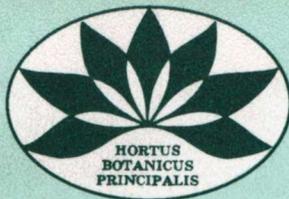


ISSN 0366-502X



БЮЛЛЕТЕНЬ

ГЛАВНОГО

БОТАНИЧЕСКОГО

САДА

Выпуск
179

«НАУКА»



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

БЮЛЛЕТЕНЬ
ГЛАВНОГО
БОТАНИЧЕСКОГО
САДА

Выпуск

179



МОСКВА «НАУКА» 2000

УДК 58(06)

ББК 28.5

Б 98

Ответственный редактор
академик *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 *С.Е. Коровин*
доктор биологических наук *В.Л. Тихонова*

Бюллетень Главного ботанического сада. Вып. 179 – М.: Наука, 2000. – 156 с.: ил.

ISBN 5-02-004410-5

В выпуске представлены материалы по интродукции травянистых и древесных растений в Якутии, Башкирии, на Среднем Урале, юге России, в Карелии, сведения о новых и редких видах флоры Хабаровского края, внутривидовой изменчивости ковра кровельного, флоре и растительности Корякского нагорья, результатах мониторинга ценопопуляций ятрышника пурпурного в Крыму, видовом составе и распространении орхидных в Тверской области. Сообщается о результатах изучения анатомо-морфологических особенностей представителей орхидных, крокуса, клевера паннонского, вики горохоплодной, тенденциях в морфологической эволюции наземных орхидных на ранних стадиях развития. Анализируются ассортимент хвойных в озеленении Северо-Запада России и севера Швеции, состав коллекции гладиолуса в ГБС РАН за 50 лет. Помещены также материалы по физиологии и биохимии растений, биотехнологии и отдаленной гибридизации.

Для интродукторов, флористов, морфологов, анатомов, специалистов по защите и охране растений.

ТП 2000-I-№ 174

Editor-in-Chief

Correspondent Member RAS *L.N. Andreev*

Editorial Board:

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

Reviewers:

Dr.Bio.Sci. *S.E. Korovin*
Dr.Bio.Sci. *V.L. Tikhonova*

Bulletin of the Main Botanical Garden. Iss. 179. – М.: Nauka, 2000. – 156 p.; il.

ISBN 5-02-004410-5

The issue contains the papers on introduction of herbaceous and woody plants in Yakutia, Bashkiria, the Central Urals, south Russia, Karelia, the data on new and rare plant species in the flora of Khabarovsk krai, on intraspecific variability of *Anisantha tectorum*, on flora and vegetation of Koryak plateau, on results of *Orchis purpurea* cenopopulation monitoring in the Crimea, on species composition and distribution of orchids in Tver Province. The results of anatomical-morphological study in orchids, crocus, *Trifolium pannonicum*, *Vicia pisiiformis*, the data on tendencies in morphological evolution in ground orchids at early stages of development are presented. The assortment of coniferous plants in planting of greenery in north-west Russia and north Sweden and the composition of gladiolus collection in the MBG RAS for 50 years are analysed. The materials concerning plant physiology and biochemistry, plant biotechnology and remote hybridization are also reported.

Book is intended to introductors, florists, morphologists, anatomists, specialists in plant protection.

ISBN 5-02-004410-5

© Издательство “Наука”, 2000

ИНТРОДУКЦИЯ И АККЛИМАТИЗАЦИЯ

УДК 631.529 (571.56)

ОСНОВНЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ИНТРОДУКЦИИ ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ МЕСТНОЙ ФЛОРЫ В ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЯКУТИИ

Н.С. Данилова

Сформировавшаяся в экстремальных природных условиях флора Якутии представляет большой интерес для интродукции. К тому же суровый климат республики ограничивает возможность использования многих инорайонных хозяйственно ценных видов и сортов растений, и в этом отношении местная флора представляет безусловный интерес.

Свыше 20 лет в Якутском ботаническом саду ведется интродукционный эксперимент по изучению травянистых видов местной флоры. За это время испытание прошли 355 видов. При интродукции выявляется спектр видов, обладающих различными приспособительными возможностями. Для оценки успешности интродукции разработано много систем и шкал. В основе их, как правило, лежит показатель плодоношения [1–8]. Но почти все методы оценки успешности интродукции были разработаны для растений, перенесенных из других географических зон, а объектом наших исследований служили виды только местной флоры. На основе синтеза шкал оценки интродукции Р.А. Карпионовой [7] и Н.В. Трулевич [8] нами разработана шкала для оценки поведения местных видов в культуре. Вслед за Н.В. Трулевич [8] мы используем понятие интродукционной устойчивости для растений, способных полноценно существовать в условиях культуры. Оценка устойчивости видов в культуре проводится по пяти показателям, каждый показатель оценивается по трехбалльной шкале (табл. 1). Суммирование баллов по всем пяти показателям дает возможность выделить высокоустойчивые (14–15 баллов), устойчивые (11–13 баллов), слабоустойчивые (8–10 баллов) и неустойчивые в культуре виды (5–7 баллов).

Разнообразие растительного покрова Якутии в достаточной мере отражено и в коллекции, где представлены степные, луговые, лесные, тундровые, болотные, скальные и сорные растения. Жизненные формы изучаемых растений идентифицировали по Раункиеру [9]: здесь представлены хамефиты, гемикриптофиты, розеточные и эпикотильные геофиты, корневищные, луковичные и корнеклубневые терофиты и гемитерофиты. Принадлежность вида к определенному типу растительности и жизненной форме были положены в основу эколого-морфологического анализа коллекции.

При интродукции наблюдается неоднотипность реакции различных видов на одинаковые условия культуры. Устойчивы в культуре степные и луговые виды. Слабоустойчивые – болотные. В целом, из 355 испытанных видов – 255 (71,8%) устойчивы и высокоустойчивы в культуре (табл. 2).

Ареалогический анализ растений коллекции показал, что более всего евразийских видов, достаточно много растений с широким гюларктическим и циркумполярным ареалами. Почти 10% интродуцированных видов распространены по всей

Таблица 1
Шкала для оценки интродукционной устойчивости
травянистых растений флоры Якутии

Показатель	Оценка (балл)		
	3	2	1
Интенсивность плодоношения	Плодоношение регулярное	Плодоношение нерегулярное или регулярное, но слабое	Плодоношения нет
Семенное и вегетативное самовозобновление, динамика численности особей в питомнике	Обильный, жизнеспособный самосев или активное вегетативное самовозобновление; численность особей возрастает	Редкий, нерегулярный самосев или слабо выраженное вегетативное самовозобновление; численность особей без изменений	Самосева нет, растение вегетативное; численность особей уменьшается
Габитус надземной части растения	Габитус интродуцентов превосходит природный	Габитус интродуцентов равен природному	Габитус интродуцентов уступает природному
Устойчивость к болезням и вредителям	Не повреждается	Повреждения единичные	Повреждения массовые
Длительность выращивания в культуре	Свыше 20 лет	От 5 до 19 лет	Не более 5 лет

Азии, много восточно-азиатских видов, это в большинстве своем лесные и луговые элементы. Виды с сибирско-монгольским ареалом преимущественно степные. Арктические и североазиатские виды – в основном тундровые растения. Эндемов в коллекции немного, всего 14 видов, половина из них – степные виды.

Даже беглый анализ табл. 3 показывает, что нет связи между величиной ареала и успешностью интродукции. Механизм устойчивости вида лежит глубже и складывается из нескольких моментов. Несомненно, что в первую очередь он обусловлен экологической природой вида, становление которой у многих из них шло на протяжении геологических эпох [10, 11].

Луговые виды, обладающие мезофильной природой, в условиях культуры также обретают оптимальную экологическую среду, которая отвечает почти полному

Таблица 2
Интродукционные возможности растений коллекции в зависимости
от типа растительности

Тип растительности	Число видов				
	всего в коллекции	высокоустойчивых	устойчивых	слабоустойчивых	неустойчивых
Степи	116	58	51	6	1
Луга	88	29	43	14	2
Леса	65	15	17	18	15
Тундры	50	8	12	9	21
Болота	16	0	3	8	5
Скально-россыпная	4	0	3	1	0
Сорная	16	12	4	0	0
Всего	355	122	133	56	44

Таблица 3

Тип ареалов растений коллекции и их интродукционная устойчивость

Тип ареала	Число видов						
	степных	луговых	лесных	тундровых	болотных	скальных	сорных
Космополитный	–	–	$\frac{1}{0}$	–	–	–	$\frac{2}{100}$
Голарктический бореальный	$\frac{6}{100}$	$\frac{12}{100}$	$\frac{5}{40,0}$	–	$\frac{3}{0}$	$\frac{1}{0}$	$\frac{3}{100}$
Циркумполярный	$\frac{1}{100}$	$\frac{2}{50,0}$	$\frac{2}{50,0}$	$\frac{15}{40,0}$	$\frac{3}{33,3}$	–	$\frac{1}{100}$
Евразийский бореальный	$\frac{25}{96,0}$	$\frac{23}{100}$	$\frac{19}{47,4}$	–	$\frac{4}{25,0}$	–	$\frac{6}{100}$
Евразийский арктический	–	$\frac{2}{100}$	–	$\frac{8}{62,5}$	–	–	–
Евросибирский	$\frac{1}{0}$	$\frac{8}{87,5}$	$\frac{1}{0}$	$\frac{1}{100}$	–	–	$\frac{1}{100}$
Азиатский бореальный	$\frac{16}{81,2}$	$\frac{5}{80,0}$	$\frac{6}{66,7}$	–	$\frac{2}{0}$	–	$\frac{3}{100}$
Азиатский арктический	–	$\frac{1}{100}$	$\frac{2}{50,0}$	$\frac{3}{0}$	–	–	–
Сибирский бореальный	$\frac{4}{100}$	$\frac{2}{100}$	$\frac{9}{66,7}$	–	–	–	–
Сибирский гипоарктический	$\frac{1}{100}$	$\frac{1}{100}$	–	$\frac{3}{0}$	–	–	–
Сибирский арктический	$\frac{1}{100}$	–	–	$\frac{6}{33,3}$	–	–	–
Восточно-азиатский	$\frac{15}{93,3}$	$\frac{17}{68,7}$	$\frac{10}{40,0}$	$\frac{7}{42,9}$	$\frac{1}{0}$	–	–
Сибирско- монгольский	$\frac{22}{100}$	$\frac{5}{40,0}$	$\frac{4}{75,0}$	–	$\frac{1}{0}$	–	–
Сибирско-северо- американский	$\frac{5}{100}$	$\frac{3}{33,3}$	$\frac{2}{50,0}$	$\frac{6}{50,0}$	$\frac{1}{0}$	$\frac{1}{100}$	–
Северо-восточный	$\frac{4}{100}$	$\frac{4}{50,0}$	–	$\frac{1}{0}$	–	–	–
Восточно-сибирский	$\frac{5}{100}$	$\frac{3}{66,7}$	$\frac{2}{50,0}$	–	–	$\frac{1}{100}$	–
Якутский	$\frac{10}{90,0}$	–	$\frac{2}{100}$	–	$\frac{1}{0}$	$\frac{1}{100}$	–

Примечание. В числителе – абсолютное число видов в коллекции, в знаменателе – относительное число устойчивых и высокоустойчивых в интродукции видов.

комплексу их требований – влагообеспеченности, освещенности, почвенных условий и др. Сложнее идет этот процесс у лесных видов, особенно у растений темнохвойной тайги. Хотя, в целом, лесные виды являются мезофитами, совокупность условий среды, в которых они нуждаются, несколько более отлична от условий питомника, что и сказывается на интродукционных возможностях этих растений. Аналогичная, но более яркая картина наблюдается у болотных растений.

Что касается степных растений, то чуть меньше трети видов имеют довольно широкий ареал и распространены, в основном, в евразийской части, а свыше 70% видов приурочены к азиатской части, занимая как узколокальные ареалы, так и широкие, по всей территории (см. табл. 3).

Таблица 4

Спектр жизненных форм растений коллекции и их интродукционная устойчивость

Тип растительности	Терофиты	Гемитерофиты	Геофиты		
			корневищные	луковичные	клубнелуковичные
Степи	$\frac{2}{100}$	$\frac{5}{100}$	$\frac{13}{100}$	$\frac{6}{100}$	—
Луга	$\frac{3}{33,3}$	$\frac{1}{0}$	$\frac{22}{59,1}$	$\frac{3}{100}$	$\frac{1}{0}$
Леса	$\frac{1}{0}$	$\frac{1}{100}$	$\frac{17}{58,8}$	$\frac{1}{100}$	$\frac{4}{100}$
Тундры	—	$\frac{1}{0}$	$\frac{3}{66,7}$	$\frac{1}{0}$	—
Болота	$\frac{1}{0}$	—	$\frac{3}{66,7}$	—	—
Скально-россыпные	—	$\frac{1}{0}$	—	—	—
Сорняки	$\frac{7}{100}$	$\frac{2}{100}$	$\frac{3}{100}$	—	—
Всего	14	11	61	11	5

Примечание. В числителе абсолютное число видов в коллекции, в знаменателе — относительное число устойчивых и высокоустойчивых видов.

Экологическая амплитуда испытанных видов далеко не равноценна. Если болотные и большинство тундровых видов, растения темнохвойной тайги и даже сорные растения весьма стенотопны, то большинство луговых, степных и некоторые лесные травы довольно пластичные и могут произрастать в широком диапазоне условий. Так, М.Н. Караваев [12] отмечает широкую экологическую амплитуду степных видов и как яркий пример приводит *Phlox sibirica*, входящий в состав разнообразных фитоценозов: типчаковых степей, остепненных лугов, сосново-лиственных, березовых лесов. Также этот вид встречается по обнажениям; в долинах рек Яны и Индигирки, по долинам горных рек он доходит до верхней границы леса, где произрастает на песчано-галечниковых наносах. В низовьях р. Оленек отмечен в пределах тундровой зоны. На Индигирке растет в гольцовом поясе. Аналогичных примеров можно привести много. Такую широкую экологическую амплитуду растений можно объяснить сложной историей формирования флоры.

В спектре жизненных форм коллекции господствующее положение занимают розеточные гемикриптофиты. Значительно меньше корневищных геофитов, эпикотильных гемикриптофитов, хамефитов. Небольшую роль играют луковичные геофиты, корнеклубневые геофиты, гемитерофиты и терофиты. Розеточные гемикриптофиты встречаются во всех типах растительности и в спектрах жизненных форм главных подразделений растительного покрова занимают ведущее положение (табл. 4).

В.Н. Ворошилов [13] считает, что возникновение розеточного и прикорневого расположения листьев у древних форм было связано с ксерофитизацией климата. В то же время розеточные растения являются основным приспособительным типом при продвижении растений на север — среди северных растений явно преобладает розеточный тип. Такого же мнения придерживается D.B. Savile [14], полагая, что приземная розетка листьев обеспечивает благополучную перезимовку в холодных районах и весной при стечении благоприятных обстоятельств, используя влагу тающего снега и тепло солнечных лучей, начинает ассимиляционную деятельность

Гемикриптофиты		Хамефиты
розеточные	Эпикотильные	
58	12	20
94,9	91,7	80,0
41	14	3
78,0	78,6	100
28	7	6
50,0	42,8	50,0
32	2	11
18,8	0	54,5
9	2	1
11,1	0	0
3	–	–
33,3		
3	1	–
100	100	
174	38	41

и тем самым обеспечивает раннее развитие растений. Б.Н. Головкин [5] причину преимущества розеточных гемикриптофитов перед эпикотильными видит в ритме роста и развития надземных побегов. Будучи в большинстве своем ди- и полициклическими растениями, розеточные гемикриптофиты внутри почки формируют генеративный побег в течение двух лет, а иногда и более. Безрозеточные гемикриптофиты, побеги которых развиваются по моноциклическому типу, лишены этих преимуществ, поскольку большинство формирует генеративную сферу вне почки возобновления.

Небольшим числом видов представлены в коллекции луковичные геофиты. В целом, они не характерны для якутской флоры, и все их разнообразие сосредоточено, в основном, в степных фитоценозах и частично в луговых (см. табл. 4). Интродукционные возможности луковичных геофитов очень высоки, почти три четверти

испытанных видов высокоустойчивы в культуре. Это означает, что растения ежегодно устойчиво проходят полный цикл развития побегов, образуя большой урожай полноценных семян с высокой всхожестью. Растения способны к семенному и вегетативному самовозобновлению. В культуре увеличиваются размеры растений, число побегов, цветков на побеге, что приводит к повышению их декоративности. Такие высокие интродукционные возможности луковичных геофитов явились причиной более углубленного их изучения.

Корневищные геофиты чаще встречаются среди лесных, луговых растений (см. табл. 4). Корнеклубневые геофиты характерны для лесных видов и в коллекции представлены видами сем. *Orchidaceae*.

Группа хамефитов неоднородна в морфологическом отношении. В нее входят полукустарники, кустарнички и травянистые многолетники. Полукустарники, имеющиеся в коллекции, чаще приурочены к степным участкам, кустарнички – к тундрам и в меньшей мере к лесам и степям.

Незначительное участие в составе коллекции имеют терофиты, гемитерофиты. Следует отметить, что однолетники вообще не типичны для флоры Якутии. М.Н. Караваев и С.З. Скрыбин [155] указывают на небольшую их роль в степном травостое и связывают появление однолетников на степных участках лишь с более влажными годами. Но среди сорных растений однолетники – наиболее представительная группа, занимающая ведущее положение в спектре жизненных форм этой группы.

Конечно, неодинаковое число испытанных растений разных жизненных форм дает не совсем сравнимые данные, но значительное количественное преобладание розеточных гемикриптофитов во флоре в сочетании с достаточно высоким относительным числом устойчивых и высокоустойчивых видов среди них дает основание говорить о наибольшей интродукционной перспективности именно этой группы. Высокоустойчива в культуре и немногочисленная группа луковичных геофитов, что дает основание для более широкого их испытания в Якутии.

ЛИТЕРАТУРА

1. Вульф Е.В. Введение в историческую географию растений. М.; Л.: Сельхозгиз, 1933. 415 с.
2. Лозина-Лозинская А.С. Первоцветы в декоративном садоводстве. 3. Зимостойкость видов *Primula L.* // Тр. БИН АН СССР. Сер. 6. 1955. Т. 4. С. 252–263.
3. Базилевская Н.А. Теория и методы интродукции растений. М.: Изд-во МГУ, 1964. 130 с.
4. Аврорин Н.А. Переселение растений на Полярный Север. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 286 с.
5. Головкин Б.Н. Переселение травянистых многолетников на Полярный Север: Эколого-морфологический анализ. Л.: Наука, 1973. 266 с.
6. Некрасов В.И. Разработка вопросов семеноведения интродуцируемых растений в ботанических садах СССР // Успехи интродукции растений: К 70-летию со дня рождения акад. Н.В. Цицина. М.: Наука, 1973. С. 290–299.
7. Карпионовна Р.А. Травянистые растения широколиственных лесов СССР: Эколого-флористическая и интродукционная характеристика. М.: Наука, 1985. 205 с.
8. Трулевич Н.В. Эколого-фитоценотические основы интродукции растений. М.: Наука, 1991. 215 с.
9. Raunkjær C. *Plantetypets Livsformer og deres Betydning for geografien*. København: Nordisk forlag, 1907. 132 p.
10. Культиасов М.В. Эколого-исторический метод в интродукции растений // Бюл. Гл. ботан. сада. 1953. Вып. 15. С. 24–39.
12. Каранаев М.Н. Краткий анализ флоры степей Центральной Якутии // Ботан. журн. 1945. Т. 30. № 2. С. 62–76.
13. Ворошилов В.П. Ритм развития у растений М.: Изд-во АН СССР, 1960. 136 с.
14. Savile D.B.O. *Arctic adaptation in plants*. Ottawa, 1972. 81 p.
15. Каранаев М.Н., Скрыбин С.Э. Растительный мир Якутии. Якутск: Якут. кн. изд-во, 1971. 127.

Якутский государственный университет,
Якутск

Поступила в редакцию 27.04.98

SUMMARY

Danilova N.S. The basic regulations of indigenous plant species introduction in Central Yakutia

The paper presents the results of estimation of introduction stability. The estimation has been made according to the scale worked out by the author. The steppe plant species proved to be the most stable, while the rosette hemicryptophyte species proved to be the most promising.

УДК 631.529:635.977.78.5259(471.61)

ЗИМОСТОЙКОСТЬ ХВОЙНЫХ ИНТРОДУЦЕНТОВ В СТЕПНОЙ ЗОНЕ РОССИИ

В.М. Горбок

Успешность интродукции хвойных растений в условиях степной зоны России определяется их способностью противостоять неблагоприятным факторам внешней среды. Ростовская область характеризуется тяжелыми лесорастительными условиями. Основными из них являются низкая температура воздуха и почвы осенью, зимой и весной, поэтому на первое место выдвигается зимостойкость хвойных.

Исследования проводили с 1967 по 1996 гг. над 130 видами и формами интродуцируемых хвойных растений, выращенных из семян, полученных из мест естест-

венного произрастания в различных географических районах мира. Растения выращивали на склоне юго-восточной экспозиции, на северо-приазовском черноземе, слабовыщелаченном, среднемощном, карбонатном, по механическому составу – пылевато-тяжелом суглинке, с залеганием грунтовых вод на глубине более 10 м [1–3].

Для оценки зимостойкости проводили визуальные наблюдения и таксационные измерения интенсивности роста в высоту и диаметру, фенологические наблюдения, оценивали устойчивость к неблагоприятным факторам, способность к семеношению и репродукции.

При оценке зимостойкости хвойных использовали шкалы Э.Л. Вольф [4], Н.К. Вехова [5], П.И. Лапина и С.В. Сидневой [6].

Установлено, что каждый вид растений имеет свои особенности подготовки к зимнему периоду. Степень одревеснения текущего прироста и его интенсивность значительно определяют готовность растений к перезимовке. Прослеживается зависимость между зимостойкостью интродуцентов и продолжительностью вегетационного периода. Позднее завершение вегетации снижает зимостойкость растений, а зимние повреждения в свою очередь задерживают рост и развитие весной [7, 8].

В наших исследованиях у большинства видов сосны окончание роста отмечалось во II–III декадах июня. Так, у сосны Банкса средняя дата окончания роста побегов в длину – 14.06 ± 2.4 . Побеги ее успевают полностью одревеснеть. Она зимостойка. У видов лиственницы окончание роста отмечается в конце августа–начале сентября, побеги вызревают полностью, перезимовку они переносят успешно. Весной они раньше всех начинают вегетацию. В экстремальные годы (1969, 1994, 1995 гг.) весной отмечалось замедление начала роста у лиственницы японской, метасеквойи рассеечно-шишечной, но с наступлением устойчивых положительных температур и выпадением осадков побеги начали расти, декоративность растений восстановилась.

В Ростовской области зимы, как правило, бесснежные, выпавший снег держится недолго. Отрицательные температуры, сильный ветер иссушают воздух и почву. При этом гибнут, высыхают на корню хвойные деревья в возрасте 25 лет и старше [9–11].

Существующие шкалы зимостойкости [4–6] разработаны в основном для средней полосы России, где устойчивый снеговой покров держится продолжительное время. Для степной зоны России, для которой характерны иные условия перезимовки растений, применение этих шкал требует корректировки. Эти шкалы, а также шкала А.Я. Огородникова [12] не отражают особенностей перезимовки хвойных, по морфологическим и анатомическим свойствам отличающихся от лиственных. Так, если лиственные растения при обмерзаниях и повреждениях дают порослевые побеги, то хвойные такой способностью не обладают.

На основе многолетних исследований разработана оригинальная шкала зимостойкости хвойных растений для степной зоны России: I – незимостойкие растения, погибающие полностью в суровые зимы; II – славозимостойкие растения – в суровые зимы обмерзают хвоя, многолетние побеги, форма дерева и крона сохраняются, в течение 2–3 мес. после начала вегетации восстанавливаются; III – вреднезимостойкие растения – в суровые зимы имеют незначительные повреждения хвои и однолетних побегов, которые на росте и развитии растений почти не отражаются; IV – зимостойкие растения – в очень суровые зимы обмерзают верхушки текущего прироста; V – совершенно зимостойкие растения – не повреждаются даже в очень суровые зимы.

Согласно предложенной шкале все интродуценты хвойных, испытанные в Ростовской области, по степени зимостойкости распределены следующим образом (см. таблицу).

