примером служили луга нейзажной части Павловского парка.

Флористически луговые газоны наиболее разнообразны, здесь представлены различные виды злаков и разнотравье с широкой цветовой гаммой. Как правило, травы на этих газонах скашивались 1-2 раза за сезон.

Особым типом открытых пространств в парках можно считать парковые поляны, которые, как правило, имеют небольшие размеры, окружены со всех сторон древесной растительностью или образуют систему сообщающихся, лишь частично замкнутых пространств. В отличие от газонов для полян характерен иной световой режим и режим увлажнения воздуха и почвы. По составу здесь преобладают более теневыносливые и мезофитные виды. Режим скашивания препятствовал зарастанию их древесной растительностью. Для таких полян характерны многовидовые сообщества. Примером системы таких полян мог служить парк усадьбы Вороново.

Помимо отсутствия должного агротехнического ухода отрицательное влияние на состояние газонов оказали и продолжают оказывать следующие неблагоприятные факторы: изменение гидрологического режима в основном в сторону увеличения увлажнения почвы, выпас и прогон скота, чрезмерные рекреационные нагрузки.

Увеличение увлажнения почвы приводит к значительному сокращению доли зла-

ков в травостое и к резкому увеличению обилия влаголюбивого и сорного высоко-
травья, чуждого для газонов (*Filipendula ulmaria*, *Geum rivale*, *Urtica dioica*, *Cirsium*
arvense и др.). В результате газоны теряют свою эстетическую, рекреационную и хо-
зяйственную ценность (Вороново, Нехлюдово, Николо-Прозоровское и др.).

Под влиянием чрезмерного выпаса происходит разрушение целостности почвенно-
го покрова, образование кочек, резкое обеднение видового состава с исчезновением
характерных луговых газонных злаков с доминированием рудеральных видов (*Plan-
tago major*, *Taraxacum officinale*, *Artemisia vulgaris* и др.). При высоких пастбиельных
нагрузках газон полностью теряет свое функциональное значение (Болдино, Прохоров-
ка, Труневка, Удино и др.).

Рекреационные нагрузки приводят к уплотнению верхних слоев почвы вплоть до
полного срыва травяного покрова, при этом появляются и начинают доминировать
некоторые рудеральные виды (*Plantago major*, *Poa annua*, *Taraxacum officinale*, *Polygonum*
aviculare). Такие нарушения характерны для очень многих парков, особенно тех, ко-
торые используются как места массового отдыха (Покровское-Стрешнево, Коломенское,
Полтево и др.).

В последние годы многие парки, а соответственно и газоны подвергаются реконст-
рукции, которая в подавляющем большинстве случаев проводится без соблюдения
элементарных правил агротехники, подробно изложенных в выше перечисленных
источниках, а также без учета конкретных экологических условий и истории форми-
рования газонов усадебных парков. Обычно используется примитивная технология:
удаляется верхний травяной покров, насыпается случайный питательный грунт, на-
сыщенный семенами сорных растений, высеваются луговые злаки, ассортимент кото-
рых крайне беден – всего около 5 видов, из которых два основных (*Festuca pratensis*,
Lolium perenne). Эти виды высеваются без учета условий увлажнения, освещения, ме-
ханического состава почвы и для всех типов газонов. Тогда как в мировой практике
используется значительно более разнообразный ассортимент, который подбирается в
соответствии с конкретными условиями и целями. В частности знаменитые английские
газоны обязаны своим состоянием не только хорошему уходу и агротехнике, но и удач-
ному подбору газонных трав. В качестве негативного примера, наиболее типичного в
средней полосе, можно привести усадьбу Архангельское, где исторически сложив-
шийся, регулярно скашиваемый парадный газон с господством злаков, требовавший
лишь ремонта, в результате непродуманной реконструкции был полностью заменен
на новый. При этом на песчаную почву без полива был посеян *Lolium perenne*. Через
6 лет господствующая роль стала принадлежать одуванчику, а покрытие *Lolium perenne*
сократилось до 30% при снижении жизнеспособности растений. Общее число видов
увеличилось до 58, причем главным образом за счет сорного и лугового разнотравья.
В результате газон утратил свои основные декоративные свойства, весной он имел
желтый аспект от обильно цветущих одуванчиков, а летом – неравномерный пет-
рый. И лишь в результате дополнительных трудоемких усилий еще через два года
газон удалось привести в более или менее удовлетворительное состояние. Но и даль-
нейшее его содержание, судя по составу травостоя, потребует не меньших материаль-
ных затрат. Немного лучше выглядят реконструированные газоны в Горках Ленин-
ских, Вороново и других старых парках.

При проведении реставрационных мероприятий в первую очередь следует оценить состоя-
ние газона, если оно удовлетворительное (покрытие злаков не менее 60%, ограничен-
ное количество сорных видов, небольшая площадь вытопанных участков), то по
рекомендациям Б.Я. Сигалова [7] следует проводить лишь ремонт, а не полную
замену газона, на что требуется значительно меньше времени, трудоемких затрат, се-
мян всегда дефицитных газонных трав, а следовательно и материальных ресурсов.
Кроме того, практикуемое в последнее время удаление верхнего слоя почвы особен-
но недопустимо на больших полянах и под древесным пологом, так как при этом пов-

реждаются корни деревьев и нарушается водно-воздушный режим почвы. Необходимо иметь в виду, что оба основных используемых вида газонных трав (*Lolium perenne*, *Festuca pratensis*) не пригодны для формирования долговечных газонов, через 2–3 года они сильно изреживаются. В общепринятой практике их используют в смеси с другими устойчивыми злаками.

Особый интерес представляют сохранившиеся, не сильно нарушенные газоны, главным образом луговые или бывшие парадные, которые без ухода перешли в состояние луговых. Общее проективное покрытие, как правило, многовидового травостоя в среднем составляет около 90%, число доминирующих злаков достигает 12 видов, среди которых наиболее часто встречаются *Festuca pratensis*, *F. rubra*, *Alopecurus pratensis*, *Dactylis glomerata*, *Poa pratensis*, *P. trivialis* и др. Из разнотравья здесь доминируют или обильны *Ranunculus acris*, *Alchemilla vulgaris*, *Prunella vulgaris*, *Carum carvi*, *Centaurea jacea*, *Lathyrus pratensis*, *Leucanthemum vulgare*, *Plantago lanceolata*, *Ranunculus repens*, *Trifolium pratense*, *T. repens*, *Veronica chamaedris*, *Vicia cracca*, *V. sepium* и некоторые другие. Моховое покрытие составляет в среднем 30%. Из-под полога древесных пород на газоны могут внедряться некоторые теневыносливые виды – *Aegopodium podagraria*, *Ranunculus cassubicus*, *Galeobdolon luteum*, *Pulmonaria obscura* и др.

Эти газоны более или менее соответствуют тому, что мы понимаем под луговым газонным русским пейзажным парком. Обильные злаки создают зеленый фон с вкраплением многоцветного разнотравья. И даже незначительного ухода (одно-двухразовая косьба) достаточно для поддержания этого типа газонов в неплохом состоянии в течение исторически обозримого периода времени. Старые газоны или их фрагменты сохранились в парках Поречье, Царицыно, Валуево, Архангельское, а также Царское село, Гатчина, Павловск, Елизаветино.

В настоящее время вновь образуемые луговые газоны выглядят весьма уныло, резко контрастируя с сохранившимся опушечным травостоем с богатым разнотравьем, поэтому при капитальных реконструкциях луговых газонов важно сохранить и некоторое время не выкашивать лугово-опушечную растительность, являющуюся источником семенного материала для обогащения газонов. Для этих же целей можно рекомендовать разбрасывать позднокосшенное сено (с созревшими семенами), заготовленное на хорошем по составу лугу. Для сформированных газонов полезно периодически (раз в несколько лет) производить лишь позднее (после осыпания семян) скашивание.

Не меньшую роль, чем древесные экзоты, в парках играли травянистые интродуценты. До наших дней таких видов сохранилось сравнительно немного, но они полностью натурализовались и устойчиво существуют в течение многих десятилетий. Их наличие свидетельствует о значительном возрасте этих парковых газонов. Наиболее распространенными старыми газонными злаками являются *Trisetum flavescens* и *Arrhenatherum elatius*, которые еще в конце прошлого века рекомендовались для устройства газонов. Во многих парках на выкашиваемых и особенно регулярно подстригаемых газонах встречается *Bellis perennis*, которая иногда создает живописный аспект. Растение это либо специально высаживалось на газонах, либо случайно заносилось из цветников.

Наиболее разнообразна интродуцированная флора парковых полей. Кроме перечисленных злаков, здесь встречаются *Inula helenium*, *Telekia speciosa*, образующие живописные группы. Травяной покров оживляют *Aquilegia vulgaris*, *Dianthus barbatus*, *Myosotis sylvatica*, из которых последняя нередко образует красочный голубой аспект. К сожалению, в настоящее время перечисленные виды не входят в ассортимент трав, рекомендуемых для парковых газонов и полей.

На основании вышеизложенного можно заключить, что основными принципами создания и содержания парковых газонов и полей являются следующие:

1. Полное соблюдение агротехники при создании и эксплуатации с обязательным учетом конкретных экологических условий.

2. Применяемый ассортимент должен также соответствовать конкретной экологической обстановке и функциональному предназначению газона.

3. Наибольшее внимания заслуживают старые газоны, особенно те из них, в составе которых сохранились интродуценты, так как эти газоны являются подлинно историческими образованиями. Нельзя допустить, особенно без крайней необходимости, их капитальной замены.

4. Следует широко использовать "старинный" ассортимент трав; в будущем следовало бы наряду с питомниками древесных растений закладывать и питомники травянистых. А пока же источником семенного материала могут служить старые парки.

Наконец, при реставрации и реконструкции старинных парков, по нашему мнению, в большинстве случаев гораздо дешевле, проще и во всех отношениях выгоднее производить лишь квалифицированный ремонт газонов.

Авторы выражают свою признательность Б.М. Каплану, принимавшему активное участие в обследовании ряда усадебных парков.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Гомилевский В. Как устраивать газоны в цветниках, садах и парках. СПб.: Сойкин, 1912. 32 с.
2. Брокгауз Д. Устройство газонов в Англии для декоративных и спортивных целей. М: Власть Советов, 1937. 64 с.
3. Кланг И.И. Газоны, их устройство и уход за ними. М., 1950. 48 с.
4. Головач А.Г. Газоны, их устройство и содержание. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1955. 337 с.
5. Доусон Р.Б. Создание и содержание газонов. М., 1957. 220 с.
6. Галактионов И.И. Многолетние газоны средней полосы РСФСР. М., 1963. 40 с.
7. Сигалов Б.Я. Долголетние газоны. М.: Наука, 1971. 307 с.
8. Лаптев А.А. Газоны. Киев: Наук. думка, 1983. 176 с.

Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, Москва
Институт лесоведения РАН, Успенское Московской области

Summary

G.A. Poljakova, R.A. Rotov, A.N. Schvetsov.

The present-day state of lawns

in old country parks in the environs of Moscow and Saint Petersburg

This article presents information on the floristic composition of lawns of the old country parks in the environs of Moscow and Saint Petersburg. Tendencies in the change of their floristic composition under the influence of anthropogenic factors have been described. Recommendations for the preservation and maintenance of the old lawns are given.

ПЛОДЫ И СЕМЕНА ФИАЛКИ НАДРЕЗАННОЙ

Г.П. Семенова

Viola incisa Turcz. (сем. *Violaceae*) – фиалка надрезанная – многолетнее короткокорневищное растение с дизъюнктивным ареалом, эндемик южной Сибири, ксеромезофит (рисунок). Встречается редко в лесостепных районах Алтая, Красноярского края, Тувы, Иркутской области и Бурятии, известно всего 9 местонахождений. Вид внесен в список редких растений [1, 2].

Фиалка надрезанная успешно интродуцирована в ботаническом саду в 1983 г. Семена были собраны с растений ценопопуляции, произрастающей в Красноярском крае, Шарыповском районе, окрестностях пос. Ивановка, на южном степном склоне берега оз. Инголь, 5 июля 1982 г. Н.Н. Тупицыной. Размножается в основном семенами, большая часть (97%) которых образуется в клейстогамных цветках, доля участия в размножении семян от хазмогамных цветков крайне мала (3%).

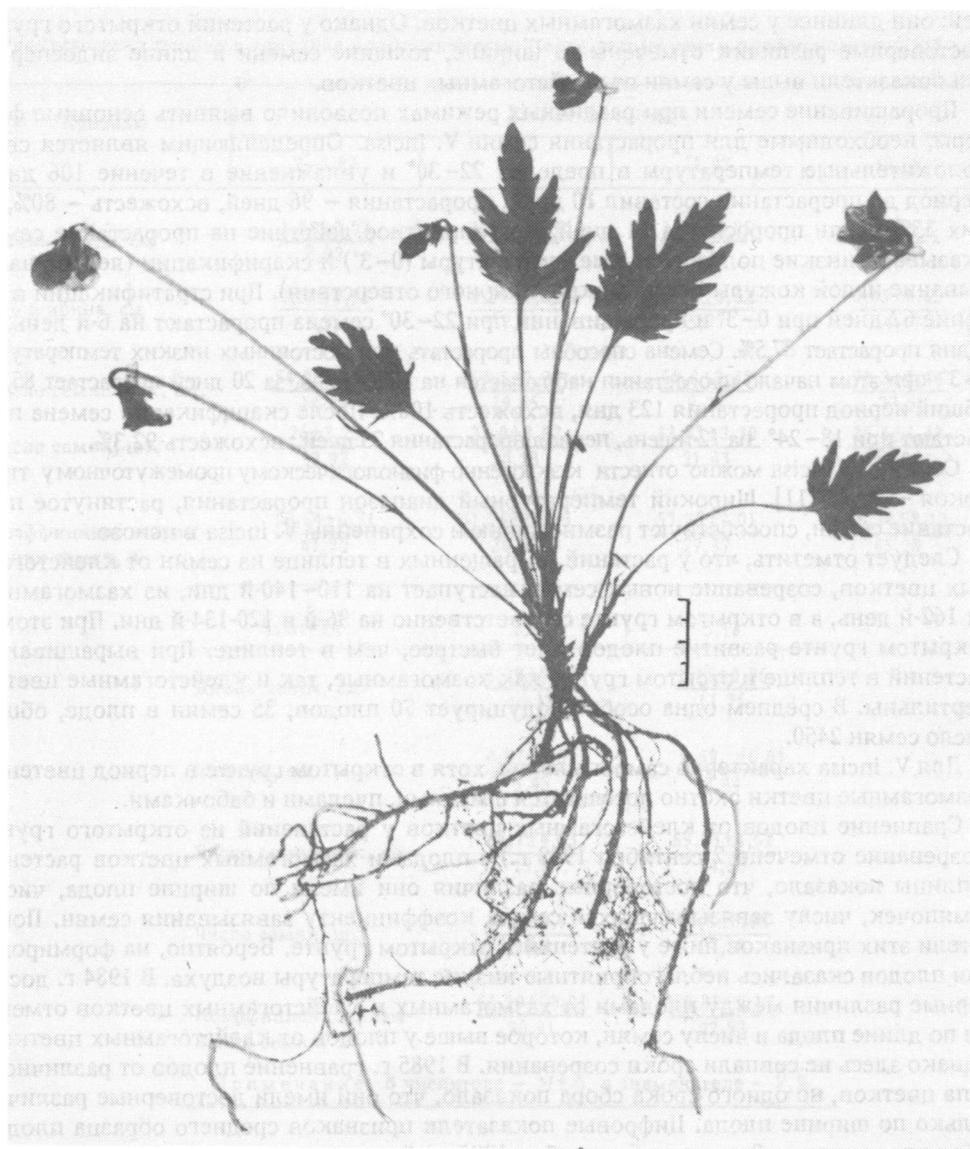
При изучении морфологии семян, семенной продуктивности *V. incisa* при интродукции использовали общепринятые методики [3–5], а также методику учета семенной продуктивности, опубликованную нами ранее [6]. Полученный цифровой материал обработан статистически [7].

При уровне значимости 0,95 и числе степеней свободы 8–56 критерий достоверности различий был равен соответственно 2,31–1,96.

Плоды *V. incisa* – паракарпная коробочка с париетальной плацентой, раскрывающейся створками дорзально [8]. Коробочка яйцевидной формы, образована в основном из трех карпелл, редко из четырех. Отличительный признак коробочек хазмогамных цветков – наличие столбика длиной 2–3 мм, у плодов клейстогамных цветков вместо столбика небольшой плоский колпачок. Зрелые плоды крупные, до 1 см длиной и более, изумрудно-зеленого цвета, по шкале цветов 4 Л [9], критерием зрелости является вертикальное положение коробочки и плодоножки. По типу распространения семян *V. incisa* относится к диплохорам (баллисты + мирмекохоры).

Семена мелкие, от 1,5 до 2,35 мм длины, ширина равна толщине или чуть больше ее. Масса 1000 семян $1,81 \pm 0,01$ г при коэффициенте вариации 2,2%. Они обратнояйцевидной формы с обильным эндоспермом, блестящие, мелкобугорчатые, каштанового цвета, по шкале цветов 4 К [9], в верхней части вдавленные со слабовыдающимся валиком диаметром 0,5–0,6 мм, к основанию суженные, усеченные. Семенной шов шириной 0,15 мм в виде светлой полосы проходит по брюшной стороне вдоль семени. Вокруг семенного рубчика со стороны семенного шва расположена карункула в виде губчатой белой массы (длина 0,65–0,8 мм, ширина 0,45–0,65 мм). Семенной рубчик в карункуле виден в виде круглого отверстия диаметром 0,15 мм. Кожура семени твердая, костевидная, трудноотделимая от эндосперма.

По всем основным параметрам внешней морфологии, семена природной популяции



Фиалка надрезанная (масштаб 1 : 2)

берега оз. Инголь (длина семени $1,75 \pm 0,02$ мм, ширина $1,16 \pm 0,04$ мм, толщина $1,14 \pm 0,01$ мм) значительно уступает интродукционной популяции (соответственно $2,13 \pm 0,02$; $1,42 \pm 0,01$; $1,37 \pm 0,01$).

Эндосперм обильный, обратнойцевидной формы, в нижней части заостренный, твердый, белого цвета, на верхней стороне светло-коричневое пятно диаметром 0,35 мм. Зародыш осевой лопатковидный [10], почти во всю длину эндосперма (отношение длины зародыша к длине эндосперма составляет 0,96), хорошо дифференцированный, желто-зеленого цвета, в капле воды мгновенно обесцвечивается. Сравнение семян от хазмогаммных и клеточных цветков не выявило каких-либо закономерных различий. У тепличных растений достоверны различия по длине зародыша и семядо-

лей: они длиннее у семян хазмогамных цветков. Однако у растений открытого грунта достоверные различия отмечены по ширине, толщине семени и длине эндосперма, эти показатели выше у семян от клейстогамных цветков.

Проращивание семени при различных режимах позволило выявить основные факторы, необходимые для прорастания семян *V. incisa*. Определяющим является свет, положительные температуры в пределах 22–30° и увлажнение в течение 106 дней. Период до прорастания составил 10 дней, прорастания – 96 дней, всхожесть – 80%, из них 35% семян проросли за 11 дней. Благоприятное действие на прорастание семян оказывают низкие положительные температуры (0–3°) и скарификации (легкое накалывание иглой кожуры около микропилярного отверстия). При стратификации в течение 62 дней при 0–3° и проращивании при 22–30° семена прорастают на 6-й день, за 4 дня прорастает 87,5%. Семена способны прорасти при постоянных низких температурах 0–3°, при этом начало прорастания наблюдается на 123-й день, за 20 дней прорастает 85,7%, общий период прорастания 123 дня, всхожесть 100%. После скарификации семена прорастают при 18–24° на 12-й день, период прорастания 25 дней, всхожесть 92,3%.

Семена *V. incisa* можно отнести к экзогенно-физиологическому промежуточному типу покоя – $A_{\phi}B_2$ [11]. Широкий температурный диапазон прорастания, растянутое прорастание семян, способствуют размножению и сохранению *V. incisa* в ценозе.

Следует отметить, что у растений, выращенных в теплице из семян от клейстогамных цветков, созревание новых семян наступает на 110–140-й дни, из хазмогамных на 162-й день, а в открытом грунте соответственно на 96-й и 120–134-й дни. При этом в открытом грунте развитие плодов идет быстрее, чем в теплице. При выращивании растений в теплице и открытом грунте как хазмогамные, так и клейстогамные цветки фертильны. В среднем одна особь продуцирует 70 плодов, 35 семян в плоде, общее число семян 2450.

Для *V. incisa* характерно самоопыление, хотя в открытом грунте в период цветения хазмогамные цветки охотно посещаются шмелями, пчелами и бабочками.

Сравнение плодов от клейстогамных цветков у растений из открытого грунта (созревание отмечено 2 сентября 1983 г.) с плодами хазмогамных цветков растений теплицы показало, что достоверные различия они имели по ширине плода, числу семян, коэффициенту завязывания семян. Показатели этих признаков ниже у растений в открытом грунте. Вероятно, на формировании плодов сказались неблагоприятные низкие температуры воздуха. В 1984 г. достоверные различия между плодами от хазмогамных и клейстогамных цветков отменены по длине плода и числу семян, которое выше у плодов от клейстогамных цветков. Однако здесь не совпали сроки созревания. В 1985 г. сравнение плодов от различного типа цветков, но одного срока сбора показало, что они имели достоверные различия только по ширине плода. Цифровые показатели признаков среднего образца плодов (сбор проводили со 2 июля по 5 сентября 1985 г.) были выше, чем обоих образцов раннего срока созревания. В 1987 г. плоды хазмогамных цветков по всем показателям уступали плодам клейстогамных цветков. В этом случае на формировании плодов сказывались крайне неблагоприятные условия: весна была поздняя, прохладная, дождливая, 21 мая выпал обильный снег, ночные температуры часто были 0–1°, 3 июня наблюдался сильный заморозок.

У растений, выращенных в открытом грунте, коэффициент завязывания семян ниже у хазмогамных, чем у клейстогамных цветков (соответственно от 38,55 до 55,17% и от 50,78 до 63,99%), что свидетельствует о стабильности плодоношения и о том, что клейстогамные цветки меньше, чем хазмогамные, подвержены воздействию внешних условий. Плодам от разного типа цветков свойственна экотипическая изменчивость, каких-либо закономерных проявлений генотипической изменчивости не выявлено.

Опыты проращивания семян из плодов от разного типа цветков также не выявили

Признак	Дата сбора плодов			
	2-5.07	8.07	18.07	12.08
Длина плода, см	$\frac{1,04 \pm 0,03}{8,92}$	$\frac{1,17 \pm 0,09}{12,76}$	$\frac{1,33 \pm 0,05}{7,74}$	$\frac{1,32 \pm 0,1}{23,9}$
Его ширина, см	$\frac{0,58 \pm 0,01}{6,95}$	$\frac{0,60 \pm 0,05}{13,61}$	$\frac{0,68 \pm 0,02}{5,97}$	$\frac{0,65 \pm 0,03}{14,17}$
Число семяпочек, шт.	$\frac{54,36 \pm 2,58}{14,99}$	$\frac{63,5 \pm 7,28}{19,85}$	$\frac{60,0 \pm 2,48}{9,25}$	$\frac{70,3 \pm 6,44}{27,5}$
Число семян, шт.	$\frac{26 \pm 3,29}{39,92}$	$\frac{31,0 \pm 3,62}{20,23}$	$\frac{33,83 \pm 3,30}{21,83}$	$\frac{35,4 \pm 4,48}{38,02}$
Кoeffициент завязывания семян, %	$\frac{50,64 \pm 6,71}{41,90}$	$\frac{51,14 \pm 10,65}{36,07}$	$\frac{57,23 \pm 7,01}{27,37}$	$\frac{53,74 \pm 8,13}{45,28}$
Признак	6.09	5.10		
Длина плода, см	$\frac{1,29 \pm 0,07}{16,11}$	$\frac{1,16 \pm 0,06}{11,75}$		
Ширина, см	$\frac{0,67 \pm 0,02}{9,43}$	$\frac{0,59 \pm 0,01}{3,44}$		
Число семяпочек, шт	$\frac{64,7 \pm 4,13}{19,8}$	$\frac{69,33 \pm 4,51}{14,56}$		
Число семян, шт	$\frac{40,2 \pm 2,73}{20,4}$	$\frac{41,5 \pm 5,08}{27,38}$		
Кoeffициент завязывания семян, %	$\frac{63,29 \pm 20,91}{20,91}$	$\frac{58,81 \pm 6,17}{22,93}$		

Примечание. В числителе — $M \pm m$, в знаменателе — $V, \%$.

никаких различий. Отсутствие различий плодов и семян различных цветков отмечала М.В. Ракова [12] для редкого дальневосточного вида *V. rosii*.

Биологическим свойством *V. incisа* является продолжительное (более 3 мес) плодоношение и диссеминация. Для характеристики плодов и сравнения семенной продуктивности в разные сроки (от 5 июля до 5 октября) мы брали плоды от клейстогамных цветков. Плоды, собранные в самом начале и конце плодоношения, были мелкими, вероятно, на их формирование оказали влияние низкие температуры воздуха и избыток влаги. Причем для первых плодов характерно меньшее число и семяпочек (см. таблицу). У других образцов достоверных различий по признакам не наблюдалось. Нет достоверных различий у плодов из всех образцов и по коэффициенту завязывания семян в плоде, т.е. плодоношение клейстогамных цветков, вероятно, мало зависит от колебания метеорологических факторов. Менее вариабельны оказались мерные признаки и наиболее изменчивы — счетные признаки.

Выводы

Фиалка надрезанная размножается в основном семенами от клейстогамных цветков, доля участия в размножении семян от хазмогамных цветков составляет 3%.

Плоды от хазмогамных цветков в отличие от клейстогамных имеют сохраняющий столбик длиной 2–3 мм, по другим морфологическим признакам как плоды, так и семена закономерных различий не имеют.