*Распределение интродуцентов хвойных коллекции
ботанического сада РГУ по степени зимостойкости*

Балл зимостойкости	Всего	Вид и форма
I	12	Сосна эльдарская, сосна калабрийская, сосна приморская, сосна итальянская, сосна пицундская. Пихта греческая и пихта испанская, кедр речной, кедр гималайский, кипарис вечнозеленый, секвойдендрон, криптомерия японская
II	3	Можжевельник длиннолистный, метасеквойя рассеченно-шишечная, кипарисовик горохоплодный
III	15	Сосна Гриффитца, сосна желтая, лиственница японская, пихта Вича, пихта Фразера, можжевельник высокий, туя западная и 4 ее формы, плоскочетчик и его формы
IV	20	Сосна Бунге, сосна Муго, сосна румелийская, кедр европейский, ель сизая форма коника, лиственница польская, пихта Трояни, можжевельник вонючий, можжевельник красный, можжевельник даурский, кипарисовик Лавсона и его формы: голубая, золотистая, туя западная и ее 3 формы, туевик дланелистный и 2 его формы: с кремово-белыми побегами и со свисающими короткими побегами
V	80	Сосна Банка, сосна горная, сосна гибкая, сосна веймутова, сосна черная, сосна густоцветная, сосна гималайская веймутова, сосна крючковатая, сосна крымская, сосна обыкновенная, сосна китайская, сосна жесткая, сосна смолистая, кедровый стланик, сосна сибирская, ель обыкновенная и ее форма змеевидная, колючая, колючая форма серебристая, форма голубая, форма сизая, ель корейская, ель шероховатая, ель Энгельмана, ель восточная, ель аянская, ель сербская, ель сибирская, ель ситхинская, пихта белокорая, пихта сахалинская, пихта кавказская пихта одноцветная, пихта цельнолистная, пихта сибирская, лиственница, даурская, лиственница сибирская, лиственница европейская, лиственница Сукачева, лиственница Ольгинская, лиственница курильская, можжевельник китайский, можжевельник казацкий, можжевельник казацкий форма сизая, форма голубая, форма пестролистная можжевельник лжеказацкий, можжевельник западный, можжевельник полушаровидный, можжевельник прибрежный, можжевельник Саржента, можжевельник горизонтальный, можжевельник карликовый, можжевельник скальный, можжевельник обыкновенный, можжевельник обыкновенный форма Гиберника, можжевельник виргинский и его форма пирамидальная, можжевельник зеравшанский, можжевельник туркестанский, жлетсуга Мензиса и ее форма зеленая, пирамидальная, тисс ягодный и его формы пирамидальная, карликовая, голубая, желто-пестрая, тисс канадский, тисс остроконечный и его форма с желтыми листьями, микробиота перекрестно-парная, туя Стэндиша, гигантская и ее формы: желтолистная и колониовидная

Наиболее зимостойкими оказались виды хвойных, происходящие из умеренного пояса равнинных мест Северной Америки, Европы, Сибири, Дальнего Востока, Китая, Японии.

Результаты проведенных многолетних исследований позволяют заключить, что подавляющее число испытанных хвойных растений в лесорастительных условиях степной зоны России оказалось зимостойкими и морозоустойчивыми. Многие из них вступили в пору массового семеношения, дают всхожие, высококачественные семена.

ЛИТЕРАТУРА

1. Сидименко П.А. Почвы Ростовского ботанического сада // Сб. тр. ботан. сада РГУ. 1956. Т. 35, вып. 2. С. 13–28.
2. Деревья и кустарники СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1949. Т. 1. 460 с.
3. *Krusmann G. Handbuch Nadelgehölze.* В.; Hamburg: Paray, 1983.

4. *Вольф Э.Л.* Наблюдения над морозоустойчивостью древесных растений // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1917. Вып. 1. С. 18–24.
5. *Вехов Н.К.* Методы интродукции и акклиматизации древесных растений // Интродукция растений и зеленое стр-во. 1957. Вып. 5. С. 28–36.
6. *Лапин П.И., Сиднева С.В.* Оценка перспективности интродукционных древесных растений по данным визуальных наблюдений // Опыт интродукции древесных растений. М.: ГБС АН СССР, 1973. С. 7–67.
7. *Горбок В.М.* Из опыта интродукции лиственницы в Ростовской области // Бюл. Гл. ботан. сада. 1977. Вып. 88. С. 17–20.
8. *Горбок В.М., Дерюжкин Р.И.* Особенности роста и развития лиственницы в условиях ботанического сада РГУ // Интродукция растений. Ростов н/Д: Изд-во Рост. ун-та 1977. С. 29–36.
9. *Горбок В.М.* Итоги и перспективы интродукции хвойных в условиях Ростовской области: Дис. ... канд. с.-х. наук. Воронеж, 1979. 345 с.
10. *Горбок В.М.* О перезимовке некоторых хвойных в Ростовском ботаническом саду в 1968–69 гг. // Бюл. Гл. ботан. сада. 1977. Вып. 80. С. 15–17.
11. *Горбок В.М., Дерюжкин Р.И.* Хвойные породы в условиях Ростовской области. Ростов н/Д: Изд-во Рост. ун-та 1987. 112 с.
12. *Огородников А.Я.* Методика визуальной оценки биоэкологических свойств древесных растений в населенных пунктах степной зоны // Интродукция растений. Ростов н/Д: Изд-во Рост. ун-та, 1989.

Ботанический сад
Ростовского государственного университета

Поступила в редакцию 07.05.97

SUMMARY

Gorbok V.M. **Hardiness of introduced coniferous plant species in steppe zone in Russia**

The hardiness of 130 coniferous plant species and forms cultivated from seeds in the botanic garden of the Rostov-on-Don State University has been estimated. The hardiness estimation scale modified for the natural conditions of steppe zone in South Russia has been proposed. The classification of all investigated plant species and forms has been carried out in accordance with the scale. The majority of introduced plants proved to be hardy. They have developed normally and produced viable seeds.

УДК 582.772. 2 +631.524:631.525

ОСОБЕННОСТИ ИЗМЕНЧИВОСТИ И МОРФОСТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ ACER GINNALA MAXIM. ПРИ ИНТРОДУКЦИИ В КРАСНОЯРСКЕ

М.И. Нелюбина

Acer ginnala Maxim. – клен Гиннала [1] – один из наиболее декоративных и экологически пластичных видов среди дальневосточных представителей рода *Acer*. Не случайно этот вид широко используется в озеленении как в европейской части России, так и в Средней Азии и Сибири [2–9].

Растения акклиматизируются в новых условиях, что проявляется в их ответной фенотипической реакции, приводящей к формированию интродукционных популяций, отличающихся от существующих в природе [10]. Акклиматизация ведет к закреплению генетических изменений в поколениях и носит микроэволюционный характер. Искусственное расширение ареала и связанное с ним географическое обособление проявляется в образовании новых внутривидовых форм. Однако внутривидовая дифференциация растений по адаптивным свойствам при интродукции изу-

чена крайне слабо, поэтому большой интерес представляет изучение различных форм изменчивости привлекаемых в интродукцию растений [11].

В окрестностях Красноярска существуют созданные в различное время четыре интродукционные популяции *A. ginnala* (табл. 1): 1) в дендрарии Красноярской государственной технологической академии (КГТА) в 5 км к западу от Красноярска на древней террасе р. Енисей; 2) в дендрарии Института леса им. Сукачева СО РАН, на территории Погорельского стационара, в 38 км к северу от Красноярска; 3) в дендрарии Института леса (ИЛ) в Красноярском Академгородке; 4) в составе зеленых насаждений Академгородка. Число особей в популяции составляет: 26 – в озеленении Академгородка, 100 – в дендрарии ИЛ, 76 – в дендрарии КГТА и 84 – в Погорельском дендрарии. Достаточно большая численность интродукционных популяций позволяет делать статистически достоверные выводы.

Из четырех указанных популяций более старыми являются популяции в дендрариях КГТА и в Погорельском, в Академгородке они моложе. Наличие разновозрастных интродукционных популяций дает возможность проследить изменение биометрических показателей в зависимости от возраста насаждения. Следует отметить, что во всех рассмотренных интродукционных популяциях растения *A. ginnala* имеют более одного стволика (до 12 у одного экземпляра), т.е. представляют собой высокие кустарники.

Основной методический прием нашей работы – сравнительно-морфологический анализ. Он основывается на оценке вариабельности ряда морфологических признаков, оцениваемых по эмпирической шкале уровней изменчивости [13]. Были использованы 8 вегетативных и 7 генеративных признаков: x_1 – длина листовой пластинки, мм; x_2 – ширина листовой пластинки, мм; x_3 – длина черешка, мм; x_5 – общая длина листа, мм; x_6 – число лопастей листа, шт; x_7 – число боковых жилок листа, шт; x_8 – угол между боковыми лопастями листа и центральной, град.; x_9 – длина семени, мм; x_{10} – ширина семени, мм; X_{11} – длина крылышка, мм; X_{12} – длина крылатки, мм; x_{13} – ширина крылышка в узкой части, мм; x_{14} – ширина крылышка в расширенной части, мм; x_{15} – угол между крылышками, град. Чтобы свести к минимуму погрешности, обусловленные влиянием эндогенной изменчивости, оценку признаков во всех популяциях проводили на высоте 1,3 м от поверхности почвы и с четырех экспозиций кроны, затем подсчитали среднее значение для каждой особи.

Как известно, в популяциях, находящихся в неблагоприятных (экстремальных) условиях, в частности при интродукции в районы с более суровым климатом, наблюдается повышение изменчивости признаков [13]. Результаты оценки изменчивости, полученные нами, подтверждают это наблюдение.

Внутривидовая изменчивость большинства морфологических признаков в природных популяциях *A. ginnala* оказалась низкой, коэффициент вариации (V) менее 13% (рис. 1, а). Особенно низка она для параметров семени и числа лопастей у ли-

Таблица 1
Характеристика популяций *Acer ginnala* в Красноярске

Пункт интродукции	Происхождение семян	Возраст (А), лет	Высота (L), м	Число стволиков, шт	Средний диаметр (d), мм
Дендрарий ИЛ	Владивосток	20	2±0,3	3–7	12,3±0,25
Академгородок	Барнаул	12	3±0,2	1–9	33,7±0,14
Дендрарий КГТА	Хабаровск	46	3±0,4	2–12	44,6±1,02
Погорельский дендрарий	Барнаул	30	4±0,3	6–12	45,4±1,13

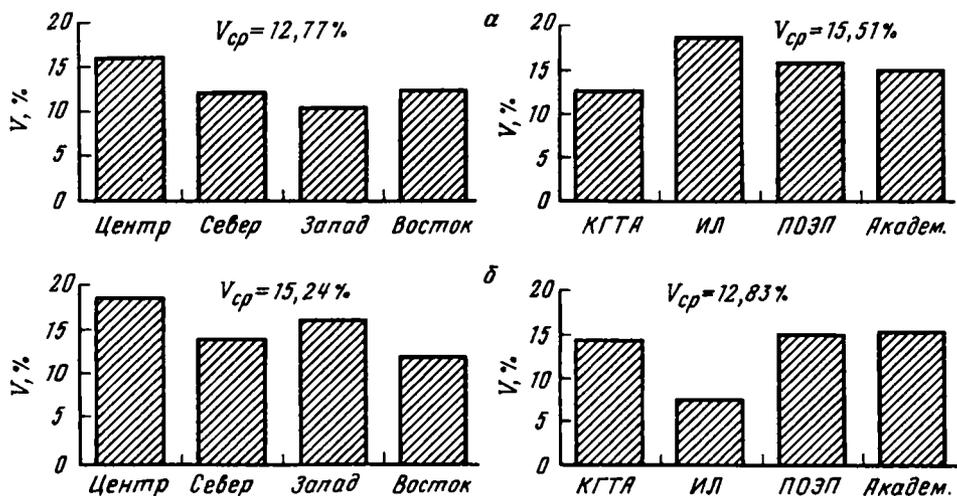


Рис. 1. Индивидуальная изменчивость *Acer ginnala* по вегетативным (а) и генеративным (б) признакам V_{cp} – средний коэффициент вариации по всем изученным признакам

ствев. У растений в условиях интродукции более изменчивы генеративные признаки (V до 16%), в большей степени это характерно для ширины листовой пластинки, длины черешка, длины центральной лопасти листа и угла между боковыми лопастями листа и центральной.

Изменчивость по генеративным признакам в интродукционных популяциях несколько снижается по сравнению с природными (рис. 1, б). В то же время и в природных, и в интродукционных популяциях высокая индивидуальная изменчивость характерна для такого показателя, как угол между крылышками плода (V до 50%).

На родине вида наблюдается слабо выраженная географическая изменчивость изученных признаков, связанная с большой пестротой экотипических условий Приморья. По средним значениям северная популяция отличается крупными листьями (длина – 78 мм, ширина – 55 мм, длина черешка – 42 мм) с наиболее острым углом между боковыми и центральной лопастями (45°) и максимальным углом между крылышками плодов (до 70°); в центральной популяции отмечается крупноплодность (длина семени – 8,4 мм, ширина – 5 мм, общая длина крылатки – 27 мм); для западной характерны относительно мелкие плоды (длина семени – 8 мм, ширина – 4,7 мм, длина крылатки – 24 мм) с наименьшим углом между крылышками (41°) (табл. 2).

При выращивании *A. ginnala* в Красноярске у растений формируются более крупные, чем на родине, листья и более мелкие плоды (см. табл. 2). Более старые насаждения дендрариев КГТА и Погорельского (50 лет) меньше различаются по средним значениям морфологических признаков с природными популяциями, чем молодые растения Академгородка (12 лет). Это, возможно, свидетельствует о том, что вслед за первоначальным всплеском изменчивости лабильных морфологических признаков происходит их стабилизация на уровне, характерном для данного вида на родине. Кроме того, условия Красноярска, по-видимому, не являются экстремальными для данного вида.

В филогенезе растения любого вида оптимально приспосабливаются к условиям той среды, где происходит их развитие [14]. Следовательно, можно полагать, что в нормальных для вида условиях (прежде всего, на его родине) скоррелированность признаков, определяющих размеры и форму органа, должна быть типичной.

Таблица 2
Средние значения морфологических признаков в природных
и интродукционных популяциях *A. ginnala*

Популяция	Морфологический признак (см. в тексте)						
	x1	x2	x3	x4	x8	x11	x15
Природная							
Север	78	56	42	53	45	25	44
Запад	57	40	29	39	47	24	41
Восток	55	43	32	39	50	25	42
Центр	72	42	32	42	51	27	38
Среднее значение	65,5	42,3	33,8	43,3	48,3	25,3	41,3
Интродукционная							
Дендрарий ИЛ	69	50	35	46	48	26	38
Академгородок	63	50	31	49	60	26	41
Дендрарий КГТА	62	43	36	43	47	25	38
Погорельский дендрарий	77	59	41	57	55	25	29
Среднее значение	67,8	50,5	35,6	48,8	52,5	25,5	36,5

Примечания. 1) размеры выборки составляют 30 особей; 2) точность опыта ($P = \frac{m_x}{X} \cdot 100$) не превышает 5% для всех признаков, где X – среднее значение m_x – ошибка среднего значения.

Акклиматизация растений в новых условиях, по нашему мнению, будет сопровождаться перестройкой корреляционных связей между признаками органа. Конечным итогом такой перестройки является восстановление связей между признаками, возможно, в иных, чем в природе, соотношениях.

В результате проведенного корреляционного анализа выяснилось, что в природных популяциях весьма тесно скоррелированы признаки листа между собой и признаки плода между собой (коэффициент корреляции $(R)=0,7$). Корреляционных связей между вегетативными и генеративными признаками очень мало (рис. 2).

В интродукционных популяциях отмечено возрастание числа слабых и средних

Таблица 3
Корреляционная структура природных и интродукционных популяций *A. ginnala*

Популяция	Число статистически достоверных связей ($P=0,95$; $R_x = 0,3$)			
	слабые ($R_x 0,5$)	среднее ($0,5 < R_x < 0,7$)	среднее ($R_x 0,7$)	Всего
Природная:				
Центр	15	13	10	38
Север	22	11	11	43
Восток	6	7	13	26
Запад	22	7	6	35
Среднее	16,3	9,5	10,0	35,5
Интродукционная:				
Дендрарий ИЛ	23	7	9	39
Академгородок	22	12	11	45
Дендрарий КГТА	18	6	7	31
Погорельский дендрарий	18	14	11	43
Среднее	20,25	9,8	9,5	39,5

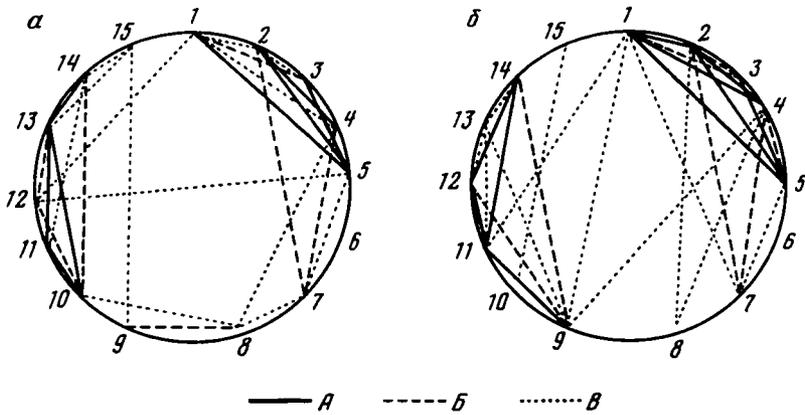


Рис. 2. Корреляционные плеяды популяций *A. ginnala* [15]

a – природная популяция (центр), *б* – интродукционная популяция (Академгородок); 1–15 – номера признаков, *A* – сильная связь ($R > 0,7$), *B* – средняя связь ($0,5 < R < 0,7$), \bar{B} – слабая связь ($R < 0,5$)

связей и уменьшение числа сильных связей по сравнению с природными популяциями (табл. 3). Появляются новые слабые корреляции между признаками листьев и плодов, не свойственные популяциям на родине вида (см. рис. 2).

Изменение морфоструктуры популяции является базой для выявления их формового разнообразия. Применение методов многомерной статистики (главных компонентов, кластерного и дискриминантного анализа) позволяет выделить внутри насаждения определенное число наиболее различающихся морфологических форм и описать их по типам сопряженной изменчивости всех рассмотренных признаков [16]. На рис. 3 и 4 представлены результаты дискриминантного анализа, являющегося заключительным после компонентного и кластерного анализов. Отложенные на осях координат дискриминантные функции являются линейными и включают все заданные признаки с определенными коэффициентами.

В центральной популяции 94% особей имеют сходный тип сопряженной изменчивости признаков, условно мы отнесли их к основной морфологической форме, 6% особей имеют отличные от основной массы растений типы сопряженной изменчивости, они составили две редкие формы (см. рис. 3). В северной популяции 86% особей относятся к основной морфологической форме и 7% к двум редким. В восточной популяции, кроме основной формы (50% особей), присутствует еще одна крупная морфологическая форма, которую мы назвали сопутствующей (36%), и две редкие формы по 7% особей. В пределах южного полушария 90% особей составляет основная форма, а 10% распадается на три редкие.

В популяции дендрария КГТА 70% особей принадлежат к основной морфологической форме, а 30% составляют четыре редкие морфологические формы (см. рис. 4). В популяции Погорельского дендрария 80% особей относятся к основной форме, а 20% распадается на четыре редкие формы. В популяции дендрария ИЛ 73% особей принадлежат к основной морфологической форме, 13% – сопутствующей и по 7% – к двум редким. В озеленении Академгородка 70% растений объединяются в основную морфологическую форму, 17% представляют собой сопутствующую форму и по 6,5% – две редкие.

Видно, что в природных популяциях большинство особей (до 90%) имеет сходный тип сопряженной изменчивости морфологических признаков (см. рис.3), присутствуют лишь некоторые отклонения от нормы. Интродукционные популяции *A. ginnala* более полиморфны, чем в природе (см. рис. 4), здесь выявлено большее число редких и сопутствующих морфологических форм.

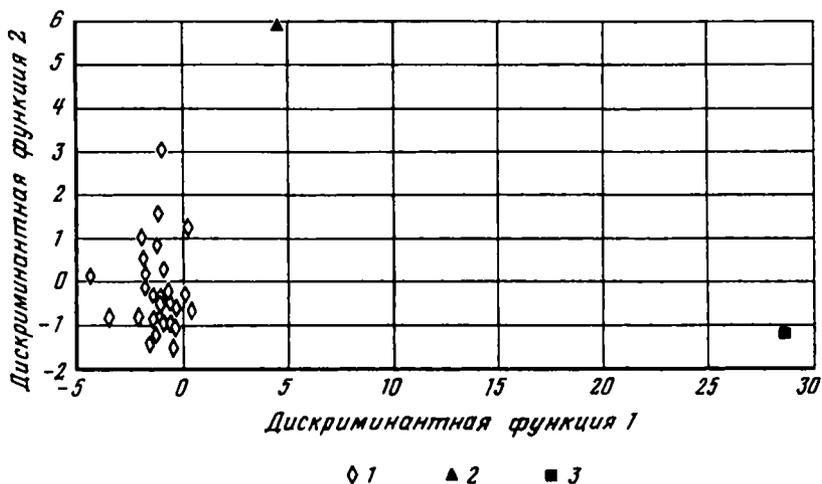


Рис. 3. Распределение учетных деревьев центральной популяции *A. ginnala* в плоскости первых двух дискриминантных функций

1 – особи основной морфологической формы, 2, 3 – редкие формы

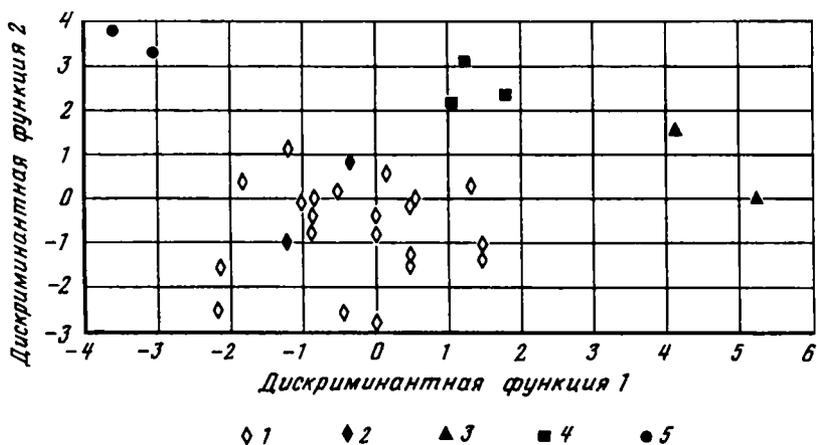


Рис. 4. Распределение учетных деревьев популяции *A. ginnala* дендрария КГТА в плоскости первых двух дискриминантных функций

1 – основная форма, 2–5 – редкие формы

Таким образом, по результатам проведенных исследований можно заключить, что при выращивании древесных растений (путем создания интродукционных популяций) за пределами их естественного ареала, в условиях, не являющихся для них экстремальными, наблюдается увеличение индивидуальной изменчивости признаков, которая с возрастом снижается и колеблется в более узких пределах. Средние значения признаков стремятся приблизиться к характерным для данного вида на родине. При интродукции у растений происходит перестройка корреляционной и морфологической структуры популяций, предвещающих формообразовательный процесс в интродукционных популяциях.

ЛИТЕРАТУРА

1. Деревья и кустарники СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958. Т. 4.
2. Протопопова Е.Н. Новые древесные породы Сибири: (Интродукция новых пород на юге Красноярского края). Красноярск, 1966. 78 с.
3. Лучник З.И. Интродукция деревьев и кустарников в Алтайском крае. М.: Колос, 1970. 656 с.
4. Плотникова Л.С. Интродукция древесных растений Китайско-Японской флористической подобласти в Москве. М.: Наука, 1971. 135 с.
5. Костылева Г.С. Интродукционные виды рода *Acer* L. в Ботаническом саду АН УзССР г. Ташкента // Дендрология Узбекистана. Ташкент: Фан, 1973. Т. 5. С. 5–123.
6. Бакулин В.Т. Бакланский В.В., Большаков М.Н. Интродукция древесных растений в лесостепном Приобье. Новосибирск: Наука, 1982. 234 с.
7. Встовская Т.Н. Интродукция древесных растений Дальнего Востока в Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1983. 195 с.
8. Встовская Т.Н. Древесные растения – интродуценты Сибири (*Abelia-Ligustrum*). Новосибирск: Наука, 1985. 287 с.
9. Курдюк А.М. Формовая изменчивость плодов восточно-азиатских видов клена при интродукции на Украине // Адаптационная изменчивость растений при интродукции. Рига: Зинатне, 1990. С. 37–40.
10. Некрасов В.И. Актуальные вопросы развития теории акклиматизации растений. М.: Наука, 1980. 101 с.
11. Головкин Б.Н. Культурный ареал растений. М.: Наука, 1988. 184 с.
12. Мамаев С.А. Основные принципы методики исследования внутривидовой изменчивости древесных растений // Тр. Ин-та экологии растений и животных. Свердловск, 1975. Вып. 94. С. 3–4.
13. Шмальгаузен И.И. Факты эволюции. М.: Наука, 1968. 679 с.
14. Берг Р.Л. Экологическая интерпретация корреляционных плеяд // Вестн. ЛГУ. 1959. № 9. С. 142–152.
15. Терентьев П.В. Метод корреляционных плеяд // Там же. С. 131–141.
16. Животовский Л.А. Популяционная биометрия. М.: Наука, 1991. 271 с.

Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН,
Красноярск

Поступила в редакцию 08.09.97

SUMMARY

Nelubina M.I. Characteristics of morphological structure variability in introduced populations of *Acer ginnala* in Krasnoyarsk

The intraspecific differentiation of *A. ginnala* was studied in four populations introduced in Siberia. On the basis of comparative morphological analysis the variability of some morphological features (length and width of leaf blade, number of leaf lobes, number of lateral ribs, length and width of seed etc.) was estimated.

УДК 582.475.2.581.143.581.522.68

СЕЗОННЫЙ РОСТ ПОБЕГОВ У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА PINUS В УСЛОВИЯХ ИНТРОДУКЦИИ

И.Т. Кищенко

Усиливающееся загрязнение окружающей среды все настоятельнее требует увеличения объема озеленительных работ. Между тем многие виды хвойных (в том числе и представитель рода *Pinus*) из других географических районов устойчивы к загазованности и задымлению воздуха, отличаются долговечностью, способностью выделять фитонциды и весьма декоративны в течение всего года. Кроме того, хорошо подобранные экзоты способны не только обогатить местную дендрофлору, но и поднять продуктивность лесов при одновременном сокращении оборота рубки.