Семена от разного типа цветков фертильны, для их прорастания необходим свет, высокие положительные температуры (22–30°) и влажность в течение 106 дней.

Биологическим свойством является продолжительное (более 3 мес) плодоношение и диссеминация.

Плодоношение клейстогамных цветков не зависит от погодных условий, их влияние проявилось лишь в изменчивости размеров их плодов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Красная книга СССР. М.: Лесн. пром-сть, 1984. Т. 2. 480 с.
2. Красная книга РСФСР: (Растения). М.: Росагропромиздат, 1988. 592 с.
3. Международные правила определения качества семян. М.: Колос, 1969. 182 с.
4. Иванова И.А., Дудик Н.М. К методике описания морфологических признаков семян // Составление определителей растений по плодам и семенам. Киев: Наук. думка, 1974. С. 43–54.
5. Методические указания по семеноведению интродуцентов. М.: Наука, 1980. 64 с.
6. Семенова Г.П., Иванова М.М. Характеристика ценопопуляций редких растений Сибири: *Cypripedium tuttatum* (Orchidaceae), *Iris laevigata* (Iridaceae), *Viola alexandrowiana*, *V. dactyloides* (Violaceae) // Ботан. журн. 1988. Т. 73, № 1. С. 135–146.
7. Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высш. шк., 1968. 288 с.
8. Левина Р.Е. Способы распространения плодов и семян. М.: Изд-во МГУ, 1957. 358 с.
9. Бондарцев А.С. Шкала цветов: (Пособие для биологов при научных и научно-прикладных исследованиях). М.: Изд-во АН СССР, 1954. 23 с.
10. Martin A.C. The comparative internal morphology of seeds // Amer. Midland Natur. 1946. Vol. 36, N 3. P. 513–660.
11. Николаева М.В., Разумова М.В., Гладкова В.Н. Справочник по проращиванию покоящихся семян. Л.: Наука, 1985. 348 с.
12. Ракова М.В. О редком дальневосточном виде фиалки – *Viola rossii* // Ботан. журн. 1980. Т. 65, № 7. С. 994–1000.

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, Новосибирск

Summary

G.P. Semenova. Fruits and seeds of *Viola incisa*

Viola incisa is shown to produce the greater part of seeds (97%) in cleistogamous flowers, only 3% of seeds being produced by hazmogamous flowers. *Viola incisa* is characterized by a long, 3-month dissemination period. Comparative study of fruits and seeds in respect of different flower types and time of ripening is presented.

СТРОЕНИЕ СЕМЯН И СЕМЕННЫХ ПОКРОВОВ У ТРЕХ ВИДОВ ТИССА

В.М. Тарбаева

Род *Taxus* насчитывает по разным данным 8–10 видов, произрастающих локально в различных районах земного шара, вплоть до экватора. Ареал рода *Taxus* носит реликтовый характер. На территории бывшего СССР произрастает только 2 вида тисса – *Taxus baccata* L. и *T. cuspidata* Siebold et Zucc. ex Endl. [1]. Кроме того, во многих ботанических садах страны успешно интродуцирован *Taxus canadensis* March. Следует отметить, что все виды тисса очень близки морфологически, и рядом автором принимаются скорее за географические изоляты одного и того же вида, чем за самостоятельные виды [2].

Изучение семян и семенных покровов трех видов рода *Taxus* предпринято нами с целью выявления новых признаков и возможностей их применения для уточнения систематики этого рода. Сравнительные морфолого-анатомические исследования семян и семенных покровов у тиссовых ранее не проводились. К настоящему времени имеются работы, содержащие сведения о семенах лишь *Taxus baccata* [3, 4].

В настоящей работе исследованы три вида тисса (*T. cuspidata*, *T. baccata*, *T. canadensis*). Материал был собран в Ботаническом саду БИНА им. Комарова РАН и Сухумском ботаническом саду. Семена фиксировали в фиксаторе Навашина. Постоянные препараты готовили по обычной гистологической методике [5]. Для детального исследования семенной кожуры нами была модифицирована методика приготовления шлифов. Фотографии семян получены с помощью сканирующего электронного микроскопа MiniSEM-5.

При сравнительном морфологическом изучении семян учитывали следующие их признаки: размеры (длина, ширина), форма, цвет, консистенция, характер поверхности, форма и размеры омфалодия, размеры кровельки (ариллуса).

Размеры семян (в кровельке) у изученных видов тисса значительно перекрываются: относительно более крупные семена у *T. baccata* (до 15 x 12 мм), более мелкие – у *T. canadensis* (6 x 5 мм). Форма семян овальная или овально-яйцевидная, у *T. cuspidata* семена незначительно сплюснуты. Семя бурое с мелкими точками, гладкое с 3–4 ребрами. Омфалодий представлен в виде крупного эллиптического углубления, окаймленного валиком.

У всех трех видов семя снаружи окружено мясистой бокальчатой кровелькой или ариллусом красного цвета, высота которого у *T. baccata* превышает длину семени, а у *T. cuspidata* окружает семя наполовину (иногда до 2/3 длины).

Ариллус у тисса закладывается еще в неопыленных семяпочках, однако интенсивно начинает развиваться только после опыления [6]. На ранних этапах развития его клетки хлорофиллоносны, на более поздних стадиях в них накапливается танин. Зрелый ариллус имеет толщину до 2,5 мм и включает в себя 25 слоев крупных клеток, размерами 120 x 100 мкм, заполненных клеточным соком (рис. 1, а). Причем клетки, расположенные под наружным эпидермисом, изодиаметричны, а расположенные глубже уплощены. Во внутренней части паренхимы кровельки выделяются единичные механически клетки с утолщенными стенками. Наружный эпидермис несет многочисленные устьица, 6 устьиц на 1 мм² поверхности (рис. 1, б). В халазальной части ариллуса проходит проводящая система (рис. 1, в).

О происхождении ариллуса до сих пор существует несколько точек зрения. Култер, Лэнд [7] считали, что ариллус эквивалентен саркотесте, наружному мясистому слою семенной оболочки. Однако, по мнению Флорина [8], ариллус имеет вторичное проис-

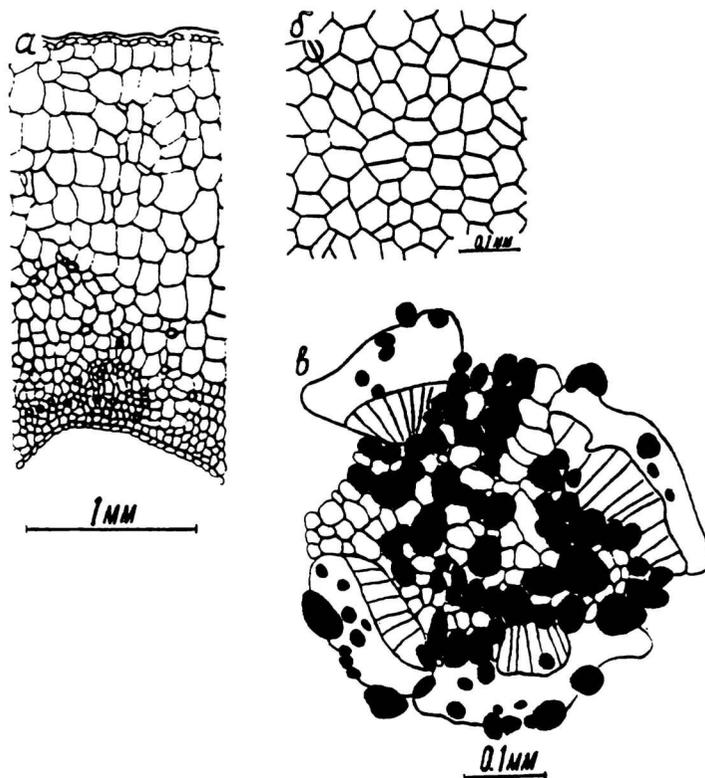


Рис. 1. Строение кровельки (ариллуса) тисса ягодного
 а — поперечный срез, б — эпидерма, в — проводящий пучок

хождение, а не интегументное. Андре [9], Лузе [6] рассматривают его как вторичный интегумент, имеющий листовое происхождение. Хейнович [4] пишет, что семяпочка тисса имеет один интегумент, основание которого развивается в ариллус. Мы придерживаемся точки зрения Андре [9] и Лузе [6].

Сравнительно-анатомическое изучение зародыша и эндосперма также показало большое сходство этих структур у изученных видов тисса. В эндосперме выделяется периферический слой, состоящий из мелких округленных клеток (70 x 30 мкм), покрытых толстой кутикулой, и запасаящая ткань, сложенная относительно более крупными клетками (до 100 x 60 мкм), заполненными жировыми каплями, крахмальными и алейроновыми зернами. Зародыш занимает весьма незначительный объем семени, достигает размеров 0,5 x 0,2 мм, и несет 2 семядоли, длиной до 0,2 мм. Апекс зародыша до 30 мкм, длина корневого чехлика до 70 мкм. Под эпидермой зародыша встречаются железы, представляющие собой разросшиеся по типу млечных сосудов клетки. Содержимое их представляет собой красно-коричневое труднорастворимое вещество, в состав которого, вероятно, входит таннин (рис. 2).

Семенная оболочка у исследованных видов состоит из 3 слоев: наружного — экзотесты, среднего — мезотесты (склеротесты) и внутреннего — эндотесты. Экзотеста сложена 3 слоями каменных клеток, размерами 25 x 40 мкм, и имеет толщину около 120 мкм. Наружный эпидермис экзотесты покрыт толстой кутикулой и состоит из плотно примыкающих друг к другу клеток, заполненных темноокрашенным зернистым содержимым (флобафенами). Углы их стенок своеобразно утолщены. Под эпидер-

Рис. 2. Секреторные включения в зародыше тисса (7 x 32)

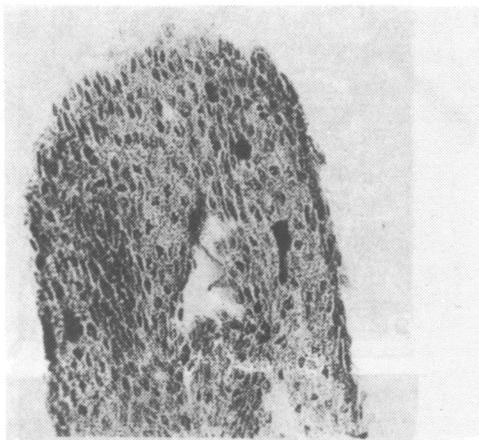
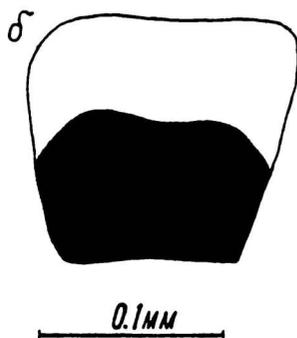
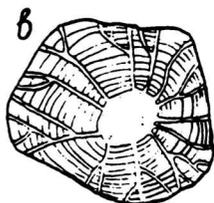
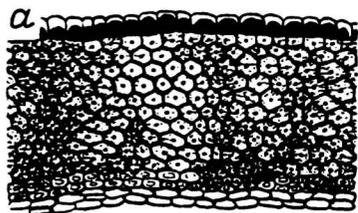


Рис. 3. Строение семенной оболочки тисса ягодного

а — поперечный срез, б — отдельная клетка экзотесты, в — отдельная клетка склеротесты



мисом расположены два субэпидермальных слоя кубических, вытянутых в радиальном направлении клеток (рис. 3, а-в).

Мезотеста имеет толщину до 240 мкм и сложена 13 рядам толстостенных каменных клеток, размерами в среднем 50 x 25 мкм. Их стенки пронизаны сильно ветвящимися поровыми каналами, диаметром 2-4 мкм. В полостях склеренхимных клеток имеются округлые включения (меланины), диаметром 15 мкм. На поперечном сечении мезотесты у этих видов видны швы, проходящие по центральной линии ребер, выступающих из каменистого слоя. Эндотеста представлена в виде сухой тонкой кожицы толщиной до 15 мкм и состоящей из 3 слоев тонкостенных клеток.

В семенной оболочке обнаружена проводящая система, наличие которой считается примитивным признаком строения семени. В омфалодий входит два проводящих пучка, которые на внутренней стороне его образуют слабое ветвление, а затем изгибаются и входят по обе стороны внутрь семенной оболочки и тянутся почти до микропилярного конца. Сани [10] рассматривает проводящую систему семени *Taxus* как филогенетический остаток какой-то более обширной древней проводящей сети, считая, что у предка современного тисса когда-то эта сеть была разветвленной, а также заходила в нуцеллус.

Детальное исследование ультраскульптуры поверхности слоев семенной оболочки показало, что она в значительной степени сходна у всех трех видов. Поверхность

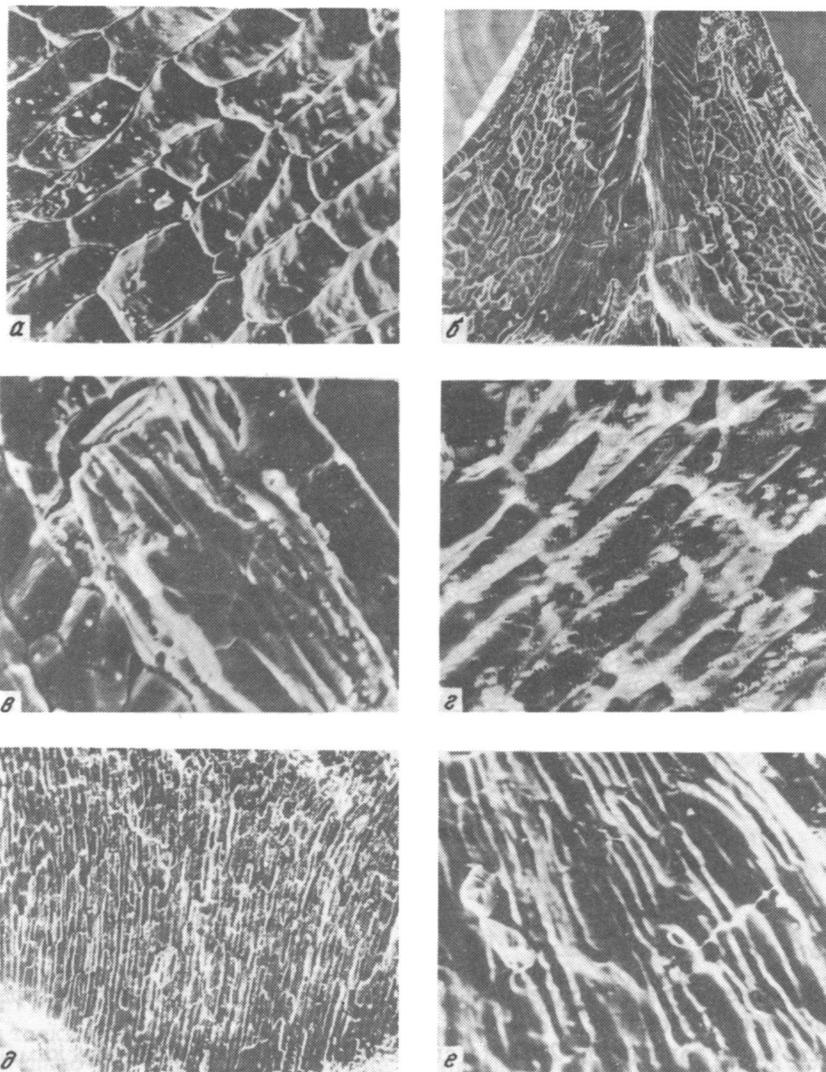


Рис. 4. Ультраскульптура поверхности семенной оболочки тисса ягодного

а — наружная поверхность экзотесты, *б* — скол через микропиле, *в* — скол экзотесты, *г* — скол мезотесты, *д* — скол омфалодия, *е* — наружная поверхность эндотесты

экзотесты у них сложена прямоугольными выпуклыми клетками, размерами 60 x 30 мкм. (рис. 4, *а*). Как уже упоминалось выше, экзотеста состоит из 3 рядов клеток, которые хорошо различимы на сколе микропиллярной части семени (рис. 4, *б, в*). Стенки этих клеток пронизаны перфорациями (рис. 4, *в*). Клетки мезотесты имеют значительно более толстые стенки, которые пронизаны более многочисленными перфорациями. Клетки самих внутренних слоев склеротесты имеют тонкие стенки (рис. 4, *г*). Строение мезотесты в районе омфалодия (диска) отличается в значительной степени от строения остальной ее части. Омфалодий состоит из одного ряда очень вытянутых клеток, длиной до 170 мкм, с толстыми стенками, пронизанными многочисленными перфорациями (рис. 4, *д*). Поверхность эндотесты длиннороздчатая, сложена вытя-

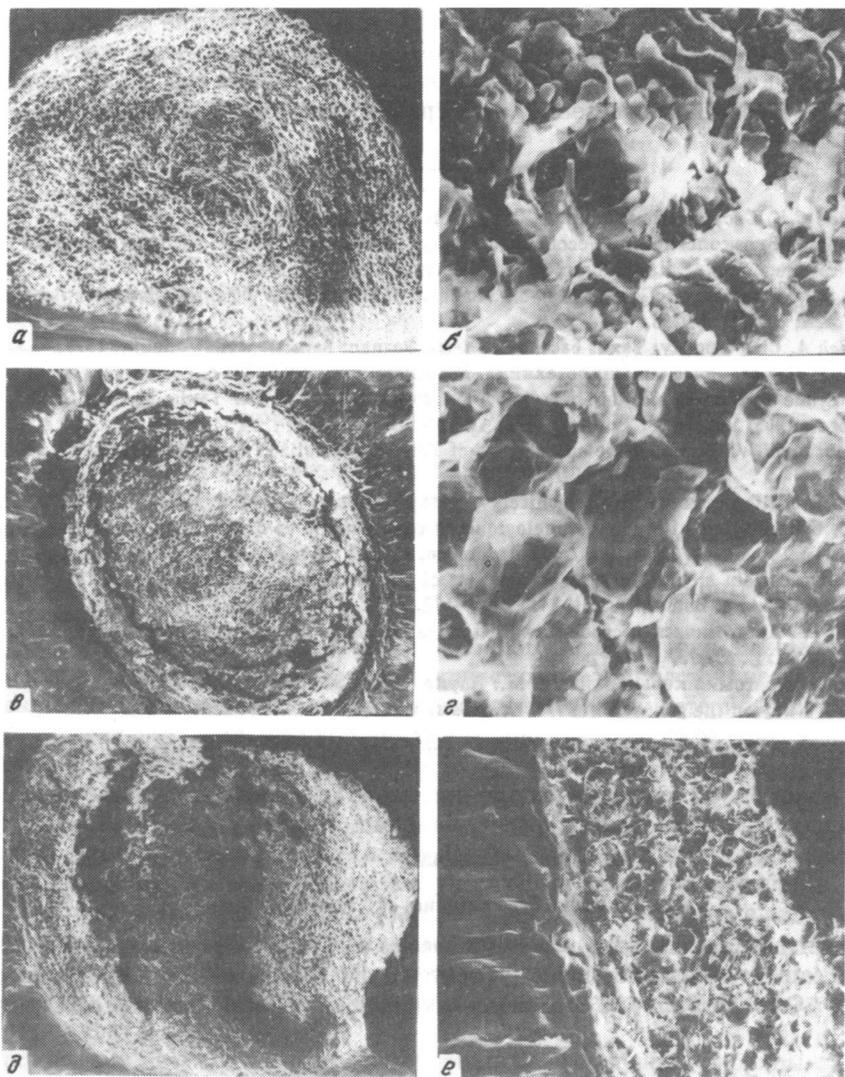


Рис. 5. Ультраскульптура поверхности омфалодия
 а, б — тисс ягодный, в, г — тисс остроколючный; д, е — тисс канадский. Увеличение: а — 180, б — 2600, в — 115, г — 2600, д — 530, е — 147

нутыми узкими клетками, у которых выступающая часть антиклинальных стенок сильно утолщена и полость клетки видна как бороздка (рис. 4, е). Наружная поверхность омфалодия у всех трех видов тисса различается по строению. У *T. cuspidata* омфалодий окружен хорошо выраженным, довольно высоким валиком, а у *T. baccata* и *T. canadensis* омфалодий просто незначительно погружен внутрь халазальной части семени (рис. 5).

Таким образом, проведенное исследование показало, что анатомическое и морфологическое строение семян и семенных покровов у *T. baccata*, *T. cuspidata*, *T. canadensis* сходно в значительной степени. Ультраскульптура ариллуса и семенной оболочки у этих трех видов также не имеет существенных различий. По строению коры [11, 12] и кариотипа [13] эти три вида также обнаруживают большое сходство. Систе-

матическое значение имеет только строение омфалодия и степень обрастания семян ариллусом. Хотя систематиками, в основном, используется наличие короткого или длинного шипика на листе. В итоге приведенные выше данные еще раз являются подтверждением теории И.А. Ругузова [2] о географических изолятах тисса.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Черепанов С.К. Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 509 с.
2. Ругузов И.А. Биоэкологические особенности тисса ягодного в связи с распространением и культурой: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Нальчик, 1974. 25 с.
3. Schnarf K. Anatomie der Gymnospermen-Samen // Handbuch der Pflanzenanatomie. В.: Linsbauer, 1937. Abt. 2, Bd X/1. S. 156.
4. Hejnowich A. Cis polspolity: *Taxus baccata* L. W-wa; Poznan: Panstw. wydaw. nauk., 1975. 65 s.
5. Пролина М.Н. Ботаническая микротехника. М.: Высш. шк., 1960. 205 с.
6. Loze J. Etude de L'ontogenes de appareil reproducteur femelle de l'if *Taxus baccata* // Rev. Cytol. Biol. Veget. 1965. Vol. 28. P. 211-256.
7. Coulter J., Land W. Gametophyte and embryo of *Torreya taxifolia* // Bot. Gaz. 1905. Vol. 39. P. 161-178.
8. Florin R. Evolution in cordaites and conifers // Acta horti Berg. 1951. Vol. 15. P. 285-388.
9. Andre D. Contribution a l'etude morphologique bu cone femelle de quelques gymnospermes (Cephalotaxacees, Juniperoidees, Taxacees) // Natur. Monsp. 1956. Vol. 8. P. 3-35.
10. Sahni B. On certain archaic features in the sees of *Taxus baccata*, with remarks on the antiquity of the Taxineae // Ann. Bot. 1920. Vol. 34. P. 117-132.
11. Еремин В.М. Анатомическое строение коры тисса ягодного и тисса остроконечного // Биол. науки. 1976. № 11. С. 69-73.
12. Логова Л.И. Анатомия коры хвойных. М.: Наука, 1987. 152 с.
13. Keen R. A study on the genus *Taxus* // Diss. Abstr. В. 1958. Vol. 18. P. 1196-1197.

Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН, Сыктывкар

Summary

V.M. Tarbaeva. Seed structure of 3 species of *Taxus*

The author has examined the seeds of 3 species of *Taxus* by scanning microscory. The survey indicated considerable similarity between the species in the seed anatomy and morphology. Omphalodium and aril characters are found useful for taxonomic purposes.

СОЗДАНИЕ НОВОГО ВИДА ПШЕНИЦЫ *TRITICUM DUROMEDIUM* LUB.

В.Ф. Любимова, Л.В. Дорофеева

Отдаленная гибридизация позволяет использовать генофонд природной флоры и культурных растений, совмещая их наследственный материал, контролирующий ценные признаки.

Особый интерес представляет межродовая гибридизация, применение которой, с одной стороны, связано с большими трудностями из-за частой несовместимости намеченных к скрещиванию родов, высокой (или полной) стерильности первого, иногда второго поколения, необходимостью дополнительных скрещиваний и продолжительным расщеплением гибридов в ряде поколений. Но, с другой стороны, при подборе пар с соответствующими геномными структурами при межродовых скрещиваниях возникает исключительно широкий спектр разнообразия гибридных форм. Это дает возможность создавать не только новые формы и сорта, но даже новые виды растений. Хорошим примером этого могут служить пшенично-пырейные гибриды (ППГ), полученные Н.В. Цициным [1–4] путем скрещивания мягкой пшеницы с пыреем сизым и пыреем удлинненным, а также новый вид – *Triticum agropyrotriticum* Cicin ($2n = 8x = 56$), существенно отличающийся от всех других видов рода *Triticum* и имеющий практическое значение как новая сельскохозяйственная двуукосная зернокормовая культура [5].

К настоящему времени многими исследователями получены гибриды от скрещивания пшеницы примерно с 20 видами пырея. Но в большинстве случаев их изучение, как правило, ограничивается младшими поколениями из-за полной стерильности гибридов F_1 , а преодоление стерильности путем амфидиплоидизации F_1 чаще всего не дает практически ценных форм из-за сильного доминирования признаков дикаря. И лишь только тогда, когда для скрещивания с пшеницей привлекаются виды пырея с неполной аутополиплоидной структурой, т.е. неполные амфидиплоиды, гибриды F_1 бывают в той или иной степени фертильными. Определенные разработанные схемы скрещиваний позволяют направлять формообразовательный процесс ППГ в сторону создания высокоценных трансгрессивных сортов гексаплоидной мягкой пшеницы или нового вида с октоплоидным числом хромосом, которое образуется в результате присоединения к хромосомному комплексу пшеницы гомеологичных геномов от пырея.

К таким неполным амфидиплоидным видам пырея, хорошо скрещивающихся с пшеницей и дающих фертильное F_1 , относятся пырей сизый – *Agropyron glaucum* (Desf) Roem. et Schult ($2n = 6x = 42$) [= *Elytrigia intermedia* (Host) Nevski], пырей удлинненный – *A. elongatum* (Host) Blav. ($2n = 10x = 70$) = *E. elongata* (Host) Nevski], пырей опушенный –

A. trichophorum (Link) K. Richt. ($2n = 6x = 42$) [=*E. intermedia* subsp. *trichophora* (Link) A. et Love] и *A. junceum* (L.) Blauv ($2n = 6x = 42$) [=*E. juncea* (L.) Nevski] [6–8].

По Г. Стеббинсу и Фанг-Тинг-Пану [6] геномная структура *A. elongatum* – $B_2B_2E_1E_1E_2E_2F_1F_1F_2F_2^1$, включающая по четыре гомеологичных геномов E и F и пару геномов B_2 . У *A. glaucum* имеются геномы $B_2B_2E_1E_1E_2E_2$, из которых четыре генома E_1E_2 являются гомеологичными, причем они, а также геном B_2 гомеологичны одноименным геномам *A. elongatum*, что выявлено при изучении гибридов между этими видами [7–9].

Цитологический анализ гибридов нескольких поколений позволил разработать методику включения в геномный комплекс мягкой пшеницы геномов EE от пырея, которые находятся у него в тетрагеномном числе. В результате этого происходит формирование вида *T. agropyrotriticum*, возникновение растений которого раньше носило в большей степени спонтанный характер [8, 9].

Мы поставили перед собой задачу по аналогии с синтезом *T. agropyrotriticum* создать новый вид зернокармальной пшеницы на основе гибридизации пырея сизого, но не с мягкой, а с твердой пшеницей [10], который мы в дальнейшем назвали *T. duromedium* Lub. и на новых объектах получить подтверждение правильности разработанных нами теоретических и методических положений. В первую очередь – передачу целого отдельного генома от одного рода в другой, если он у донора в тетрагеномном числе. Ранее таких примеров в литературе не было известно.

Геномную структуру намеченного вида а priori определили как гексаплоидную – с геномами пшеницы AA BB и пырейным $E_{1-2}E_{1-2}$. Значительный интерес представляет намеченное более узкое соотношение пшеничных и пырейных геномов – 2 : 1, вместо 3 : 1 как у *T. agropyrotriticum*. Это, несомненно, должно сказаться на силе экспрессии генов, контролирующих такие признаки пырея, как устойчивость против патогенов и экстремальных условий среды, а также повышенная способность к отрастанию. Твердая пшеница обладает более высокой устойчивостью к патогенам, чем мягкая, и кроме того у нее повышенная белковость.

Все это давало основание предположить, что проектируемый новый вид будет иметь повышенную концентрацию ценного генетического материала. Использование его в качестве донора этих признаков позволит легче, чем предыдущий вид, осуществлять рекомбинацию и получать сорта с желательными трансгрессивными признаками. Кроме того, новый вид должен значительно расширить возможности получения линий мягкой пшеницы с дополнительными замещенными хромосомами, что привлекает все большее внимание исследователей [11, 12]. По аналогии с получением наиболее перспективных сортов тритикале от скрещивания гексаплоидных форм с октоплоидными [13], необходимо было также разностороннее исследование гибридов от гибридизации двух разнохромосомных и различающихся по плазме гексаплоидных и октоплоидных синтетических видов пшеницы, т.е. *T. duromedium* × *T. agropyrotriticum*, с целью получения высокопродуктивных сортов зернокармальной пшеницы.

Чтобы синтезировать такой новый вид пшеницы, мы скрещивали различные высоко- и короткостебельные сорта озимой твердой пшеницы с пыреем сизым, являющимся неполным автотетраплоидом. Всестороннее исследование 5–7 поколений полученных гибридов дали возможность вскрыть интересные закономерности их формо- и видообразования, о чем подробно изложено в предыдущих статьях [10, 14].

В настоящем сообщении особое внимание обращено на результаты исследований цитогенетических особенностей этих ППГ, выявление генетической структуры у

¹Цифровые значки обозначают некоторые генотипические изменения гомеологичных геномов в процессе эволюции.

стабильных гексаплоидных промежуточных пшенично-пырейных гибридов (ГПППГ), являющихся представителями нового вида, а также приведено морфологическое описание растений этого вида.

У гибридных растений первого поколения, полученного от скрещивания пшеницы с пыреем сизым, в основной массе спорозитов мейоз протекает с большими нарушениями при полном асиндезе хромосом, характерными для большинства межродовых гибридов, в результате чего образуются в основном пустые разной величины микроспоры. Но в отдельных материнских клетках пыльцы (МКП) в диакинезе и МІ мейоза наблюдается образование от одного до семи бивалентов [15] (рис. 1, а). В дальнейшем из таких МКП формируются жизнеспособные, хорошо окрашивающиеся в кармине пыльцевые зерна. О их функциональной способности можно судить по тому факту, что при нанесении содержимого пыльника на рыльце пшеницы можно получить семяне, хотя в очень небольшом количестве – в пределах примария сотых долей процента от числа опыленных цветков.

Как показало наше исследование, образующиеся в мейозе биваленты являются результатом конъюгации гомеологичных пырейных геномов E_1E_2 . Хромосомы пырейного генома B_2 и всех пшеничных геномов, как правило, остаются унивалентными

По типу микроспорогенеза протекает и макроспорогенез с образованием отдельных функциональных яйцеклеток. Об этом свидетельствует завязывание небольшого числа семян при беккроссе F_1 на пшеницу.

Особый интерес представляет то, что эти функционально способные микро- и макроспоры обладают реституционными ядрами, т.е. образующимися без редукции хромосом и таким образом обладающие всеми пшеничными геномами А В Д и пырейными $B_2E_1E_2$. Пропуск редукции хромосом при микро- и макроспорогенезе и образование гамет с реституционными ядрами в F_1 легко определяется путем подсчета хромосом у растений F_1BC_1 , полученных от беккросса F_1 с мягкой или твердой пшеницей. В первом случае у них в соматических клетках $2n = 63$ хромосом, из которых 42 – мягкой пшеницы (21 от гибрида и 21 от беккросса) и 21 от пырея сизого. Во втором случае у растений F_1BC соответственно $2n = 49$ хромосом – 28 твердой пшеницы (14 от гибрида и 14 от беккросса) и 21 пырейных. В дальнейших поколениях гибридов твердой и мягкой пшеницы с пыреем сизым формо- и видообразование в основном протекает аналогично.

Растения F_1BC_1 [(озимая твердая пшеница × пырей сизый) × озимая твердая пшеница] по фенотипу довольно однообразны. В отличие от F_1 , у которого проявляется доминирование пырейных признаков, F_1BC_1 имеет значительное сходство с твердой пшеницей (рис. 2), по структуре колоса относится ко второму промежуточному типу. Некоторые различия растений по отдельным признакам объясняются гетерозиготностью перекрестно-опыляющегося пырея.

В мейозе у растений F_1BC_1 наблюдаются отклонения. Но вместе с тем нередко встречаются микроспороциты с 21 бивалентом и 7 унивалентами (см. рис. 1, б). Совершенно очевидно, что биваленты образуются в результате конъюгации хромосом гомологичных геномов пшеницы АА и ВВ, а также пырейных геномов $E_{1-2} E_{1-2}$, а хромосомы пырейного генома B_2 , не имеющие их гомологов, остаются унивалентными и элиминируются в последующих поколениях. Однако следует заметить, что в некоторых случаях (до 1,95%) в микроспороцитах можно наблюдать 1–2 тривалента. Вероятнее всего они являются результатом присоединения к биваленту хромосом геномов ВВ хромосомом от пырейного генома B_2 .

Сравнительно многие (от 20 до 85%) образовавшиеся таким образом макроспоры формируют функциональные гаметы, способные к оплодотворению зерновок, число которых при принудительном самоопылении варьирует от 0 до 14,3 на колос.

В популяциях F_1BC_1 , F_2BC_1 и иногда F_3BC_1 проводится принудительное самоопыление путем изоляции колосьев у наиболее типичных растений. В этих генерациях

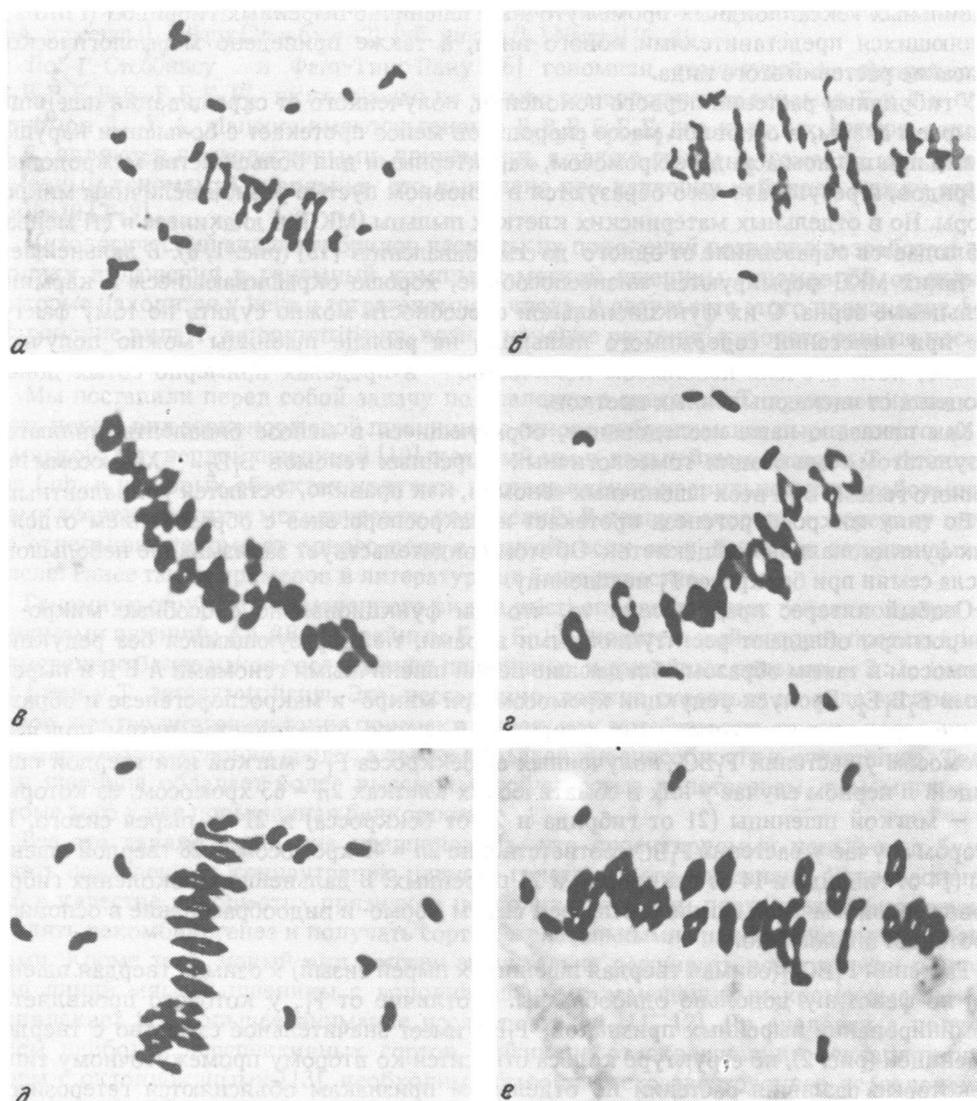


Рис. 1. Метафаза I мейоза

а — *Triticum durum* x *Agropyron glaucum* ($2n = 35$); $7_{11} + 21_1$; б — $F_1 BC_1$ *T. durum* x *A. glaucum* x *T. durum* ($2n = 49$); $21_{11} + 7_1$; в — *T. duromedium* ($2n = 42$); 21_{11} ; г — F_1 — *T. duromedium* x *T. durum* ($2n = 35$); $14_{11} + 7_1$; д — F_1 — *T. duromedium* x *T. aestivum* ($2n = 42$); $14_{11} + 14_1$; е — F_1 — *T. duromedium* x *T. agropyrotriticum* ($2n = 49$); $21_{11} + 7_1$

происходят сложные процессы расщепления, в том числе формируются гексаплоидные промежуточные пшенично-пырейные гибриды (ГПППГ, $2n = 6x = 42$).

Путем отбора наиболее плодovitых растений созданы линии и разновидности, стабильно сохраняющие характерные черты фенотипа и представляющие новый вид пшеницы — *T. duromedium* с геномной структурой AA BB $E_{1-2}E_{1-2}$.

У большинства линий с такой геномной структурой мейоз протекает почти без отклонений, как правило, с образованием 21 бивалента (рис. 1, е) и нормальным дальнейшим формированием жизнеспособных микроспор (90–100%). Пыльники у



Рис. 2. Колосья родительских форм и гибридов F_1 , F_1BC_1

а — *T. durum*; б — *A. glaucum*; в — F_1 *T. durum* x *A. glaucum*; г — *T. durum*; д — F_1BC_1 (*T. durum* x *A. glaucum*) x *T. durum*

таких растений хорошо растрескиваются, что обеспечивает их довольно хорошую плодовитость — 40–60 зерновок на колос. О нормальном мейозе свидетельствует и сравнительно высокая стабильность числа хромосом в ряде поколений. Интересно отметить, что это характерно и для некоторых форм, предоставленных свободному опылению.

В целях уточнения геномной структуры нового вида — *T. duromedium* проведены анализирующие скрещивания его типичных растений с сортами озимой твердой, мягкой и зернокармальной пшениц. У первого поколения гибридов от этих скрещиваний исследован микроспорогенез. Особое внимание было обращено на число бивалентов, по которому можно судить о числе и степени гомологичных хромосом скрещиваемых видов.

У гибридов F_1 от анализирующих скрещиваний нового вида с твердой пшеницей в соматических клетках $2n = 35$ хромосом. В первой метафазе мейоза у них, как ожидалось, наблюдалось 14 бивалентов + 7 унивалентом (рис. 1, г). И таким образом, становится ясным, что два генома *T. duromedium* являются гомеологичными АВ твердой

пшеницы, образующие с ними биваленты. А 7 унивалентов являются хромосомами генома E, полученного от пырея сизого. При гибридизации *T. duromedium* с мягкой пшеницей (АВД) из общего числа хромосом у растений F_1 ($2n = 42$) в M_1 мейоза, как правило (70%), наблюдается $14_{II} + 14_I$ (рис. 1, д). И в этом случае подтверждается, что биваленты образуются в результате конъюгации хромосом, гомологичных геномам А и В, а 14 унивалентов являются хромосомами, не имеющими гомологов. Из них 7 – от мягкой пшеницы (геном Д) и 7 пырейного происхождения (геном E).

У гибридов F_1 нового вида с зернокармальной пшеницей (АВДЕ) во многих случаях (83%) и M_1 мейоза – $21_{II} + 7_I$ представляют результат конъюгации хромосом геномов АВЕ вновь синтезированного вида и одноименных геномов зернокармальной пшеницы, а 7 унивалентов являются хромосомами ее генома Д (рис. 1, е).

Таким образом, анализирующие скрещивания и цитогенетическое исследование гибридов подтверждают возможность получения новых видов путем включения одного из пырейных геномов (E) неполного автотетраплоидного вида в геномный комплекс пшеницы. У первого вида, полученного таким методом, – *T. agropyrotriticum*, реципиентом служила мягкая пшеница, у второго *T. duromedium* – твердая. Оба эти вида существенно отличаются от всех других известных видов рода *Triticum* по комплексу морфологических и биологических признаков. Одним из главных отличий новых синтезированных видов является способность к летне-осеннему отрастанию и даже многолетности. У них в зоне кушения происходит непрерывное заложение новых побегов возобновления, отрастающих особенно после скашивания растений на семена или зеленый корм и сено. Отличительной особенностью также является процесс созревания урожая зерна. У них сначала созревает колос, а солома еще остается зеленой, в то время как у всех других пшениц этот процесс протекает снизу вверх – сначала желтеет соломина, а затем уже колос и наступает созревание зерна. В этом проявляется доминирование признаков пырейного родителя.

Колос у новых видов промежуточного типа между пшеницей и пыреем со значительным преобладанием признаков пшеницы, особенно у отобраных линий и сортов. Зерновки пшеничного типа, но несколько уже и длиннее, чем у сортов пшеницы, участвующих в происхождении большинства форм этих видов.

Различие между новыми видами *T. agropyrotriticum* и *T. duromedium* обусловлено различием геномных структур их пшеничных родителей, первый, как указано выше, имеет $2n = 8x = 56$ хромосом, из которых шесть от мягкой пшеницы и два генома пырейных. У второго вида $2n = 6x = 42$, из них четыре генома от твердой пшеницы и тоже два генома от пырея.

Поэтому первый – октоплоидный вид несет многие черты мягкой пшеницы, второй – гексаплоидный – твердой. Экспрессия генов видов пшеницы, участвующих в происхождении новых синтетических видов особенно хорошо проявляется в структуре колоса. Первый – *T. agropyrotriticum* был описан Н.В. Пицциным [1, 4, 5] и другими исследователями. Ниже мы приводим описание *T. duromedium*, который отличается по многим признакам, особенно по колосу.

Triticum duromedium Lubimova species nova. Planta annua hibernans, vel rarius biennis, erhzornatosa. Radix fibrillosa. Culmi 80–140 cm alti, basi ramosissimi, innovationes numerosas (8–40 per planta) florentes et fructificantes toto aestate et autumnno producentes. Folia laminis 15–25 cm longis, 0,7–1,2 cm latis, laeribus. Spica habitu Tritico duro similis, aequi – vel subaequalateralis, 10–16 cm longa, 1,0–1,5 cm lata, non fragilis, internodiis 5–8 mm longis applanatis lateribus densissime adprene acnleolatis. Spiculae floribus 4–7 (2–4 fructificantibus). Glumae fere aequales, coriaceae ovato-oblongae, 10–12 mm longae et 3–5 mm latae, dorso acuto carinatae, carina ± aculeolata, praeter carinam dorso glaberrimae, valde inaequalitales, a carina uno latere nervis 1–2, altero nervis 5–7, apice obtusae vel oblique truncatae vel in dentem obtuse-triangularem abeuntes. Leminae 10–15 mm longae, dorso glabro ecarinato, nervis vulgo 11, aristis ad 50 mm longis vel interdum nullis. Paleae glumis per 1–2 mm

Рис. 3. Растение *Triticum duromedium*

breviores integrae bicarinatae carimis minutissime aculeolatis. Antherae e sicco 3mm longae. Caryopsis habitu tririceo oblongo-ovata, libera. Numerus chromosomesomicus $2n = 42$.

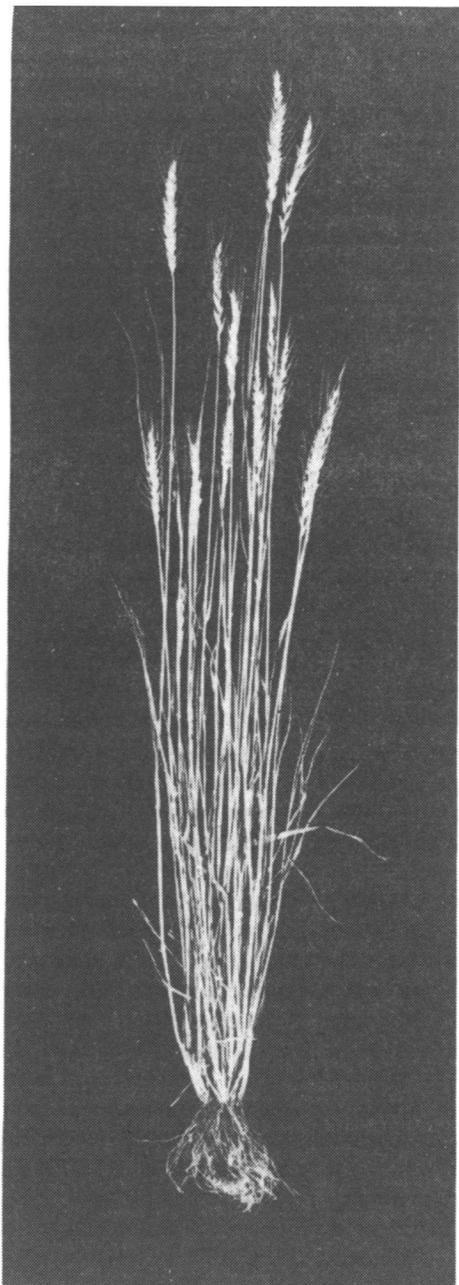
Species artificialis via hybridisatione *Triticum durum* L. ($2n = 28$) \times *Elytrigia intermedia* (Host) Nevski ($2n = 42$) orta.

Typus: provineia Mosquensis, districtus Jstra, aeconomia experimentalis "Snigiri" Horti botanici principalis Academiae Scientiarum Rossia, culta. 7.IX. 1991. leg. L.J. Dorofeeva (MHA, isotypus LE); paratypus – ibid. 10.VII. 1991. leg. eadem (MHA).

Triticum duromedium Lub. – растение однолетнее озимое, или реже двулетнее бескорневищное (рис. 3). Корень мочковатый. Стебли высотой 80–140 см, в основании сильно кустящиеся, дающие многочисленные побеги возобновления (8–40 на растение), цветущие и плодоносящие все лето и осень. Листья 15–25 см длины и 0,7–1,2 см ширины, голые. Колос схож с таким твердой пшеницы, равносторонний (или почти такой), неломкий, ось сплюснутая с междоузлиями длиной 5–8 мм, по краям усаженные густейшими прижатыми шипиками (рис. 4). Колоски с 4–7 цветками (плодоносящих 2–4). Колосковые чешуи почти одинаковые, кожистые яйцевидно-продолговатые, длиной 10–12 мм и шириной 3–5 мм, на спинке остро килеватые, по килю мелко шиповатые, в остальном голые, резко неравнобокие: с одной стороны от киля с 1–2 жилками, а с другой – с 5–7, на верхушке тупые, или косо усеченные, или с тупотреугольным зубчиком. Нижние цветковые чешуи длиной 10–15 мм, на спинке гладкие некилеватые, большей частью с 11 жилками, переходящие в ости длиной до 50 мм, иногда недоразвитые или вовсе отсутствующие. Верхние цветковые чешуи на 1–2 мм короче нижних, цельные, двукилеватые, по киллям с мельчайшими шипиками. Пыльники (на сухом материале) длиной 3 мм. Зерновка продолговато-овальная, пшеничного облика, свободная. Число хромосом $2n = 42$.

Вид, полученный искусственно путем гибридизации *Triticum durum* L. с *Elytrigia intermedia* (Host) Nevski.

Тип: Московская область, Истринский район, экспериментальное хозяйство "Снегири" Главного ботанического сада РАН в культуре. Собран 7.IX. 1991. Л.И. Дорофеевой и Т.Н. Ивановой, хранится в гербарии Главного ботанического сада (МНА), в гер-



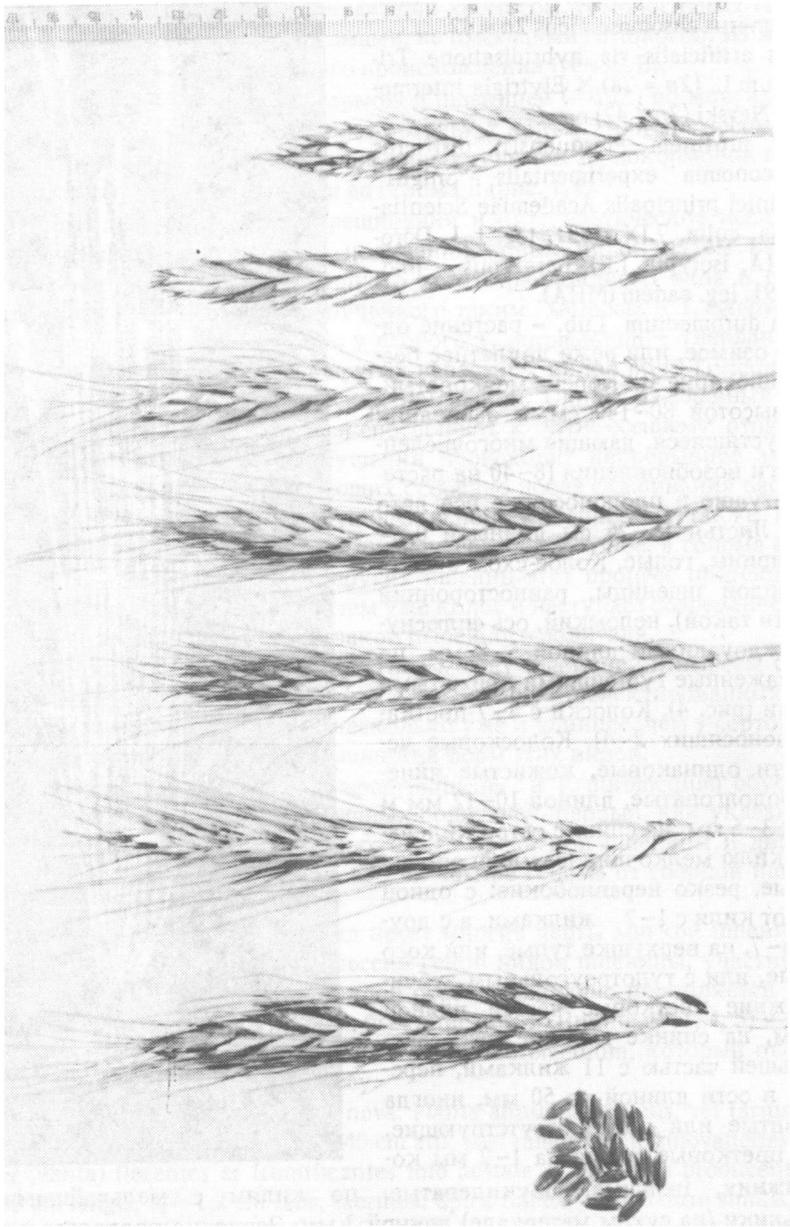


Рис. 4. Колосья с различных линий *Triticum durum*

барии Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН в Санкт-Петербурге (Е). Паратип — собран там же, тем же лицом 10.VII. 1991 (МНА).

В отличие от других видов пшеницы так же, как у *T. agropyrotriticum*, созревание колоса и зерна наступает раньше, чем пожелтеет соломина.