Таблица 1
Характеристика объектов исследований

Вид растений	Происхождение саженцев, город	Возраст, лет	Высота, м	Наличие семеношения
<i>Pinus strobus</i>	Санкт-Петербург	17	4,3	Нет
<i>P. montana</i>	Минск	17	1,2	Есть
<i>P. pumila</i>	Иркутск	29	1,0	Нет
<i>P. sibirica</i>	Санкт-Петербург	24	6,2	Нет
<i>P. sylvestris</i>	Петрозаводск	17	6,4	Есть

В связи с этим предполагается их интродукция, а затем и оценка ее перспективности. Одним из важнейших показателей такой оценки является степень соответствия ритмики роста и развития растений динамике экологических факторов [1]. Сезонный рост, как указывает В.Б. Логинов [2], проявился в процессе эволюции как реакция на ежегодную повторяемость климатических смен. Поэтому сезонный ритм роста является своеобразным интегральным показателем, характеризующим адаптацию растений к условиям среды и степень соответствия последних биологии вида [3].

Выяснению особенностей сезонного роста побегов у аборигенных видов хвойных растений, в частности рода *Pinus*, в отечественной литературе уделяется большое внимание [4–6]. Изучение интродуцентов данного рода в таежной зоне в таком аспекте в России не проводилось.

Исследования проводили в 1978–1996 гг. в ботаническом саду Петрозаводского государственного университета, расположенного на северном берегу Петрозаводской губы Онежского озера (подзона средней тайги). Объектами исследования служили представители 5 видов рода *Pinus*: сосна обыкновенная (*P. sylvestris* L.), сосна Веймутова (*P. strobus* L.), сосна горная (*P. montana* Mill.), кедровый стланик (*P. pumila* (Pall.) Regel.), сосна сибирская (*P. sibirica* Du Tour.) (табл. 1).

Наблюдения за ростом побегов проводили по методике А.А. Молчанова и В.В. Смирнова [7]. С помощью линейки измеряли длину осевых побегов первого порядка с южной части кроны на высоте около 1,5 м с момента набухания почек до заложения зимующих почек через каждые 2–3 сут. Объем выборки по каждому объекту исследований – 25 побегов. Величину суточного прироста определяли как разницу в длине побегов между последующим и предшествующим измерениями, деленную на число суток этого периода.

Данные метеоусловий получены с метеостанции, расположенной в 3 км юго-западнее ботанического сада. Все выборки проверены на соответствие закону нормального распределения. Коэффициенты корреляции и различия между средними величинами оценены на достоверность. Показатель точности опыта довольно высок (4–5%), а коэффициент вариации не слишком велик (15–30%).

Проведенные исследования позволили установить, что сроки начала роста побегов изучаемых видов сосны могут варьировать в пределах 5–20 сут. Подобную изменчивость отмечал и Н.В. Шкутко [8]. Наиболее стабильны сроки начала данной фазы у *P. sylvestris* и *P. montana*. Раньше всего начинают рост побеги *P. pumila* – 20.IV–10.V. Через 5–10 сут их рост отмечается у *P. sylvestris* и *P. montana*. Остальные виды вступают в эту фазу в середине–конце мая (табл. 2).

Сроки прекращения роста побегов сильно варьируют по годам, различаясь у отдельных видов на 1–6 нед. При этом наибольшая изменчивость характерна для *P. sibirica*, а наименьшая – для *P. sylvestris*. По мнению Н.В. Шкутко [8], уровень адаптации интродуцентов к новым климатическим условиям тем больше, чем мень-

Таблица 2
Температурный режим в период роста побегов у различных видов сосны

Вид растений	Год наблюдений	Начало роста		Максимальный			Окончание роста			
		Дата	Среднесуточная температура воздуха, °С	Сумма, град.-ч	Дата	Среднесуточная температура воздуха, °С	Сумма, град.-ч	Дата	Среднесуточная температура воздуха, °С	Сумма, град.-ч
<i>Pinus strobus</i>	1988	28 V	11,0	343	8-16 VII	20,0	928	5 VIII	15,5	1426
	1989	10 V	11,0	222	3-5 VI	13,4	543	28 VI	20,4	936
	1990	20 V	8,0	212	29 VI-1 VII	16,6	500	9 VII	22,5	633
<i>P. montana</i>	1988	5 V	4,2	116	3-5 VI	16,2	415	1 VIII	15,5	1416
	1989	1 V	5,8	134	3-5 VI	13,8	508	28 VI	15,7	936
	1990	8 V	4,1	141	8-11 V	5,0	141	23 VI	14,4	410
<i>P. pumila</i>	1988	10 V	5,1	116	3-5 VI	16,2	381	22 VIII	20,4	1249
	1989	25 IV	4,0	121	23-26 V	13,8	443	28 VI	20,4	936
	1990	20 IV	3,9	157	4-7 VI	12,5	292	1 VII	20,7	460
<i>P. sibirica</i>	1988	20 V	9,4	252	8-10 VIII	20,0	964	2 VIII	15,5	1400
	1989	9 V	9,6	211	26 VI-6VII	13,8	894	26 VII	20,9	900
	1990	17 V	7,8	178	4-6 VI	12,5	281	15 VI	15,4	308
<i>P. sylvestris</i>	1988	10 V	5,1	116	3-5 VI	16,2	415	2 VII	18,4	849
	1989	1 V	5,8	134	23-28 VI	13,8	443	23 VI	16,9	833
	1990	6 V	5,9	174	4-7 VI	12,6	292	25 VI	16,8	450

Таблица 3

Характеристика прироста побегов у различных видов сосны

Вид растений	Год наблюдений	Максимальный суточный прирост, мм	Годичный прирост, мм	Продолжительность роста, сут
Pinus strobus	1988	11,7	286	53
	1989	11,5	239	49
	1990	6,0	138	50
P. montana	1988	7,3	169	88
	1989	4,3	146	59
	1990	3,9	77	41
P. pumila	1988	7,2	160	73
	1989	3,0	170	48
	1990	2,9	96	41
P. sibirica	1988	5,7	156	74
	1989	3,9	124	48
	1990	4,0	93	29
P. sylvestris	1988	5,2	130	63
	1989	6,4	138	54
	1990	3,6	97	56

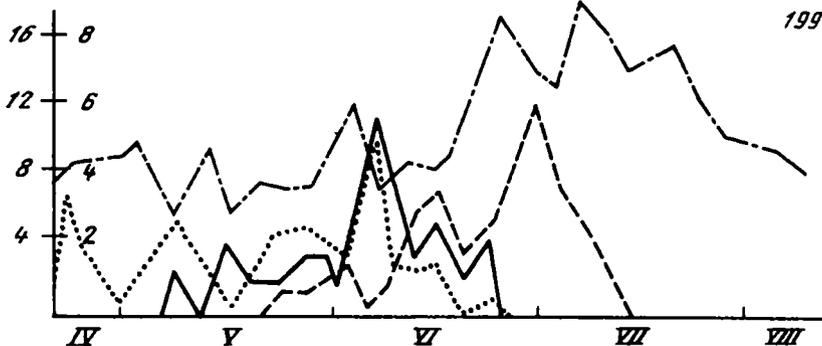
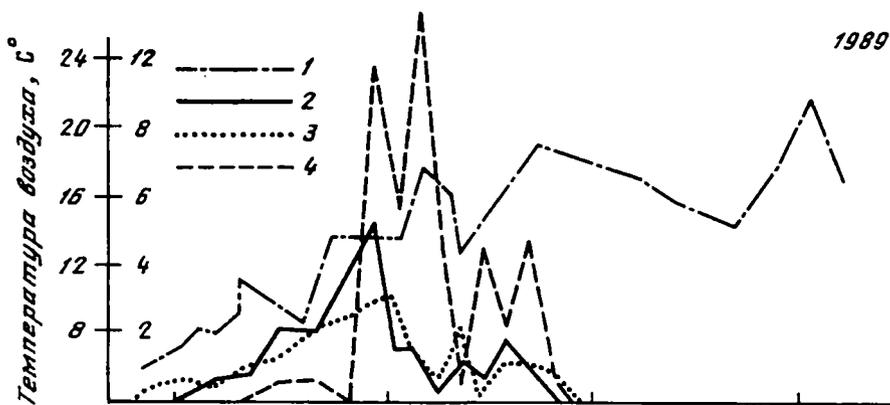
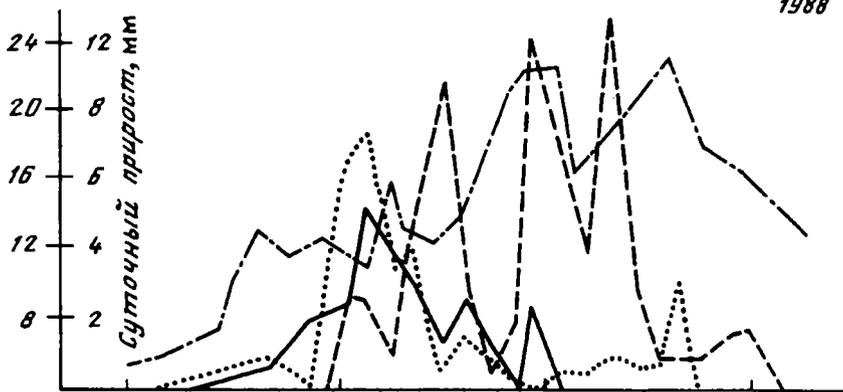
ше изменчивость сроков начала и окончания их фенофаз. По среднемноголетним данным, к рано прекращающим рост (23.VI–22.VII) следует отнести *P. sylvestris* и *P. pumila*. У остальных видов эта фенофаза заканчивается на 1–4 нед. позже.

Вполне понятно, что погодичные изменения сроков начала и окончания роста побегов отражаются и на продолжительности их формирования. В зависимости от вида растения она варьирует от 29 до 88 сут (табл. 3). Наиболее продолжительный рост характерен для *P. montana* (41–88 сут), а самый короткий – для *P. strobus* (49–53 сут).

Установлено, что максимум прироста побегов также довольно существенно меняется по годам. Раньше других видов эта фаза наступает у *P. montana* (8.V–5.VI), а позже всех у *P. strobus* и *P. sylvestris* (3.VI–10.VII). Величина максимального прироста у разных видов сосны также варьирует в широких пределах, наибольшая – (0,6–11,7 мм/сут) отмечена у *P. strobus*. У остальных изучаемых видов этот показатель меньше в 1,5–5 раз (1,2–7,3 мм/сут). Следует отметить, что погодичная изменчивость величины максимального прироста у этих видов может достигать 200–450% (см. рисунок). Весьма значительные различия в ритмике суточного роста побегов аборигенных и интродуцированных видов хвойных установлено ранее и другими исследователями [1, 9, 10].

Обнаруженная значительная изменчивость в продолжительности и интенсивности роста побегов обуславливает и соответствующие различия в величине их годичного прироста. Длина побегов у изучаемых видов сосны может различаться в 1,5–2 раза. Из данных табл. 3 следует, что наиболее длинные побеги (138–286 мм) формируются у *P. strobus*, у других видов величина этого показателя составляет всего 122–138 мм. Анализ результатов исследований свидетельствует о том, что величина годичного прироста побегов обуславливается в первую очередь интенсивностью, а не продолжительностью роста. Так, длина побега у *P. strobus* больше, чем у *P. sylvestris*, в среднем на 80%. При этом скорость роста у первого вида в 2–5 раз больше, а продолжительность роста примерно одинакова.

Физиологические реакции растений, в том числе и ростовые, определяются диапазоном толерантности вида к факторам среды (закон Шелфорда). Следовательно, установив значение факторов среды в ключевые периоды роста, а также напри-



Сезонная динамика температуры воздуха и суточного прироста побегов сосны
 1 – температура воздуха, 2 – *Pinus sylvestris*, 3 – *P. pumila*, 4 – *P. strobus*

вление, форму и силу связи между динамикой прироста и изменчивостью этих факторов, можно судить о степени их соответствия требованиям организма.

По данным трехлетних наблюдений, начало роста побегов при наиболее низкой среднеустойчивой температуре воздуха (3,9–5,9 °C) отмечалось у *P. pumila*, *P. montana* и *P. sylvestris* (см. табл. 2). У остальных видов эта фенофаза начиналась при 7,8–11 °C.

Следовательно, начало роста побегов у изучаемых видов обуславливается вполне определенной температурой воздуха, что согласуется с данными других исследователей [11, 12, 8].

Одним из параметров, позволяющих охарактеризовать тепловой режим среды за период с момента перехода температуры воздуха через 0 °С до начала той или иной фазы, является сумма градус-часов. Рост побегов *P. montana*, *P. pumila* и *P. sylvestris* начинается при 116–174 град-ч, *P. sibirica* – 178–252, *P. strobus* – 212–343 град-ч. Подобная связь обнаружена и Л.А. Фроловой [13]. В период прекращения роста побегов среднесуточная температура воздуха и сумма градус-часов варьируют в довольно широких пределах – соответственно 14,4–22,5 °С и 410–1496 град-ч. Эти данные свидетельствуют о том, что сроки прекращения деятельности апикальной меристемы у представителей рода *Pinus* не связаны с температурным режимом, а скорее всего обусловлены генотипом вида. Следовательно, для всех изучаемых интродуцентов тепла вполне достаточно для завершения годичного цикла развития вегетативных почек, что хорошо согласуется с данными Л.А. Фроловой [13].

Выянилось, что требовательность растения к температуре воздуха в период максимума прироста побегов в значительной степени определяется биологией вида. Так, максимальный прирост побегов при температуре воздуха 5 °С имеет место у *P. montana*, у других же видов эта фаза отмечается при температуре выше 12 °С. Н.В. Шкутко [8] также отмечает зависимость сроков максимума прироста сосны от температурного режима окружающей среды. Между тем сумма градус-часов в этот период варьирует в широких пределах (141–928), что указывает на отсутствие явного влияния данного параметра на максимум прироста у всех изучаемых видов.

Наиболее приспособленным к местным экологическим условиям, бесспорно, является аборигенный вид *P. sylvestris*, который наиболее оптимально реагирует на изменчивость факторов среды. Следовательно, о степени адаптированности интродуцентов можно предположительно судить путем динамики их роста и роста аборигенного вида, прибегая к помощи корреляционного анализа.

Оказалось, что направление и форма искомой корреляции за года исследований остались неизменными. Однако степень сопряженности при этом изменяется весьма заметно. Так, по данным 1988 и 1989 гг., достоверная и тесная связь ($r = 0,7 \div 0,8$) обнаружена между динамикой прироста побегов *P. sylvestris* и аналогичным показателем *P. montana* и *P. pumila*. Слабая связь обнаружена между динамикой прироста аборигенного вида и *P. sibirica* ($r = 0,1 \div 0,5$), в отношении *P. strobus* она и вовсе отсутствует. По данным третьего года исследования, такая достоверная сопряженность установлена только для одного интродуцированного вида. Следовательно, из всех изучаемых видов сосны наибольшие различия в ростовых процессах по сравнению с аборигенным видом характерны для *P. strobus* и *P. sibirica*.

Анализ результатов исследований, как правило, свидетельствует об отсутствии достоверной корреляции между динамикой прироста побегов у изучаемых видов сосны и изменчивостью среднесуточной температуры воздуха за период наблюдений. В отношении *P. sylvestris* это установлено ранее [6]. Исследователи [7, 4, 13, 14, 5] приходят к выводу, что интенсивность роста побегов как аборигенных, так и интродуцированных видов хвойных коррелирует с температурой воздуха только в первой половине вегетационного периода. По нашим данным, такая зависимость просматривается обычно только до момента максимума прироста (см. рисунок). При этом обнаруживается всегда прямая, положительная часто довольно тесная сопряженность ($r = 0,35 \div 0,89$). Наиболее она выражена у *P. strobus*, а наименее слабая – у *P. pumila*. В этот период любое понижение температуры воздуха замедляет рост побегов. При этом наиболее интенсивный рост у *P. montana* и *P. pumila* наблюдается уже при температуре выше 8°, а у *P. sylvestris*, *P. strobus* и *P. sibirica* – выше 12°.

При изучении корреляционной связи между динамикой прироста побегов и относительной влажностью воздуха выяснилось, что для всех изучаемых видов сосны они прямолинейны по форме, отрицательны по направлению и незначительны по силе ($r = 0,2 \div 0,5$). Следовательно, для роста побегов аборигенных и интродуцированных видов сосны значения влажности воздуха часто выше оптимальных. Впол-

не вероятно, что этот процесс замедляется из-за снижения интенсивности фотосинтеза в связи с уменьшением солнечной радиации. В свою очередь оно объясняется повышением облачности и выпадением атмосферных осадков, приводящих и к повышению влажности воздуха. Достоверная корреляция между динамикой прироста побегов изучаемых видов сосны и выпадением атмосферных осадков не обнаружена.

ВЫВОДЫ

Рост побегов у *P. pumila* начинается на 5–10 сут раньше, а у других видов – на 10–15 сут позже, чем у *P. sylvestris* и *P. montana*. Заканчивается он у *P. sylvestris* и *P. pumila* 1–4 нед раньше, чем у других изучаемых видов.

Ранее всего максимум прироста побегов наблюдается у *P. montana*, а позже всего – у *P. sylvestris* и *P. strobus*. При этом его наибольшая величина характерна для *P. strobus*, у других видов она в 1,5–5 раз меньше.

Сроки начала, максимума и окончания прироста побегов очень сильно варьируют из года в год под влиянием экологических факторов.

Наиболее длинные побеги формируются у *P. strobus*. Величина данного показателя обуславливается в основном интенсивностью, а не продолжительностью роста.

Наибольшее сходство с динамикой прироста побегов аборигенного вида обнаруживает *P. pumila*, а наибольшие различия – *P. strobus*.

Начало роста и максимум прироста побегов у сосны в значительной мере зависят от температурного режима воздуха.

Влажность воздуха превышает необходимую для роста побегов величину у всех изучаемых видов сосны.

ЛИТЕРАТУРА

1. Лапин П.И. Сезонный ритм развития древесных растений и его значение для интродукции // Бюл. Гл. ботан. сада. 1967. Вып. 65. С. 12–18.
2. Логинов В.Б. К методике построения частных теорий интродукции // Теории и методы интродукции растений и зеленого строительства: Материалы респ. конф., 1978 г. Киев, 1980. С. 58–60.
3. Шестопалова В.В. Итоги интродукции сосновых (*Pinaceae* Lindl.) на среднерусской возвышенности и перспективы их использования: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1982. 22 с.
4. Смирнов В.В. Сезонный прирост однолетних побегов и хвои у ели и сосны // Тр. лаб. лесоведения. М., 1961. № 5. С. 27–28.
5. Елагин И.Н. Сезонное развитие сосновых лесов. Новосибирск: Наука, 1976. 230 с.
6. Кищенко И.Т., Груданис И.В. Сезонный рост побегов и хвои сосны в южной и северной Карелии // Экология. 1985. № 6. С. 61–63.
7. Молчанов А.А. Рост и плодоношение древесных пород в связи с метеорологическими условиями // Тр. лаб. лесоведения. М., 1961. № 3. С. 5–50.
8. Шкутко Н.В. Хвойные Белоруссии. М., 1991. 263 с.
9. Зайцев Г.Н. Оптимум и норма в интродукции растений. М.: Наука, 1983. 258 с.
10. Плотников Л.С. Научные основы интродукции и охраны древесных растений флоры СССР: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1983. 52 с.
11. Харитонович Д.Н. Рост 20-летних культур сосны, ели и лиственницы на протяжении вегетационного периода в условиях лесной зоны // Сборник научных работ Института лесного хозяйства БССР. Минск, 1960. С. 10–24.
12. Гортинский Г.Б., Тарасов А.И. Сравнительная характеристика сезонного прироста сосны и ели в некоторых типах леса // Лесн. журн. 1977. № 4. С. 151–153.
13. Kozłowski T.T. Growth characteristics of forest trees // J. Forestry. 1963. Vol. 61, N 9. P. 655–662.
14. Потанова С.А. Динамика роста побегов интродуцированных видов сосны // Бюл. Гл. ботан. сада. 1985. Вып. 17. С. 28–31.
15. Теренков Б.А. Рост побегов – показатель устойчивости древесных растений // Интродукция, акклиматизация, охрана и использование растений. Куйбышев, 1986. С. 28–34.

SUMMARY

Kishchenko I.T. Seasonal growth rhythm in some introduced species in the genus Pinus

The plants of five species (*P. sylvestris*, *P. strobus*, *P. montana*, *P. pumila*, *P. sibirica*) were studied in the botanic garden of the Petrozavodsk University located in the subzone of middle taiga. The dates of phenological stages (beginning and finishing of vegetation season, peak of shoot increment in length) were found to be reliably different between species. The annual shoot increment proved to be determined by the intensity of growth but not by the duration of growth. The differences in shoot increment dynamics between indigenous and introduced plant species were ascertained to be connected with specific response to ecological conditions in the concrete period of vegetation. The characteristics of seasonal growth of shoots were found to be dependent essentially on air temperature regime and to a lesser extent on air humidity.

УДК 581.14:582.683. 2(471.52)

БИОЛОГИЯ И ПРОДУКТИВНОСТЬ СРАМБЕ АБЫССИНИКА НОЧСТ. В ЛЕСОСТЕПИ БАШКОРТОСТАНА

*Е.В. Кучеров, Н.В. Маслова, А.М. Мангажева,
З.А. Ахметова*

За последние 30–40 лет внимание исследователей во всех странах мира (Германия, Венгрия, Польша, США, Канада и др.) привлек род *Crambe* L. из сем. Brassicaceae Burnett. Виды этого рода представляют интерес как жирномасличные, кормовые, пищевые и лекарственные растения [1–3].

Одним из перспективных жирномасличных и кормовых растений этого рода является катран абиссинский (*Crambe abyssinica* Hochst.) [4–10].

По своим пищевым качествам масло катрана абиссинского не уступает маслу горчицы *Sinapis alba* L. Оно имеет также и целебное значение, используется для лечения двенадцатиперстной кишки [11]. В США масло катрана абиссинского используется в производстве пластмасс, смол, синтетических волокон, смазочных масел [12, 13].

На протяжении многих лет нами проводилась работа по изучению как однолетних, так и многолетних видов катрана [14, 15]. В результате было установлено, что многие из них могут успешно возделываться в республике и представляют большой практический интерес.

В настоящей статье приводятся некоторые результаты изучения однолетнего вида – катрана абиссинского.

Работу проводили в 1992–1998 гг. в интродукционном питомнике Ботанического сада УНЦ РАН и на коллекционном участке экологобиологического центра в г. Уфе. Почва участка – серая лесная, тяжелосуглинистая. Семена высевали весной в грунт рядами с шириной междурядий 30 см. Глубина заделки семян 3–4 см. После появления всходов их прореживали. Ритм фенологического развития изучали по методике И.Н. Бейдеман. Наблюдения за ростом и развитием растений, биоморфологический анализ и определение семенной продуктивности проводили на 25 модельных растениях. Урожай зеленой массы растений определяли на учетных площадках по 1 м² каждая, в четырехкратной повторности. Определение содержания масла в семенах и его жирнокислотный состав были проведены в Институте орга-

Таблица 4

Фенологические наблюдения за развитием *Crambe abyssinica*
в условиях лесостепи Башкортостана (ботанический сад, г. Уфа)

Фенофаза	1992	1993	1994		1996	
Дата посева	19.V	18.V	19.V	2.VI	7.VI	8.V
Появление всходов	28.V	1.VI	25.V	8.VI	14.VI	24.V
Начало цветения	13.VII	15.VII	18.VII	4.VIII	12.VIII	3.VII
Начало плодоношения	26.VII	26.VII	14.VIII	19.VIII	24.VIII	12.VII
Конец цветения	5.VIII	10.VIII	20.VIII	3.IX	12.IX	20.VII
Начало созревания плодов	24.VIII	27.VIII	11.IX	19.IX	—	1.IX

нической химии УНЦ РАН. Работа выполнена под руководством доктора химических наук М.С. Юнусова. Состав жирных кислот определен по методу ГЖХ-анализа метиловых эфиров жирных кислот.

Посев семян проводили в разные сроки в мае и июне. Первые всходы появились через 6–16 дней в зависимости от погодных условий (табл. 1). Через 4–9 дней после появления всходов начинался рост стебля (после образования первой пары листьев). Ветвление стеблей наблюдалось через 20–27 дней. Цветение происходит в июле–августе. От появления всходов до начала цветения проходит 40–59 дней. Период цветения продолжается 23–33 дня. Плоды созревают в августе–сентябре. При посеве в начале июня (7.VI 1994 г.) катран абиссинский цвел, образовывал плоды, которые не вызрели.

Наши предыдущие опыты по интродукции катрана абиссинского показали, что оптимальным сроком посева семян является первая половина мая, тогда плоды полностью успевают вызреть к концу августа–началу сентября. Продолжительность вегетационного периода при этом составляет в среднем 89 дней (от 72 до 112 дней) [1, 14].

Согласно литературным данным, урожай семян катрана абиссинского может варьировать от 3 до 40 ц/га [1, 2].

В наших опытах 1992–1996 гг. урожай семян составил в среднем 127,3–136,7 г/м² в зависимости от условий года (табл. 2).

В 1996 г. мы проводили сравнительное изучение 7 образцов катрана абиссинского из коллекции ВИРА (табл. 3). Все образцы являются репродукцией Павловской опытной станции ВИРА. Сравнительная биоморфологическая характеристика образцов представлена в табл. 3. В зависимости от происхождения образцы катрана абиссинского различались по высоте, числу ветвей I порядка, числу и массе пло-

Таблица 2

Биоморфологические показатели и семенная продуктивность
Crambe abyssinica в Башкортостане (ботанический сад, г. Уфа)

Год наблюдения	Высота растения, см	Число ветвей I порядка, шт.	Число плодов на I растение, шт.	Масса семян с I растения, г
1992	87,3 ± 1,9	9,8 ± 0,5	1103,8 ± 139,8	7,37 ± 1,11
1993	112,5 ± 1,7	12,6 ± 0,9	659,8 ± 89,1	3,99 ± 0,54
1994	113,1 ± 3,3	10,8 ± 0,6	665,5 ± 80,5	3,72 ± 0,40

Таблица 3
Сравнительная биоморфологическая характеристика образцов
Cratche abyssinica разного происхождения в Башкортостане в 1996 г.
(Экологобиологический центр, г. Уфа)

Происхождение образца; номер по каталогу ВИР	Высота растения, см		Число ветвей I порядка, шт.	
	min-max	$\bar{x} \pm S_x$	min-max	$\bar{x} \pm S_x$
Венгрия; К-28	65-112	86,3 ± 2,3	6-17	9,8 ± 0,5
Венгрия; К-32	60-106	82,5 ± 2,2	4-14	8,3 ± 0,5
Россия; сорт ВНИИМК-57, К-5	38-92	72,6 ± 3,1	6-21	12,1 ± 0,7
Россия; Воронеж. К-7	71-96	99,3 ± 1,3	5-16	9,9 ± 0,5
Россия; Башкортостан, К-8	63-112	87,0 ± 1,7	7-18	11,3 ± 0,5
Чехословакия; К-34	60-94	84,0 ± 2,4	7-14	11,7 ± 0,6
Швеция; К-25	70-105	89,5 ± 2,4	4-15	8,0 ± 0,8

дов с одного растения, массе 1000 плодов. По продуктивности семян значительно выделялся образец из Башкортостана (К-8), также высокие показатели имел сорт ВНИИМК-57 (К-5) и образец из Венгрии (К-32). Менее продуктивным в наших условиях оказался образец, полученный из Швеции (К-25).

Анализ содержания жира показал, что в семенах с оболочкой его было 33,2%, а в семенах без оболочки – 47,3% (урожай семян 1992 г.). В составе масла обнаружено 9 жирных кислот: $C_{14:0}$ (миристиновая) – 0,1; $C_{16:0}$ (пальмитиновая) – 0,9; $C_{18:0}$ (стеариновая) – 0,3; $C_{18:1}$ (олеиновая) – 12,7; $C_{18:2}$ (линолевая) – 6,4; $C_{18:3}$ (линоленовая) – 7,7; $C_{20:0}$ (арахиновая) – 0,8; $C_{22:0}$ (бегеновая) – 0,5; $C_{22:1}$ (эруковая) – 70,6 (содержание кислот в %). По этим показателям жирнокислотный состав масла семян катрана абиссинского в наших условиях был идентичен таковому на Украине (Запорожский медицинский институт [17]).

Благодаря высокому содержанию эруковой кислоты (до 60% и более) масло используется для изготовления полиамидных смол, полиэфиров, нейлона 1313.

По литературным данным, средняя урожайность зеленой массы катрана абиссинского 180–200 ц/га при летних сроках посева – 240–270 ц/га [2].

Наши опыты, проведенные ранее, показали, что урожай зеленой массы катрана абиссинского в фазе массового цветения в лесостепи Башкортостана достигает 250–350 ц/га. Урожай зеленой массы зависит от погодных условий и способа посева [1].

В 1994 г. нами проведен учет урожайности зеленой массы катрана абиссинского в зависимости от условий выращивания. Растения выращивали на открытом и затененном участках с рыхлением и без рыхления почвы в междурядьях. Всходы не

Таблица 4
Урожай зеленой массы *Cratche abyssinica* в зависимости
от условий выращивания (ботанический сад, г. Уфа 1994 г.)

Условия опыта	Число растений на 1 м ² , шт.	Высота растений, см	Урожай зеленой массы, кг/м ²
Регулярное рыхление			
затененный участок	137	111,8	1,75
открытый участок	137	84,5	0,98
Без рыхления			
затененный участок	142	100,5	1,33
открытый участок	145	82,7	0,65

Число плодов с 1 растения, шт.		Масса плодов с 1 растения, г		Масса 1000 плодов, г
min-max	$\bar{x} \pm S_x$	min-max	$\bar{x} \pm S_x$	
126-1096	374,6 \pm 30,1	1,44-9,63	3,05 \pm 0,27	9,92
100-1125	312,0 \pm 27,9	0,72-9,01	2,36 \pm 0,26	9,16
96-2034	564,5 \pm 82,3	0,67-17,79	4,90 \pm 0,72	14,62
104-584	297,2 \pm 22,6	0,95-4,86	2,70 \pm 0,22	9,79
238-2200	617,3 \pm 59,2	1,74-25,73	5,18 \pm 0,57	9,85
134-1150	440,4 \pm 41,8	0,99-11,4	1,96 \pm 0,40	-
52-357	19,7 \pm 25,0	0,34-4,13	1,50 \pm 0,24	7,95

прореживали. Ширина междурядий 50 см. Растения скашивали в фазу цветения – начала плодоношения. В это время растения зеленые, хорошо облиственные, стебли их еще не огрубели и они вполне пригодны для зеленой подкормки и силосования. Данные опыта приведены в табл. 4. Урожай зеленой массы был более высокий на затененном участке. Это объясняется тем, что при выращивании на затененном участке растения были более высокорослыми, лучше облиственными, так как этот участок был лучше обеспечен влагой. У растений, возделываемых на открытом участке, наблюдались раннее пожелтение и сбрасывание листьев в нижней части стебля. В 1998 г. урожай в фазе цветения был равен 2 кг с 1 м².

При регулярном рыхлении урожайность катрана абиссинского также лучше, чем без рыхления.

Опыты показали, что в условиях лесостепи Башкортостана *Crambe abyssinica* Hochst является перспективной культурой, дающей высокий урожай семян и зеленой массы. Масло катрана абиссинского содержит до 70,6% эруковой кислоты. Наиболее продуктивными по семенной продуктивности оказались образцы из Башкортостана и сорт ВНИИМК-57.

ЛИТЕРАТУРА

1. Кучеров Е.И. Ресурсы и интродукция полезных растений в Башкирии. М.: Наука, 1979. 264 с.
2. Медведев П.Ф., Сметанников А.И. Кормовые растения европейской части СССР. М.: Колос, 1981. 336 с.
3. Кучеров Е.В. Некоторые итоги и перспективы интродукции катрана абиссинского в СССР и других странах мира // Интродукция полезных растений в Башкирии. Уфа, 1976. С. 99-145.
4. Jablonski M. *Crambe abyssinica* in the light of field experiments // Pamiet. pulawski. Pr. Lung Zesz. 1964. N 15. P. 55-77.
5. Hannich H., Dycka J., Fabry A. Dalsi vysledky s novou Jarni oleinikon Rrambe CSSR // Sdekonia. Rostl. vyroba. 1966. Rocn. 12 (39), č. 18. S. 451-464.
6. Feldhaus K., Kuchler M. Untersuchungen über die Anwendung von Herbiziden in Krambe (*Crambe abyssinica* Hochst.) // Albecht-Thaer-Arch. 1967. Bd. 11, H. 11. S. 983-996.
7. Neenan M. *Crambe* potential new crop for Irish agriculture // Farm. Res. New. 1966. Vol. 7, N 6. P. 135-136.
8. Shinozaki S., Vuichi By., Ichiisadaj J. On the fatty acid composition the Phos plipids of *Crambe abyssinica* seed // J. Agr. Chem. Soc. Jap. Contents. 1968. Vol. 422, N 4.
9. Wang Von-Ping, Luo Peng, Li Xu-Feng. Yunnan Zhiwu yanjiu // Acta bot. yunnanica. 1995. Vol. 17, N 2. P. 169-170.
10. Smejkal M. *Crambe abyssinica* v Ceskoslovensku // Zpr. Čs. bot. spolec. 1989. Sv. 24, N 1. S. 15-19.
11. Путныня Ц.К. Биохимическая характеристика масличных культур, произрастающих в Латвийской ССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Рига, 1953.
12. Papthanasion G.A., Lessman K.I., Nyquist W.E. Evaluation of eleven introductions of *Crambe abyssinica* Hochst. // Agron. J. 1966. Vol. 58, N 6. P. 597-589.
13. Francois L.E., Klenman R. Salinity effects on vegetative growth, seed, yield, and fatty acid composition of *crambe* // Ibid. 1990. Vol. 82, N 6. P. 1110-1114.

14. Кучеров Е.В. Крамбе – новая масличная культура в Башкирии. Уфа: Башк. кн. изд-во, 1951. 58 с.
15. Кучеров Е.В. Итоги интродукции жирномасличного растения катрана абиссинского (*Crambe abyssinica* Hochst) в условиях Башкирской АССР // Дикорастущие и интродуцируемые полезные растения в Башкирии. Уфа, 1971. Вып. 3. С. 298–310.
16. Бейдеман И.Н. Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ. Новосибирск: Наука, 1974.
17. Доля В.С., Шкурупий Е.Н., Каминский Н.А., Магера Е.Д. Масла семян девяти видов рода *Crambe* // Химия природ. соединений. 1977. № 1. С. 18–20.

Институт биологии УНЦ РАН,
Уфа

Поступила в редакцию 2.04.99

SUMMARY

Kucherov E.V., Maslova N.V., Mingazheva A.M., Akhmedova Z.A. Biology and productivity of Crambe abyssinica Hochst. in forest-steppe zone in Bashkiria

C. abyssinica was found to be promoting and valuable plant species for cultivation in forest-steppe zone. It was characterized by good seed productivity and good aboveground biomass productivity. Eruric acid accounted for about 70,6% of the crambe oil. Two plant specimens were determined to be the most productive ones.

УДК 631.529.582.736(471.54)

НЕКОТОРЫЕ ИТОГИ ИНТРОДУКЦИИ СОЛОДКИ СЕКЦИИ EUGLYCYRRHIZA НА СРЕДНЕМ УРАЛЕ

А.Ю. Беляев, Е.С. Васфилова

Виды рода *Glycyrrhiza* L. секции *Euglyrrhiza* Boiss. (настоящие солодки) имеют очень широкое применение как лекарственные и технические растения. В секцию входят 4 вида: солодка голая (*Glycyrrhiza glabra* L.), солодка уральская (*G.unralensis* Fisch), солодка Коржинского (*G.korshinskyi* Grig.), солодка шероховатая (*G.aspera* Pall.). Лекарственно-техническим сырьем настоящих солодок являются мощно развитые корни и корневища, содержащие глицирризин. Различным аспектам использования этого сырья, получаемого главным образом из солодки голой и солодки уральской, посвящена обширная литература [1–5]. Спрос на солодковый корень на мировом рынке очень велик и не может быть удовлетворен за счет эксплуатации природных зарослей. Вывоз сырья солодки из дореволюционной России достигал 28 тыс. т в год, а в бывшем СССР заготовки этого сырья составляли 22 тыс. т в год. В итоге это привело к резкому сокращению запасов солодкового корня в природе [5–7]. Уничтожение сообществ с участием солодки было связано также с освоением земель под сельскохозяйственные угодья и создание крупных гидротехнических сооружений как в центральных частях ареалов [7], так и на периферии, в частности в степных и лесостепных районах России [4, 8]. Виды, содержащие глицирризин, некогда широко распространенные во многих регионах, стали редкими [9]. Возникла необходимость принятия безотлагательных мер по охране; одной из эффективных форм может быть введение в культуру. С шестидесятых годов текущего столетия были развернуты широкомасштабные исследования по интродукции солодки голой и солодки уральской в различных регионах [6, 10–16], в итоге была доказана перспективность их возделывания. К началу 1990-х годов две трети производившегося корня солодки в бывшем СССР давали плантации [7]. В результате интродукционных экспериментов с солодками секции *Euglycyrrhiza* Boiss., проводив-

шимися в России, установлена возможность культивирования этих растений в разных природно-климатических условиях [14–16]. Промышленных запасов солодкового сырья в нашей стране не достаточно, однако значительные части ареалов трех важнейших видов солодки (голой, уральской, Коржинского) находятся в пределах России [17], что открывает перспективы для мобилизации генетического разнообразия этих видов в процессе интродукции и селекции. Получение отечественного сырья солодки в России возможно только на основе плантационной культуры, поэтому работы по интродукции трех указанных видов солодки особенно актуальны.

Освоение солодки в культуре предполагает решение ряда задач [4], среди которых нам представляются наиболее важными следующие: определение возможных границ выращивания разных видов в географическом и экологическом аспектах; отработка агроприемов возделывания в новых условиях с использованием вегетативного и генеративного размножения; определение качества получаемого сырья и оптимальных сроков его заготовки. В плане решения этих задач проводились и наши исследования, о чем уже кратко сообщалось [18].

Работа проводилась в ботаническом саду УрО РАН (г. Екатеринбург), находящемся в подзоне южной тайги Среднего Урала. Образцы семян получали из различных ботанических учреждений бывшего СССР, а также из природных местобитаний. Посевы проводили в мае–начале июня скарифицированными семенами. Скарификацию осуществляли механическим путем (с помощью наждачной бумаги) или выдерживанием в концентрированной серной кислоте в течение 30–60 мин с последующим промыванием в проточной водопроводной воде. Позднеосенний посев проводили сухими семенами местной репродукции. Почвы экспериментального участка тяжелосуглинистые, слабокислые (рН солевой вытяжки 5,0–5,8), средне-окультуренные, содержащие 8,8% гумуса. Опытный участок расположен в бывшей речной пойме, хорошо освещен, защищен посадками древесных растений от северных ветров. Наши наблюдения подтвердили уже известную закономерность интродукции: наиболее успешно интродуцируются виды, условия произрастания которых в природе наиболее близки условиям района интродукции.

На Урале и в Приуралье солодка Коржинского распространена в Башкирии, Оренбургской, Челябинской, Курганской областях [19–21]. Солодка голая в этом регионе встречается только в Оренбургской области, а солодка уральская – преимущественно в юго-восточных частях Оренбургской, Челябинской и Курганской областей [17, 19, 21]. Очевидно, солодка Коржинского лучше других видов адаптирована к комплексу природных условий Уральского региона. В рассматриваемой части ареала этот вид наиболее далеко продвинулся на север (до 55° с.ш.), т.е. до южной границы Среднего Урала. Интродукция данного вида вблизи северной границы ареала и на основе исходного материала маргинальных популяций представляет большой теоретический и практический интерес.

По нашим данным, наименее перспективной для возделывания в почвенно-климатических условиях Среднего Урала оказалась солодка голая – вид с наиболее удаленным от района интродукции ареалом. Весеннее отрастание солодки голой начиналось обычно во второй половине мая, разворачивания листьев – в начале июня; вегетация продолжалась до середины октября. Высота надземных побегов к концу вегетационного периода составила от 1,3–1,4 до 1,8–2 м. Цвет этот вид редко, только в годы с сухим и жарким вегетационным периодом (1988/89) в течение июля; плодоношения не отменялось. Вегетативное разрастание слабое. В настоящее время вид в коллекции ботанического сада представлен двумя образцами, включающими 5–7 особей в возрасте 12–18 лет.

Солодка уральская находится в коллекции ботанического сада уже в течение нескольких десятилетий [18–22]. Сроки начала и конца вегетации у этого вида такие же, как и у солодки голой. Высота надземных побегов – 1,2–1,3 м, т.е. меньше, чем у солодки голой. Цветение наблюдалось у ряда образцов этого вида в течение

июля, но не ежегодно; плодоношение слабое. Однако в 1981 г. с жарким продолжительным летом урожай семян одного из старых коллекционных образцов был довольно обильным, всхожесть семян высокая. У этого же образца ежегодно отмечалось появление новых парциальных кустов.

У другого образца (посев 1981 г.) вегетативное разрастание растений за десятилетний период оказалось довольно значительным: корневища залегали на глубине 10–15 см и длина отдельных многолетних корневищ достигала 4 м, их диаметр – до 2 см. Сырая биомасса подземной части многолетних особей составляла около 700 г/м².

Наиболее успешной оказалась интродукция солодки Коржинского. Как отмечалось выше, северная граница ареала этого вида расположена значительно ближе к району интродукции, чем солодок голой и уральской. Материалов о возделывании этого вида очень мало. Есть данные о культивировании его в Казахстане [23], Узбекистане [24], ботаническом саду г. Уфы [20], учхозе Курганского сельхозинститута (личное сообщение Шарниной Т.Д., 1982 г.).

В ботаническом саду УрО РАН отрастание солодки Коржинского происходит обычно в середине мая, при холодной весне – в конце мая, разворачивание листьев – в начале июня; вегетация заканчивалась в октябре. Высота надземных побегов колебалась от 1,1 до 1,6 м, т.е. достигала значительно больших величин, чем в естественных условиях (30–70 см по данным [17]; 59–78 см по данным [20]). Цветение в культуре началось на пятом году жизни, и с этого возраста растения ежегодно обильно цвели, начиная с конца июня (бутонизация обычно начиналась в середине июня). Массовое цветение заканчивалось в середине августа, но слабое цветение можно было наблюдать в отдельные годы до середины октября.

На сроки бутонизации и цветения сильно влияли погодные условия. Так, в годы с очень сильной теплой весной (1991) массовая бутонизация наблюдалась уже в конце мая, а цветение – с начала июня. В годы с сырой и холодной весной (1990, 1992, 1998) бутонизация начиналась в конце июня, а цветение – в начале или середине июля. В условиях прохладного и влажного лета оно заканчивалось уже в начале августа. Плодоношение наблюдалось не ежегодно, в сырые и холодные вегетационные сезоны семена не вызревали, значительная часть завязей опадала. Плодоношение часто было слабое; обильный урожай семян наблюдался лишь в жаркие и сухие года (в 1988, 1989 и особенно в 1995). Возможно, что помимо неблагоприятных погодных условий, на плодоношении и созревании семян этого вида солодки отрицательно сказывается очень продолжительный (до середины сентября) рост побегов в длину с образованием новых материалов. Это может быть одной из причин опадания части завязей. Вероятно, для стабильного вызревания семян солодки Коржинского на Среднем Урале целесообразно применение каких-либо агроприемов, ограничивающих рост побегов (обрезка, применение ретардантов).

Семена у солодки Коржинского обычно созревали в середине–конце сентября, масса 1000 семян – 8,6–0,2 г. Изучение элементов семенной продуктивности этого вида показало, что число плодов (бобов) в одной кисти колеблется от 9 до 26, в среднем 18,2–1,0. Число полноценных (выполненных) семян в одном плоде колеблется от 1 до 5, среднее число этих семян в плоде – от 1,0–0,2 до 2,4–0,6 шт. После механической скарификации (с помощью наждачной бумаги) лабораторная всхожесть семян, прошедших сухос хранение в течение нескольких месяцев, составляла 69,3% (в контроле – 14,7%); после химической скарификации (обработка концентрированной серной кислотой 30 мин) – 48%. Самосева в условиях культуры солодки Коржинского не давала, бобы с вызревшими семенами прочно удерживались на растениях до глубокой осени (и даже до весны), при этом они не вскрывались.

При посеве в открытый грунт сухими нескарифицированными семенами во второй половине сентября всхожесть была намного ниже, чем при посеве скарифицированными семенами во второй половине мая. Она составила соответственно 13,3 и 63,5%.

При осеннем посеве период появления проростков более растянут, чем при весеннем посеве (соответственно 35 и 14 дней). По морфологическим признакам всходы растений осеннего посева почти не отличаются от сеянцев весеннего посева. Таким образом, в наших условиях наиболее подходящим является весенний посев скарифицированными семенами. Б.Б. Кербабаяев и др. [10] считают подзимние посевы вообще неприемлемыми (в частности, для солодки голой), поскольку семена, по их мнению, при этом гнивают.

В условиях культуры у солодки Коржинского мы наблюдали интенсивное вегетативное разрастание. При этом длина многолетних горизонтальных корневищ за 10–12 лет достигла 7 м. Генеративные побеги появились в парциальных кустах, начиная с трехлетнего возраста.

Возраст растений данного вида в культуре составляет к настоящему времени 15 лет. Первичная интродукционная популяция состоит из 10–12 плодоносящих особей (клонов). От этой популяции получено разновозрастное семенное потомство в количестве около 200 особей, многие из которых цветут и плодоносят.

Гибель молодых сеянцев трех изучавшихся видов солодки в первые годы жизни была значительной – от 7–13 до 54–60%. Причиной отпада сеянцев чаще всего являлось весеннее выпревание. В третьей декаде мая 1982 г. всходы солодки голой и уральской были значительно повреждены заморозками. Растения второго года жизни при этом пострадали незначительно. Взрослые растения всех исследованных видов солодки заморозками не повреждались.

В первый год жизни многие растения гибли от поражения корневой шейки. Часто наблюдалось интенсивное поражение растения тлей, а порой и другими вредителями. Как указывает Т.П. Надежина [15], это может приводить к массовому выпадению бутонов и цветков и недоразвитию завязавшихся плодов. Таким образом, поражение вредителями также может быть причиной нерегулярного и слабого плодоношения солодки Коржинского в нашем регионе.

В итоге многолетней интродукционной работы с тремя видами солодки секции *Euglyscythiza* Boiss. в ботаническом саду УрО РАН мы пришли к выводу, что наиболее перспективной для возделывания на Среднем Урале является солодка Коржинского. По комплексу показателей роста и развития растений, общей устойчивости этот вид в культуре оказался лучше, чем солодки голая и уральская.

Требуется продолжение интродукционных экспериментов с образцами этого вида с привлечением образцов солодки уральской для сравнительного анализа. Эти эксперименты, а также селекционная работа должны быть направлены, прежде всего, на повышение урожайности и качества подземных органов и семян. Необходимо выявить оптимальный диапазон условий выращивания на фоне возможного варьирования гидрологического и термического режимов. Представляется важным проведение отбора наиболее перспективных клонов и популяций.

Наши опыты пока базируются на испытании только одного популяционного образца солодки Коржинского, взятого вблизи северной границы распространения этого вида в Зауралье. Однако, как известно, успех интродукции того или иного вида существенно зависит от полноты мобилизации его генетического потенциала. Для этого необходим популяционный подход в интродукционных исследованиях солодки, успешно примененных в настоящее время в отношении других видов [25].

Кроме того, солодка Коржинского требует особого внимания как редкий вид флоры Урала [26]. В большинстве районов уральской части ареала вид представлен незначительными зарослями и отдельными клонами [18–20]. При этом из-за бесконтрольного выпаса скота и иных неблагоприятных условий нормальное соотношение наблюдается редко. В связи с этим актуально сохранение клонового разнообразия солодки Коржинского *ex situ* в ботанических садах и в специализированных питомниках путем вегетативного воспроизводства растений (из отрезков корневищ).