Селекционная работа ведется в направлении создания зернокармальной культуры. В соответствии с этим проводится и оценка находящихся в испытании форм по зимостойкости, степени и интенсивности отрастания растений, устоячивости против полегания и определяются показатели урожайности зеленой массы, сена и семян, а также по другим хозяйственно ценным признакам и, особенно, иммунитету. Большинство форм характеризуется высокой устойчивостью против поражения всеми видами ржавчины и головни, а также септориозом и другими патогенами.

Продуктивность колоса варьирует в широких пределах. У лучших форм она достигает 50–60 зерновок на колос. Масса 1000 семян составляет 20–30 г.

Распространение *T. duromedium* пока ограничивается селекционными и семеноводческими посевами и передачей образцов в коллекцию Всесоюзного института растениеводства имени Н.И. Вавилова и гербарий Главного ботанического сада РАН.

Заключение

На основе межродовой гибридизации озимой твердой пшеницы ($2n = 4x = 28$) и пыреем сизым ($2n = 6x = 42$) с последующим беккроссом, самоопылением и отборами создан новый вид пшеницы *T. duromedium* Lub. ($2n = 6x = 42$), существенно отличающийся по морфологическим и биологическим признакам от всех видов этого рода.

Создание этого нового вида осуществлено путем включения в геномный комплекс твердой пшеницы AA BB двух геномов $E_{1-2}E_{1-2}$ от неполного автотетраплоидного вида пырея сизого.

Особый интерес представляет то, что механизмом, ответственным за перевод геномов от одного рода в другой, у таких гибридов является автосинтез хромосом гомеологичных геномов E_2E_2 с образованием 7 бивалентов неполного автотетраплоидного вида пырея — *A. glaucum* и образование микро- и макроспор с реституционными ядрами, т.е. нередуцированным числом хромосом.

Синтезированный вид *T. duromedium* характеризуется в основном нормальным мейозом, нормальной плодовитостью с высокой стабильностью. Аналитические скрещивания этого вида с твердой, мягкой и зернокармальной пшеницами и цитогенетический анализ полученных таким образом гибридов F_1 позволили установить его геномную структуру, включающую геномы твердой пшеницы AA BB и геном от пырея EE.

Приведено морфологическое описание вида, сохраняющего свои характерные черты в 5–6 поколениях.

Формы и типы нового вида представляют большой интерес для практической селекции при создании сортов новой многоукосной кормовой культуры с высокими показателями иммунитета против патогенов, белковостью и урожайностью.

Выражаем глубокую благодарность доктору биологических наук профессору А.К. Скворцову за помощь в переводе описания нового вида *T. duromedium* на латинский язык.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Цицин Н.В. Проблемы озимых и многолетних пшениц. М.: Россельхозиздат, 1985. 100 с.
2. Цицин Н.В. О формо- и видообразовании // Гибриды отдаленных скрещиваний и полиплоиды. М.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 5–24.
3. Цицин Н.В. Отдаленная гибридизация эволюции и важнейший метод создания новых видов, форм и сортов, и пород животных // Отдаленная гибридизация растений. М.: Колос, 1970. С. 3–42.

4. Цицин Н.В. Новый вид и новые разновидности пшеницы // Бюл. Гл. ботан. сада. 1960. Вып. 38. С. 38—41.
5. Любимова В.Ф., Белов В.И. Сорта зернокармальной пшеницы Зернокармальная 169 и Зернокармальная 26: Рекомендации по возделыванию зернокармальной пшеницы. М.: ГБС АН СССР, 1990. 12 с.
6. Stebbins G.L., Fung Ting Pun. Artificial and natural hybrids in the Graminae tribe Hordeae. 6. Chromosome pairing in *Secale cereale* x *A. intermedium* and the problem of genome homologies in *Triticinae* // *Genetics*. 1953. Vol. 38, N 6. P. 600.
7. Касаева К.А. Геномный анализ пырея *Agropyron elongatum* (Host) P.B. на основе цитогенетического исследования ржанопырейных гибридов F₁ // *Генетика и селекция отдаленных гибридов*. М.: Наука, 1976. С. 84—90.
8. Любимова В.Ф. Цитогенетические исследования гибридов, полученных от скрещивания *Agropyron glaucum* (Desf.) Roem. et Schult. x *A. elongatum* (Host) P.B. // *Генетика*. 1970. Т. 6, № 9. С. 5—14.
9. Любимова В.Ф. Цитогенетические механизмы развития формообразовательного процесса у пшенично-пырейных гибридов в зависимости от геномной структуры пырея, участвующего в скрещивании // *Проблемы отдаленной гибридизации*. М.: Наука, 1970. С. 34—66.
10. Любимова В.Ф., Семенова З.М. Гибридизация озимой пшеницы с пыреем сизым и пыреем гибридным // Бюл. Гл. ботан. сада. 1985. Вып. 136. С. 83—92.
11. Сениговец М.Е. Цитогенетические основы использования пырея в улучшении пшеницы: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Киев, 1988. 48 с.
12. Ячевская Г.Л., Пухальский В.А. и др. Цитогенетические основы получения добавленных и замещенных линий пшеницы // *Биол. МОИП. Отд. биол.* 1988. С. 35—37.
13. Махалин М.А. Некоторые теоретические и методические аспекты создания новых высокопродуктивных озимых гибридных гексаплоидных тритикале // *Теоретические и практические аспекты отдаленной гибридизации*. М.: Наука, 1986. С. 15—24.
14. Любимова В.Ф., Семенова З.М. Получение стабильных промежуточных 42-х хромосомных пшенично-пырейных форм // Бюл. Гл. Ботан. сада. 1990. Вып. 157. С. 81—90.
15. Любимова В.Ф. Механизм включения отдельных геномов пырея в геномный комплекс твердой пшеницы // *Генетика*. 1991. Т. 27, № 6. С. 1020—1033.
16. Цицин Н.В., Любимова В.Ф. К вопросу о формировании 56-хромосомных пшениц // *Гибриды отдаленных скрещиваний и полиплоиды*. М.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 49—59.
17. Любимова В.Ф. О генетической связи между многолетней пшеницей *Triticum agropyrotriticum* Cicin и мягкой *T. vulgare* Host. // Там же. С. 60—74.

Главный ботанический сад. им. Н.В. Цицина РАН, Москва

Summary

V.F. Ljubimova, L.V. Dorofeeva, T.N. Ivanova.
Production of a new wheat variety

The paper reports a new *Triticum durum* × *Agropyron glaucum* hybrid with a wide range of desirable traits inherited from both parents. The hybrid can be classified as a bread-and-fodder wheat. The progeny of 5—7 hybrid generations were studied.

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ МУТАЦИОННОГО ПРОЦЕССА ПРИ ЛАЗЕРНОМ ВОЗДЕЙСТВИИ НА ХЛОПЧАТНИК

М.М. Ахмедова

Лазерные лучи являются мощными источниками света, способными изменить свойства среды, через которую они проникают [1]. Благодаря этому лазер широко применяют во многих отраслях. В немногочисленных исследованиях показано влияние разных типов лазеров на растительные объекты, отмечены как стимулирующее, так и подавляющее действие их лучей на посевные качества семян, рост и продуктивность различных культур [2–7].

Лазерные лучи воздействуют на клетку и его генетический аппарат. Считают, что повреждающий эффект лазерной радиации обуславливается наличием в клетке органоидов, способных поглощать определенную длину волны: так, неодимовый и рубиновый лазеры прежде всего повреждают мембраны митохондрий и эндоплазматической сети. Возможно локальное, избирательное воздействие на компоненты клетки – митохондрии, хромосомы, веретено деления [8]. Обнаружены хромосомные aberrации при облучении проростков семян [9, 10]. Генетические действия неразрывно связаны с физиолого-биохимическими изменениями в облученных клетках – нарушением синтеза нуклеиновых кислот и пигментов, изменением интенсивности фотосинтеза и дыхания [2, 11, 12]. Все эти данные получены на полевых культурах, таких как ячмень, рожь, пшеница, томаты, лук и др. По хлопчатнику имеются лишь единичные работы [13–15]. В нашу задачу входило изучение мутагенного эффекта лучей неодимового лазера разной энергии на хлопчатник.

Для эксперимента был взят хлопчатник сорта Ташкент-1, относящийся к *Cossypium hirsutum*. Оголенные воздушно-сухие семена перед посевом облучали лучами неодимового лазера, генерирующего импульсное излучение в инфракрасной области спектра, длина волны – 5300 А°, длительность импульса $t = 5 \cdot 10^{-10}$ С, плотности энергии лазера были следующие: I–2,74; II–8,95; III–9,45; IV–9,95; V–14,34; VI–20,90 Мвт/см². В каждом варианте опыта из растений М₁ были отобраны формы с отклонениями от исходного сорта и их семена посеяны в питомнике второго поколения в 20 луночных деталях в трехкратной повторности. Потомство одного растения (одна семья) составило 60 растений. В каждом варианте опыта таких семей было от 3-х до 14, т.е. от 180 до 840 растений. Из семей М₂ были отобраны растения для питомника третьего поколения, а после анализа каждой семьи М₃ – дня питомника растений четвертого поколения.

Жизнеспособность пыльцы определяли на давленных ацетокарминовых препаратах. Количественное содержание ДНК в пыльце – по методу, предложенному Ниссен [16]. Цифровые данные обработаны методом однофакторного дисперсионного анализа.

Результатом исследований, проведенных в год воздействия лазерными лучами, опубликованы нами ранее [17–19]. Как показали эти исследования, предпосевное лазерное облучение семян хлопчатника сорта Ташкент-1 оказывает стимулирующий эффект на посевные качества семян, на интенсивность фотосинтеза и продуктивность растений М₁, на содержание белков и хлорофилла "а", а также аскорбиновой и нуклеиновой кислот. Надо отметить, что количество последних увеличивалось при плотности энергии лазера до 14,39 Мвт/см², а при 20,90 Мвт/см² – существенно уменьшалось.

В М₁ не наблюдались видимых отклонений по морфологическим признакам от исходного сорта Ташкент-1. Вероятно, в год облучения рецессивные мутации не проя-

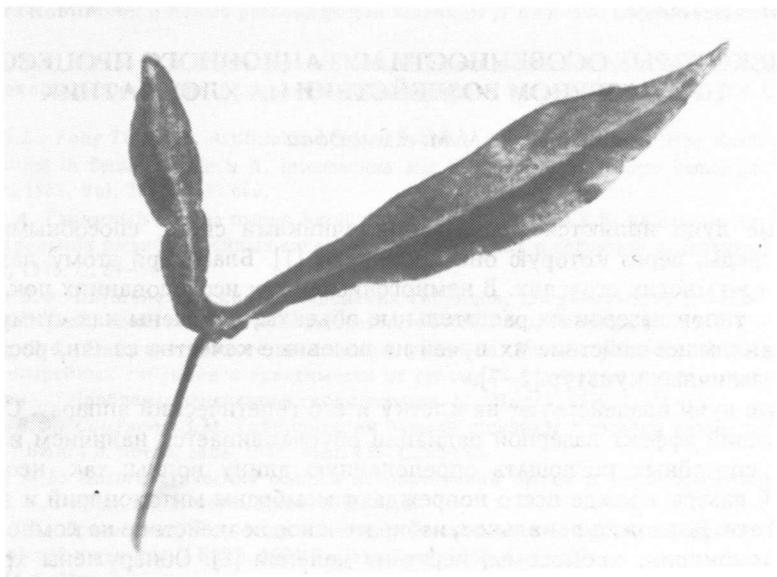


Рис. 1. Сильно расчлененный лист хлопчатника

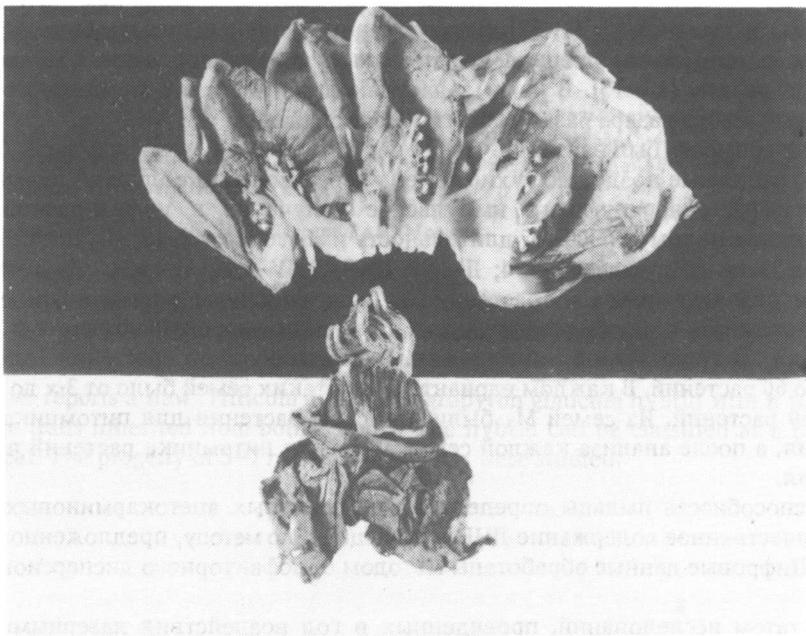


Рис. 2. Многорыльцевый цветок мутанта



Рис. 3. Мутант с компактной формой куста, со смешанным типом ветвления

вились, а доминантные проявились лишь в редких случаях в силу химерной природы растений, полученных из облученных семян.

В данном сообщении приведены результаты анализа старших мутантных поколений растений хлопчатника (M_2 – M_4).

В M_2 изучено 18 семей. В каждом варианте опыта было по три семьи. Среди растений M_2 обнаружены как формы с отклонениями от исходного сорта, так и формы без отклонений. Отклонения выразились в увеличении массы хлопка-сырца одной коробочки и одновременном сокращении вегетационного периода (II, III, IV варианты), что положительно повлияло на урожайность растений от первого сбора. В тех семьях, где увеличился выход волокна до 42%, уменьшилась масса 1000 семян до 70–90 г (I, II, V, VI варианты). Появление растений с весьма малым числом коробочек (4–8 шт.) отмечено в вариантах опыта, где плотность энергии лазера при облучении семян составляла 9,95–20,90 Мвт/см². Уменьшение числа коробочек вызвано увеличением стерильности пыльцы. Так, в семьях VI варианта опыта 47% растений имели мало коробочек, но благодаря крупности и скороспелости некоторых фракций

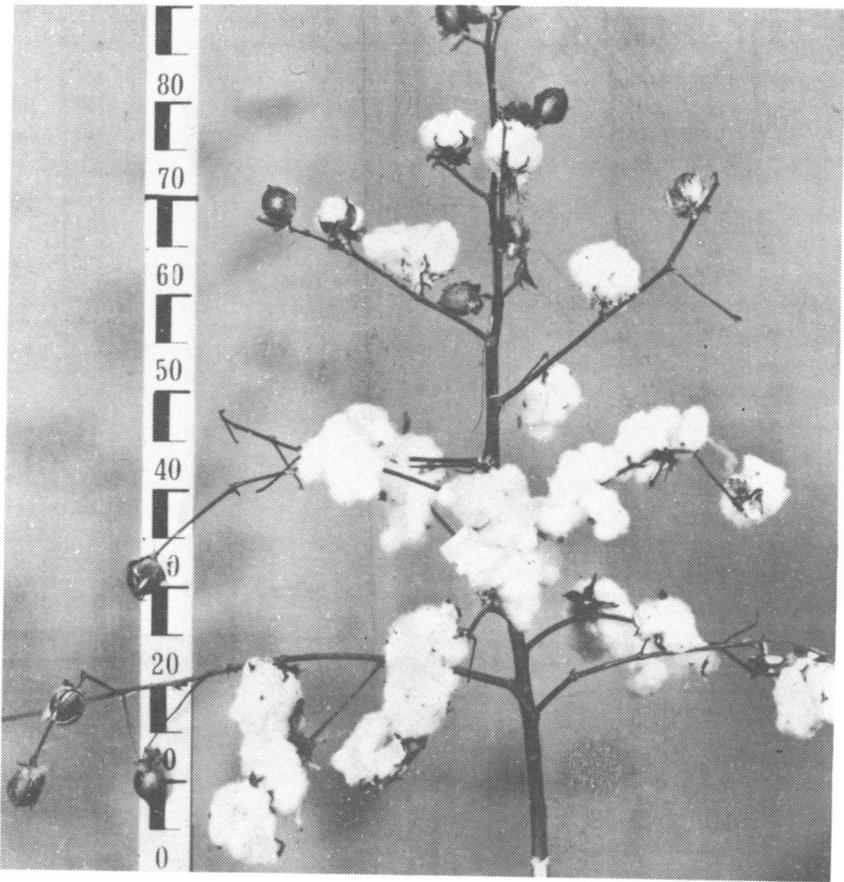


Рис. 4. Мутант с раскидистой формой куста

урожай у 50% растений сохранился на уровне контроля, а у 50% растений этот показатель снизился до 20 г.

В M_3 изучали 81 семью. Растения всех семей унаследовали такие признаки, как большое число коробочек, их крупные размеры (во II, III, VI вариантах), высокий выход волокна (до 42%) в сочетании с низкой массой 1000 семян (78–88 г) и скороспелостью. Однако как в M_2 , так и в M_3 выщепились фракции с мелкими коробочками (во II, IV, VI вариантах), с низким выходом волокна (во всех вариантах) и формы с малым числом коробочек (V, VI варианты опыта). Во всех мутантных семьях обнаружены позднеспелые и скороспелые формы.

В M_3 выщепились также новые крупные морфологические мутации. Например, мутанты с гроздевидным расположением коробочек. Этот тип мутаций был описан еще в 30-е годы С. Харландом (S.C. Harland) под названием "cluster" и был получен в результате действия радиации. Обнаружены мутанты с сильно рассеченными листьями, с многорыльцевыми цветками, с разной степенью опушенности семян, компактные и раскидистые формы (рис. 1–4).

В M_4 было изучено 44 семьи (табл. 1). В мутантных популяциях во II, IV, V вариантах опыта наряду с растениями, имеющими мелкие коробочки, выщепились формы с крупными коробочками, у которых масса хлопка-сырца достигает 9 г, наибольшее число их было в IV и V вариантах. Так, у отдельных растений в V варианте опыта

Таблица 1
Расщепление растений M_4 по хозяйственно ценным признакам

Вариант опыта	Плотность энергии, Мвт/см ²	Число семей / число растений	Высота растений	Масса хлопка сырца в одной коробочке	Число коробочек	Урожай хлопка-сырца с одного растения после 1-го сбора	Выход волокна	Число дней от посева до раскрытия первой коробочки у 50% растений
I	2,74	$\frac{5}{300}$	$\frac{79-90^*}{77}$	$\frac{7,2-8,0}{13}$	$\frac{4-9}{12}$	$\frac{3,8-12}{18}$	$\frac{37-39}{60}$	$\frac{145-148}{16}$
				$\frac{4,6-4,9}{17}$	$\frac{15-21}{25}$	$\frac{21-40}{30}$	$\frac{40-42}{40}$	$\frac{155-157}{35}$
				$\frac{2,8-5,5}{23}$	$\frac{30-36}{22}$			
II	8,95	$\frac{6}{360}$	$\frac{110-125}{20}$	$\frac{6,8-9,0}{33}$	$\frac{15-20}{50}$	$\frac{65-103}{50}$	$\frac{32-35}{11}$	$\frac{137-145}{11}$
				$\frac{4,2-5,0}{11}$	$\frac{30-54}{16}$			$\frac{145-148}{17}$
					$\frac{3-4,3}{17}$			
III	9,45	$\frac{7}{420}$	$\frac{69-80}{20}$	$\frac{6,7-7,2}{11}$	$\frac{20-34}{57}$	$\frac{100-188}{21}$	$\frac{38-42}{43}$	$\frac{137-140}{40}$
				$\frac{80-90}{35}$	$\frac{4,2-4,9}{23}$	$\frac{32-60}{11}$	$\frac{4,6-35}{15}$	$\frac{152-158}{30}$
				$\frac{110-138}{14}$				
IV	9,95	$\frac{9}{540}$	$\frac{112-140}{12}$	$\frac{7,2-9,0}{33}$	$\frac{6-10}{25}$	$\frac{92-170}{33}$	$\frac{40-41}{33}$	$\frac{138-141}{20}$
				$\frac{50-60}{20}$	$\frac{4,5-5,2}{15}$	$\frac{28-45}{55}$	$\frac{9-30}{15}$	$\frac{28-32}{66}$
V	14,34	$\frac{11}{600}$	$\frac{118-138}{35}$	$\frac{7-9,9}{45}$	$\frac{50-53}{50}$	$\frac{78-221}{54}$	$\frac{39-41}{9,0}$	$\frac{143-148}{20}$
				$\frac{73-85}{52}$	$\frac{3-0,6}{17}$	$\frac{1-4}{19}$	$\frac{10-31}{27}$	$\frac{28-33}{75}$
VI	20,90	$\frac{6}{360}$	$\frac{120-135}{25}$	$\frac{6,9-7,9}{50}$	$\frac{45-47}{18}$	$\frac{59-121}{20}$	$\frac{38-39}{12}$	$\frac{140-147}{17}$
				$\frac{65-76}{15}$	$\frac{2,9-4,0}{35}$	$\frac{1-4}{22}$	$\frac{4,3-12}{40}$	$\frac{31-36}{40}$
Контроль			90-101	6,4	13-14	44-45	37,7	152-155

Примечание. * В числителе — в см, г, шт., г. % соответственно графе, в знаменателе — % форм с отклонениями.

число коробочек достигало 60. Наряду с этим все семьи имели растения с единичными коробочками, большее число таких растений в V и VI вариантах. Как в M_2 и M_3 растения M_4 в каждом варианте были как высокоурожайные, так и низкоурожайные, что обусловлено соответственно много- и малокоробочностью, скороспелостью и позднеспелостью. Формы с высоким выходом волокна получены во всех вариантах опыта за исключением II. Семьи в VI варианте опыта отличались от семей из других вариантов тем, что здесь было меньше форм с положительными отклонениями от

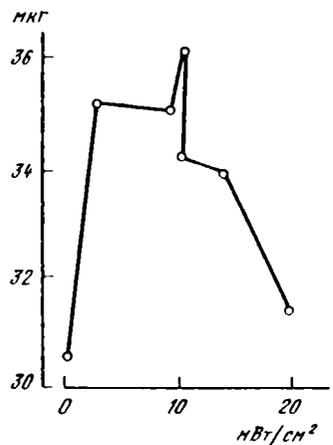
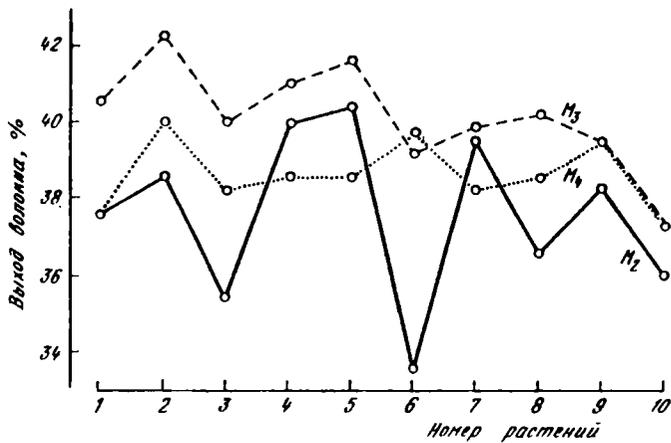


Рис. 5. Варьирование выхода волокна в M_2 , M_3 , M_4 в пределах одной семьи (лазер IV вариант)

Рис. 6. Содержание ДНК в пыльце растений M_4 в зависимости от плотности энергии лазера

контрольных растений, что объясняется большим выщеплением отрицательных мутаций. В M_4 улучшались хозяйственно ценные признаки отдельных семей в IV и V вариантах опыта, в этом сказался эффект отбора. Независимо от плотности энергии произошла относительная стабилизация отдельных полезных признаков (например, по выходу волокна) в некоторых семьях M_4 (рис. 5).

Расщепление в мутантных популяциях M_2 , M_3 и M_4 привело к тому, что средние показатели хозяйственно ценных признаков растений зачастую несущественно отклонялись от контрольных.

Жизнеспособность пыльцы растений M_3 и M_4 ухудшалась с увеличением плотности энергии лазера (табл. 2). У растений M_3 больше стерильной пыльцы, чем у растений

Таблица 2
Стерильность пыльцы сорта Ташкент-1 и его мутантных форм в M_3 и M_4

Вариант опыта	Плотность энергии, МВт/см ²	Стерильность пыльцы	
		%	отклонения от контроля
Контроль (Ташкент-1)	3,23–3,81		
I	2,74	<u>9,43</u> 33	<u>+5,52</u> +0,10
II	8,95	<u>7,43</u> 4,50	<u>3,62</u> +1,27
III	9,45	<u>8,00</u> 4,50	<u>+4,19</u> +1,27
IV	9,95	<u>12,61</u> 10,0	<u>+8,80</u> +6,77
V	14,34	<u>13,30</u> 15,13	<u>+9,52</u> +11,9
VI	20,90	<u>17,33</u> 13,60	<u>+13,52</u> +12,0

M_4 , этим можно объяснить причину меньшего числа завязавшихся коробочек на растениях M_3 , чем M_4 . С увеличением стерильности пыльцы в ней уменьшается количественное содержание ДНК (рис. 6).

Исходя из результатов исследования, можно заключить, что предпосевное облучение семян неодимовым лазером оказывает стимулирующий эффект на растения M_1 . А в последующих поколениях индуцируют весь спектр мутаций, характерных для хлопчатника, проявляющихся при воздействии других физических факторов. В виду того, что во всех вариантах опыта выщепляются мутантные формы, число которых находится в зависимости от энергии лазера, можно говорить о мутабельности всех выбранных нами доз. Эти дозы способствуют выходу полезных мутаций, которые могут служить исходным материалом в селекции хлопчатника.

Мы выражаем глубокую признательность заведующему лабораторией "Молекулярной генетики" Института экспериментальной биологии растений АН Узбекистана член-корр. АН Узбекистана, профессору А.П. Ибрагимову за оказанную помощь в проведении биохимических анализов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Леонов Б.В., Шиходыров В.В. Лазеры и клетка. М.: Знание, 1966. 63 с.
2. Инюшин В.М., Ильясов Г.У., Федорова Н.Н. Луч лазера и урожай. Алма-Ата: Кайнар, 1981. 188 с.
3. Девятков Н.Д., Мысиков В.Н., Маслоброд С.Н. и др. Об интродукции фоторегуляторных процессов у сельскохозяйственных растений при помощи лазерных воздействий // Молекулярная и прикладная биофизика сельскохозяйственных растений и применение новейших физико-технических методов в сельском хозяйстве. Кишинев: Штиинца, 1977. С. 72.
4. Campbell R.A., Dursau D.J. Laser activation of phytochrome-controller germination in *Pinus banksiana* // Canad. J. Forest Res. 1979. Vol. 9, N 4. P. 522-524.
5. Жолобова Э.Л. Лазерное облучение как фактор, стимулирующий прорастание семян и рост сеянцев жимолости алтайской // Бюл. Гл. ботан. сада, 1979. Вып. 114. С. 70-73.
6. Капелев И.Г., Капелев О.И. Стимуляция роста и развития котовника лимонного лазерным излучением // Бюл. Никит. ботан. сада. 1981. № 2/45. С. 48-52.
7. Володин В.Г., Мостовников В.А., Авраменко Б.И. и др. Лазеры и наследственность растений. Минск: Наука и техника, 1984. 175 с.
8. Aist I.R., Berns M.W. Function of the Postans phase is pindle of fungi: A lazer mirebeam study // Cell. Biol. 1980. Vol. 87, N 2, p. 2. P. 234.
9. Радионова В.В., Тарасова В.А. Исследование влияния лазерных излучений на выход хромосомных aberrаций в растительных клетках // Биологическое действие лазеров. Киев: Наук. думка, 1969. С. 55-56.
10. Авраменко Б.И., Мостовников В.А., Фомина Ж.Н. и др. Влияние лазерного излучения различных длин волн на частоту и спектр наследственной изменчивости сортов, мутантов и гибридов пшеницы // IV съезд Всесоюз. о-ва генетиков и селекционеров. Кишинев: Штиинца, 1982. Ч. 5. С. 4-5.
11. Сачкова О.Л. К вопросу реактивности синезеленых водорослей при освещении их монохроматическим красным светом с различными волновыми параметрами // Использование солнечной энергии в технике, сельском хозяйстве и медицине. Алма-Ата, 1969. С. 106-109.
12. Агафонова Н.Н. Использование физико-химических и физиологических изменений у семян некоторых растений при действии излучения гелий-неонового лазера в зависимости от дозирования и режима облучения // Использование биофизических методов в генетико-селекционном эксперименте. Кишинев: Штиинца, 1977. С. 72.
13. Ибрагимов Ш.И., Хасанов О., Азमतов З.Т. и др. Стимуляция урожайности хлопчатника лазерным облучением семян // Тез. докл. V Всесоюз. конф. по фотоэнергетике растений. Алма-Ата, 1978. С. 152-154.
14. Ахмедова М.М., Аласаад И.А. Влияние лучей лазера на содержание нуклеиновых кислот в зародышах и посевные качества семян // Науч. тр. Ташк. СХИ. 1985. С. 40-44.
15. Кушалиев А. Использование лазерного излучения для индуцирования изменчивости в процессе селекции хлопчатника: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Ташкент, 1985. 20 с.

16. *Nissinen V., Riesmeir B., Krones K.M. et al.* Rapid quantitative differentiation of DNA in biological process // *Biotechnol. Lett.* 1987. N 1. P. 59.
17. *Ахмедова М.М.* Эффекты лучей лазера на хлопчатнике // V съезд Всесоюз. о-ва генетиков и селекционеров: Тез. докл. М., 1987. Т. 4, ч. 1. С. 25.
18. *Ахмедова М.М.* Влияние лучей лазера на количественное содержание пигментов хлопчатника // *Актуальные вопросы генетики, селекции и семеноводства хлопчатника.* Ташкент. 1987. С. 36–40. Науч. тр. Ташк. СХИ.
19. *Ahmedova M.M.* Effect of laser rays on cotton: Genetic research and education current trends and the next years // *Abstr. Ind. Soc. Gene. and Plant Breed.* 1991. Vol. 3. P. 751–752.

Ташкентский государственный аграрный университет

Summary

M.M. Akhmedova. Mutational effect of laser radiation on *Gossipium* sp.

The objective of the study was to determine the laser irradiation effect on *Gossipium* seeds. It was estimated that a presowing irradiation of seeds had a stimulating effect on M_1 plants. The subsequent generations revealed a whole range of mutations typical of *Gossipium*. The number of mutants depended on the irradiation intensity. Some of them can be used for breeding.

РЕЦЕНЗИЯ НА КНИГУ "ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИНЦИПЫ СОЗДАНИЯ И ЗАЩИТЫ ЗЕЛЕННЫХ НАСАЖДЕНИЙ"¹

Э.И. Якушина

В книге рассматриваются научные результаты, достигнутые в решении комплекса проблем озеленения городов Словакии. Подробно рассмотрены вопросы структуры насаждений, их защитные функции, биология и частота встречаемости болезней и вредителей на древесных растениях в городской среде, обсуждены методы районирования территории с целью озеленения, перспективность использования различных видов древесных растений в озеленении, разработаны нормативы насаждений.

Данная публикация является итогом работ, начатых в Арборетуме Млыняны – Институте дендрологии в 1965 г. по изучению актуальных вопросов использования древесных растений в озеленении населенных мест Словакии.

Авторский коллектив состоит из 8 ученых, каждый из них является крупным специалистом в своей области. Книга состоит из 9 глав, которые подразделяются на несколько разделов.

Во введении говорится о предпосылках написания данной монографии: об ухудшении состояния окружающей среды в связи с процессами урбанизации и индустриализации и вместе с тем недостаточной обеспеченностью зелеными насаждениями.

Прослежены этапы роста городских поселений в Чехо-Словакии. В 1980 г. 56% населения страны жили в городах со средней плотностью 119 человек на 1 км². Высокая концентрация жителей и неблагоприятные условия окружающей среды создают проблемы социального и экологического характера. Отмечено, что в настоящее время количество и качество посадок древесных растений в городах не соответствует потребностям горожан. В Чехо-Словакии на 1 жителя в среднем приходится лишь 11 м² площади зеленых насаждений.

Авторы рассматривают основные факторы, которые влияют на развитие и состояние насаждений в населенных пунктах. Это площадь поселения, особенности его архитектуры, масштабы промышленного развития, структура застройки, своеобразие климатических и почвенных условий, состояние окружающей среды, биотические факторы, видовой состав древесных растений, вредители и болезни растений. Обеспеченность насаждениями зависит от плотности застройки. Подсчитано, что при плотности населения в 300 жителей на 1 га, которая создается в районах города с 8-этажными домами, на каждого жителя приходится всего 7,98 м² зеленых насаждений.

В ряде факторов, определяющих развитие насаждений в населенных пунктах, одно из основных мест занимают почвенные условия. В данной книге рассматриваются вопросы биологической и физиологической характеристики городских почв, раз-

¹Yan Supuka a kolektiv. Ekologicke principy tvorby a ochrany zelene. Bratislava: VEDA, 1991. 308 s.

рабатываются пути их оздоровления. Специальное внимание уделено микоризам древесных растений в городе. Авторы установили, что эктомикоризу образуют около 200 видов базидомицетовых грибов на растениях видов *Pinus*, *Picea*, *Fagus*, *Quercus*, *Larix*. Помещены микрофотографии микориз и спектр эктомикоризных подтипов и родов на деревьях *Betula pendula* в городах Словакии. Микориза расценивается с точки зрения ее пользы для древесных растений, живущих в неблагоприятных условиях в городе. Образование микоризы способствует улучшению доступа питательных веществ и воздуха к корням древесных растений и защищает их от заболеваний.

Разработана схема применения биомониторинга, т.е. системы наблюдений за растениями с целью получения полного представления о состоянии окружающей среды в населенных пунктах. Для этого в 33 городах Словакии были проведены анализы содержания неорганических элементов (Mg, Ca, Na, K, Zn, Fe, Cu, Cd, Pb, Cr, S, P) в хвое *Pinus sylvestris*. Установлена прямая зависимость между концентрацией некоторых веществ в воздухе и их поглощением хвоей.

Одним из ведущих принципов создания городских насаждений является правильный подбор видов древесных растений. По мнению авторов, критерием для него являются: биологическое соответствие, функциональная эффективность и экологическая устойчивость древесных растений в стрессовых условиях городской среды. Состояние растений определялось по отклонению от нормального развития на основании данных сравнительных фенонаблюдений в трех основных типах городских посадок: внутриквартальном озеленении, насаждениях вдоль магистралей и в центральном городском парке. Таким образом, было изучено 15 видов растений в трех модельных городах – Братиславе, Нитре и Жилине. Определен уровень воздействия SO_2 и пыли в различных типах городских посадок, выявлены различия в датах наступления, окончания и продолжительности фенофаз. Установлено, что диапазон фенологических изменений увеличивается от окраин к центру города. Продолжительность жизни вегетативных органов и всего растений уменьшается, отмечается вторичное цветение, возобновление из спящих почек, некрозы на листьях и серьезные нарушения процессов репродукции и развития плодов.

В книге дается оценка качественного состояния древесных растений в разных типах городских насаждений под влиянием изменившихся условий внешней среды с помощью метода индексов. Составляющими качественной оценки являются характер и степень поражения ассимиляционных органов биотическими и абиотическими стрессовыми факторами, степень поражения кроны и стебля в определенном возрасте, декоративная ценность растения. Лучший индекс качества насаждений – в городских зонах отдыха (ОС 5,0–6,0), самый плохой – у дорог и шоссе (ОС 0,7–10,0). Каждый тип городских посадок оценен по состоянию 63 видов древесных растений.

Одним из основных биологических факторов, обуславливающих создание оптимальных систем городских насаждений, является развитие листовой биомассы (в м²). Оно прослежено более чем для 40 таксонов листопадных деревьев в зависимости от возраста, высоты и толщи ствола. Вычислены площадь и объемные характеристики развития листовой биомассы (индекс покрытия, коэффициент густоты кроны и т.д.). Древесные растения разделены на 3 группы по степени развития листовой биомассы в возрасте 50 лет. На основании собственных исследований, а также данных, полученных в других странах, авторы книги утверждают, что потребность в зеленых насаждениях определяется: размерами населенного пункта, его структурой, социальным составом населения, его культурным уровнем, сложившимися традициями. Посещаемость городских парков также зависит от эстетического уровня, благоустроенности и естественной ценности парка.

В книге рассматриваются вопросы, касающиеся соотношения пространственных структур зелени и остальной части территории в центре города, жилых кварталах и парках. Отмечается, что в городах доля небольших зон зеленых насаждений

(до 100 м²) составляет 45–75%, в жилой части – почти полное отсутствие настоящих парков. В центральной части города недостаток зелени особенно ощутим. Из 172 проверенных индустриальных пунктов в Словакии зеленые массивы в них занимают только 9,2%, во многих случаях резервной площади для создания зеленых насаждений нет. Разработаны принципы создания посадок внутри промышленных территорий.

Функциям и значению зелени в населенных пунктах посвящена обширная глава, концентрирующая внимание на роли древесных насаждений и очищении воздуха от вредных примесей и защите от шума. Приводятся результаты исследования способности к поглощению некоторых загрязняющих веществ (серы, фтора и хлора) листьями 20 видов древесных растений. Пробные анализы брались в городских насаждениях Братиславы в качестве контроля в Арборетуме Млыняны. В течение вегетационного периода было зарегистрировано следующее количество этих элементов в листьях древесных растений: серы 0,1–3,58 Mg · g⁻¹, хлора 0,142–6,281 mg · g⁻¹, фтора 0,01–0,07 mg · g⁻¹. Серы накапливалось в – 2,2 раза больше, чем в контроле, хлора – в 3–5 раз, фтора – в 10–30 раз больше. Показано, что при относительно низких концентрациях в воздухе сера, хлор и фтор накапливаются в паренхимной ткани листа, при более высоких концентрациях – в проводящей ткани. Эффективность каждого из 20 видов в качестве фильтра вредных веществ из воздуха рассчитана по общему количеству поглощенных веществ в течение вегетационного периода в расчете на 1 м² листовой площади. Наиболее эффективны в очищении воздуха от вредных примесей *Populus nigra* L., *Platanus x acerifolia* (Ait.) Willd., *Acer pseudoplatanus* L., *Aesculus hippocastanum* L., *Tilia cordata* Mill.

В этой же главе оценивается эффективность различных типов посадок как барьеров, защищающих от шума. Специальные исследования, проведенные в условиях транспортной магистрали, показали, что противовишневой зеленый барьер эффективен при ширине древесных посадок в 5 м, наиболее эффективен – при ширине 12–15 м, а при ширине 20 м он теряет свою эффективность. Снежный покров увеличивает эффективность шумозащиты приблизительно на 5%. На рисунках даны примеры построения 17 различных видов шумозащитных посадок.

Специальная глава посвящена составу и структуре растительности в населенных пунктах. Авторы различают здесь естественную растительность и культурную – парки, сады и другие насаждения, декоративные деревья и травы, интродуцированные и местные, которые специально культивируются человеком. Приводится список синантропных и пришедших из сельской местности трав, которые наиболее часто встречаются в городской среде. Дается также список экзотов древесных растений, которые могут появляться в городах Чехо-Словакии спонтанно, без помощи человека, например, *Acer negundo* L., *Aesculus hippocastanum* L., *Amorpha fruticosa* L., *Celtis australis* L., *Elaeagnus angustifolia* L., *Laburnum anagyroides* Med., *Robinia pseudoacacia* L. и др. Определено, что видовой состав древесных насаждений в населенных пунктах и дендрологических объектах Чехо-Словакии представлен приблизительно 1000 таксонами местной флоры и 1872 – интродуцентами. Рассматриваются примеры использования растений местной флоры для построения парков. Для наиболее интересных видов древесных интродуцентов (список включает 368 наименований) разработано климатическое районирование возможного их применения в озеленении городов Чехо-Словакии.

Отражены в книге и результаты многолетних исследований грибных заболеваний древесных растений в городской среде и поражения их насекомыми-вредителями. Описываются стадии поражения и биология вредителей, показаны пути формирования вредной энтомофауны в городских насаждениях, меры защиты древесных растений. Городская вредная микофлора представлена 136 видами микроскопических грибов на 120 видах древесных растений и 43 видами разрушающих древесину гри-

бов, 287 видами вредных насекомых на 150 таксонах древесных растений. Некоторые виды встречаются только в городах.

В главе 9 рассматриваются нормативы создания зеленых насаждений в населенных пунктах Чехо-Словакии с целью достижения оптимально благоприятных условий жизни.

Каждая глава книги заканчивается обширным списком литературы. Книга написана на словацком языке и снабжена аннотациями на английском, немецком и русском языках. Она богато иллюстрирована: содержит 47 таблиц, 49 графиков, 59 черно-белых и 36 цветных фотографии.

Книга, несомненно, будет полезна специалистам в области биологии, экологии, ландшафтной архитектуры и зеленого строительства.

Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, Москва

Summary

B.I. Yakushina. The ecological principles of creation and protection of Green plantings (Book review)

The book written by a group of authors from Institute of Dendrobiology of the Slovak Academy of Sciences has resulted from the studies of the use of woody plants in horticulture and landscape gardening in Slovakia. The book covers the structure and protective functions of the shrubs and tree plantings, the biology and distribution of their pests and diseases in urban environments. The authors have carried out hotricultural going of the territory studied and evaluated the species in respect of their potential for further development in landscaping and gardening in the Republic.

УДК 019.941

© В.И. Некрасов, 1993

РЕЦЕНЗИЯ НА КНИГУ "ИНТРОДУКЦИЯ РАСТЕНИЙ В СИБИРИ"

В.И. Некрасов

Изучение и строение растительных ресурсов Сибири насчитывает более чем 250-летнюю историю, и особое место в этом занимают вопросы интродукции растений, призванной обогащать ассортимент используемых для нужд человека растений.

В кратком историческом очерке (глава 1) рассказано о становлении ботанических учреждений в различных регионах Сибири и дана краткая характеристика развития интродукционных исследований по созданию коллекций иноземных и местных сибирских растений, всестороннему их изучению в культуре в разнообразных по природноклиматическим условиям районах.

Во второй главе "Интродукционный потенциал флоры Сибири. Методы интродукции растений" автор остановился на анализе гетерогенной природы современной флоры Сибири, насчитывающей 4200 видов, и связанного с этим отбором перспективного материала для интродукции декоративных, пищевых, кормовых, лекарственных, эфиромасличных и др. полезных растений. Показан высокий потенциал флоры Сибири для интродукции, приведены примеры изучения и использования внутривидовой и популяционной изменчивости ряда перспективных видов при интродукции в конкретном географическом районе. Автор подчеркивает, что к отбору мате-

¹К.А.Соболевская. Интродукция растений в Сибири. Новосибирск: Наука, 1991. 182 с.

риала для интродукции следует подходить с учетом внутривидовой изменчивости, выделяя высокопродуктивные популяции.

Рассматривая различные методы интродукционных исследований, касающихся главным образом выбора растений, привлекаемых для интродукционного испытания, К.А. Соболевская приводит конкретные примеры применения и углубления сибирскими учеными методов климатических аналогов Г. Майера, родовых комплексов Ф.Н. Русанова, эколого-исторического метода М.В. Культиасова, флорогенетического – В.П. Малеева–А.М. Кормилицына. Так, Т.Н. Встовская (ЦСБС, Новосибирск) составила список перспективных для интродукции в Сибири видов древесных растений, насчитывающий 723 вида на основе использования более широкого спектра метеорологических показателей в районах природного ареала вида и пунктов интродукции, а также учета тех факторов климата, которые определяют зимостойкость растений. В этом же саду успешно проводится изучение родовых комплексов *Polygonum* (Г.И. Высочина), *Potentilla* (В.М. Чайка), *Salix* (Н.М. Большаков) и др., в Омском ботаническом саду изучается род *Rhododendron*, в Томске – роды *Paeonia*, *Rhodiola* *Sedum* и др.

Разработке флорогенетического метода в интродукции много внимания уделяет автор монографии К.А. Соболевская в плане установления генезиса флоры, откуда привлекается материал. При анализе семейства *Umbelliferae* Е.В. Тюрина (Новосибирск) установила, что большая часть зонтичных Южной Сибири (56,9%) принадлежит к видам азиатского и центрально-азиатского происхождения, дающим широкий экологический спектр (от мезофитов до психрофитов), многие из которых несут двойственную экологическую природу.

Глава III посвящена итогам интродукционных испытаний в различных регионах Сибири. Приведены климатические характеристики основных интродукционных пунктов Сибири. Отдельно рассматриваются вопросы интродукции дикорастущих древесных растений, плодовых и ягодных деревьев и кустарников, а также видов травянистых растений.

Наиболее изученные коллекции древесных растений сосредоточены в дендрариях Барнаульского НИИ садоводства Сибири им. М.А. Лисавенко (1147 видов, гибридов и разновидностей), ЦСБС СО РАН, Новосибирск (372 вида, 22 декоративные формы и 33 гибрида), Сибирского ботанического сада в Томске (499 видов, 90 разновидностей и 44 сорта), Якутского ботанического сада ЯНЦ СО РАН (215 видов), Института леса и древесины им. В.Н. Сукачева СО РАН, Красноярск (406 видов), ботанического лесничества Новосибирского лесхоза (310 видов, 39 форм, 13 гибридов, 13 сортов). В монографии приведена географо-ботаническая характеристика основных коллекций, рассказано о наиболее существенных научных разработках. Основное внимание в сибирских дендрариях уделяется изучению зимостойкости деревьев и кустарников, в значительной степени определяющей успех интродукции. Установлена связь зимних повреждений с особенностями погодных условий в каждом регионе. Большое внимание уделяется изучению ритмики фенологических фаз, а также определению долговечности интродуцированных растений. Приведены многочисленные примеры успешной селекционной работы дендрологов как с новыми видами природной флоры региона, так и с представителями инорайонных флор. Отобраны зимостойкие формы дуба летнего и дуба монгольского, бархата амурского, голубой формы ели сибирской и многих других видов (Барнаул), мужские формы *Populus balsamifera*, *P.suaveolens* и др. (Новосибирск), ивы Бебба, ивы грушанколистной и русской (Томск), березы плосколистной, ивы росистой, лиственницы даурской и др. (Якутск), ореха маньчжурского, лиственницы Гмелина, розы морщинистой (Красноярск) и др.

Во всех дендрариях проводится работа по выращиванию посадочного материала для обогащения видового состава пригородных лесов и озеленения населенных пунктов.

Помологические исследования в ботанических садах Сибири довольно ограничены. В основном они ведутся с гибридами *Malus baccata* и отчасти *Malus sieversii*, а также с ягодными кустарниками и кустарничками (смородиной, малиной, клюквой, крыжовником, жимолостью, облепихой и др.).

Первичная интродукция травянистых растений с целью определения полезной значимости вида проводится широко во всех ботанических садах Сибири. Экспозиции травянистых растений, как правило, построены по принципу хозяйственного использования: кормовые, лекарственные, пищевые, пряно-ароматические, цветочно-декоративные.

В ЦСБС СО РАН коллекции кормовых растений в основном включают бобовые и злаковые. В условиях интродукции наиболее перспективными по продуктивности надземной массы и семян оказались предгорный экотип *Medicago falcata*, горно-степной *Hedysarum neglectum*, *Astragalus puberulus* др.

Крупное монографическое исследование микроэволюции родов *Astragalus* и *Oxytropis* в юго-восточном Алтае проведено Р.Я. Пленник. Ему установлены анатомо-морфологические адаптации видов в связи с высотной поясностью и узколокальной адаптацией к экстремальным условиям горных котловин, степного и высокогорного поясов. Р.Я. Пленник выделены виды астрагалов и остролодочников с высоким содержанием белка, протеина и кормовых единиц. Г.В. Кузнецовой и З.И. Гладковой проведены исследования родового комплекса *Hedysarum*. Интродукционный фонд кормовых растений природной флоры Сибири и других регионов страны включает около 300 видов и 700 экотипов.

Многоступенчатая система ускоренного размножения интродуцентов позволяет получать семенной материал от исходного коллекционного образца в несколько граммов до объемов, необходимых для производственных условий.

Для изучения лекарственных растений привлекалось большое генетическое разнообразие по каждому виду. Использовали структурный анализ популяции, позволяющий по степени развития основных элементов семенной продуктивности и другим признакам объективно судить о составе популяции (Е.В. Тюрина). Интересные результаты получены по *Pimpinella anisum*, *Ferula soongorica*, *Hypericum perforatum*.

Изучение биоморфологии и особенностей семенного размножения видов володушки (*Vupleurum multinerve* и *V. aureum*) позволило ввести их в культуру для получения флавонольного препарата (В.Ф. Израильсон, Т.А. Волхвская). У первоцвета крупночашечного (*Primula mastocalyx*) изучена популяционная изменчивость по биохимическим признакам. Выделено от 15 до 38 особей с высоким содержанием аскорбиновой кислоты в листьях и сапонинов в корнях (Э.М. Гонтарь, А.В. Киселева).

Пряно-ароматические растения коллекции ЦСБС представлены 29 семействами, 124 родами, 171 видом. Флорогенетический анализ семейства зонтичных был проведен Е.В. Тюриной. Выделены виды, содержащие повышенное количество кумаринов и флавоноидов (*Peucedanum morissonii*, *Archangelica desurens*, *Coriandrum sativum*, *Heracleum dissectum* и др.). Растения семейства губоцветных как источник пряно-ароматического сырья изучены: И.М. Гуськовой. Выявлено, что восточно-азиатские виды, относящиеся к ксеромезофитам и ксерофитам, дают наибольший выход эфирного масла.

Н.К. Шохиной изучено 6 видов (17 природных и 6 интродукционных популяций) рода зубровка – (*Hierochloa*). Ею выявлены системы размножения у зубровок, характеризующиеся амфимиксисом и апомиксисом, определена динамика потенциальной и реальной семенной продуктивности.

Из пищевых травянистых растений дикорастущей флоры наиболее полно были изучены луки. Кроме луков, вводится в культуру ревень алтайский (*Rheum altaicum*), занесенный в Красную книгу СССР. Исследовали также щавель. Г.Н. Пушкаревым и В.И. Кузьминым показано, что высокогорно-альпийские растения в условиях лесо-

степи Западной Сибири имеют нормальное развитие и могут размножаться семенным путем.

Коллекция цветочно-декоративных растений формировалась одновременно с созданием ботанического сада. Она включает 3281 единицу (из них 1468 – закрытого грунта): клубнелуковичных 53 вида, 241 сорт, мелколуковичных – 25 видов, многолетников – 449 видов, форм и сортов, роз 240 сортов, видов природной флоры 437, форм и сортов газонных растений – 81. Коллекция создана под руководством Л.П. Зубкус.

Особое место занимает в ЦСБС экспозиция редких и исчезающих видов, содержащая 110 таксонов (куратор Г.П. Семенова), построенная по экологическому и систематическому принципам. В систематикуме сада сосредоточено 900 видов, среди которых 79 из группы сокращающих численность популяций в природе (альфредия, кандык, пионы, горичвет, медуница и др.).

В Сибирском ботаническом саду (Томск) питомник лекарственных растений заложен еще в 1885 г. П.Н. Крыловым. Сейчас коллекция насчитывает 279 видов. Исследуется состав биологически активных соединений лекарственных растений. Основными объектами являются *Lychnis chalconica*, *L.flox-jovis*, *Rhaponticum carthamoides*, *Rh. chamareuse*, *Serratula coronata*, *Coronaria flos-cuculi*.