ЛИТЕРАТУРА

1. Бондарев А.И., Зарубий Ф.С., Русаков И.А. Солодка: (Обзор) // Хим.-фармацевт. журн. 1995. Т. 29. № 10. С. 33–39.
2. Растительные ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав, использование. Л.: Наука, 1987. 326 с.
3. Гаммерман А.Ф., Кадаев Г.Н., Яценко-Хмелевский А.А. Лекарственные растения: (Растения-целители). М.: Высш. шк., 1990. 544 с.
4. Гранкина В.П., Надежина Т.П. Солодка уральская. Новосибирск: Наука, 1991. 152 с.
5. Муравьев И.А., Соколов В.С. Состояние и перспективы изучения и использования солодки в народном хозяйстве СССР // Вопросы изучения и использования солодки в СССР. М.; Л.: Наука, 1966. С. 5–14.
6. Каррыев М.О., Гладышев А.И. Перспективы изучения и использования солодки в Туркменистане // Изучение и использование солодки в народном хозяйстве СССР. Алма-Ата: Гылым, 1991. С. 6–8.
7. Кукенов М.К., Нигматий С.Х., Гладышев А.И. Современное состояние и перспективы солодководения – нового направления в ботаническом ресурсоведении // Там же. С. 23–25.
8. Соболевская К.А. Исчезающие растения Сибири в интродукции. Новосибирск: Наука, 1984. 22 с.
9. Редкие и исчезающие виды флоры СССР. Л.: Наука, 1981. 264 с.
10. Кербабаяев Б.Б., Гладышев А.И., Кельджаев П.Ш., Геюшова Т.М. Культура солодки в Туркменистане. Ашхабад: Ылым, 1989. 192 с.
11. Гладышев А.И. Пути оптимизации сырьевой базы производства солодкового корня в Туркменистане // Изучение и использование солодки в народном хозяйстве СССР. Алма-Ата: Гылым, 1991. С. 25–27.
12. Кудинов М.А., Кухарева Л.В. Солодка – новое растение для Белоруссии. Минск: Наука и техника, 1980. 120 с.
13. Мучник М.С. Интродукция солодки голой в Молдавии // Состояние и перспективы научных исследований по интродукции лекарственных растений. М., 1977. С. 86–87.
14. Лебедева Н.В., Старкова С.А. Интродукция некоторых видов солодки в условиях Карелии // Пути адаптации растений при интродукции на Севере. Петрозаводск, 1977. С. 93–97.
15. Надежина Т.П. Опыт выращивания солодки в Ленинградской области // Биология и химия растений – источников фенольных соединений и алкалоидов. Л.: Наука, 1972. С. 65–79.
16. Гранкина В.П., Израильсон В.Ф. Попыты культуры солодки уральской в Центральном сибирском ботаническом саду // III симпозиум по изучению и использованию солодки в нар. хоз-ве СССР: Материалы науч. сообщ. Ашхабад: Ылым, 1988. С. 52–54.
17. Мусаев И.Ф. Ареаграфическая характеристика видов солодки // Ареалы растений флоры СССР. Л.: Изд-во ЛГУ, 1976. Вып. 3. С. 85–111.
18. Белыев А.Ю., Васфилова Е.С. О распространении и интродукции солодок на Урале // Изучение и использование солодки в народном хозяйстве СССР. Алма-Ата: Гылым, 1991. С. 34–36.
19. Атлас ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР. М.: ГУГК, 1980. 340 с.
20. Кучеров Е.В. Солодка Коржинского на Южном Урале и ее использование // Изучение и использование солодки в народном хозяйстве СССР. Алма-Ата: Гылым, 1991. С. 29–31.
21. Yakovlev G.P., Sytin A.K., Roskov Yu.R. Legumes of Northern Eurasia: A check-list / Royal Botanic Gardens, Kew, 1996. 724 p.
22. Краткие итоги интродукции декоративных травянистых растений / Сост.: М.Б. Баранова, З.Д. Зайцева, А.И. Крючкова, Н.И. Полякова. Отв. ред. С.А. Мамаев. Свердловск: УФАН СССР, 1970. 63 с.
23. Михайлова В.П. Запасы, распространение и опыт по введению в культуру солодки в Казахстане // Вопросы изучения и использования солодки в СССР. М.; Л.: Наука, 1966. С. 52–58.
24. Материалы по биологии видов рода *Glycyrrhiza* L. Ташкент: Фан, 1970. 196 с.
25. Тюрина Е.В. Популяционные аспекты изучения исходного материала для интродукции // Ускорение интродукции растений Сибири. Новосибирск: Наука, 1989. С. 34–36.
26. Горчаковский П.Л., Шурова Е.А. Редкие и исчезающие растения Урала и Приуралья. М.: Наука, 1982. 208 с.

Ботанический сад УрО РАН,
Екатеринбург

Поступила в редакцию 02.03.98

SUMMARY

Belyaev A.Yu., Vasphilova E.S. Some results of introduction of Glycyrrhiza, the section Euglycyrrhiza, in the Central Urals

The results of introduction of *G. glabra* L., *G. uralensis* Fisch., *G. korshinskyi* Grig., *G. aspera* Pall. are presented. The biology of their development under new climatic conditions was observed and the prospects of their cultivation in industrial plantations were evaluated. *G. korshinskyi* was ascertained to be the most promising species for these purposes in the Central Urals.

УДК 581.950.2.75:582(571.62)

НОВЫЕ И РЕДКИЕ ВИДЫ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ ДЛЯ ФЛОРЫ ХАБАРОВСКОГО КРАЯ

С.Д. Шлотгауэр

При подготовке издания “Красной книги Хабаровского края” был проведен тщательный анализ всех ботанических сборов с этой территории, выполненных в последнее десятилетие ботаниками региона. Кроме того, начиная с 1990 г., проводилась ревизия состояния редких и исчезающих растений региона. Некоторые сведения о распространении редких таксонов оказались новыми.

Ниже приводим список новых и редких видов Хабаровского края, документированный гербарными образцами, хранящимися в ИВЭП ДВО РАН, а дубликаты – в Гербарии Главного ботанического сада РАН (МНА).

Asplenium incisum Thunb. Реликтовый вид, на Нижнем Урале достигающий северо-восточной границы ареала [1]. В бассейне р. Хор выявлено еще одно местонахождение: район им. Лазо, среднее течение р. Хор, склон юго-восточной экспозиции, выше устья р. Чукуен в 3,5 км, сырые тенистые скалы, 12.08.1996 г., С.Д. Шлотгауэр, М.В. Крюкова.

Aster woroschilowii Zdorovjeva et Schapoval. Эндемичный вид с хр. Баджал, известный всего из двух пунктов [2]. Встречается изредка, но равномерно на территории этого горного поднятия: Хабаровский край, хр. Баджал, водораздел рек Колболок–Горин, 1800 м над ур. моря, сухие осыпи, 12.07.1989 г., С.Д. Шлотгауэр; Солнечный район, водораздел рек Талиджак–Баджал, 1650 м над ур. моря, курумы, 25.06.1989 г., она же; Верхнебуреинский район, истоки р. Лев. Урми, 1580 м над ур. моря, сухие щебнистые осыпи, 10.07.1989 г., она же. Горнопромышленные разработки привели к нарушению местообитаний этого редкого растения в истоках р. Лев. Уруми и среднем течении р. Баджал.

Caragana jubata (Pall.) Poir. На территории Хабаровского края заходит из Восточной Сибири только в Охотию. Ранее был известен из окрестностей пос. Аян и Охотск [3]. В 1993 г. в Охотском районе были обнаружены 2 новых местонахождения этого реликта: хр. Челат, 900 м над ур. моря, выходы пород основного состава, 12.07.1993 г., А.А. Бабурин; там же, бассейн р. Луктур, береговые обрывы, 20.07.1993 г.; он же.

Cortusa sachalinensis Losinsk. s.l. Японо-китайский вид, в океаническом секторе Дальнего Востока достигающий Курильских островов и Сахалина [4]. На материковой части единично отмечался только на побережье. В пределах Хабаровского края, на побережье Татарского пролива известны четыре местонахождения вида: мыс Лазарева, бухта Де-Кастри, мыс То, бухта Гроссевици [5]. Указанный новый пункт обитания устраняет имеющийся разрыв в конфигурации ареала: Ваннинский район, бухта Сизиман, крутые обрывистые утесы, 15.08.1997 г., А.А. Бабурин.

Deschampsia macrothyrsa (Tatew. et Ohwi) Kawano. Типичный представитель морских побережий Японии и Китая, в северной части ареала достигающий побережья о-ва Сахалин и Южных Курил (Кунашир, Итуруп) [6]. Впервые отмечен для побережья материковой части Дальнего Востока: Аяно-Майский район, бухта Алдома, заболоченные луга в устье р. Алдомы, 25.08.1993 г., С.Д. Шлотгауэр, Т.Г. Сапожникова; там же, устье р. Улкан, песчано-галечные отмели, 27.08.1993 г., С.Д. Шлотгауэр; п-ов Нурки, илестые отмели, 29.08.1993 г., она же.

Galium paradoxum Maxim. Вид с азиатским ареалом, едва заходящий в пределы Европейской части России [1]. В современных сводках приводится как редкий, внесен в “Красную книгу Российской Федерации” [7] и рекомендован для внесения в региональные “Красные книги” Приморского и Хабаровского краев [8]. Ревизия его местонахождений в течение последнего десятилетия показала, что в южной части Среднего и Нижнего Приамурья этот вид не может считаться редким, так как образует сплошные заросли в бассейнах рек Гур (Чермал), Анюй (Моади, Тормасу) [2]. Ревизия состояния популяций в Гассинском Модельном лесу показала, что этот вид на отдельных участках является высокочисленным. Нанайский район, водораздел рек Тормасу–Моади, 500 м над ур. моря, вторичный осиновый лес, в массе, 15.08.1995 г., С.В. Крамная; Вяземский р-н, окрестности лесопункта Тигровый, в пройденном рубками сообществе из кедра и широколиственных пород, 12.07.1997 г., С.Д. Шлотгауэр; район им. Лазо, среднее течение р. Долми, ильмово-ясеневый лес, 8.07.1998 г., она же. Стабильное состояние популяций даже в нарушенных пожарами и рубками лесных насаждениях убеждает в том, что этот вид обладает широкой экологической пластичностью. Это явилось основанием для его исключения из списка редких и исчезающих видов Хабаровского края [9, 10].

Glycyrrhiza pallidiflora Maxim. Очень редкий вид, известный из четырех пунктов на территории Среднего и нижнего Приамурья [3]. В последнее время обнаружен в Ульяновском районе с. Дуди, на галечниковых отложениях р. Амур, 12.07.1992 г., С.Д. Шлотгауэр.

Leontopodium blagoveczensky Worosch. Узколокальный эндемичный вид, известный из одного пункта на хр. Баджал [11]. В настоящее время обнаружена еще одна популяция этого вида: Верхнебуреинский район, хр. Баджал, водораздел рек Баджал–Талиджак, 1650 м над ур. моря, днище цирка, 18.07.1990 г., С.В. Хегай.

Macropodium pterospermum Fr. Schmidt. В Хабаровском крае известна изолированная материковая популяция этого вида, отмечавшаяся в среднем течении р. Хор [8]. Двухлетние поиски в 1996–1997 гг. этого вида не увенчались успехом. По-видимому, его можно считать исчезнувшим.

Panax ginseng C.A. Mey. Реликт, эндемик Маньчжурской флористической области, достигавший в своем распространении бассейна р. Хор. В “Красной книге СССР” [12] северная граница ареала от истоков р. Бикин выходит к р. Хор выше впадения в нее самого крупного притока р. Сукпай на левобережье и достигает р. Уссури. По другим сводкам [7, 8], северная граница едва достигает р. Большой Уссурки, хотя авторы очерков приводят его для южной части Хабаровского края. В “Сосудистых растениях...” не указан для Хабаровского края [5]. Наши исследования показали, что в бассейне р. Хор популяция этого вида в настоящее время исчезла. Этому способствовали выборочные рубки 1960–1970-х годов, пожары 1970–1980-х годов не регламентированные заготовки. Факт достоверного существования в Хабаровском крае документирован находкой женьшеня на крайнем юге: Бикинский район, северный склон, хр. Самур, 370 м над ур. моря, тальвег истока р. Каменушка, кедрово-широколиственный лес е елью, 2.09.1997 г., С.Д. Шлотгауэр.

Phyllitis japonica Hill. Характерный представитель рода, спорадически распространенный в субтропиках и умеренно-теплых областях северного полушария. Н.Н. Цвелев [1] указывает для Южного Приморья и один пункт обитания для Ха-

баровского края в бассейне р. Мухен. В последнее время собран в бассейне р. Кафэн (правый берег р. Сагды-Саланка), склон сопки южной экспозиции, на сырых известковых скалах, 12.05.1997 г. Э.В. Аднагуловым.

Polystichum craspedosorum (Maxim) Diels. Японо-китайский вид, достигающий в своем распространении юго-восточных пределов Восточной Сибири и южных материковых частей Дальнего Востока [1]. В последних сводках для Хабаровского края отмечен в одном пункте среднего течения р. Хор. Нами обнаружен в районе им. Лазо в следующих местообитаниях: нижнее течение р. Чуцен в 3 км от устья на влажных тенистых карнизах и в расщелинах береговых скал, 13.08.1996 г., М.В. Крюкова; нижнее течение р. Кафен в 12 км от устья, замшелые валуны правого берега, 16.08.1996 г., С.Д. Шлотгауэр, М.В. Крюкова; нижнее течение р. Катен, выходы коренных пород правого берега в 2,5 км севернее бывшего лесопункта Катен, 18.08.1996 г., они же; водораздел рек Матай–Алчан, крутые береговые утесы, в ложбинах стока, 4.07.1996 г., С.Д. Шлотгауэр.

Saxifraga astilbeoides Losinsk. Эндем восточного макросклона Сихотэ-Алиня, описанный с истоков р. Левая Ботча [3]; обитает в условиях повышенного увлажнения. Нами собран: Нанайский район, г. Тардоки-Яни, истока р. Бомболи, 1800 м над ур. моря, лишайниково-щепнистая тундра, у мочажин и верховых болотец, 20.08.1990 г., С.Д. Шлотгауэр. Этот пункт является самым северным.

Saxifraga brachypetala Malyshev. Эндемичный вид горных систем Восточной Сибири, обитающий в гольцовом и подгольцовом поясах [13]. Впервые для Дальнего Востока был собран на хр. Баджал С.В. Хегаем в 1990 г., но не был опубликован, приводим данные его этикеток: Верхнебуреинский р-н, хр. Баджал, водораздел рек Баджал–Лев. Ярап, 1800 м над ур. моря, в тенистых нишах кедрового стланика, по берегам водотоков, 20.07.1990 г.; там же, истоки р. Баджал, 1780 м над ур. моря, у тающих снежников, 25.07.1990 г. Позднее, в 1993 г., это растение обнаружено В.М. Старченко в Амурской области в системе Токинского Становика [14].

Saxifraga davurica Willd. Восточносибирский аркто-альпийский вид, отмеченный в “Арктической флоре...” для субарктических высокогорий Азии с очень высокой концентрацией в горах Предбайкалья и Забайкалья и на Чукотке [15]. В “Сосудистых растениях...” [3] не приведен для Охотского побережья в пределах Хабаровского края. Между тем во “Флоре СССР” [16] он указывался для южной части хр. Джугджур. Нами собран в Аяно-Майском районе на побережье Охотского моря, в заливе Алдома, в сырой ивняково-шикшевой тундре береговой террасы п-ова Нурки, 25.08.1993 г., С.Д. Шлотгауэр.

Saxifraga hieractifolia Walldst. et Kit. Циркумпольярный аркто-альпийский вид, широко представленный на горных системах Евразийского материка [17, 18]. В “Арктической флоре...” [15] приведен для горных систем Охотского побережья. В “Сосудистых растениях...” [3] он оказался пропущенным и не приведен для такой обширной территории, как Хабаровский край и Амурская область. Нами собран на хр. Кет-Кап Аяно-Майского района в истоках р. Буор-Сала, 8.07.1990 г.; там же, в верхнем течении р. Терек-Сала, на торфяниках, 10.07.1990 г. В этом же районе позднее приведен в работе В.Ю. Баркалова, Т.А. Безделева, И.Б. Вышина [17]. На побережье Охотского моря выявлен на старом эвтрофном болоте в устье р. Алдома, 25.08.1993 г., С.Д. Шлотгауэр; там же, п-ов Нурки, мохово-кустарничковая тундра, 29.08.1993 г., она же.

Saxifraga laciniata Nakai et Takeda. Японо-китайский вид, заходящий по Сихотэ-Алиню в его северную часть, где отмечается на наиболее крупных горных вершинах г. Ко и Тардоки-Яни. Наши сборы дополняют число местообитаний в последнем пункте: Хабаровский край, г. Тардоки-Яни, 1750 м над ур. моря, осоково-пушицевые мочажины в истоках р. Бомболи, 27.08.1990 г., С.Д. Шлотгауэр. Гербарные сборы с этого вида с истоков р. Буря, на которые ссылается С.С. Харкевич, нуждаются в проверке [3].

Saxifraga lactea Turcz. Редкий, эндемичный вид Алданского флористического района, достигающий на севере арктических широт [18]. На территории Хабаровского края был известен из 5 пунктов [7]. Позднее был собран на хр. Кет-Кап, водораздел рек Буор–Буор-Сала, на скалах известняка, 13.07.1990 г., С.Д. Шлотгауэр; там же, г. Пирамида, сухие осыпи, 1996 г., В.М. Сапаев. Эти сборы и опубликованные материалы сотрудников Биолого-почвенного института ДВО РАН [17] смыкают существующий разрыв между популяциями бассейна р. Май Алданской и Алдана.

Saxifraga nivalis L. Аркто-альпийский циркумполярный вид, проникающий по системе субокеанических гор до истоков рек Зеи и Май Половинной [2]. В “Сосудистых растениях...” [3] приведен самый южный пункт обитания – в долине Нижнего Амура близ с. Киселевка. При неоднократных обследованиях этого района обнаружить растение не удалось.

Saxifraga sieversiana Sternb. Эндемичный вид горных систем Охотского побережья, известный с хр. Джугджур, Юдомского, Кетанда, Анмай и Ульяновский [3]. С.С. Харкевич и Н.Н. Качура [8] считали это растение одним из редчайших. Выявлены новые пункты обитания этого вида: Аяно-Майский район, побережье Охотского моря, залив Борисова, береговые скалы, 12.08.1993 г., С.Д. Шлотгауэр, Т.Г. Сапожникова; там же, залив Лантарь, сырые скалы, 10.08.1993 г., они же; там же, мыс Укой, кекуры, 13.08.1993 г., они же; среднее течение р. Алдома, 15.08.1993 г., они же; залив Алдома, береговые утесы, 18.08.1993 г., они же; скалистые обрывы в устье р. Улкан, 20.08.1993 г., С.Д. Шлотгауэр. Указанные пункты устраняют существенный разрыв в распространении вида на Охотском побережье между Аяном и Шантарскими островами, Аяном и Охотском.

Saxifraga staminosa Schlotgauer et Worosch. Эндемичный вид горных систем Западного Приохотья, обитающий на породах основного состава [2]. В последние годы выявлен в юго-восточной части Сибири в бассейне р. Гонам [18], на границе с Якутией на хр. Кет-Кап [17]. Новые сборы существенно расширяют ареал до Северного Приамурья на юго-востоке и Токинского Становика на западе: район им. П. Осипенко, хр. Ям-Алинь, истоки р. Муникан, на выходах основных пород, 23.07.1982 г., В.И. Готванский; хр. Токинский Становик, водораздел рек Чогар–Зея, 20.08.1993 г., В.И. Готванский.

Syneilesis aconitifolia (Bunge) Maxim. Распространен на юге Приморья, в Еврейской автономной области и в южной части Амурской области [11]. Ранее для флоры Хабаровского края был неизвестен: Бикинский район, береговые скалы, р. Бикин в 2 км к северо-востоку от ст. Звеньевой, 18.08.1995 г., С.Д. Шлотгауэр; там же, остепненные склоны сопки юго-восточной экспозиции в разреженном порослевом сообществе из дуба монгольского, 20.08.1995 г., она же. Указанные пункты устраняют существовавший разрыв ареала между приморской и среднеамурской популяциями.

Veronica densiflora Ledeb. Высокогорный вид с довольно широким, спорадическим распространением. Отмечен в горах Средней Азии, Сибири и на Камчатке [19, 20]. В Хабаровском крае ранее отмечался для хр. Баджал [2, 9]. В настоящее время известен из Северного Сихотэ-Алиня: Нанайский район, г. Гардоки-Яни, орошаемые ложбины стока и каменистые склоны в истоках р. Бомболи, 1750 м над ур. моря, 29.08.1990, С.Д. Шлотгауэр. Необходимо включение этого пропущенного вида во флору региона.

Weigela suavis (Kom.) Baily. Эндемичный вид горных поднятий Северного Приамурья, центром ареала является хр. Баджал, Мяо Чан и Джаки-Унахта-Якбьяна. Сборы с последнего хребта послужили типовым материалом для описания этого вида. В “Сосудистых растениях...” [5] пропущены 5 пунктов обитания этого вида на хр. Баджал [9]. В 1996 г. нами обнаружен самый южный пункт обитания этого растения: район им. Лазо, среднее течение р. Хор, водораздельная поверхность левого берега, 430 м над ур. моря, опушка смешанного леса, 2.08.1996 г., С.Д. Шлотгауэр. До сих пор на Северном Сихотэ-Алине не отмечалась. Не исключается занос семян птицами.

1. Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб.: Наука, 1991. Т. 5. 273 с.
2. Шлотгауэр С.Д. Растительный мир субокеанических высокогорий. М.: Наука, 1990. 223 с.
3. Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб.: Наука, 1989. Т. 4. 126 с.
4. Флора СССР. Л.: Изд-во АН СССР, 1952. Т. 18. 244 с.
5. Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л.: Наука, 1987. Т. 2. 160 с.
6. Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л.: Наука, 1985. Т. 1. 397 с.
7. Красная книга РСФСР: Растения. М.: Росагропромиздат, 1988. 592 с.
8. Харкевич С.С., Качура Н.Н. Редкие виды растений Дальнего Востока и их охрана. М.: Наука, 1981. 183 с.
9. Шлотгауэр С.Д. Новые и редкие виды для флоры высокогорий центральной части советского Дальнего Востока // Новости систематики высших растений. 1986. Т. 23. С. 263–270.
10. Воронов Б.А., Шлотгауэр С.Д., Сапожникова Т.Г. Биоразнообразие и Красная книга Хабаровского края. Хабаровск: Далвнаука, 1997. 99 с.
11. Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб.: Наука, 1994. Т. 6. 386 с.
12. Красная книга СССР: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и животных: М.: Лесн. пром-сть, 1984. Т. 2. 480 с.
13. Мальшев Л.И. Высокогорная флора Восточного Саяна. М.; Л.: Наука, 1979. 174 с.
14. Старченко В.М., Дарман Г.Ф., Шаповал И.И. Редкие и исчезающие растения Амурской области. Благовещенск: Амур. ботан. сад АНЦ ДВО РАН, 1997. 459 с.
15. Арктическая флора СССР. Л.: Наука, 1984. Вып. 9, ч. 1. 62 с.
16. Флора СССР. Л.: Изд-во АН СССР, 1939. Т. 9. 151 с.
17. Баркалов В.Ю., Безделева Т.А., Вышин И.Б. Сосудистые растения юго-западной части Аяно-Майского района Хабаровского края // Комаровские чтения. Владивосток, 1997. Вып. 43. С. 128–167.
18. Флора Сибири. Новосибирск: Наука, 1994. Т. 7. 197 с.
19. Флора СССР. Л.: Изд-во АН СССР, 1995. Т. 22. 486 с.
20. Флора Сибири. Новосибирск: Наука, 1996. Т. 12. 246 с.

Институт водных и экологических проблем ДВО РАН,
Хабаровск

Поступила в редакцию 04.12.98

SUMMARY

Shlotgauer S.D. New and rare vascular plant species in the flora of Khabarovsk krai

The list includes 24 vascular plant species. It was compiled as a result of investigation carried out within the frame of preparation for the edition of "Red Book" of Khabarovsk krai.

УДК 581.15 : 582.542

ВНУТРИВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ КОСТРА КРОВЕЛЬНОГО В ЕСТЕСТВЕННЫХ И СПОНТАННЫХ ИНТРОДУКЦИОННЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ

Ю.К. Виноградова

Костер кровельный – *Anisantha tectorum* (L.) Nevski (*Bromus tectorum* L., *Schedonorus tectorum* Fries, *Bromus setaceus* Buckl., *Zerna tectorum* (L.) Lindm, *Anisantha pontica* C. Koch) – озимый однолетний монокарпик или яровой однолетник из семейства Poaceae. Родина *A. tectorum* – южные районы Восточной Европы и Западной Азии, Средняя Азия и Средиземноморье. Произрастает он на закрепленных песках в сухих степях и полупустынях и на щебнистых склонах гор до высоты 3000 м, а на северном пределе естественного ареала – в южных дубравах.

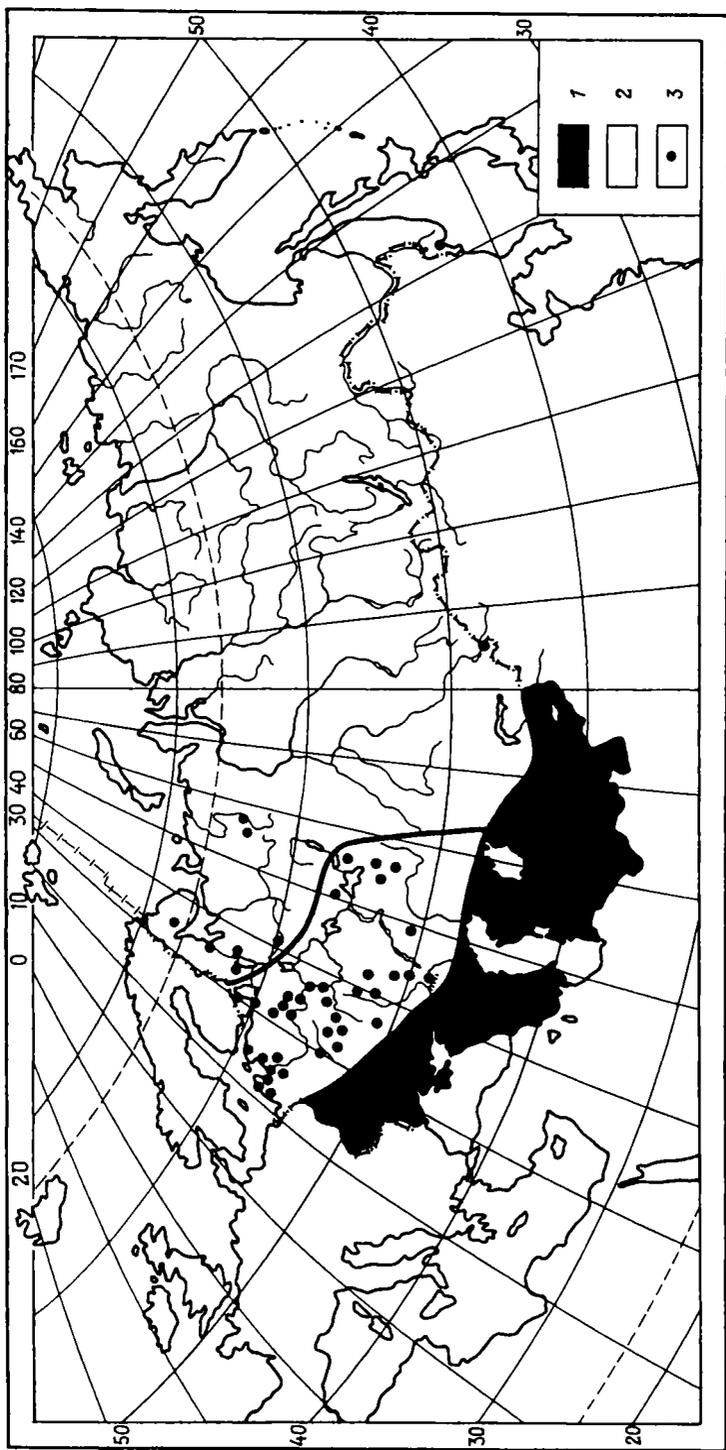


Рис. 1. Ареал *Anisoplia testatum* на территории России и стран бывшего СССР
 1 – естественный ареал, 2 – вторичный ареал, 3 – спонганные интродукционные популяции

Севернее границы естественного ареала в нашей стране и бывших республиках СССР встречается, в основном, по железным дорогам. Во всех изученных популяциях в первичном и вторичном ареале $2n = 14$ [1, 2].