В самом северном интродукционном центре Сибири – Якутском ботаническом саду также изучаются лекарственные растения, обладающие высокой биологической активностью, а также кормовые растения. Проводится работа по созданию устойчивого ассортимента для зеленого строительства. Результаты интродукционного испытания 120 видов злаков опубликованы в монографии З.П. Савкиной, Т.В. Андреевой и В.Т. Париловой "Кормовые злаки флоры Якутии в культуре" (1982). Интродукция декоративных травянистых растений была начата в 1949 г. З.Е. Кротовой. Большое внимание уделяется газонам. Испытано 1028 видо-образцов газонных трав местной и инорайонной флоры (А.Н. Петрова). Зимостойкие виды *Puccinella tenuiflora*, *Agropyron cristatum*, *Poa pratensis*, *Festuca ovina* и др. рекомендуется размножать семенами отобранных форм якутской флоры.

В Омском ботаническом саду проводятся исследования биологии кормовых видов рапонтика серпуховидного, атрагала галеговидного, чеснока двулетнего.

Специальный раздел книги посвящен исследованиям по семеноведению и семеноводству интродуцентов в Сибири. Основное внимание уделяется изучению семенной продуктивности растений в связи с морфогенезом почек, оценке посевных качеств семян и их продуктивных (урожайных) свойств (Л.Л. Еременко). На модельных видах *Calendula officinalis*, *Clarkia elegans*, *Lactuca sativa* учитывали характер морфогенеза репродуктивных процессов, определяли структуру урожая семян в различных географических пунктах Сибири.

В главе IV "Охрана генофонда флоры и проблемы интродукции растений" К.А. Соболевская делает обзор публикаций по редким и исчезающим видам растений сибирского региона и указывает роль ботанических садов в охране генофонда флоры. Она отмечает, что вид должен сохраняться в своих исконных обитаниях в природе при условии сохранения его экотопа. Анализ растений сибирской флоры, находящихся в природе в неблагоприятных условиях, показал, что в культуре в течение многих лет выращивается 151 вид. Л.И. Малышев разработал принципы охраны растительного мира, определяя стратегию и тактику охраны флоры Сибири. Все редкие и исчезающие виды разделяются по степени их угрожаемого состояния и соответственно этому по различным подходам при определении мер их охраны.

К.А. Соболевской рассмотрены популяционно-генетические аспекты интродукции редких и исчезающих видов, высказаны опасения по поводу возможной глубокой трансформации генофонда вида при формировании интродукционных популяций. Ею анализируются различные пути и методы, используемые в ботанических садах

для сохранения генофонда редких видов в искусственных резерватах (ботанических садах) и их последующей реинтродукции в природные местообитания. Помимо традиционного мелкоделяночного способа выращивания редких растений в ботанических садах используют различные методы создания искусственных ценозов.

Заключает книгу анализ таблицы, в которой приведены характеристики 80 редких и исчезающих видов Сибири: природа их редкости, эколого-исторический статус, категория угрожаемого состояния и успешность интродукции.

В монографии К.А. Соболевской, посвященной результатам интродукционных исследований в Сибири, всесторонне освещены основные вопросы научной деятельности ботанических садов и других интродукционных учреждений обширного сибирского региона. При описании результатов исследований отдельных авторов К.А. Соболевская дает оценку методическим подходам и теоретическому обоснованию интродукционных экспериментов, намечает пути дальнейшего изучения растительных ресурсов Сибири и развития интродукционных работ в регионе. Книга, бесспорно, найдет читателей среди ботаников, интродукторов, работников природоохранных учреждений и биологов широкого профиля.

Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, Москва

Summary

V.I. Nekrasov. Plant introduction in Siberia (Book review)

The book written by K.A. Sobolevskaya and published in 1991 is devoted to the history of studies and utilization of plant resources in Siberia.

ИНТРОДУКЦИЯ РАСТЕНИЙ И БОРЬБА С ЭРОЗИЕЙ ПОЧВ В ИСЛАНДИИ

А.Н. Беркутенко

В июне 1989 г. по приглашению Национального исследовательского совета Исландии мне довелось совершить ботаническое путешествие по этой стране. Программа поездки была составлена директором совета В. Людвиксоном и включала посещение ботанических садов, национального парка, лесных станций, работу в гербариях и ботанические экскурсии.

Исландия – второй по величине остров в Европе, удаленный почти на 1000 км от материка, занимает надводный выступ громадного хребта, простирающегося по дну Атлантического океана. Датский пролив, отделяющий Исландию от Гренландии, рассматриваемый условно как рубеж между Европой и Северной Америкой, по ширине не превышает 280 км. Наибольшая протяженность острова с севера на юг – 310 км, с запада на восток – около 500 км. Площадь страны составляет 103106 км², однако освоены лишь земли преимущественно вдоль побережья океана и по долинам рек. Население – 250 тыс. человек.

За последние 10 тыс. лет в Исландии действовало не менее 150 вулканов. Здесь представлены все типы вулканов нашей планеты. С молодым вулканизмом связано обилие гейзеров и сольфатар – мест выхода сернистого газа и сероводорода.

Большую часть в Исландии занимает плато высотой 480–800 м, над которым возвышаются горные массивы 1000–1500 м над ур. моря и вулканы.

Хотя северная оконечность Исландии почти достигает Северного полярного круга, климат Исландии благодаря Гольфстриму мягче, чем на других территориях того же географического положения. Лето здесь короткое, ветреное, прохладное, зима относительно мягкая, характеризующаяся чередованием заморозков и оттепелей. Средняя температура июня около 11°C. В разгар зимы средние температуры воздуха колеблются от 0° до – 3°C. Ни Аляска, ни соседняя Гренландия не могут похвастаться такой мягкой зимой. В Исландии выпадает много осадков, особенно в южной части близ ледников, где их количество достигает нескольких тысяч миллиметров в год. На северном побережье их менее 500 мм в год. Около 1/10 всей территории Исландии покрыто ледниками.

Флора Исландии насчитывает примерно 450 видов сосудистых растений с учетом некоторых адвентивных видов. Все хвойные, за исключением можжевельника обыкновенного, оказались вымершими в результате плейстоценового оледенения. Листопадные деревья (бук, клен, орешник), известные из третичных отложений (базальтов), также вымерли в плейстоцене. Береза пушистая (*Betula pubescens*), рябина обыкновенная (*Sorbus aucuparia*), ива филиколистная (*Salix phylicifolia*) – присутствуют во флоре Исландии в настоящее время. На севере Исландии еще существует очень изолированная популяция осины (*Populus tremula*).

Когда первые поселенцы прибыли в Исландию (874 г.), значительная часть острова была занята древесной растительностью. Березовые леса покрывали по крайней мере 25% площади страны, а ивняки и заросли других низкорослых кустарников были доминирующей растительностью на высотах вплоть до 300–400 м над ур. моря. Заселение Исландии, сопровождавшееся ввозом скота, нарушило хрупкий баланс между окружающей средой и уязвимыми растительностью и почвами. Скоро растительный покров начал разрушаться, последовала катастрофическая эрозия почв, нанесящая ущерб большей части природных экосистем. Растительный покров уменьшился до 25% от всей площади Исландии, а площади, покрытой лесом, осталось только около 1%. Экстенсивная почвенная эрозия и продолжающаяся деградация растительности – самые серьезные опасности в Исландии сегодня.

Начальные причины почвенной эрозии в Исландии различны в разных местах, однако выпас домашнего скота вкупе со слабой структурой почвы, суровым климатом и вулканическими извержениями считается главной причиной этого. Исландия в геологическом отношении молодая страна, в среднем 20 извержений вулканов в столетие происходит в историческое время. Грубая текстура почв, отсутствие глиноземных материалов и слои пепла делают почву очень чувствительной к ветровой и водной эрозии.

Ветры – вторая причина столь быстрой эрозии почв и деградации по сравнению с большинством других стран мира. Предполагается, что наибольшая скорость эрозии отмечалась в конце XIX и первых десятилетиях XX столетий. В этот период обширные районы страны были опустошены песчаными бурями, в результате многие фермы оказались покинутыми, а существование других оказалось под угрозой. Некоторые фермеры возводили стены из камней, частоколы против ветров, однако их усилия остановить разрушение их ферм сводилось на нет или были малоэффективны. Эрозия, имеющая место в Исландии, может за год уничтожить растительность более чем на 30 км². Восстановление же эродированных земель здесь намного сложнее, чем в других странах. Вулканические лессовые почвы легко выветриваются, оставляя после себя старые лавовые поля, лишенные органики, питательных веществ и запаса семян.

Организованная борьба с эрозией началась в 1907 г. с принятием закона о "Лесоводстве и борьбе с эрозией почв" и учреждением службы охраны почв. Главные задачи этой службы сейчас – контролировать эрозию, восстанавливать поврежденные земли, охранять и улучшать оставшуюся растительность. Из-за чрезвычайной чувствительности растительности в районах катастрофической эрозии требуется полное прекращение выпаса. Около 2% территории Исландии уже огорожено от скота. Для закрепления движущихся несчаных дюн используется волоснец песчаный (*Leymus arenarius*), естественно произрастающий в Исландии. В 1945 г. в Исландию из Аляски был завезен люпин нуткатинский (*Lupinus nootkatensis*) – весьма декоративный вид. Однако исландцы ценят его не только за красивые голубые цветки. Они возлагают на это растение большие надежды в связи с его способностью заселять нарушенные эрозией территории, обогащать азотом почву и создавать условия для дальнейшего поселения других видов. Для рассеивания семян люпина и волоснеца, а также удобрений используют самолет. Семена люпина подвергают специальной обработке, заключающейся в подборе специального штамма бактерий, обволакиванию и высушиванию в растворе бактерий и удобрений каждого семени, а семена волоснеца обрабатывают раствором минеральных удобрений. Подготовленные таким образом, ставшие тяжелыми семена из мешков через специальное устройство засыпают в самолет, а затем рассеивают на территории, которые с высоты напоминают своей безжизненностью лунные ландшафты.

Возглавляет службу охраны почв господин Р. Свейн. Штат службы работает в тесном сотрудничестве с исландским сельскохозяйственным обществом и научно-иссле-

довательским институтом сельского хозяйства. Этим институтом подготовлены карты растительности на 2/3 территории страны. Несколько общественных организаций и групп играют также активную роль в восстановлении эродированных земель. Особое место в сотрудничестве службы охраны почв имеет взаимодействие с государственной лесной службой.

Государственная лесная служба (далее ГСЛ) была учреждена в 1907 г. Ей предшествовал так называемый "датский период", во время которого были ограждены березовые леса в нескольких местах и проведены первые интродукционные опыты с древесными экзотами (*Pinus mugo*, *P. silvestris*, *P. cembra*, *P. aristata*, *Picea engelmannii*, *P. abies*, *Larix sibirica*, *L. decidua*), созданы три питомника.

В период 1908–1935 гг. эксперименты с экзотическими видами были приостановлены и все внимание было сконцентрировано на сохранении и восстановлении коренных березовых лесов путем их ограждений. В 1930 г. была основана исландская лесная ассоциация.

Период 1935–1950 гг. характеризуется снова повышенным интересом к интродукции древесных экзотов. Были закуплены саженцы различных видов в Норвегии, запрашиваясь семена из регионов со сходным климатом, особое внимание при этом уделялось Юго-Восточной Аляске. Первый исландский директор ГСЛ Х. Бьярнасон совершает путешествие на Аляску и собирает там семена многих видов. Создание первых плантаций ситхинской ели относится к этому периоду. Контакты с СССР в этот период способствовали появлению в Исландии лиственницы сибирской и лиственницы Сукачева, однако регулярного снабжения семенами этих растений в этот период Исландии не удалось добиться.

С 1955 г. резко повысился общественный интерес к восстановлению лесов, организуется 30 лесных обществ в стране. Возрастает продукция питомников, она превышает 1 млн растений ежегодно. Главные культивируемые виды – береза пушистая из местной флоры, сосна обыкновенная, ель ситхинская и ель обыкновенная, лиственница сибирская. Исландцы различают отдельные подпериоды, условно называемые по доминирующему в интродукции виду.

1950–1960 гг. – период сосны (*Pinus silvestris*), которая вначале дала очень обнадеживающие результаты и была посажена по всей стране. Но в конце десятилетия плантации сосны стали сильно страдать от тли (*Pintus pini*) и в 1960 г. посадки сосны прекратились. В настоящее время она почти исчезла из посадок. Так был потерян десятилетний труд и в настоящее время интродукторы уже не испытывают по отношению к этому виду того оптимизма, что был вначале.

Период ситхинской ели (*Picea sitchensis*). Первые посадки ели были проведены в 1951 г. Уже в 1961 г. продукция питомников достигла 665 тыс. растений ежегодно, однако затем сильно упала из-за весенних морозов 1963 г. Начиная с 1970 г. питомники дают около 100–150 тыс. саженцев ежегодно.

Период обыкновенной ели (*Picea abies*). Этот вид ели был посажен на местах, считавшихся пригодными для ситхинской ели, в 1958 г. После 1963 г. климат ухудшился, и ель стала страдать при перезимовке. Тем не менее сегодня можно видеть большие площади, занятые этим видом, и внешне напоминающие леса Скандинавии.

Период сосны скрученной (*Pinus contorta*). Этот вид показал себя самым многообещающим во всех районах Исландии. Деревья, посаженные в 1960 г., сейчас в отличном состоянии, происходят они из Юго-Восточной Аляски.

Период лиственницы. В 1958 г. лиственница сибирская и лиственница Сукачева (*Larix sibirica*, *L. sukaczewii*) были посажены главным образом в Северной и Восточной Исландии. В целом европейская разновидность обнаружила большую приспособляемость. Поскольку обеспечения семенами из наиболее желаемых регионов СССР добиться не удалось, семена лиственницы получали из финских, норвежских и шведских садов. Сибирская лиственница сейчас самый обычный вид в Исландии.



Рис. 1. Самая старая в Исландии плантация лиственницы Сукачева в Галормстадуре (заложена в 1938 г., максимальная высота деревьев 18,5 м – 1991 г.)

Искусство исландцев по выращиванию саженцев производит впечатление хорошо налаженной индустрии. В питомниках и теплицах автоматически поддерживается необходимый режим, в поставляемых из северных стран специальных горшках для выращивания саженцев используется вулканическая пемза и торф. Все посадки обносятся изгородью для защиты от овец. Стоимость такой изгороди 2400 долларов за 1 км. Всего же из государственного бюджета ГИС получает порядка 600 тыс. долларов в год. Постоянный штат насчитывает 20 человек. Более 10 млн. деревьев выса-

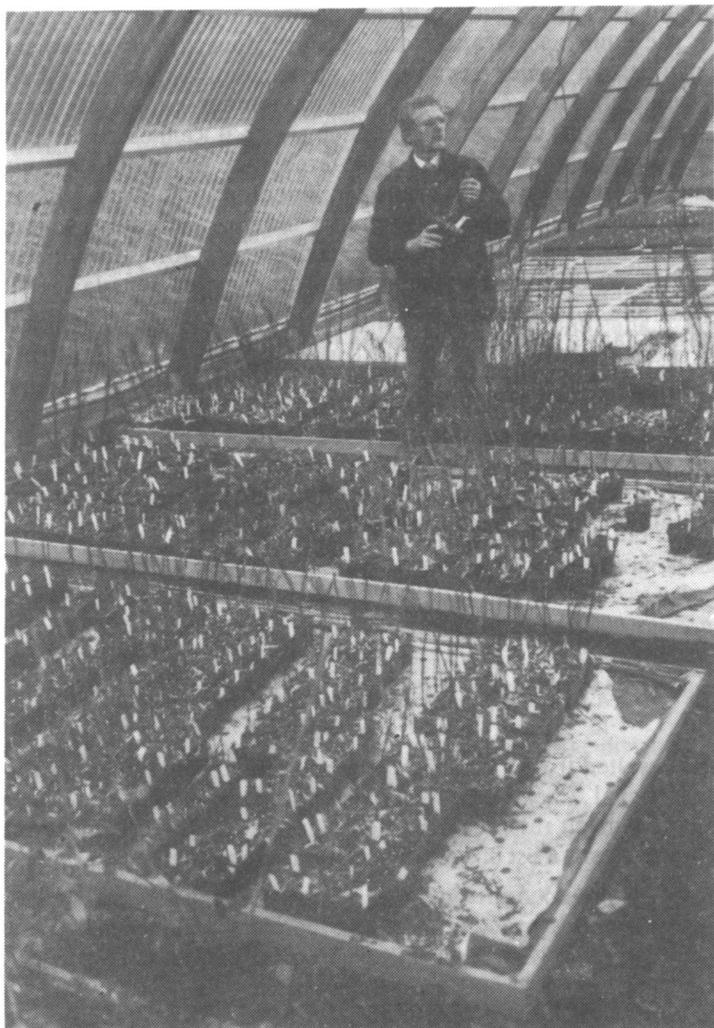


Рис. 2. Посадочный материал древесных растений из Магадана в Центре размножения растений в Рейкьявике

жено на площади 1900 га. Возглавляет в настоящее время ГЛС О. Лофтсон, увлеченный идеей восстановления лесов в Исландии.

Следует упомянуть и о частных садах. Они не содержат фруктовых и садовых деревьев, тем не менее их называют садами. Они возникают как миражи в бесплодной пустыне. Это настоящие оазисы из любовно ухоженных деревьев и кустарников, представителей флор самых разных регионов Земного шара, вплоть до Огненной Земли, которая, как известно, является природным аналогом Исландии. Ассортимент таких садов, несмотря на довольно высокую стоимость саженцев в питомниках, обычно насчитывает не один десяток видов. Очень любят исландцы комнатные растения, и нет домов, возле которых не было бы клумб и газонов из самых разных, подчас неожиданных для этих широт декоративных растений.

Всего более 100 древесных видов из более чем 600 местонахождений было испытано, но далеко не все выдержали испытание на прочность в "стране льда и огня".

Сейчас в Исландии идет эксперимент по введению в культуру с противоэрозионными целями видов растений из Магаданской области (рис. 2), впервые за всю историю Исландии собранных на нашей территории исландской экспедицией (В. Людвигсон, Й. Палсон, Т. Томасон) в августе 1989 г. Хочется надеяться, что их труд не пропадет даром и в будущем в этом списке найдут свое место и кедровый стланик, и чозения, и ива росяная и много других наших замечательных растений. Эти виды исландцы видели впервые, они вызвали у них настоящий восторг и большие надежды.

В заключение приводим список основных видов растений, используемых для создания лесов и для озеленения в городах и поселках. *Alnus incana* (Скандинавия), *A. sinuata* (Аляска), *Betula pubescens* (аборигенный), *Populus tremula* (аборигенный), *P. trichocarpa* (Аляска, 13–16,5 м высотой), *Salix caprea* (Скандинавия), *S. species* (Аляска и Скандинавия), *Abies lasiocarpa* (США, Канада, Аляска, достигает высоты 13 м), *Larix laricina* (Аляска), *L. sukaczewii* (Россия), *L. sibirica* (Сибирь, высота 11–15 м), *Picea abies* (Норвегия, максимальная высота 14 м), *P. engelmannii* (США и Канада, самые высокие деревья достигают 16,4 м высоты), *P. glauca* (Аляска), *P. x lutzii* (Аляска), *P. sitchensis* (Аляска, до 14 м высоты), *Pinus aristata* (США), *P. contorta* (Аляска и Канада, до 12,5 м высоты), *P. flexilis* (США), *P. uncinata* (Франция и Швейцария), *P. sibirica* (Сибирь, достигает высоты 12 м).

Институт биологических проблем Севера
ДВО РАН, Магадан

Summary

A.N. Berkutenko. Introduction of plants in relation to soil erosion in Iceland

The paper has resulted from a botanical excursion to Iceland visited by the author on an invitation of the National Research Council of Iceland. The paper offers a survey and insight into the history and current research activities in Iceland in the area of forestation and soil erosion control and presents a list of species used for these purposes.

УДК 061.75:58.006 (574.3)

© А.Н. Куприянов, 1993

БОТАНИЧЕСКОМУ САДУ В КАРАГАНДЕ 50 ЛЕТ

А.Н. Куприянов

Освоение природных богатств Центрального Казахстана в 30–40-х годах привело к возникновению новых промышленных центров: Караганда, Балхаш, Джезказган, Экибастуз. Наряду с первоочередными экономическими и социальными проблемами, встал вопрос о зеленом строительстве в нарождающихся промышленных центрах. В Караганде в 1939 г. была открыта станция ботанического сектора Казахстанского филиала Академии наук. Разработке научных основ озеленения Карагандинской области придавали очень большое значение и с 1942 г. ботанический сад становится основным опорным научно-исследовательским центром области по озеленению городов, поселков, организации в области плодового хозяйства и других отраслей растениеводства, входящих в функции ботанических садов. В 1948 г. его площадь была увеличена до 50 га. Наконец накануне войны 22 мая 1941 г. было утверждено положение о Карагандинском ботаническом саде.

Непросто складывалась судьба сада, поскольку первые годы его становления были годами Великой Отечественной войны. В это время штат ботанического сада состоял

из трех научных сотрудников и двух лаборантов. В 1948 г. в саду работало уже 6 научных сотрудников и заложена структура, которая прослеживается до настоящего времени: лаборатория дендрологии, лаборатория растительных ресурсов, лаборатория плодоводства и ягодоводства, декоративного цветоводства. В 1949 г. коллекции сада насчитывали свыше полутора тысяч таксонов.

В тематическом плане Казахстанского филиала АН СССР ботанической базе отводилась немаловажная задача скорейшего исследования флоры и растительности Центрального Казахстана и создание коллекции растений природной флоры. В этот период активную работу проводят Г.М. Потапов, П.И. Калякина, профессор П.П. Гильцендерер, М.А. Логвиненко. Именно им принадлежит заслуга в создании арборетума, коллекции травянистых растений природной флоры, гербария сада.

Второе рождение сада было связано со строительством нового лабораторного корпуса и фондовой оранжереи (1965 г.). К этому времени был создан новый дендрологический парк на площади 18 га, в настоящее время в нем произрастают растения 443 таксонов, а всего за 50 лет испытано свыше 1300 таксонов, рекомендовано для зеленого строительства 173 вида деревьев и кустарников.

Коллекция плодово-ягодных растений насчитывает 550 сортов яблони, груши, вишни, сливы, смородины, крыжовника, малины, земляники, облепихи. Постоянно происходит пополнение и обновление коллекции. В последние годы привлечено 268 сортов новейшей селекции.

Коллекция растений природной флоры насчитывает около 400 таксонов, в том числе 14 видов из Красной книги СССР. Начата работа по введению в культуру новых растений, содержащих биологически активные вещества терпеноидных классов органических соединений.

Коллекция декоративных растений открытого грунта насчитывает 730 таксонов, в том числе коллекции сортов ирисов, гладиолусов, пионов.

В фондовой оранжерее на площади 1100 м² выращиваются растения тропиков и субтропиков 710 таксонов. Проводятся большие исследования по созданию интерьеров в производственных помещениях.

В ботаническом саду собран гербарий растений природной флоры Центрального Казахстана, насчитывающий свыше 20 тыс. листов. Сотрудниками сада описано два новых вида – *Berberis karkaralensis* Kornilova et Potapov (в 1953 г.) и *Gypsophila rupestris* Kuprian (в 1989 г.).

Кроме решения традиционных проблем, связанных с интродукцией и акклиматизацией растений, ботанический сад работает над проблемами оптимизации окружающей среды средствами озеленения.

В 1962 г. на Карагандинском металлургическом комбинате А.С. Ситникова и О.Е. Степанова проводят исследования по подбору ассортимента растений для условий сильно загазованных промышленных территорий, выясняют механизмы устойчивости растений к различным вредным веществам.

Карагандинский ботанический сад одним из первых в стране (с 1972 г.) занимается биологической рекультивацией отвалов угольной промышленности. Крупномасштабные исследования ведутся в Карагандинском, Экибастузском, Шубаркольском угольных месторождениях. В частности, в Экибастузе научным сотрудником А.А. Жолтиковым в течение 10 лет испытывались 130 видов деревьев и кустарников. В результате этого создан опытно-промышленный питомник по выращиванию наиболее ценных растений, а ассортимент деревьев и кустарников, применяемых в зеленом строительстве, увеличился в несколько раз.

Занимаясь крупномасштабными научными исследованиями, ботанический сад выступает пропагандистом охраны растений.

Сотрудники сада подготовили и опубликовали Красную книгу Карагандинской области, в которую вошли 37 наиболее редких видов, ведут большую пропагандист-

скую работу среди учителей и учащихся по изучению и сохранению растительного мира.

Достижения ботанического сада неоднократно экспонировались на ВДНХ Казахской ССР и ВДНХ СССР и отмечены 7 серебряными и бронзовыми медалями.

Ботанический сад является учебной базой Карагандинского университета и педагогического института, а также других учебных заведений.

Ежегодно более 10 тыс. человек посещают ботанический сад с целью ознакомления с его уникальными коллекциями.

Карагандинский ботанический сад АН Казахстана

Summary

A.N. Kupriyanov. The 50th anniversary of the Karaganda Botanical Garden

The paper reviews the history of the Botanical Garden in Karaganda (Kazakhstan) and reveals the role it has been playing in the studies and development of the plant resources in Central Kazakhstan.

УДК 634.027+631.528(477.91)

© Е.И. Владимиров, Л.Н. Каменских, В.Г. Шатко, 1993

ПАРК КАРАДАГСКОЙ БИОСТАНЦИИ

Е.И. Владимиров, Л.Н. Каменских, В.Г. Шатко

Карадагская биостанция¹ расположена в Восточном Крыму на берегу Черного моря в 35 км к юго-западу от Феодосии, у подножия древневулканического массива Карадаг.