В Московской области костер отмечали еще в 1817 г., но встречался он очень редко – в XIX в. его находили только 4 раза. В XX в. стал встречаться регулярно и был отмечен (гербарий МНА) по железным дорогам в Клинском уезде (1922), в Опалихе (1927), Москве (1946), Ромашково (1947), Кашире (1962), а также по песчаным склонам рек Москвы (1927) и Оки (1956).

В центральных районах России костер кровельный впервые был отмечен в 1903 г. (Калужская обл., Малоярославец, берег Протвы. МНА). С середины XX в. стал регулярно встречаться в Воронежской, Липецкой, Белгородской, Тамбовской и Брянской областях (гербарий МНА).

В более северных районах находки костра кровельного очень редки. Он был собран в 1897 г. на станции Бологое в Тверской губернии и дважды (1917 и 1927 гг.) – в окрестностях Твери [3]. Найден в 1930 г. на ст. Апатиты. В 1960-е годы произрастал по железным дорогам в четырех пунктах Ленинградской области. В 1968 г. обнаружен на ст. Беломорск в Карелии; позднее отмечен в Шуе и в Кондопоге [4–6]. В 1957 г. костер кровельный был собран [7] на железнодорожной станции Кизнер в Удмуртии. Произрастал этот вид также около Ухты и по Печоре [8].

В Латвии этот вид был собран в 1919 г. на ст. Тукумс, а в 1924 – на ст. Елгава. В 1970-е годы обнаружен еще в трех населенных пунктах Латвии [9]. В Литве был найден в 1956 г. на песчаном берегу р. Рожничанка близ Друскининкая (МНА). По данным Л. Сапегина [10], в качестве элемента синантропной флоры костер кровельный встречается в поймах рек Белорусского Полесья.

В 1974 г. собран в морском порту г. Владивостока. Еще две находки этого вида в окрестностях Владивостока сделаны в 1979 и в 1981 гг. [11].

Таким образом, в настоящее время спонтанные популяции костра кровельного в Европейской части России встречаются довольно часто как по железным дорогам, так и по песчаным берегам рек и по рудеральным местообитаниям (рис. 1). В Московском регионе отмечаются крупные популяции этого вида, устойчивые в течение многих лет.

Костер кровельный – в высокой степени самофертильный клейстогамный вид [2, 12] с очень низкой, если не совсем невозможной, способностью к перекрестно-опылению. Ни один исследователь никогда не видел цветков с тычинками, полностью высовывающимися из цветка, и лишь однажды в популяции на железной дороге ст. Вербилки Московской области мы видели растения с частью тычинки, высовывающейся между цветковыми чешуями.

Гибридикация в природных условиях (если она вообще случается) происходит в исключительных случаях. Помимо специфического строения цветка гибридикация невозможна и потому, то *A. tectogum* зацветает на 2 нед. раньше других однолетних видов костра.

В 1989–1990 гг. нами было обследовано 14 популяций костра кровельного: 10 – в пределах естественного ареала в Таджикистане и по 2 спонтанные интродукционные популяции в Волгоградской и Московской областях, в каждой из которых для последующего изучения была сделана выборка (20 экземпляров).

Таджикистан:

перевал Шахристан (у границы снежника, выс. 3378 м на ур. моря)

оз. Искандер-Куль (перевал над озером, 2800 м над ур. моря)

устье р. Сарытаг, (2194 м над ур. моря)

заповедник Рамит

г. Айни

59 км к югу от г. Ура-Тюбе

г. Орджоникидзебад

хр. Каратаг
урочище Кондара
оз. Варзоб

Волгоградская обл.:

г. Бузулук
р. Иловля

Московская обл.:

ст. Вербилки (100 км севернее Москвы, у жел. дороги)
г. Москва

Спектр дискретной изменчивости костра кровельного в природных условиях выявлялся, в основном, по степени опушенности различных органов: листа, основания оси метелки, колосковых и цветковых чешуй, а также по числу побегов, что является косвенным показателем ярового или озимого происхождения растений. В результате обследования выявлены следующие дискретные вариации:

- 1а) лист опушен только короткими волосками,
- 1б) лист опушен длинными и короткими волосками,
- 1в) лист голый;
- 2а) основание метелки голое,
- 2б) основание метелки опушенное;
- 3а) цветковая чешуя полностью или хотя бы в нижней части голая,
- 3б) цветковая чешуя опушена короткими волосками,
- 3в) цветковая чешуя опушена длинными волосками;
- 4а) колосковые чешуи голые,
- 4б) колосковые чешуи опушенные;
- 5а) растение имеет 1–2 побега,
- 5б) растение имеет большее количество побегов.

Таким образом, всего выделено 12 дискретных вариаций. Их наличие или отсутствия позволяет определить степень реализации фенотипа в отдельной популяции. В московских популяциях степень реализации фенотипа была самая низкая – 58%, в волгоградских популяциях этот показатель не поднимался выше 75%, а в таджикских был намного выше и достигал 92%.

Для более наглядного представления о фенотипе популяций костра кровельного мы воспользовались векторными диаграммами. Окружность разбита на 5 секторов в соответствии с 5 исследованными признаками. Длина радиуса принимается за 100%, и частота каждой вариации откладывается по оси соответствующего сектора (рис. 2).

Наиболее распространено опушение листа короткими волосками. В трех таджикских популяциях этот признак выявлен у 100% особей. Менее часто встречаются листья, густоопушенные и короткими, и длинными волосками. Такие листья отмечены в шести таджикских популяциях у ограниченного числа особей, но в волгоградских популяциях частота встречаемости этого признака значительно возрастает и превышает 50% (в популяции поймы р. Бузулук). Неопушенные листья встречаются крайне редко, отмечены только для трех таджикских популяций, однако в долине р. Каратаг преобладают именно особи с неопушенными листьями. Наиболее полиморфными по данному признаку являются популяции в урочище Кондара и в окрестностях г. Орджоникидзебад, где имеются особи со всеми тремя вариациями опушения листьев.

Основание оси метелки опушено у 100% особей в обеих волгоградских популяциях и у самой высокогорной популяции Таджикистана на окраине снежника на перевале Шахристан. Отмечена некоторая закономерность в распределении этого признака: в долинных популяциях выше частота встречаемости неопушенного основания оси метелки, а в высокогорных – опушенного основания.

В таджикских популяциях в основном преобладает верхняя цветковая чешуя полностью или хотя бы в нижней части голая. В двух популяциях этот признак от-

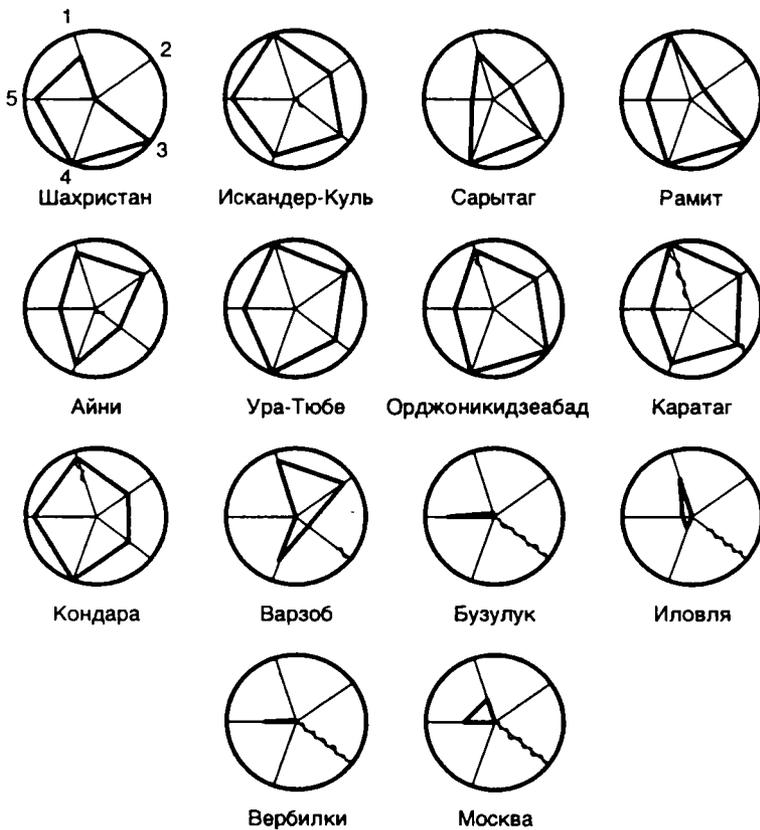


Рис. 2. Изменчивость опушения ковра кровельного

1 – лист не опушен длинными волосками (волнистая линия – лист совсем не опушен), 2 – основание метелки не опушено, 3 – цветковые чешуи не опушены (волнистая линия – опушены короткими и длинными волосками), 4 – колосковые чешуи не опушены, 5 – у растения не более двух побегов

мечен у 100% особей. Ниже частота встречаемости растений с цветковой чешуей, слабоопушенной короткими волосками; и очень редко (только в четырех популяциях) встречаются единичные особи с цветковой чешуей, сильно опушенной смесью коротких и длинных волосков. Высокая полиморфность (наличие всех трех типов опушения цветковой чешуи) отмечена в популяциях г. Айни, перевала перед озером Искандер-Куль и в Варзобе. Картина резко меняется в волгоградских и подмосковных популяциях, где преобладает признак сильноопушенной цветковой чешуи, а неопушенные цветковые чешуи вовсе не встречаются.

Такая же закономерность прослеживается по степени опушения колосковых чешуй: в таджикских популяциях значительно преобладают особи с голыми колосковыми чешуями. В шести популяциях этот признак имеет 100%-ную частоту, в остальных четырех – свыше 60%. В волгоградских и подмосковных популяциях преобладают особи с опушенной колосковой чешуей.

В Волгоградской и Московской областях встречаются целые популяции ковра с побегами пурпурного цвета. В Таджикистане (а позднее и в Армении, и в Киргизии) мы наблюдали подобную окраску только у единичных особей.

Нами также изучена изменчивость количественных признаков: длины побега, числа листьев, числа побегов, ширины листа, длины метелки, числа цветков в колоске, числа колосков в метелке, числа веточек в метелке, длины цветковой чешуи, длины верхней и нижней колосковых чешуй (рис. 3–5).

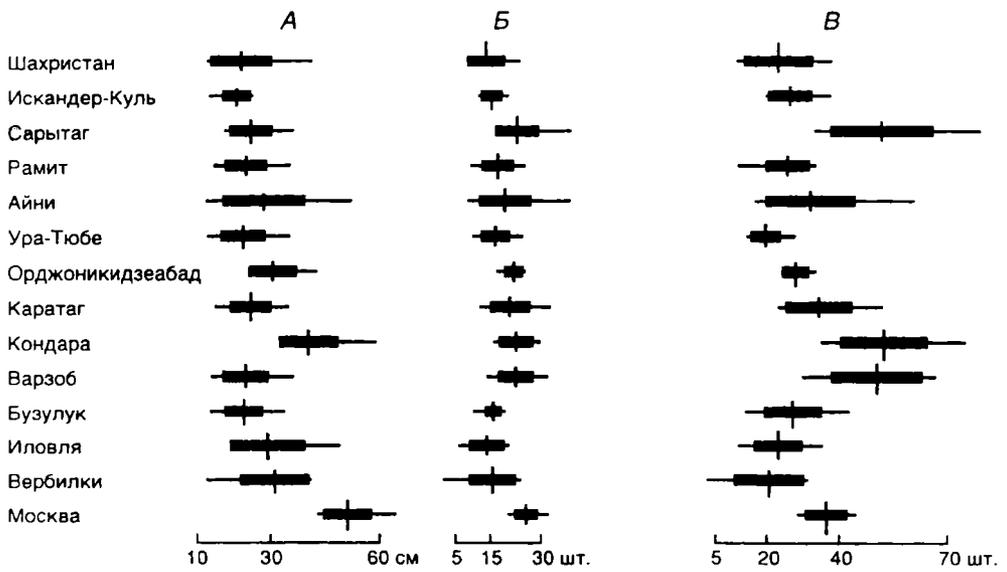


Рис. 3. Изменчивость количественных признаков костра кровельного

A – длина генеративного побега (в см), *Б* – число веточек в метелке, *В* – число колосков в метелке

Невысокая амплитуда внутрипопуляционной изменчивости и низкий коэффициент вариации (12–25%) отмечаются для всех количественных признаков генеративных органов костра кровельного (длина колоска, число цветков в колоске, размеры цветковой и колосковых чешуй). Самые длинные колоски наблюдаются в популяциях Кондары (36,8 мм) и волгоградских популяциях (35,0–35,2 мм); самые короткие (27,3 мм) – в московской популяции.

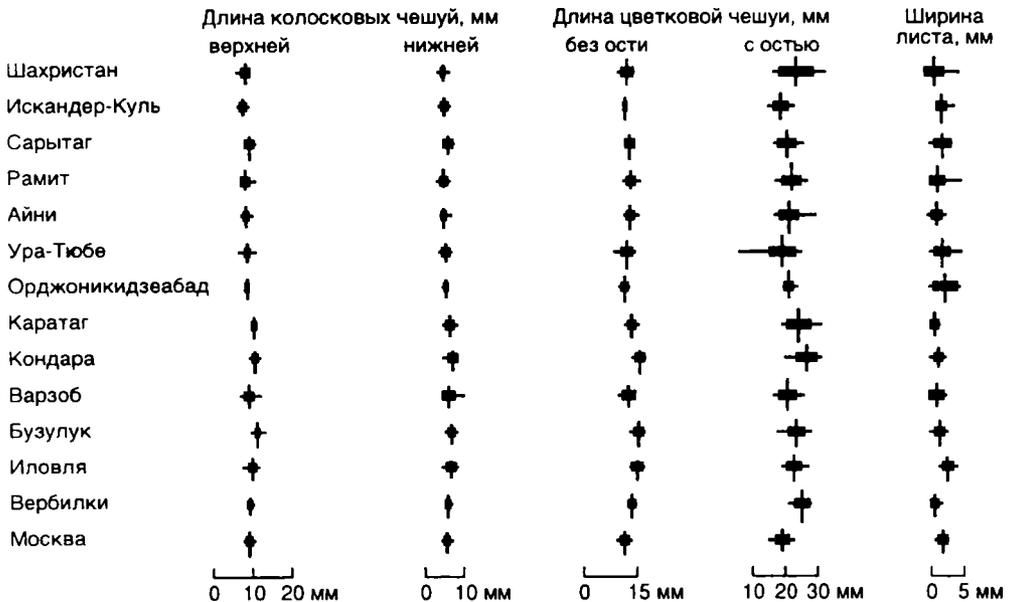


Рис. 4. Изменчивость количественных признаков костра кровельного

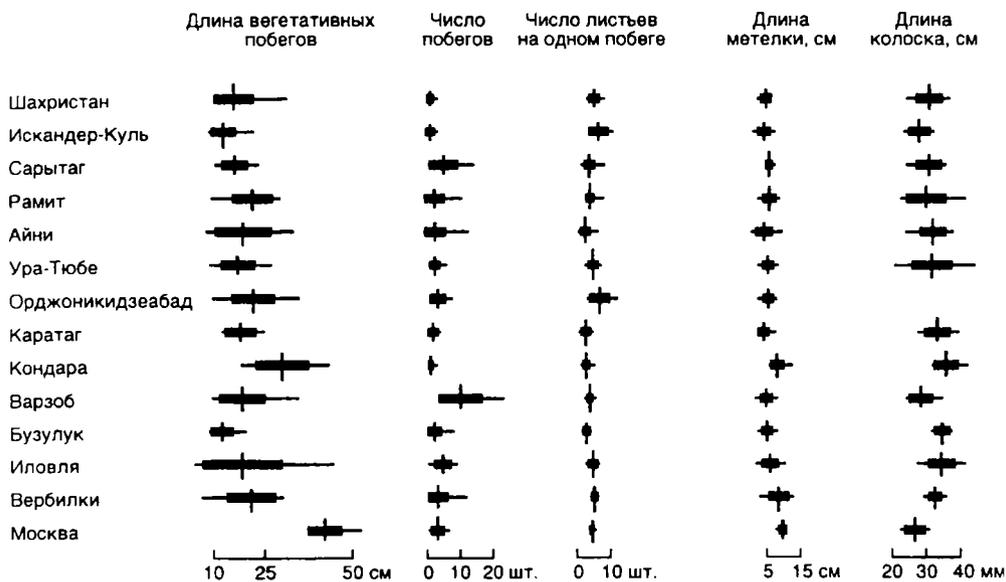


Рис. 5. Изменчивость количественных признаков костра кровельного

Наименьшее число цветков в колоске (рис. 6) отмечено у равнинных таджикских популяций (из Кондара, Варзоба, Каратага). У популяций с гор Таджикистана (Ура-Тюбе, Шахристан, Айни, Искандер-Куль, Сарытаг, Рамит) среднее число цветков в колоске увеличивается до 4,1–4,4. У популяций из Волгоградской области и из московского региона цветков в колоске еще больше – до 5–8. Следовательно, в неблагоприятных условиях среды на северном и высотном пределах ареала колосок состоит из большего числа цветков, что позволяет несколько увеличить количество образовавшихся семян.

Наибольшей длиной колосковых чешуй отличаются растения, произрастающие в Бузулуке и Кондаре (не менее 6 мм нижняя и не менее 10 мм верхняя).

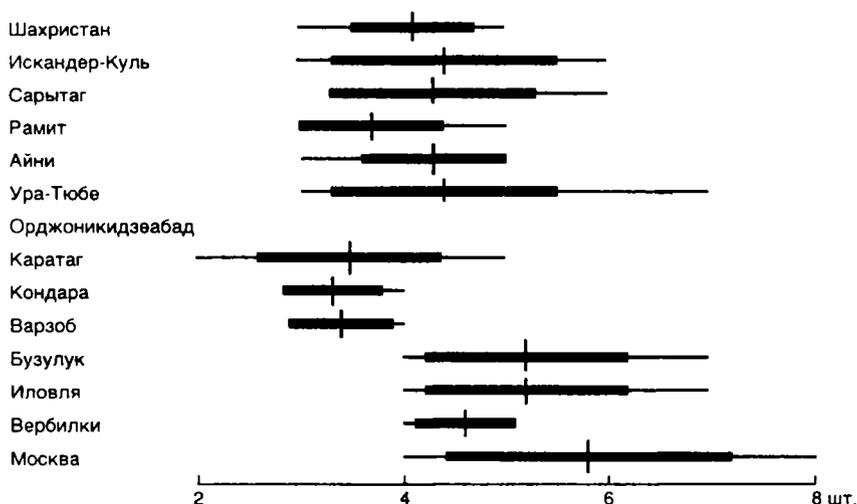


Рис. 6. Изменчивость числа цветков в колоске у костра кровельного

Московская популяция отличается наименьшим размером цветковой чешуи, критерий Стьюдента показывает, что по длине чешуи без ости московская популяция отличается от всех остальных, а по длине цветковой чешуи с остью – от всех популяций, за исключением двух.

Число веточек в метелке оказалось наибольшим в Москве (24,9), а наименьшим – у высокогорных таджикских популяций (Шахристан – 14,7; Искандер-Куль – 15,8), а также у волгоградских популяций (14,0–16,1).

По числу колосков в метелке первое место занимают растения из Кондары (53,1), Сарытага (51,9) и Варзоба (50,9), отличающиеся по критерию Стьюдента от всех остальных популяций. Много колосков в метелке и у московских растений (36,6). Наименьшим числом колосков обладает популяция в Ура-Тюбе.

Наибольшей высотой генеративного побега отличались популяции московского региона (Москва – 52,0 см; Вербилки – 31,9 см). Чуть пониже, но тоже, согласно критерия Стьюдента, выше всех остальных – популяция из Кондары (средняя высота 41 см). Самые низкорослые экземпляры встречаются высоко в горах – на Искандер-Куле (21,4 см) и на Шахристане (22,6 см).

Длина метелки оказалась наибольшей у московских растений (9,9–10,6 см) и в Кондаре (до 9,6 см). Самая короткая метелка свойственна растениям Каратага – 5,3 см.

Количественные признаки вегетативных органов костра более изменчивы (коэффициент вариации доходит до 50%). Самые длинные вегетативные побеги отмечались в московской популяции (41,9 см) и у растений из Кондары (29,9 см). Самые короткие – у растений из Искандер-Куля (13,3 см) и Бузулука (12,7 см). Очень узкие (не шире 2 мм) листья наблюдались нами у костра в Каратаге и Вербилках. В первом местообитании они были очень жесткие, а во втором – мягкие и опушенные. Изменчивость числа листьев на главном побеге носит беспорядочный характер и варьирует от 3 (Бузулук) до 7 (Орджоникидзебад). Наиболее изменчивым признаком костра кровельного является число побегов (коэффициент вариации этого признака в Вербилках достигает 90%, а в Айни – 100%)! Наибольшим числом побегов отличались экземпляры из Варзоба (амплитуда изменчивости 5–24). Много побегов было и у растений, собранных в Иловле (1–9). Наименьшим числом побегов отличались самые высокогорные популяции – Шахристан и Искандер-Куль (в среднем менее 2 побегов) и популяция из Кондары (1,6 побега).

ВЫВОДЫ

Спонтанные популяции костра кровельного в северных районах Европейской России встречаются довольно часто как по железным дорогам, так и по песчаным берегам рек и по рудеральным местообитаниям. В московском регионе отмечают крупные популяции этого вида, устойчивые по численности в течение многих лет.

Процесс проникновения вида в северные регионы начался в конце XIX в. Поскольку *A. testogum* – однолетник или озимый двулетник, можно считать, что северные спонтанные популяции этого вида в нашей стране существуют не менее 30 поколений.

В пределах естественного ареала в Таджикистане популяции костра кровельного довольно полиморфны. Здесь встречаются особи с тремя дискретными вариациями опушения листьев и цветковых чешуй и двумя вариациями опушения колосковых чешуй и основания оси метелки. Однако преобладают особи с неопушенными органами.

Во вторичном ареале в Европейской России, наоборот, спонтанно возникшие интродукционные популяции более однородны, и в них преобладают опушенные экземпляры. Растения с признаками, характерными для спонтанных популяций

вторичного ареала, встречены нами только в двух популяциях Таджикистана (Айни и Варзоб).

Количественные признаки вегетативных органов костра кровельного имеют высокую внутри- и межпопуляционную изменчивость, при этом последняя носит беспорядочный характер.

Количественные признаки генеративных органов костра кровельного (длина колоска, число цветков в колоске, размеры цветковой и колосковых чешуй) имеют невысокую амплитуду внутрипопуляционной изменчивости и низкий коэффициент вариации (12–25%).

Межпопуляционная изменчивость большинства признаков генеративных органов носит случайный характер. Закономерность отмечена только для одного признака – числа цветков в колоске. В неблагоприятных условиях среды на северном и высотном пределах ареала колосок состоит из большего числа цветков.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Naganowska B., Krzakowa M.* Karyotype analysis of cheatgrass (*Bromus tectorum*) // Bull. Soc. amis sci. et lett. Pozn. 1984. T. 24. S. 105–108.
2. *McKone M.J.* Reproductive Biology of several brome grass (*Bromus*): Breeding system, pattern of fruit maturation, and seed set // Amer. J. Bot. 1985. Vol. 72, № 9. P. 1334–1339.
3. *Мальшева В.Г.* К адвентивной флоре Калининской области // Экология растений южной тайги. Калинин, 1979. С. 48–54.
4. *Гусев Ю.Д.* Новые и редкие адвентивные растений ленинградской и карельской флоры // Ботан. журн. 1968. Т. 53, № 2. С. 267–269.
5. *Гусев Ю.Д.* Дополнения к адвентивной флоре северо-западных областей Европейской России // Там же. 1973. Т. 58, № 6. С. 904–909.
6. *Раменская М.Л.* Анализ флоры Мурманской области и Карелии. Л.: Наука, 1983. 215 с.
7. *Ефимова Т.П.* Адвентивные растения в Удмуртии // Ботан. журн. 1961. Т. 46, № 7. С. 1045.
8. Определитель высших растений Коми АССР. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1962. 359 с.
9. *Фатаре И.Я.* Род *Bromus* в Латвийской ССР // Флора и растительность Латвийской ССР: Курземский геоботанический район. Рига. Зинатне, 1977. С. 121–132.
10. *Салегин Л.М.* Синантропная флора травяных сообществ поймы Белорусского Полесья // Проблемы изучения синантропной флоры СССР. М.: Наука, 1985. С. 34–35.
11. *Нечаева Т.И.* Дополнения к флоре Владивостока и его окрестностей // Новости систематики высших растений. 1985. Т. 22. С. 257.
12. *Mack R.N.* Invasion of *Bromus tectorum* into Western North America: An ecological chronicle // Agro-Ecosystems. 1981. Vol. 7, № 2. P. 145–165.

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

Поступила в редакцию 10.03.99

SUMMARY

Vinogradova Yu.K. Intraspecific variability of *Anisantha tectorum* (L.) Nevski in natural and spontaneous introduction populations

The intraspecific variability of some morphological features of vegetative and reproductive organs was investigated in 14 *Anisantha* populations in Moscow Province, in Volgograd Province and Tadzhikistan. The populations within the limits of natural area (in the south regions) have been ascertained to be more homogeneous than the spontaneous introduction populations in the north regions. Intra- and interpopulation variability of the quantitative features proved to be high in the vegetative organs and low in the reproductive ones.

ФЛОРА И РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЧАСТИ КОРЯКСКОГО НАГОРЬЯ

А.П. Хохряков, А.Я. Григорьевская, Ю.Н. Валуйский

Корякское нагорье занимает крайний северо-восток Камчатской области. Его центральная часть – район, прилегающий к высшей точке нагорья – горе Ледяной (2562 м) с радиусом в 50 км. Обследованная территория имеет площадь около 1 тыс. км² и удалена на 25–30 км к западу и северо-западу от г. Ледяной. Административно она относится к Олюторскому району Корякского национального округа и плохо изучена в ботаническом отношении.

А.Е. Катенин [1] указывает, что большинство прежних исследований флоры окрестностей горы Ледяной касались только побережий. “Это – сборы Н. Иокояма 1907 (Koidzumi, 1911), небольшие коллекции Л. Старокадомского (1912 г.) с мысов Говен и Олюторский и В. Скобунова (1929 г.) из района зал. Корфа” (Стр. 1110–1111). И далее он сообщает: в 1952 г. геоботаник землеустроительной экспедиции Л.Н. Филиппова исследовала территорию “от устья р. Култушной (зал. Корфа) до её верховьев, а затем через перевалы – в долину р. Эничайваам, впадающую в Охотское море”. Ею собран гербарий, в котором определено 77 видов. В 1960 г. в заливе Корфа, в устье р. Култушной В.А. Гаврилюк и А.Е. Катенин, изучая конкретную флору, собрали 330 видов и посетили западный берег п-ова Говен. В том же году в верховье р. Ачайваам, впадающей в Олюторский залив, собрано зоологами Ф.Б. Чернявским и В.А. Ничаевым собрано 185 видов. В 1962 г. студент-геолог А. Тырин собрал гербарий в окрестностях горы Ледяной, в котором А.Е. Катенин выявил 102 вида. В 1965 г. А.П. Соколовская [2] в окрестностях поселков Тилички, Алука, Ачайваам и Олюторка собрала 119 видов. В 1974 г. флористическое обследование ряда пунктов Корякии провели С.С. Харкевич и Т.Г. Буч [3]. В окрестностях горы Ледяной ими собрано 79 видов растений, которые вошли в список флоры из 500 видов Корякского национального округа. В 1974–1975 гг. в северо-восточной горной части Корякии, относящейся к Чукотскому национальному округу (оз. Пекульнейское, бассейн р. Хатырки), А.Н. Полежаев собрал свыше 300 видов, определенных А.П. Хохряковым и А.М. Беркутенко [4]. За два полевых сезона 1990–1991 гг., работая в составе яέλваамской геолого-съёмочной партии, студент Воронежского госуниверситета Ю.Н. Валуйский собрал 150 видов, подтвержденных и определенных А.П. Хохряковым. Его флористический список дополнен 13 видами из сборов студентки того же университета Н. Фроловой, работавшей в этом районе в 1988 г.

Итак, центральная часть Корякского нагорья, за исключением горы Ледяной и верховий р. Ачайваам, не затрагивалась изучением. Наши исследования проведены на территории верховьев р. Алука, долины р. Яёлваам, а также горной долины в верховьях рек Укэляят и Пикасьваам.

Климат центральной части Корякского нагорья – морской субарктический с суровой длительной зимой (7 мес) и коротким, холодным, дождливым летом до 2,5 мес. Средняя годовая температура – 2,4°. Годовое количество осадков 40–700 мм [5].

Речная сеть относится к бассейну Берингова моря. Истоки рек расположены на водоразделах Снеговой, Укэляят и Пикась. Крупная река Алукаваам с левым притоком Яёлваам и р. Укэляят с притоком Пикасьваам имеют снеговое, дождевое и грунтовое питание. В течение 6–8 мес в году они скованы льдами. В июле–августе при выпадении в горах обильных осадков на реках наблюдаются паводки. На обследованном участке имеются термокарстовые озера.

Почвы региона формируются в условиях холодного климата, избыточного увлажнения и многолетней мерзлоты. Процессы почвообразования замедлены и не имеют большого значения в биологическом круговороте. В горах сформировались

Таблица 1
Сравнительный анализ флоры Корякского нагорья

Автор списка	Число видов в списке	Число видов, общих с нашим списком	Число видов, не указанных в нашем списке
А.П. Соколовская [2]	199	33	130
А.Е. Катенин [1]	169	60	103
С.С. Харкевич, Т.Г. Буч [3]	> 500	125	38
Арктическая флора СССР [7]	651	148	15
Ю.Н. Валуйский	163	—	—

горно-тундровые торфянисто-перегнойные почвы, на выположенных водоразделах – горно-тундровые глеевые, по долинам рек – болотно-торфянистые, а огромные пространства вершин горных хребтов заняты каменистыми осыпями [6, 7]. В таких суровых условиях и формировался растительный покров этого региона.

Флора Центральной части Корякского нагорья, по данным обследования, насчитывает 163 вида, принадлежащих 111 родам 44 семейств. Анализ их сравнения с ранее опубликованными списками отражен в табл. 1, где наименьшее число общих видов наш список имеет со списком [2] – 33 вида, что объясняется разными участками обследования. Список [3] дополнен 38 видами, а [1] – 103 видами. Наиболее полный свод [8] – 651 название – для Корякского района дополнен 15 видами. Наши данные сравнительно со всеми другими [1–4] дополняют флору центральной части Корякского нагорья 7 видами: *Bromus arcticus*, *Elymus neoborealis*, *Saxifraga firma*, *Lathyrus maritimus*, *Mertensia rivularis*, *Castilleja elegans*, *Saussurea pseudoangustifolia*.

Количественные итоги изучения флоры Корякского нагорья до наших исследований подведены в табл. 1.

Таблица 2
Флористический список центральной части Корякского нагорья

- | | |
|---|---|
| 1. <i>Dryopteris fragrans</i> (L.) Schott | 25. <i>Eriophorum brachiantherum</i> Trautv. |
| 2. <i>Equisetum arvense</i> L. | 26. <i>E. russeolum</i> Fries |
| 3. <i>E. pratense</i> Ehrh. | 27. <i>Juncus leucochlamis</i> Zins. |
| 4. <i>E. variegatum</i> Schleich. | 28. <i>Luzula confusa</i> Lindb. |
| 5. <i>Lycopodium alpinum</i> L. | 29. <i>Iris setosa</i> Pall. ex Link |
| 6. <i>L. clavatum</i> L. | 30. <i>Allium schoenoprasum</i> L. |
| 7. <i>Pinus pumila</i> (Pall.) Regel | 31. <i>Lloydia serotina</i> (L.) Rchb. |
| 8. <i>Juniperus sibirica</i> Burgsd. | 32. <i>Veratrum oxyssepalum</i> Turcz. |
| 9. <i>Arctagrostis arundinacea</i> (Trin.) Beal. | 33. <i>Populus suaveolens</i> Fisch. |
| 10. <i>Bromus arcticus</i> Shear | 34. <i>Chosenia arbutifolia</i> (Pall.) A. Skvortz. |
| 11. <i>B. pumpellianus</i> Scribn. | 35. <i>Salix hastata</i> L. |
| 12. <i>Calamagrostis Langsdorffii</i> (Link) Trin | 36. <i>S. krytovii</i> E. Wolf |
| 13. <i>C. purpurascens</i> R.Br. | 37. <i>S. pulchra</i> Cham. |
| 14. <i>Deschampsia brevifolia</i> R. Br. | 38. <i>S. polaris</i> Wahlb. |
| 15. <i>Elymusneo borealis</i> A. Khokhr. | 39. <i>Salix reticulata</i> L. |
| 16. <i>Leymus vilosissimus</i> (Scribn.) Hult | 40. <i>S. phlebophylla</i> Anderss. |
| 17. <i>Festula altaica</i> Trin. | 41. <i>S. saxatilis</i> Turcz. |
| 18. <i>F. auriculata</i> Drob. | 42. <i>S. saxatilis</i> Turczx S. krylovii E. Wolf |
| 19. <i>F. rubra</i> L. | 43. <i>S. sphenophylla</i> A. Skvorts. |
| 20. <i>Hierochloa alpina</i> (L.) Roem. | 44. <i>S. xerophila</i> Floder. |
| 21. <i>Poa arctica</i> R.Br. | 45. <i>Alnus fruticosa</i> Rupr. |
| 22. <i>Tisetum spicatum</i> (L.) Richt. | 46. <i>Betula exilis</i> Sukacz. |
| 23. <i>Carex membranacea</i> Hook. | 47. <i>B. divaricata</i> Ledeb. |
| 24. <i>C. lugens</i> H.T. Holm. | 48. <i>Oxyria digyna</i> (L.) Hill. |

49. *Polygonum ellipticum* Willd.
 50. *P. tripterocarpum* A. Gray
 51. *P. viviparum* L.
 52. *Rumex acetosa* L.
 53. *Claytonia acutifolia* Pall.
 54. *Dianthus repens* Willd.
 55. *Moehringia lateriflora* Fenzl
 56. *Silene repens* Patr.
 57. *S. stenophylla* Ledeb.
 58. *Stellaria ciliatosepala* Trautv.
 59. *Aconitum delphinifolium* DC. s.l.
 60. *Anemone sibirica* L.
 61. *Delphinium brachycentrum* Ledeb.
 62. *Pulsatilla dahurica* Spreng.
 63. *Ranunculus pygmaeus* Wahlb.
 64. *Thalictrum sparsiflorum* Turcz.
 65. *Trollius membranastylis* Hulten
 66. *Corydalis arctica* M. Pop.
 67. *C. sibirica* (L.) Pers.
 68. *Dicentra peregrina* (Rudolph) Makino
 69. *Barbarea orthoceras* Ledeb.
 70. *Ermania parryoides* N. Busch
 71. *Eysimum marschallianum* Andrz.
 72. *Cardamine pratensis* L.
 73. *Parnassia palustris* L.
 74. *Ribes triste* Pall.
 75. *Saxifraga bronchialis* L.
 76. *S. cernua* L.
 77. *S. firma* Litw.
 78. *S. hirculus* L.
 79. *S. nelsoniana* D. Don
 80. *S. serpyllifolia* Pursch
 81. *S. spinulosa* Adam
 82. *Rhodiola rosea* L.
 83. *Sedum kamtschaticum* Fisch.
 84. *Aruncus kamtschaticus* Rydb.
 85. *Dasiphora fruticosa* (L.) Rydb.
 86. *Dryas punctata* Juz.
 87. *Novosieversia glacialis* (Adam) F. Bolle
 88. *Rosa acicularis* Lindl.
 89. *Rubus arcticus* L.
 90. *R. chamaemorus* L.
 91. *Potentilla arenosa* Juz.
 92. *P. elegans* Cham.
 93. *P. hyperarctica* Malte
 94. *P. nivea* L.
 95. *P. tomentulosa* Jurtz.
 96. *P. gelida* C.A.M. ssp. boreo-asiatica Jurtz. et R. Kam.
 97. *Sanguisorba officinalis* L.
 98. *Sieversia pulsilla* (Gaerth.) Hult.
 99. *Sorbus anadyrensis* Kom.
 100. *Spiraea steventii* Rydb.
 101. *Astragalus alpinus* L.
 102. *Hedysarum arcticum* B. Fedtsch.
 103. *Lathyrus maritimus* Bigelow
 104. *Oxytropis czucotica* Jurtz.
 105. *O. sublongipes* Jurtz.
 106. *Geranium erianthum* DC.
 107. *Viola biflora* L.
 108. *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop
 109. *Ch. latifolium* T. Fries et Lange
 110. *Anthriscus silvestris* (L.) Hoffm.
 111. *Tilingia ajanense* (Regel.) Drude
 112. *Pyrola rotundifolia* L.
 113. *Arctous alpina* (L.) Niedenzu
 114. *A. erythrocarpa* Small
 115. *Cassiope tetragona* (L.) D. Don
 116. *Ledum decumbens* Lodd.
 117. *Loiseleuria procumbens* (L.) Desv.
 118. *Rhododendron aureum* Georgi
 119. *Rh. kamtschaticum* Pall.
 120. *Rh. lapponicum* Wahlb.
 121. *Phyllodoce coerulea* (L.) Bab.
 122. *Vaccinium vitis-idaea* L.
 123. *V. uliginosum* L.
 124. *Empetrum nigrum* L. s.l.
 125. *Diapensia obovata* (Fr. Schmidt) Nakai.
 126. *Trientalis arctica* Fisch.
 127. *Gentiana algida* Pall.
 128. *G. barbata* Froel.
 129. *G. glauca* Pall.
 130. *Gentianella auriculata* (Pall.) Jillet
 131. *Lomatogonium carinthiacum* A.Br.
 132. *Polemonium acutiflorum* Willd.
 133. *P. boreale* Adam
 134. *Mertensia rivularis* DC.
 135. *Myosotis asiatica* Schischk. et Serg.
 136. *Pedicularis capitata* Adam
 137. *P. verticillata* L.
 138. *Castilleja elegans* Malte
 139. *C. pallida* (L.) Kunth s.l.
 140. *Dracocephalum palmatum* Steph.
 141. *Boschniakia rossica* (Cham. et Schlecht) B. Fedtsch.
 142. *Galium boreale* L.
 143. *Lonicera edulis* Turcz.
 144. *Valeriana capitata* Pall.
 145. *Campanula lasiocarpa* Cham.
 146. *Arnica iljinii* (Iljin) Maguire
 147. *Artemisia arctica* Less.
 148. *A. furcata* Bieb.
 149. *A. kruhsiana* Bess.
 150. *A. tilesii* Ledeb.
 151. *Aster sibiricus* L.
 152. *Cacalia hastata* L.
 153. *Crepis nana* Rich.
 154. *Erigeron komorovii* Botsch.
 155. *E. elongatus* Ledeb.
 156. *Nardosmia glacialis* Ledeb.
 157. *Saussurea pseudoangustifolia* Lipsch.
 158. *S. tilesii* Ledeb.
 159. *Senecio atripurpureus* B. Fedtsch.
 160. *S. tundricola* Tolm.
 161. *S. schistosus* Chark
 162. *Tanacetum boreale* Fisch.
 163. *Taraxacum korjakense* Chark. et Tzvel.

Проанализировав данные трех авторов [2–4] А.Е. Катенин [1] приводит список флоры непосредственно центральной части Корякского нагорья в 169 видов. Его сравнение с нашими данными позволило выявить 78 видов, не указанных им для этой территории. Наш список приводим ниже (табл. 2).

Из анализа количественной характеристики ведущих семейств флоры видно, что семь из них – Asteraceae-18, Rosaceae-17, Poaceae-14, Salicaceae-12, Ericaceae-9, Ranunculaceae-9, Saxifragaceae-9, видов – включают 88 видов, или 54% флоры, а число семейств с одним и двумя видами составляет 27, или 68% от количественного состава семейств (44), но они объединяют всего 25% флоры.

Обследованная территория лежит в области горно-арктических тундр и зарослей кедрового стланника Корякского нагорья. Ее растительный покров формировался в исключительно суровых природных условиях. Выделено четыре типа растительности (лесной, кустарниковый, кустарничковый и травяной) с 9 формациями и 14 ассоциациями. Формации первых трех типов растительности последовательно сменяют друг друга по мере увеличения абсолютной высоты. У травяной растительности нет четкой приуроченности к высоте. Она отмечается как в долинах рек, так и на защищенных от холодных ветров горных склонах различной крутизны.

Леса представлены ассоциацией *Chosenia arbutifolia* + *Populus suaveolens*. Они приурочены к долинам рек Апукваям, Яэльваям и тянутся вдоль русла реки отдельные островками до 500 м ширины, занимая высокие участки поймы и низкие надпойменные террасы, сложенные илистыми аллювиальными речными отложениями. Первый ярус из *Populus suaveolens* и *Chosenia arbutifolia* имеет высоту до 18–20 м с диаметром стволов деревьев до 25 см. Кустарниковый и травяной ярусы сильно разрежены. В подлеске высотой 0,5–1,5 м растут *Rosa acicularis*, *Dasiphora fruticosa*, *Ribes triste*. В травостое чаще других видов встречаются *Calamagrostis langsdorfii*, *Chamaenerion angustifolium*, *Geranium erianthum*, *Aster sibiricus*, *Artemisia tilesii*. Почва покрыта мхами и лишайниками. Очень много грибов – подосиновиков, маслят, белых. Кустарниковые сообщества приурочены к прирусловым участкам долин рек, низким надпойменным террасам (формациям *Salicetum*), нижней и верхней части подгольцового пояса (формация *Alnus fruticosa* + *Pinus pumila*) и нижней части гольцового пояса (формация *Betuletum*), где растут разреженные (в виде кустов и куртин) заросли кедрового стланника.

Формация *Salietum* встречается по прирусловым полноводным участкам поймы со скоплениями песчано-галечниковых отложений и пльвуна и состоит из двух ассоциаций: *Salix krylovii* + *Chamaenerion angustifolium* и *Salix krylovii* + *Equisetum pratense*. Ассоциации имеют двухъярусное строение и очень бедный видовой состав. Первый ярус (из *Salix krylovii*, *S. xerophila*, *S. hastata*) имеет высоту до 3 м, образуя опушки тополево-чозениевых лесов. Второй ярус из травянистых растений, высотой до 25 см, составляют *Chamaenerion latifolium*, *Equisetum pratense*, *Aster sibiricus* и некоторые другие виды.

Формация *Alpetum* имеет одну ассоциацию – *Alnus fruticosa* + *Anthriscus sylvestris*, которая приурочена к увлажненным понижениям склонов хребтов и берегам ручьев на склонах. Это – ландшафты низкогорий подгольцового пояса. Почвы здесь оглеенные илово-суглинистые. Ассоциация двухъярусного сложения с высотой первого яруса 2,5–3 м из *Alnus fruticosa* с изредка сопутствующими ей видами *Salix*. Второй ярус *Anthriscus sylvestris* имеет высоту до 80 см, в котором также присутствуют *Thalictrum sparsiflorum*, *Calamagrostis langsdorfii*, *Equisetum pratense*, *E. variegatum*, *Cacalia hastata* и ряд других видов. Почва покрыта зелеными мхами с редким вкраплением лишайника. Проективное покрытие – 90%.

Наиболее переувлажненные подножья склонов заняты зарослями ольховника. Они довольно густые, кусты *Alnus fruticosa* имеют 8–10 стволов высотой до 5 м. Под их пологом встречаются *Spiraea stevenii* и *Ribes triste*. На полянах селятся *Aconitum delphinifolium*, *Thalictrum sparsiflorum* и другие растения.

Формации кедрового стланика занимают огромные площади подгольцового пояса и состоят из трех ассоциаций: 1) *Pinus pumila* + *Calamagrostia landsdorffii*; 2) *P. pumila* + *Betula divaricata*; 3) *P. pumila* + *Alnus fruticosa*. Они отмечены на возвышенном междуречье рек правого и левого Яёлваяма с почвами аллювиально-речных отложений, имеющих включения из валунов и гальки, а также на юго-западных склонах крутизной 35° с глее-дифференцированными почвами. Эта формация приурочена к тому же ландшафту, что и ольховая. Заросли из *Alnus fruticosa* и *Pinus pumila* занимают более дренированные участки склонов, где встречаются еще такие кустарники, как *Sorbus anadyrensis*, *Ribes triste*, *Betula exilis*, *Rosa acicularis*, *Spiraea stevenii* и ряд других. В травяном покрове наиболее часто отмечается *Calamagrostis landsdorffii*. Зеленые мхи покрывают почву плотным ковром, а лишайников мало. Заросли из *Pinus pumila* очень густые, высота кустов до 2 м. На почве находится мощный опад хвои, много мхов, кустарников и кустарничков. В высокогорье заросли кедровника более разрежены, с более обильными мхами и лишайниками, покрывающими почву на 70%. Это прекрасные пастбища для оленей.

Формация ерника содержит две ассоциации: *Betula exilis* + *Vaccinium uliginosum* и *B. exilis* + *Astragalus alpinus*, приуроченные к хорошо дренированным склонам различных экспозиций крутизной 30–40° в нижней части гольцового пояса. Эти склоны сплошь задернованы, здесь нет каменных осыпей. В растительном покрове много растений-ксерофитов, мхов, лишайников, это хорошие пастбища для оленей. Первый ярус, высотой до 50 см, образует *Betula exilis*. Сопутствующими видами являются *Dasiphora fruticosa*, *Ledum decumbens*, *Rhododendron aureum*, *Rh. kamschaticum*, *Rh. lapponicum*, виды *Salix*. Второй ярус из *Vaccinium uliginosum* высотой до 25 см дополняет обильное разнотравье – *Bromus arcticus*, *Hierochloa alpina*, *Hedysarum arcticum* и кустарнички – *Arctous alpina*, *Cassiope tetragona*. Формация с проективным покрытием до 70%.

Кустарничковые сообщества имеют одну формацию – *Arctoetum alpina* с одной ассоциацией – *Arctous alpina* + *Dryas punctata*. Они занимают гольцовый пояс. Это пятнистые тундры на хорошо дренированных выположенных склонах крутизной до 20° и округлых вершинах гор. Для такого горно-тундрового ландшафта характерны щебнистые, горно-тундровые перегнойные почвы. Доминанты формации *Arctous alpina* и *Dryas punctata* образуют одноярусное сообщество высотой до 8 см. В растительном покрове существенное место принадлежит кустистым лишайникам. Из сопутствующих внеярусных видов, высотой до 15 см, отмечаются *Hierochloa alpina*, *Carex lugens*, *C. membranacea*, *Anemone sibirica*, *Senecio tundricola*, *Viola biflora* и др.. Проективное покрытие составляет 65%.

Травянистые сообщества самостоятельного пояса не образуют: они широко распространены в разных поясах по долинам рек, где занимают плоские, слабо дренируемые участки пойм и надпойменных террас, а также невысокие плоские водоразделы и выположенные слабодренированные участки придолинных склонов хребтов, как в подгольцовом поясе (выше пояса стлаников), так и в нижней части гольцового пояса по склонам различной крутизны и экспозиции. Это составная часть тундровой растительности, представлена она тремя формациями.

Формация элимусовая состоит из одной ассоциации – *Elymus neoboreal* + *Bromus arcticus*. Она приурочена к хорошо дренированным северным склонам крутизной 30° и плоским надпойменным террасам, сложенным аллювиальными речными отложениями. Одноярусное сообщество из доминантов ассоциации имеет высоту 40 см, в его составе – 16 видов. Проективное покрытие – до 60%.

Формация пушицевая имеет одну ассоциацию – *Eriophorum brachypterum* + *Carex lugens*, приуроченную к плоским, слабо дренированным участкам пойм, надпойменным террасам, высоким плоским водоразделам горных перевалов и выположенным слабо дренированным придолинным склонам хребтов. Однообразные и флористически бедные сообщества развиваются на торфянистых, гомо-

генно-глеевых почвах. Доминанты формации создают мелкокочкарный микро-рельеф с высотой кочек до 25 см, диаметром до 45 см. Мочажины заселены сфагновыми мхами. В этих сообществах встречаются *Betula exilis*, *Salix reticulata*, *Rubus chamaemorus*, *Ledum decumbens*, *Valeriana capitata* и ряд других трав, много лишайников. Лишайниковые осоково-пушицевые кочкарные тундры – хорошие зимние пастбища для оленей. Проективное покрытие – 80%.

Формация *Caricetum* состоит из одной ассоциации – *Carexlugens* + *Vaccinium uliginosum*, занимающая небольшие понижения на северо-восточных склонах на тех же формах рельефа и почвах, что и формация *Egyorhoretum*. Проективное покрытие – до 70%.

ЛИТЕРАТУРА

1. Катенин А.Е. К флоре окрестностей горы Ледяной (центральная часть Корякского нагорья) // Ботан. журн. 1976. Т. 61, № 8. С. 1110–1114.
2. Соколовская А.П. Карнологические исследования флоры Коряцкой земли // Там же. 1968. Т. 53. № 1. С. 99–105.
3. Харкевич С.С., Буч Т.Г. Сосудистые растения Северной Корякии // Там же. 1976. Т. 61, № 8. С. 1089–1102.
4. Полежаев А.Н., Хохряков А.П., Беркутенко А.Н. К флоре Беринговского района Магаданской области // Там же. С. 1103–1110.
5. Клюкин М.К. Климат // Север Дальнего Востока. Л.: Наука, 1970. С. 101–125.
6. Караваева Н.А., Наумова М.Е. и др. Почвы // Там же. С. 234–255.
7. Куваев В.Б. Холодные гольцевые пустыни. М.: Наука, 1985. 78 с.
8. Арктическая флора СССР. М.; Л.: Наука, 1964–1987. Вып. 1–9.