Станция была построена в 1907–1914 гг. приват-доцентом Московского университета Т.И. Вяземским на личные средства и задумана им как научный центр по изучению природы Восточного Крыма [1, 2]. Здесь были устроены биологические лаборатории по изучению моря, аквариум, музей, библиотека, разбит небольшой парк. Уникальная библиотека станции, большая часть которой собрана еще Т.И. Вяземским – страстным библиофилом, насчитывает в настоящее время свыше 60 000 томов. Основу ее составляют издания по всем отраслям биологии. Гордостью библиотеки являются полные собрания сочинений Линнея, Бюффона, Кювье, Ламарка, Дарвина, Тимирязева, Геккеля, Гертвига, Пастера, Брэма, Сеченова, Павлова, Холодного, Берга и др., полные собрания мемуаров Британского королевского общества со дня его основания (1666 г.), Французской и Российской академий наук (также с XVII века), книги по астрономии, географии, истории, океанографии, геологии, археологии, богатейшие атласы, обширная коллекция карт, всевозможные издания справочного характера. Библиотека, имеющая подобное собрание литературы, вполне может обслуживать такое широко задуманное учреждение, как Карадагская научная станция.

Территория, на которой расположена биостанция и парк, находится в самом устье Карадагской долины (урочище Карагач-Кабурга), хорошо защищенном окружающими горами и открытым в сторону моря. Такое местоположение обусловило своеобразие планировки и восприятия парка в соответствии с естественными террасами релье-

¹Официальное название – Карадагский филиал Института биологии южных морей им. А.О. Ковалевского АН Украины.

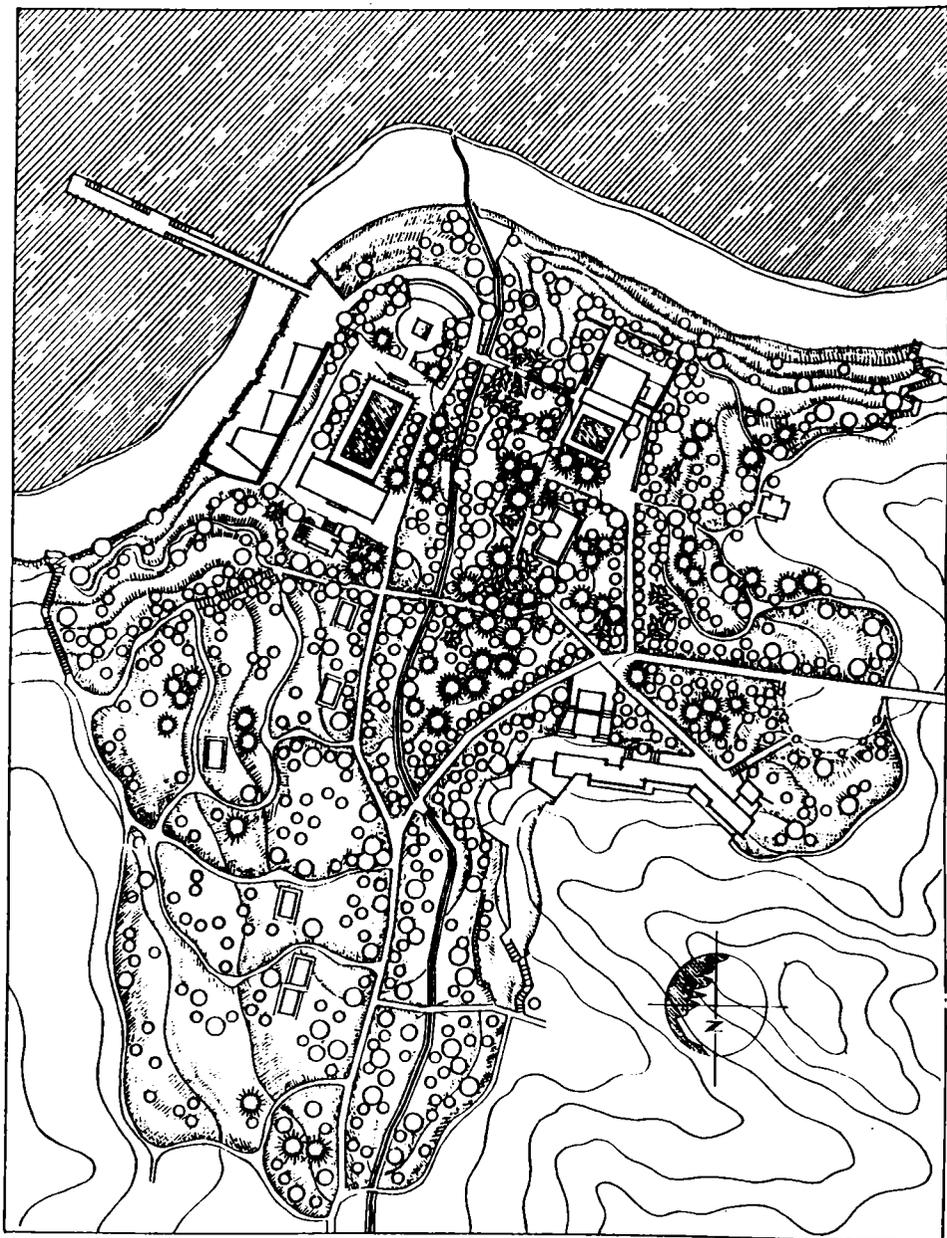


Рис. 1. План парка Карадагской биостанции

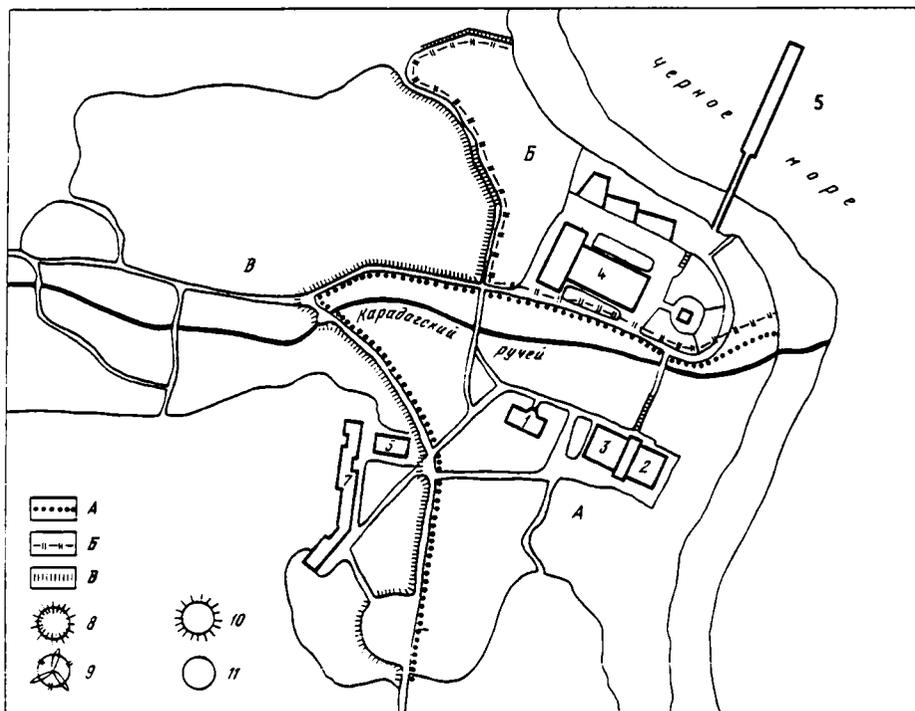


Рис. 2. Условные обозначения: А — историческое ядро, Б — новая территория, В — усадебные земли (заняты в основном плодовыми культурами); 1 — административный корпус и библиотека, 2 — лабораторный корпус, 3 — малый океанарий, 4 — океанарий (новое здание), 5 — причал, 6 — музей заповедника, 7 — научно-административный корпус, 8 — сосна, 9 — кедр, 10 — пихта, 11 — другие древесные породы

фа, поднимающимися от морского берега и образующими неширокий амфитеатр.

Карадагский ручей, текущий с севера на юг по Карадагской долине, рассекает парк на две примерно равные части (рис. 1). Система дорожек, подпорные стенки, лестницы ограничивают 38 основных куртин парка (рис. 1, 2), которые, несмотря на небольшие размеры, отличаются друг от друга благодаря разнообразию растений, их сочетаниям, а также положению в рельефе.

В настоящее время в парке площадью 3 га насчитывается более 100 видов древесных растений, относящихся более чем к 80 родам и 40 семействам. Аборигенные деревья и кустарники здесь удачно сочетаются с экзотами. Достоверно известно, что некоторые деревья крымской флоры произрастали на этой территории еще до закладки парка, например, *Pistacia mutica*.

Основу парка составляют деревья, посаженные в начале нынешнего века и достигшие к настоящему времени почти столетнего возраста (*Pistacia mutica*, *Pinus pithyusa*, *P. pallasiana*).

За последние годы в парке посажены такие экзоты, как *Ginkgo biloba*, *Arbutus andrachne*, *Sequoiadendron giganteum*, *Magnolia grandiflora*, *Cedrus deodara* и др.

Дорожки в старой (исторической) части парка обсажены *Buxus sempervirens*, *Syringa vulgaris*, *Platycladus orientalis*, из других кустарников следует упомянуть *Mahonia aquifolia*, *Pyracantha coccinea*, *Crataegus monogyna*, *Spartium junceum*, *Cotinus coggygria*, *Viburnum fruticosum*, *Hibiscus syriacus*, *Ligustrum ovalifolium*. В качестве цветочного оформления на открытых участках куртин и газонах, а также у зданий высажены сортовые розы, нарциссы, тюльпаны, ирисы, а из представителей аборигенной флоры *Galanthus*



Рис. 3. В старой части парка

А, Б – у административного здания, В – начало кипарисовой аллеи, Г – группа деревьев кедра гималайского

plicatus, *Primula vulgaris*, *Scilla bifolia*, *Arabis caucasica*; из почвопокровных – *Vinca minor* и *Hedera taurica*.

У старого здания океанария на естественном, довольно крутом щебнистом склоне устроена небольшая экспозиция декоративных травянистых растений Карадага. Здесь можно видеть *Paeonia daurica*, *Adonis vernalis*, *Veronica multifida*, *Anthemis tranzschelliana*, *Hedysarum candidum*, *Eremurus jungei*, *Alyssum tortuosum*, *Tulipa schrenkii*, *Euphorbia myrsinites*, *Linum austriacum* и др.

Наибольшее впечатление производит старая часть парка, расположенная у административного здания биостанции и старого океанария (рис. 3). Она включает кипарисо-



Рис. 3 (продолжение)



B

Рис. 3 (продолжение)



Рис. 3 (окончание)

вую аллею, небольшой розарий, каменистую горку и 16 куртин наиболее старых насаждений. Среди них два замечательных экземпляра *Pinus pithyusa*, *Cedrus deodara*, *Abies alba*, *Salix babilonica*, *Crataegus monogyna*, *Ailanthus altissima*, *Exochorda albertii*, *Wisteria sinensis*, *Trachycarpus fortunea*, *Quercus pubescens*, *Ginkgo biloba*, *Taxus baccata*, *Euonymus japonica*, *Koelreuteria paniculata* и др.

После постройки нового здания океанария в части парка, окружающей его, были посажены *Platanus orientalis*, *Albizia julibrissin*, *Laburnum anagyroides*, *Tamarix tetrandra*, *Cedrus deodara*, *Aesculus hippocastanum*, *Vupleurum fruticosum*, у входа в океанарий на открытой площадке с видом на море разбит небольшой розарий.

В 1976 г. под руководством Л.И. Рубцова была проведена реконструкция насаждений парка, удален самосев древесных растений, снижавший декоративность парка и мешавший восприятию лучших старых деревьев, служащих его композиционной основой. Проведены посадки роз, реконструированы и реставрированы бордюры из *Buxus* и *Syringa* в старой части, а также на почвенный покров из *Vinca* и *Hedera*.

Рекреационная нагрузка на парк год от года увеличивается. Так, известно, что в 60-е годы только музей биостанции посещали более 6000 человек в год [1]. После организации Карадагского государственного заповедника (в 1979 г.), возобновления работы музея, экскурсий в океанарий и на территорию заповедника, нагрузка на парк чрезвычайно возросла: за период май-сентябрь через территорию парка проходит 20 000 экскурсантов. В связи с этим более остро встает проблема сохранения парка, представляющего несомненную ценность как объекта истории, культуры, своеобразного ботанического памятника этого уголка Крыма.

Парк биостанции может быть отнесен к "паркам усадебного типа" [3], как исторически сложившийся при загородной усадьбе. Помимо художественной и ботанической ценности он имеет и безусловное историческое, мемориальное значение, так как связан с именами таких выдающихся деятелей науки и культуры, как Т.И. Вяземский, М.А. Волошин, Н.А.Маркс, С.Я. Елпатьевский, А.Ф. Слудский (первый директор

Биостанции) и др. Если же учесть, что в Юго-Восточном Крыму от Алушты до Феодосии старых парков почти нет, значение парка Карадагской биостанции возрастает, а его сохранение (с приданием статуса "парка-памятника") становится делом большой важности.

Список древесных растений парка Карадагской биостанции

Вид	Число экземпляров, шт.	Примерный возраст, лет	Вид	Число экземпляров, шт.	Примерный возраст, лет
1	2	3	1	2	3
Ginkgoaceae			Ulmaceae		
<i>Ginkgo biloba</i> L.	4	15	<i>Ulmus carpiniifolia</i> G. Suckow	7	15-25
Taxaceae			Moraceae		
<i>Taxus baccata</i> L.	4	15	<i>Ficus carica</i> L.	5	7
Taxodiaceae			<i>Maclura pomifera</i> (Rafin.) Sneid.	2	5
<i>Sequoiadendron giganteum</i> Lindl.	2	15	<i>Morus alba</i> L.	5	15-45
Pinaceae			Fagaceae		
<i>Abies alba</i> Mill.*	2	55	<i>Aesculus carnea</i> Hayne	1	12
<i>A. cephalonica</i> Loud.	2	13	<i>A. hippocastanum</i> L.	11	7-20
<i>A. sibirica</i> Ledeb.*	1	55	<i>Quercus pubescens</i> Willd.	7	20-50
<i>Cedrus deodara</i> (D. Don) G. Don fil.	16	7-55	Betulaceae		
<i>C. libani</i> A. Rich.	6	13-60	<i>Betula pendula</i> Roth	3	20
<i>Picea sitchensis</i> Carr.	1	55	Juglandaceae		
<i>Pinus strobus</i> L.	1	75	<i>Juglans nigra</i> L.	5	50
<i>P. pallasiana</i> D. Don	31	20-70	<i>J. regia</i> L.	4	20
<i>P. pinea</i> L.	3	3	Tamaricaceae		
<i>P. pityusa</i> Stev.	27	20-75	<i>Tamarix tetrandra</i> Pall. ex Bieb.	90	5-20
Cupressaceae			<i>T. ramosissima</i> Ledeb.		
<i>Cupressus arisonica</i> Greene	20	14	Salicaceae		
<i>C. sempervirens</i> var. <i>pyramidalis</i> Targ	180	7-45	<i>Populus bolleana</i> Lauche	15	12-40
<i>C.s.</i> var. <i>horizontalis</i> Mill.		12-50	<i>Salix babylonica</i> L.	1	15
<i>Juniperus excelsa</i> Bieb.	1	55	Ericaceae		
<i>J. virginiana</i> L.	3	25	<i>Arbutus andrachne</i> L.	3	12
<i>J. communis</i> L.	1	15	Malvaceae		
<i>Platycladus orientalis</i> (L.) Franco	160	15-25	<i>Hibiscus syriacus</i> L.*	10	15
Magnoliaceae			Rosaceae		
<i>Magnolia grandiflora</i> L.	1	12	<i>Amygdalus communis</i> L.		
Lauraceae			<i>Armeniaca vulgaris</i> Lam.		
<i>Laurus nobilis</i> L.	1	15	<i>Cerasus vulgaris</i> Mill.		
<i>Laurocerasus officinalis</i> Roem.	2	10	<i>Chaenomeles japonica</i> (Thunb.) Lindl.	3	12
Berberidaceae			<i>Cotoneaster buxifolia</i> Wall.	3	10
<i>Mahonia aquifolia</i> Nutt.		20	<i>C. horizontalis</i> DCne.	5	10
Platanaceae			<i>C. salicifolius</i> Franch	3	10
<i>Platanus orientalis</i> L.	3	25	<i>Crataegus monogyna</i> Jacq. 'Roseo-plena'	2	35

1	2	3	1	2	3
<i>Cr. karadaghensis</i> Pojark.	3	20-50	<i>Fraxinus excelsior</i> L.*	25	30
<i>Cr. sanguinea</i> Pall.	2	15	<i>Ligustrum ovalifolium</i> Hassk.	4	20
<i>Cr. tauricus</i> Pojark.	5	15	<i>L. vulgare</i> L.	5	15
<i>Exochorda alberti</i> Regel	4	15-45	<i>Philadelphus coronarius</i> L.	2	20
<i>Malus domestica</i> Borkh.			<i>Ph. caucasicus</i> Koechne	2	20
<i>Padus racemosa</i> (Lam.) Geleb.	1	15	<i>Syringa vulgaris</i> L.		20
<i>Prunus divaricata</i> Ledeb.					
<i>P. spinosa</i> L.	5	15	Agavaceae		
<i>Pyracantha angustifolia</i> (Franch) Schneid.	2	20	<i>Yucca flaccida</i> var. <i>glaucescens</i> Trel.	6	20
<i>P. coccinea</i> (L.) Roem.	1	20			
<i>Pyrus elaeagnifolia</i> Pall.	20	20-30	Elaeagnaceae		
<i>Rhodotypus kerrioides</i> Siebold et Zucc	1	12	<i>Elaeagnus angustifolia</i> L.	10	10-20
<i>Rosa canina</i> L.	2	10	<i>Hippophaë rhamnoides</i> L.	6	12
<i>R. corymbifera</i> Borkh.	3	10			
<i>Rubus tauricus</i> L.	5	18	Caprifoliaceae		
<i>Spiraea bumalda</i> Burv.	5	7-10	<i>Lonicera caprifolium</i> L.	1	20
<i>S. hamaedryfolia</i>	3	7-10	<i>L. tatarica</i> L.	1	20
<i>S. vanhouttei</i> (Briot) zbl.	3	7-10	<i>Viburnum opulus</i> L. 'Roseum'	1	15
			<i>V. rhytidophyllum</i> Hemsl.	4	15-20
Fabaceae			Palmae		
<i>Albizia julibrissin</i> Durazz	10	12-20	<i>Trachycarpus fortunea</i> H. Wendl.	5	12-15
<i>Cercis siliquastrum</i> L.*	12	5-20			
<i>Gleditsia triacanthos</i> L.*	2	50	Buxaceae		
<i>Laburnum anagyroides</i> Medik	4	20	<i>Buxus sempervirens</i> L.		15-20
<i>Robinia pseudacacia</i> L.	16	10-50			
<i>Sophora japonica</i> L.*	12	50	Bignoniaceae		
<i>Spartium junceum</i> L.*	12	25	<i>Catalpa speciosa</i> (Warder ex Barney) Warder ex Engelm.	6	12-15
<i>Wisteria sinensis</i> Sims.	2	50	<i>Campsis radicans</i> (L.) Seem.	1	20
Punicaceae			Sapindaceae		
<i>Punica granatum</i> L.	4	10	<i>Koelreuteria paniculata</i> Laxm.*		20-40
Anacardiaceae			Apiaceae		
<i>Cotinus coggygria</i> Scop.*	1	20	<i>Bupleurum fruticosum</i> L.		15-20
<i>Pistacia mutica</i> Fisch. et Mey.*	31	75-150			
			Cactaceae		
Simaroubaceae			<i>Opuntia humifusa</i> Raf.		
<i>Ailanthus altissima</i> (Mill.) Swingle*	22	40			
			Lamiaceae		
Araliaceae			<i>Lavandula spica</i> L.	5	5
<i>Hedera taurica</i> Carr.		30			
			Solanaceae		
Celastraceae			<i>Lycium barbarum</i> L.	2	10
<i>Euonymus japonica</i> L.	10	30			
			Loganiaceae		
Aceraceae			<i>Buddleia davidii</i> Franch	7	15-20
<i>Acer campestre</i> L.*	1				
<i>A. pseudoplatanus</i> L.	3	15	Cornaceae		
			<i>Aucuba japonica</i> Thunb.	1	7
Oleaceae					
<i>Forsythia intermedia</i> Zab.	20	3			

*Размножаются самосевом.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Карадагская биологическая станция // Смирнов А.Н., Котов М.И., Пузанов И.И. и др. Карадаг: Научно-популярные очерки. Киев: Изд-во АН УССР, 1959. С. 94–101.
2. Михаленок Д.К. Т.И. Вяземский — основатель Карадагской станции // Природа. 1989. № 11. С. 126–128.
3. Вергунов А.П., Горохов В.А. Русские сады и парки. М.: Наука, 1988. 415 с.

Карадагский филиал Института биологии южных морей им. А.О. Ковалевского АН Украины, Крым, пос. Курортное

Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, Москва

Summary

**E.I. Vladimirov, L.N. Kamenskiich, V.G. Schatko.
The park of Karadag Biological Station**

This paper is devoted to the history of a park laid out at the Karadag Biological Station in the Eastern Crimea. Various aspects concerning its botanical and memorial value are considered. The authors present a list of woody plants grown in the park. It includes more than 100 species, 80 genera, 40 families. The authors point out the necessity to preserve the park as a state protected memorial.

УДК 65.012.63

В СОВЕТЕ БОТАНИЧЕСКИХ САДОВ СЕВЕРНОГО КАВКАЗА

А.С. Демидов, Л.П. Вавилова

В 1993 г. в рамках работы Совета ботанических садов Северокавказского региона было проведено два совещания.

Первое – Международная научная конференция “Экологические проблемы интродукции на современном этапе: вопросы теории и практики” – состоялось с 14 по 17 сентября в Краснодаре на базе Кубанского государственного аграрного университета.

В работе конференции приняло участие 67 специалистов из ботанических садов, университетов, научно-исследовательских и растениеводческих учреждений из 19 городов Российской Федерации, Казахстана и Таджикистана.

С приветствиями в адрес участников конференции выступили заместитель главы администрации Краснодарского края, председатель Краснодарского краевого комитета охраны окружающей среды и природных ресурсов П.А. Половинко и проректор по научной работе Кубанского госагроуниверситета профессор Ю.Д. Северин.

По плану работы конференции было сделано 49 докладов, посвященных различным аспектам интродукции растений открытого и закрытого грунта, теоретическим и экологическим вопросам.

Значительное место в докладах было отведено интродукции растений, накапливающих в различных органах биологически активные вещества (шиповник, крыжовник, калина, боярышник, рябина, кизил, ирга, жимолость, курильский чай и др. культуры). Сотрудники кафедры ботаники и экологии Кубанского госагроуниверситета представили свои доклады непосредственно на экспозициях и коллекциях ботанического сада.

По материалам конференции издан информационный сборник, в котором представлены 214 тезисов и статей специалистов в области экологии интродуцентов из России, Белоруси, Украины, Молдовы, Азербайджана, Казахстана, Узбекистана, Таджикистана и Пакистана [1].

Участники совещания ознакомились с экспозициями ботанического сада КГАУ, который основан в 1957 г. на площади 73 га и представлен коллекциями хвойных (80 видов, 16 родов), лиственных пород (более 1000 видов из Японии, Китая, Северной Америки, Крыма, Кавказа, Дальнего Востока и Средней Азии) и тропических и субтропических растений (3 оранжереи, более 300 видов из 68 семейств) [2]. Отмечено также хорошее состояние Гербария и высокий научный и методический уровень организации исследований в области экологии, ботаники и интродукции растений, проводимых в Кубанском госагроуниверситете сотрудниками кафедры ботаники и экологии и ботанического сада (зав. кафедрой проф. И.С. Белюченко). Участники совещания совершили ботаническую экскурсию и ознакомились с горной и прибрежной растительностью Краснодарского края.

Участники выразили глубокую благодарность ректорату, сотрудникам кафедры ботаники и экологии КГАУ за хорошую организацию и четкое проведение Международной конференции.

Всероссийское совещание "Использование формового разнообразия ареалогических, экологических, ценологических и культурных особенностей интродуцентов в ботанических коллекциях и озеленении" прошло с 28 по 30 сентября в Сочи на базе ботанического сада "Белые ночи".

В работе этого совещания приняло участие 65 специалистов из различных регионов России – Сибири, Урала, Поволжья, Центрального Черноземья, Северного Кавказа, а также из Москвы и Санкт-Петербурга. Заслушано 27 докладов, посвященных формовому разнообразию различных систематических групп растений, как интродуцентов, так и видов местной флоры; вопросам их эффективного использования в формировании ботанических коллекций, в зеленом строительстве, охране и рациональному использованию растительных ресурсов, а также оптимизации фитоландшафтной ситуации в урбанизированных районах.

Оргкомитет издал тезисы докладов участников совещания (92 тезиса 117 авторов) [3] и организовал ботанические экскурсии по старинным паркам окрестностей Сочи (Сочинский дендрарий, бывшая усадьба А.Н. Краснова и др.). Особый интерес участников совещания вызвала экскурсия по ботаническому саду "Белые ночи". Дендропарк состоит из собственно дендропарка площадью 7,5 га и лесопарковой зоны, занимающей горный отрог, площадью 5 га. В нем представлены растения субтропических и умеренных областей Земного шара: из Японии, Мексики, Средиземноморья, Новой Зеландии, Австралии, Чили, Китая, Калифорнии, Гималайских гор, Канарских островов и других регионов. Около 60 видов нигде более в открытом грунте нашей страны не встречаются, а для 123 видов – дендропарк самое северное среди стран СНГ место произрастания. Основную массу растений составляют вечнозеленые лиственные деревья и кустарники, также многочисленны хвойные, многолиан, пальмы представлены 21 видом, разнообразны бамбуки и суккуленты. В изданном путеводителе по ботаническому саду "Белые ночи" приведены сведения о 387 видах и культурах, принадлежащих к 212 родам 101 семейства. Это четвертая часть видового состава всех коллекций Сада [4].

Участники выразили благодарность организаторам и спонсорам этого важного мероприятия – ботаническому саду и пансионату "Белые ночи", совхозу "Гиацинтовский" и ботаническому саду "Нива Ставрополя".

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Сборник материалов Междунар. науч. конф. "Экологические проблемы интродукции растений на современном этапе: вопросы теории и практики". Краснодар: КГАУ, 1993. Ч. 1. С. 1—377; ч. 2. С. 378—699.
2. Адаменко Е.А. и др. Флористическое богатство дендрария им. И.С. Косенко. Краснодар: КГАУ, 1992. 37 с.
3. Бюллетень ботанического сада "Белые ночи": Материалы Всерос. совещ. "Использование формового разнообразия ареалогических, экологических, ценологических и культивируемых особенностей интродуцентов в ботанических коллекциях и озеленении". Сочи, 1993. 160 с.
4. Дендропарк "Белые ночи". Сочи. 1989. 64 с.

Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, Москва

Summary

Demidov A.S., Vavilova L.P.
In Council of the botanical gardens
of the Northern Caucasus

In September 1993 a meeting was held in Krasnodar on "The ecological problems of introduction, theory and practice", and another meeting was held in Sochi on "Using of introduction plants in botanical gardens and in landscape and shade gardening".

УДК 58:061.75

СЛОВО ОБ Н.А. АВРОРИНЕ

4 июня 1991 г. после тяжелой и продолжительной болезни ушел из жизни Николай Александрович Аврорин, доктор биологических наук, профессор, основатель и первый директор Полярно-альпийского ботанического сада. Случилось это в Ленинграде, через месяц после кончины его жены – Людмилы Яковлевны Аврориной, верной соратницы и доброго гения во всех его делах.

Родился Николай Андреевич 30 октября 1906 г. в Тамбове, в семье преподавателя литературы. Уже в школьные годы он, по свидетельству бывшего одноклассника, а затем известного писателя Николая Вирты, отличался от сверстников серьезностью и целеустремленностью, а главной чертой его характера, сохранившейся и в зрелые годы, было умение доводить начатое до конца. Тогда же зародилась у него и любовь к ботанике.

В 1931 г. Николай Александрович окончил Ленинградский университет как геоботаник и ботанико-географ. В научную работу он включился еще в студенческие годы: исследовал растительность Каменной степи Воронежской обл. (1927 г.), Амурской обл. (1928 г.), Алтая (1929 г.), Тамбовской обл. (1930–1931 гг). Гербарий, собранный им в этих экспедициях, хранится в Ботаническом институте им. В.Л. Комарова и в Лесотехнической академии им. С.М. Кирова. В феврале 1931 г. он выступает на конференции по подготовке многотомной "Флоры СССР" с идеей планомерного изучения полезных свойств каждого отечественного вида растений. Идея поддержки не нашла, но энтузиазм старшекурсника был замечен. И когда весной в Академии наук СССР встал вопрос, кому поручить завершение ботанических исследований Хибинских гор, прерванных гибелью профессора С.С. Ганешина в 1930 г., выбор пал на него, 25-летнего выпускника географического факультета.

Позднее Аврорин не раз вспоминал, что ехал в Хибиногорск с мыслью завершить порученное дело и вернуться в среднюю полосу. Да и местная природа вначале показалась ему такой бедной и мало интересной, что он написал жене: "на Крайнем Севере – первый и последний раз, ботанику здесь делать нечего..." И проработал в Хибинах без малого 30 лет.

Судя по всему, виной тому был случай: когда Николай Александрович со своим коллегой-студентом Ю.П. Юдиным (из них двоих и состоял ботанический отряд Кольской комплексной экспедиции АН СССР в сезон 1931 г.) высадили в ящики некоторые из наиболее интересных местных растений – камнеломки, маки, бесстебельную смолевку, стелющуюся азалию, насекомоядные жирянки и другие незнакомые жителям средних широт виды, и разместили их на полуостровке озера Малый Вудъявр близ Горной станции АН СССР, широко известной как "Тизтта", кто-то в шутку назвал созданный им демонстрационный уголок ботаническим садом. И родилась идея создать в Хибинских горах первый в мире Полярный ботанический сад [1].

И Сад был создан, и стал главным делом всей жизни его создателя, всемирно известным центром ботанической и почвенной науки на Крайнем Севере.

Последующие 29 лет Н.А. Аврорин был бессменным директором Сада, неутомимо создавал его уникальный коллекционный фонд, в том числе и в результате личных экспедиционных поездок на Кавказ, в горы Средней Азии и Южной Сибири, на Дальний Восток, остров Сахалин, в Якутию и на Чукотку. Уже само по себе создание Сада за Полярным кругом было настоящим подвигом¹, последующие научные работы Николая Александровича стали классическими для ботаников-интродукторов страны. Его монография "Переселение растений на Полярный север" [2] до сих пор остается одной из наиболее часто цитируемых публикаций в исследованиях по интродукции и акклиматизации растений.

Следует отметить, что часть научного наследия Н.А. Аврорина осталась в рукописях, хранящихся в фондах Полярного сада, которому по завещанию Николая Александровича переданы его личные архив и научная библиотека.

Значителен вклад Николая Александровича в познание и обогащение растительных ресурсов Крайнего Севера. Он был создателем первого в мировой практике заполярного ассортимента растений для озеленения, организатором и одним из авторов фундаментальной пятитомной "Флоры Мурманской области" [3].

В годы Великой Отечественной войны Николай Александрович вместе с небольшой группой сотрудников был оставлен в прифронтовой Мурманской области с задачей сохранить коллекционные фонды растений и оказывать помощь военным частям и госпиталям витаминами, лекарственными и пищевыми растениями². Эта работа тогда была приравнена к боевому заданию, и за успешное его выполнение сотрудники Сада получили боевые награды. Сам Николай Александрович был награжден орденом Красной Звезды и медалями "За оборону Советского Заполярья" и "За доблестный труд в Великой Отечественной войне 1941–1945 гг."

С августа 1960 г. по июль 1970 г. (до своей тяжелой болезни) Николай Александрович возглавлял Ботанический сад БИН АН СССР в Ленинграде, там же в последующие десять лет он работал старшим научным сотрудником, оставаясь все эти годы руководителем и консультантом интродукционных исследований Полярно-альпийского сада, научным редактором его изданий.

Значительна роль Николая Александровича в становлении и развитии сети ботанических садов всей нашей страны. Он был одним из членов – организаторов Совета ботанических садов СССР. С его именем связано создание ботанических садов в Якутске, Сыктывкаре и Вьетнаме³. Как ученый он создал свою школу, воспитав целую плеяду отечественных интродукторов.

Николай Александрович был не только крупным ученым и организатором ботанической науки. Это был образованнейший человек своего времени, человек высокой культуры и широких познаний. Охотно выступал с лекциями в различных аудиториях. Любил душевные русские песни, особенно на слова Н.А. Некрасова, играл в самодеятельных спектаклях, писал неплохие стихи, а в 20-е годы, очарованный древнерусской повестью "Слово о полку Игореве", первым из поэтов советского времени сделал ее поэтическое переложение, и лишь исключительная скромность автора помешала публикации этих небезынересных стихотворных опытов (Н.А. Заболоцкий и Н.И. Рыленков приетупили к своим поэтическим пересказам "Слова" только в 1938 г.).

¹ За создание Сада Н.А. Аврорину была присуждена ученая степень кандидата биологических наук без защиты диссертации.

² Все другие подразделения Кольской базы АН СССР были эвакуированы в Сыктывкар.

³ За работу во Вьетнаме Н.А. Аврорин удостоен медали Хо Ши-мина.

По своему воспитанию, исключительной деликатности в общении с окружающими его людьми Н.А. Аврорин был образцом подлинно русского интеллигента, а для нас, его учеников и последователей, он всегда был и останется живым и светлым примером истинного энтузиазма, научной добросовестности и скромности, примером настоящего человека и в науке и в жизни.

Г.Н. Андреев

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Аврорин Н.А. Юность полярного сада // Хибинские клады. Л.: Лениздат, 1972. С. 165.
2. Аврорин Н.А. Переселение растений на полярный Север. М.;Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 286 с.
3. Флора Мурманской области. М.; Л.: Изд-во АН СССР, Наука, 1953–1966. Вып. 1–5.

Summary

A funeral oration in commemoration of N.A. Avrorin (by G.N. Andreev)

The obituary notice features an eminent botanist, the founder and the first director of the Polar-Alpine Botanical Garden-Institute (Murmansk), professor N.A. Avrorin.

СОДЕРЖАНИЕ

ИНТРОДУКЦИЯ И АККЛИМАТИЗАЦИЯ

<i>Воронина Е.П.</i> Интродукция лаванды в Главном ботаническом саду РАН	3
<i>Искендеров Э.О.</i> Оценка перспективности интродукции некоторых редких и исчезающих древесных видов Кавказа в условиях Апшерона	8
<i>Долгачева В.С.</i> Динамика урожайности облепихи селекции МГУ за 1985—1990 гг.	11
<i>Крамаренко Л.А.</i> Развитие абрикосов, размноженных <i>in vitro</i> , в открытом грунте	15
<i>Петушкова Т.А.</i> Цветение и плодоношение сингониума ноголистного в оранжерее ботанического сада Ростовского университета	25

ФЛОРИСТИКА И СИСТЕМАТИКА

<i>Майтулина Ю.К.</i> К систематике смородины секции <i>Symphocalyx</i>	30
<i>Ворошилов В.Н., Макаров В.В., Шеверева Н.А.</i> <i>Aconitum jaluense</i> на российском Дальнем Востоке	41
<i>Колаковский А.А.</i> Горные системы Западной Евразии как крупнейший центр эволюции колокольчиковых	44
<i>Клинкова Г.Ю.</i> К систематике узколистных рдестов sect. <i>Graminifolii</i> Нижнего Поволжья	47
<i>Фролов В.Д.</i> Значение признаков вегетативных органов во внутривидовой систематике ели аянской	51
<i>Мосякин С.Н., Бочкин В.Д.</i> Североамериканские адвентивные виды <i>Echinochloa</i> во флорах Украины и России	56
<i>Хохряков А.П., Жмылев П.Ю.</i> По поводу обработки рода <i>Saxifraga</i> L. во "Флоре советского Дальнего Востока"	61

АНАТОМИЯ, МОРФОЛОГИЯ

<i>Паеленко Е.П.</i> Особенности покровной ткани листа межвидовых гибридов лука в связи с устойчивостью к пероноспорозу	65
<i>Тимонин А.К., Озерова Л.В.</i> О ложнобифациальных листьях <i>Senecio jergens</i>	72
<i>Ворончихин В.В.</i> Ультраструктура семенной кожуры у представителей родов <i>Glucurthiza</i> и <i>Meristotropis</i>	78
<i>Крысьев М.Т.</i> Рентгенографическое изучение привойных почек	88
<i>Мазуренко М.Т., Хохрякова О.А.</i> Онтогенез проломника Куваева с Колымского нагорья	96

ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ

<i>Соколова С.М., Ловкова М.Я., Бузук Г.Н., Шелепова О.В., Шураева В.Н., Сафронова Л.М.</i> Об алколоидности лилейных	101
<i>Старчук Н.О., Кириченко Е.Б., Масикевич Ю.Г.</i> Элементный состав корневищ родиолы розовой и ее корнеобитаемого слоя в Карпатах	106
<i>Сахорова С.Г.</i> Фотопериодическое воздействие на однолетние саженцы рододендрона кэтевбинского	109
<i>Кириченко Е.Б., Мартынов О.Л.</i> Корреляционные отношения между пигментным потенциалом генеративных органов и массой зерна у исходных форм и гибридов тритикале	114

ОЗЕЛЕНЕНИЕ, ЦВЕТОВОДСТВО

<i>Куликов Г.В., Улейская Л.И.</i> О классификации пестролистных форм древесных растений	122
<i>Байкова Е.В.</i> Особенности безрассадной и рассадной культуры декоративных однолетников в лесостепной зоне Западной Сибири	130

<i>Полякова Г.А., Рогов Р.А., Швецов А.Н.</i> Современное состояние газонов старинных усадебных парков окрестностей Москвы и Санкт-Петербурга	136
---	-----

СЕМЕНОВЕДЕНИЕ

<i>Семенова Г.П.</i> Плоды и семена фиалки надрезанной	140
<i>Тарбаева В.М.</i> Строение семян и семенных покровов у трех видов тисса	145

ОТДАЛЕННАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ, ГЕНЕТИКА

<i>Любимова В.Ф., Доробеева Л.В., Иванова Т.Н.</i> Создание нового вида пшеницы <i>Triticum durum</i> Lub.	151
<i>Ахмедова М.М.</i> Некоторые особенности мутационного процесса при лазерном воздействии на хлопчатник	161

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

<i>Якушина Э.И.</i> Рецензия на книгу "Экологические принципы создания и защиты зеленых насаждений"	169
<i>Некрасов В.И.</i> Рецензия на книгу "Интродукция растений в Сибири"	172

ИНФОРМАЦИЯ

<i>Беркутенок А.Н.</i> Интродукция растений и борьба с эрозией почв в Исландии	177
<i>Куприянов А.Н.</i> Ботаническому саду в Караганде — 50 лет	182
<i>Владимиров Б.И., Каменских Л.Н., Шатко В.Г.</i> Парк Карадагской биостанции	184
<i>Демидов А.С., Вавилова Л.П.</i> В Совете ботанических садов Северного Кавказа	193

ПОТЕРИ НАУКИ

Слово об <i>Н.А. Аврорине</i>	196
---	-----

CONTENTS

INTRODUCTION AND ACCLIMATISATION

<i>Voronina E.P.</i> Introduction of <i>Lavandula vera</i> into cultivation in the Main Botanical Garden of Russian Academy of Sciences.	3
<i>Iskenderov A.O.</i> The assessment of the potential of some rare and threatened caucasian woody species for plant introduction in the Apsheron peninsular	8
<i>Dolgacheva V.S.</i> The yield dynamics of <i>Hippophae rhamnoides</i> cultivars bred in the Moscow State University in 1985–1990	11
<i>Kramarenko L.A.</i> Field performance of tissue culture-propagated apricots.	15
<i>Petuchkova T.A.</i> Flowering and fruiting of <i>Syngonium podophyllum</i> in the greenhouse of the Rostov University Botanical Garden	25

FLORISTICS AND TAXONOMY

<i>Maitulina Y.K.</i> A contribution to taxonomy of <i>Ribes</i> sec. <i>Symphlocalyx</i>	30
<i>Voroshilov N.N., Makarov V.V., Shevureva N.A.</i> <i>Aconitum jaluense</i> in the Russian Far East	41
<i>Kolakovskiy A.A.</i> Mountain system of Western Eurasia as the largest centre of evolution in Campanulaceae	44
<i>Klinkova G.Y.</i> A contribution to the taxonomy of <i>Potamogetan</i> sect. <i>Graminifolii</i> in the Lower Volga region	47
<i>Frolov V.D.</i> The taxonomic value of vegetative organ characters for infraspecific classification of <i>Picea ajanensis</i>	51
<i>Mosyakin S.L., Bochkin V.D.</i> North American alien species of <i>Echinocloa</i> in the flora of the Ukraine and Russia	56
<i>Khokhrjakov A.P., Zmylev P.Y.</i> On the treatment of the genus <i>Saxifraga</i> in the "Flora of the Soviet Far East"	61

ANATOMY, MORPHOLOGY

<i>Pavlenko E.P.</i> Histochemical characteristics of leaf epidermis of onion hybrids according to its resistance to <i>Peronospora</i>	65
<i>Timonin A.K., Ozerova L.V.</i> Pseudo-bifacial leaves in <i>Senecio serpens</i>	72
<i>Voronchikin V.V.</i> The ultrastructure of the seed-coat of <i>Glycyrrhiza</i> and <i>Meristotropis</i>	78
<i>Krystev M.T.</i> X-ray study of grafting buds	88
<i>Mazurenko M.T., Khokhrjakova O.A.</i> The ontogeny of <i>Androsace kuvajevii</i> from the Kolimskoye Plateau	96

PHYSIOLOGY AND BIOCHEMISTRY

<i>Sokolova S.M., Lovkova M.Y., Buzuk G.N., Shelepova O.V., Shuraeva V.N., Safronova M.L.</i> On Alkaloid content in Liliaceae.	101
<i>Starchuk N.O., Kirichenko E.B.</i> Composition of mineral elements in the rhizomes of <i>Rhodiola rosea</i> and in the root-habitable layers in the Carpathians	106
<i>Sacharova S.G.</i> Photoperiodical influence on <i>katevbinsky rhododendron</i>	109
<i>Kirichenko E.B., Martynov O.L.</i> Correlation between pigment content in generative organs and ear-ypse biomass in parental forms and hybrids of triticale.	114

LANDSCAPE AND SHADE GARDENING

<i>Kulikov G.V., Ulejskaja L.I.</i> On the classification of variegated forms of woody plants.	122
<i>Bajkova E.V.</i> Germination in place and transplanted methods of cultivation of ornamental annu-	

als in the forest and steppe zone of West Siberia	130
<i>Poljakova G.A., Rotov R.A., Schvetsov A.N.</i> The present-day state of lawns in old country parks in the environs of Moscow and Saint-Petersburg	136

SEED PROBLEMS

<i>Semenova G.P.</i> Fruits and seeds of <i>Viola incisa</i>	140
<i>Tarbaeva V.M.</i> Seed structure of 3 species of <i>Taxus</i>	145

REMOTE HYBRIDIZATION, GENETICS

<i>Ljubimova V.F., Dorofeeva L.V., Ivanova T.N.</i> Production a new Wheat variety	151
<i>Akhmedova M.M.</i> Mutational effect of laser radiation on <i>Gossypium</i> sp	161

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY

<i>Yakushina E.I.</i> The ecological principles of creation and protection of Green plantings (Book review)	169
<i>Nekrasov V.I.</i> Plant intoduction in Siberia (Book review)	172

INFORMATION

<i>Berkutenko A.N.</i> Intoduction of plants in relation to soil erosion in Iceland	177
<i>Kupriyanov A.N.</i> The 50 th anniversary of the Karaganda Botanical Garden	182
<i>Vladimirov E.I., Kamenskich L.N., Schatko V.G.</i> The park of Karadag Biological Station	184
<i>Demidov A.S., Vavilova L.P.</i> In the Council of the botanical gardens of the Northern Caucasus . . .	194

OBITUARY

A funeral oration in commemoration of N.A. Avrorin (by G.N. Andreev)	196
--	-----

Научное издание

**Бюллетень Главного
ботанического сада**

Выпуск 168

Утверждено к печати
Главным ботаническим садом
им. Н.В. Цицина РАН

Руководитель фирмы "Наука-Биология"

И.Б. Ветрова

Редактор Г.П. Панова

Художественный редактор

Н.Н. Михайлова

Технический редактор

Н.М. Бурова

Корректор

Т.И. Шеповалова

**Набор выполнен в издательстве
на наборно-печатающих автоматах**

ЛР № 020297 от 27.XI.91 г.

ИБ № 32

Подписано к печати 04.11.93

Формат 70×100¹/₁₆. Гарнитура Пресс-Роман

Печать офсетная. Усл.печ.л. 16,9

Усл.кр.-отт. 17,0. Уч.-изд.л. 17,7

Тираж 480 экз. Тип. зак.449.

**Ордена Трудового Красного Знамени
издательство "Наука" 117864 ГСП-7
Москва В-485, Профсоюзная ул., д. 90
Санкт-Петербургская типография № 1
ВО "Наука"**

**199034, Санкт-Петербург В-34
9-я линия, 12**

НИКОЛАЙ ИВАНОВИЧ ВАВИЛОВ

НАУЧНОЕ НАСЛЕДИЕ В ПИСЬМАХ

(Международная переписка)

ВО "Наука" начинает выпуск шеститомного издания "Научное наследие в письмах (Международная переписка)" Николая Ивановича Вавилова, которое готовят к печати Институт истории естествознания и техники им. С.И. Вавилова, Всероссийский институт растениеводства им. Н.И. Вавилова, Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова и Центральный Государственный архив научно-технической документации Санкт-Петербурга.

Издание переписки выходит под общей редакцией академиков Р.В. Петрова, В.К. Шумного, академика РАСХ А.А. Жученко.

Международная переписка Н.И. Вавилова, насчитывающая более 300 а.л., раскрывает громадное богатство идей, изложенных в его письмах.

До настоящего времени эта переписка не была достоянием общественности, если не считать отдельных писем, опубликованных в различных органах печати в связи с важнейшими датами жизни Н.И. Вавилова.

В 1994 г. выходит первый том переписки, который охватывает 1921–1927 гг., так называемый петроградский период, раскрывающий одну из важнейших страниц жизни и деятельности великого русского ученого – биолога, генетика, растениевода, оставившего нам огромное научное наследие, над изучением, разработкой и освоением которого работают в настоящее время целые коллективы отечественной и мировой науки. Это один из сложных и тяжелых периодов российской истории. Тем не менее, в этих условиях благодаря своей высокой научной эрудиции и международному авторитету, уже сложившемуся к этому времени, твердой воле и настойчивости Н.И. Вавилов лично исследовал в рассматриваемый период значительную часть территории США и Канады, стран Западной Европы, Азии и Африки и добился выдающихся результатов.

В первом томе издания публикуется более 650 писем, из них 220 было направлено Н.И. Вавиловым в зарубежные страны и более 430 получено со всех континентов. Адресатами и корреспондентами Н.И. Вавилова были выдающиеся ученые Европы, Америки, Японии. В их числе Б. Бэтсон, Э. Баур, Т. Морган, Г. Фрувирт, Д. Персиваль, В. Меллер, К. Кихара и другие. Часть писем была адресована Н.И. Вавиловым российским ученым и администрации, представлявшими Россию за рубежом.

Первый том переписки сопровождается статьей А.А. Никонова "Академик Николай Иванович Вавилов: жизнь и деятельность ученого и человека".

Александр Александрович Никонов – действительный член РАН и РАСХН; 1982–1984 гг. – Первый вице-президент, а в 1984–1992 гг. – Президент ВАСХНИЛ.

История науки любой страны, большой или малой, представляет неограниченную возможность узнать многое о пройденном пути, жизни и деятельности своих великих ученых, о их борьбе за научный и социальный прогресс. Научное наследие Н.И. Вавилова в письмах заинтересует весьма широкий круг читателей, который найдет в нем много важных сведений, представляющих интерес не только для работников биологической и агрономической науки и практики, но и для всех, интересующихся географией, природой, историей народов, историей науки, международными отношениями.

Ответственный секретарь редколлегии
канд. исторических наук *С.Г. Корнеев*

В ИЗДАТЕЛЬСТВЕ "НАУКА"

готовятся к выпуску следующие книги:

Кретович В.Л. Биохимия усвоения азота воздуха растениями. 13 л.

Посвящается биохимическим аспектам усвоения азота воздуха растениями – одной из важнейших проблем биологии. Усвоение азота воздуха рассмотрено и проанализировано с точки зрения как фундаментальной науки, так и практического применения для нужд лесного и сельского хозяйства.

Для биологов, биохимиков, специалистов в области лесного и сельского хозяйства.

Морозов В.Л. **Феномен природы – крупнотравье.** 20 л.

Впервые приводится комплексная экологическая оценка самобытных, высокопроизводительных растительных сообществ, широко распространенных в прибрежных районах Северо-Восточной Азии. Объясняется природа феномена крупнотравья. На основе количественных характеристик впервые составлена модель функционирования травяных экосистем. Дальневосточное крупнотравье выделено в особый тип растительности, рекомендовано в качестве природного эталона высокоэффективной и производительной экосистемы, обоснованы его рациональное использование и охрана.

Для геоботаников, экологов, биогеографов, преподавателей и студентов биологического и географического профилей.

**АДРЕСА КНИГОТОРГОВЫХ ПРЕДПРИЯТИЙ
РОССИЙСКОЙ ТОРГОВОЙ ФИРМЫ "АКАДЕМКНИГА"**

Магазины "Книга-почтой"

117393 *Москва*, ул. Академика Пилюгина, 14, корп. 2; 197345 *Санкт-Петербург*, ул. Петрозаводская, 7

Магазины "Академкнига" с указанием отделов "Книга-почтой":

690088 *Владивосток*, Океанский пр-т, 140 ("Книга-почтой"); 620151 *Екатеринбург*, ул. Мамина-Сибиряка, 137 ("Книга-почтой"); 664003 *Иркутск*, ул. Лермонтова, 289 ("Книга-почтой"); 660049 *Красноярск*, пр-т Мира, 84; 103009 *Москва*, ул. Тверская, 19-а; 117312 *Москва*, ул. Вавилова, 55/7; 117383 *Москва*, Мичуринский проспект, 12; 630076 *Новосибирск*, Красный пр-т, 51; 630090 *Новосибирск*, Морской пр-т, 22 ("Книга-почтой"); 142284 *Протвино* Московской обл., ул. Победы, 8; 142292 *Пушино* Московской обл., МР "В", 1 ("Книга-почтой"); 443002 *Самара*, пр-т Ленина, 2 ("Книга-почтой"); 191104 *Санкт-Петербург*, Литейный пр-т, 57; 199164 *Санкт-Петербург*, Таможенный пер., 2; 194064 *Санкт-Петербург*, Тихорецкий пр-т, 4; 634050 *Томск*, н. б. реки Ушайки, 18; 450059 *Уфа*, ул. Р. Зорге, 10 ("Книга-почтой"); 450025 *Уфа*, ул. Коммунистическая, 49

Магазин "Академкнига" в Татарстане:

420043 *Казань*, ул. Достоевского, 53