Московский государственный университет
им. М.В. Ломоносова

Поступила в редакцию 02.03.98

SUMMARY

Khokhryakov A.P., Grigoryevskaya A. Ya., Valuisky Yu.N. Flora and vegetation in the central part of Koryak Plateau

The floristic survey includes 163 plant species collected by Yu.N. Valuiskaya in Koryak Plateau in 1990–1991. Seven species proved to be new for the territory. The quantitative floristic data have been compared with the data obtained earlier by other investigators. The main formations and associations have been described.

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

УДК 581.55:582.594(477.91)

РЕЗУЛЬТАТЫ МОНИТОРИНГА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *ORCHIS PURPUREA* HUDS В КАРАДАГСКОМ ЗАПОВЕДНИКЕ (КРЫМ)

В.Г. Шатко, Л.П. Миронова

Карадагский заповедник с его богатейшей флорой, сосредоточением множества эндемичных, редких и исчезающих растений представляет собой прекрасный полигон для постоянного наблюдения за ценопопуляциями растений именно таких категорий.

Первичное изучение распространения, численности, а для ряда видов и структуры ценопопуляций уже проведено [1, 2].

Почти все представители семейства орхидных, обитающие в Крыму, относятся к категории охраняемых растений [3]. Подавляющее большинство их занесено в

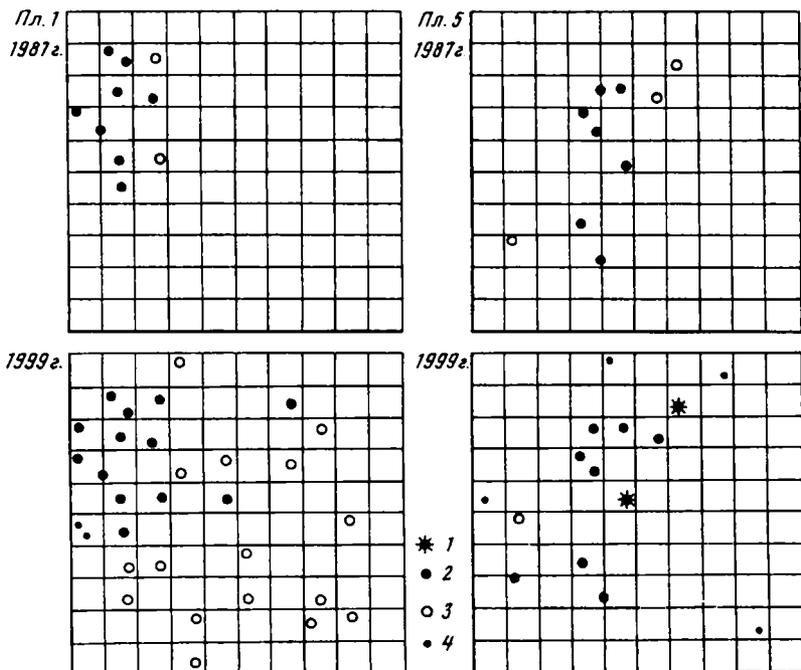


Рис. 1. Размещение особей *Orchis purpurea* на учетных площадках.
1 -- генеративные особи, 2 -- виргинильные, 3 -- ювенильные, 4 -- всходы

“Красные книги” СССР, Украины [4, 5]. Список редких и охраняемых видов Европы [6]. На Карадаге нами зарегистрировано 22 вида этого семейства [7, 8]. Ранее было изучено их распространение в пределах заповедника, установлена примерная численность и возрастная структура основных ценопопуляций [7].

Следующим этапом изучения редких видов стал мониторинг их ценопопуляций и онтогенез, для чего были заложены пробные площадки размером 1 × 1 м. Каждому растению присваивался номер, в соответствии с которым картировали его месторасположение в пределах учетной площадки (рис. 1). Помимо этого фиксировали возрастное состояние каждого растения, число листьев (а для орхидных – число жилок листа, что помогало определению возрастного состояния особи), число цветков в соцветии и число семян.

В настоящей статье мы приводим некоторые результаты мониторинга за состоянием ценопопуляций *Ogchis purpurea*. Пять учетных площадок были заложены на юго-западном склоне урочища Монастырчик в системе хребта Балалы-Кая. Ценопопуляции ятрышника пурпурного в данном местонахождении приурочены к грабниково-дубовому лесу (*Quercus pubescens*, *Carpinus orientalis*) с незначительной примесью мож-

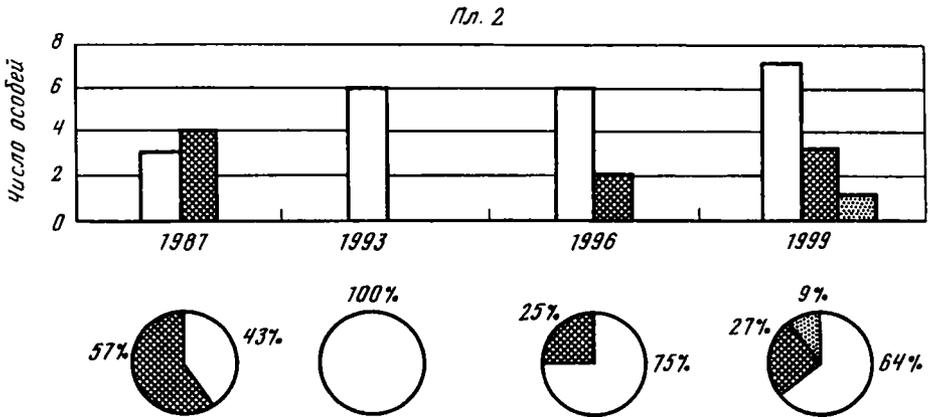
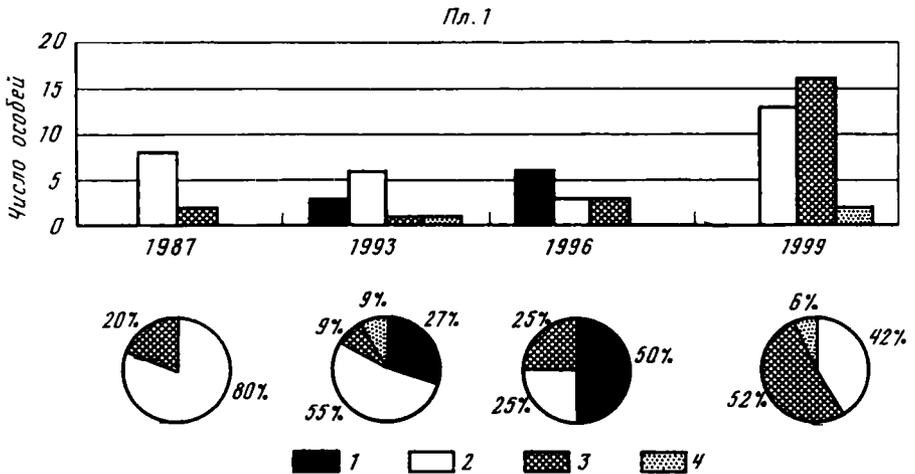
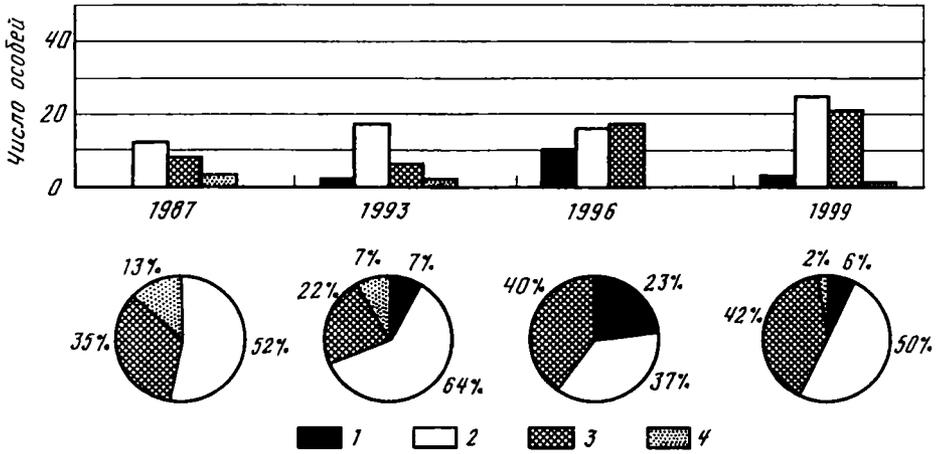


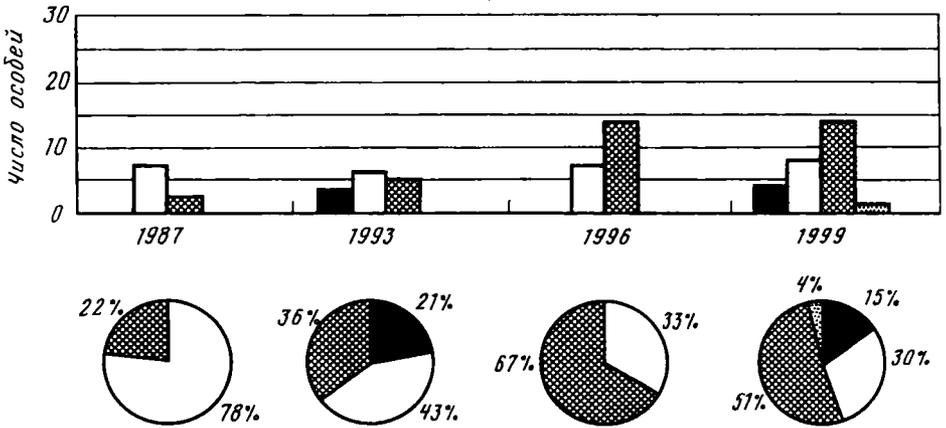
Рис. 2. Динамика численности особей *O. purpurea* на учетных площадках (по возрастным группам) за годы наблюдений (1987–1999 гг.)

1 – генеративные особи, 2 – виргинильные, 3 – ювенильные, 4 – всходы

Пл. 3



Пл. 4



Пл. 5

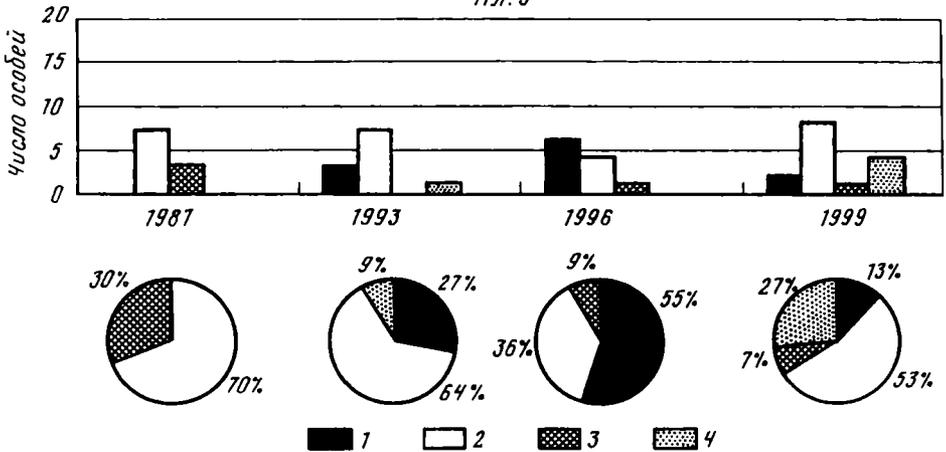


Рис. 2 (окончание)

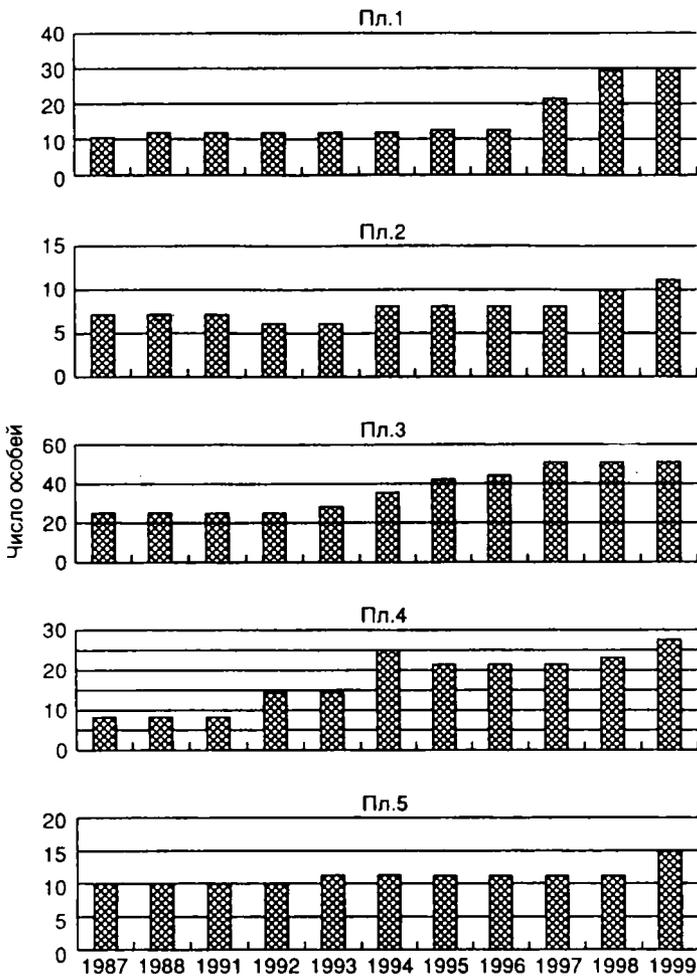


Рис. 3. Динамика общей численности ценопопуляций *Orchis purpurea* на учетных площадках за 12 лет

жевательника (*Juniperus oxycedrus*). Сомкнутость крон – 0,7. Второй ярус почти не выражен, он представлен *Cornus mas*, *Sorbus torminalis*, *Acer campestre*. Подлесок также почти не выражен, встречаются только отдельные кусты *Cotoneaster taurica*, *Euonymus vergososa*. Травяной покров как таковой отсутствует, лишь местами встречаются отдельные экземпляры, либо небольшие куртины *Dactylis glomerata*, *Galium tauricum*, *Carex nitida*, *Veronica chamaedrys*, *Poa sterilis*, *Viola alba*.

Наблюдения были начаты в 1987 г. В последующие годы (за исключением 1898 и 1990 гг.) регулярно, как правило в конце мая, регистрировали все учитываемые параметры растений наблюдаемых ценопопуляций.

Результаты наблюдений представлены в таблице и на рис. 2–4. Как видно из полученных данных, общая численность ценопопуляций за 13-летний период увеличилась в 1,5–3 раза. В возрастном спектре возросла доля ювенильных и виргинильных особей. В динамике численности всходов четкой закономерности не прослеживается. Большая их часть жизнеспособна, они развиваются, переходя в следующую, ювенильную стадию развития. Их выпад составляет в среднем 30%. Ка-

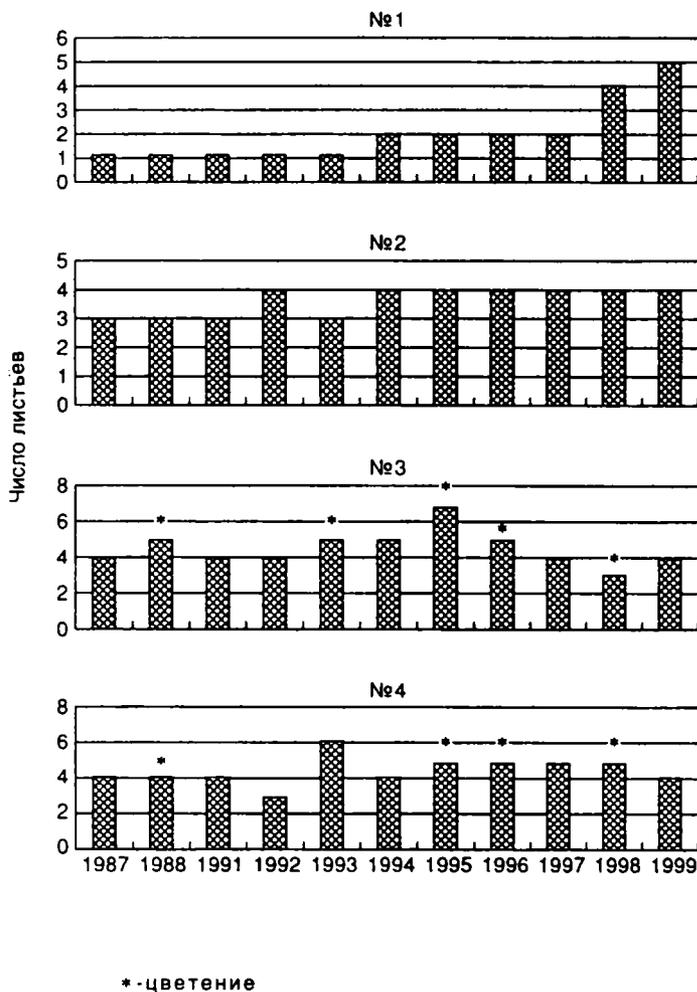


Рис. 4. Примеры изменения числа листьев у отдельных особей *Orchis purpurea* на учетных площадках

ких-либо закономерностей в периодичности цветения отдельных особей ятрышника пурпурного обнаружить не удалось, равно как и в динамике числа листьев (см. рис. 4). Как видно из рис. 4, для большинства особей ятрышника с возрастом характерно увеличение числа листьев. Однако есть особи, у которых за 13 лет наблюдений число листьев оставалось постоянным. Очевидно, для них характерен замедленный ритм онтогенеза. Сенильных особей в наблюдаемых ценопопуляциях не обнаружено, что может указывать на сравнительно небольшой срок их существования. Можно полагать, что данные ценопопуляции находятся на стадии становления. Отмечено, что некоторые особи в течение одного-двух вегетационных сезонов могут уходить на покой, а затем вновь продолжать вегетировать (см. рис. 4).

В целом на основании проведенных наблюдений можно заключить, что исследуемые ценопопуляции *Orchis purpurea* нормального типа, полночленные, с тенденцией увеличения численности и площади распространения. Как показал наш опыт,

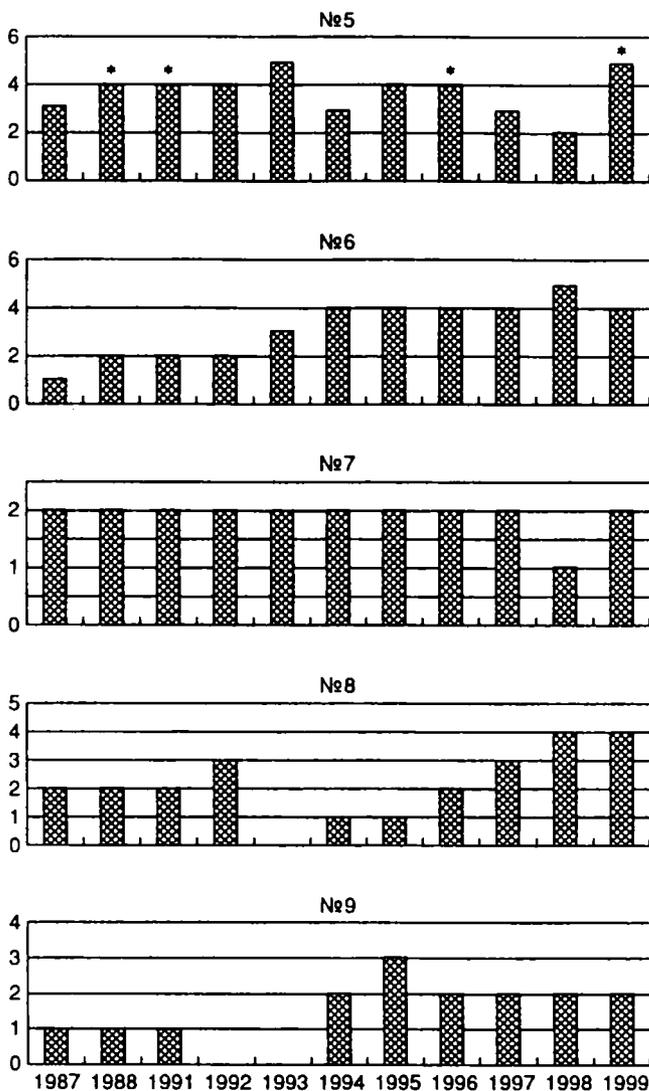


Рис. 4 (окончание)

даже такой немалый срок наблюдений, как 13 лет, далеко недостаточен, чтобы установить закономерности онтогенеза отдельных особей ятрышника (продолжительность жизни особи, продолжительность той или иной стадии онтогенеза, время вступления в генеративную стадию и т.д.).

ЛИТЕРАТУРА

1. Шатко В.Г., Миронова Л.П. Состояние популяций некоторых редких растений в Карадагском государственном заповеднике // Бюл. Гл. ботан. сада. 1986. Вып. 141. С. 61–67.
2. Миронова Л.П., Шатко В.Г. Популяционное изучение редких растений в Карадагском заповеднике // Редкие виды растений в заповедниках. М., 1987. С. 95–108.
3. Крюкова И.В., Лукс Ю.А., Привалова Л.А. Заповедные растения Крыма. Симферополь: Таврия, 1980. 96 с.

*Изменение численности наблюдаемых ценопопуляций
Orchis purpurea по возрастным категориям*

Возрастные категории	1987	1988	1991	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1999
Пл. 1											
Генеративные	–	5	–	3	3	1	5	6	–	3	–
Виргинильные	8	3	9	6	6	8	4	3	9	9	13
Ювенильные	2	2	1	1	1	2	2	3	3	13	16
Всходы	–	1	1	1	1	–	1	–	9	4	2
Всего	10	11	11	11	11	11	12	12	21	29	30
Пл. 2											
Генеративные	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Виргинильные	3	3	4	5	6	6	6	6	6	6	7
Ювенильные	4	4	3	1	–	1	2	2	2	2	3
Всходы	–	–	–	–	–	1	–	–	–	1	1
Всего	7	7	7	6	6	8	8	8	8	10	11
Пл. 3											
Генеративные	–	2	–	–	2	–	2	10	1	1	3
Виргинильные	13	17	17	17	17	25	25	16	26	26	25
Ювенильные	8	7	8	7	6	5	10	17	15	22	21
Всходы	3	1	–	1	2	5	5	–	7	–	1
Всего	24	25	25	25	27	35	42	43	49	49	50
Пл. 4											
Генеративные	–	1	–	2	3	–	–	–	1	2	4
Виргинильные	7	6	8	5	6	8	8	7	8	6	8
Ювенильные	2	2	1	1	5	7	12	14	12	9	14
Всходы	–	–	–	6	–	10	1	–	–	5	1
Всего	9	9	9	14	14	25	21	21	21	23	27
Пл. 5											
Генеративные	–	5	–	1	3	–	5	6	1	4	2
Виргинильные	7	5	10	9	7	10	5	4	9	6	8
Ювенильные	3	–	–	–	–	1	1	1	1	1	1
Всходы	–	–	–	–	1	–	–	–	–	–	4
Всего	10	10	10	10	11	11	11	11	11	11	15

4. Красная книга СССР. М.: Лесн. пром-сть, 1984. 448 с.

5. Красная книга Украины. Киев: Укр. энциклопедия, 1996. 602 с.

6. List of rare, threatened and endemic plants for the countries of Europe. Kew, 1976. 80 p.

7. Шатко В.Г., Миронова Л.П. Орхидные Карадагского государственного заповедника: Распространение, численность и структура ценопопуляций // Бюл. Гл. ботан. сада. 1988. Вып. 148. С. 67–71.

8. Сосудистые растения Карадагского заповедника / Сост. Л.П. Миронова, Л.Н. Каменских. М., 1995. 104 с. (Флора и фауна заповедников; Вып. 58).

Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, Москва
Карадагский государственный заповедник НАН Украины.
Крым, пос. Курортное

Поступила в редакцию 26.05.99

SUMMARY

Shatko V.G., Mironova L.P. Results of monitoring Orchis purpurea Huds cenopopulations in Karadag nature reserve (the Crimea)

The results of 13-years monitoring are reported. The data on dynamics of total number of cenopopulations, on changes in cenopopulation age structure spectra and on some ontogenetic features are presented. All investigated cenopopulations proved to be normal and complete and also proved to have a tendency to increase and to expansion. The variability of ontogenetic development rate differed between individual plants.

УДК 582.594.2(471.331)

О ВИДОВОМ СОСТАВЕ, РАСПРОСТРАНЕНИИ И ОХРАНЕ ОРХИДНЫХ В ТВЕРСКОЙ ОБЛАСТИ

Е.С. Пушай

Представители сем. Orchidaceae Juss. в современной ситуации антропогенного пресса в большинстве своем являются уязвимыми видами с сокращающимися ареалами. Многие естественные местообитания орхидных подвергаются негативному воздействию хозяйственной деятельности человека. Данные по биологии, экологии и распространению орхидных в регионах необходимы для разработки научных рекомендаций по их охране в естественных местообитаниях и созданию коллекций в ботанических садах с целью последующей репатриации.

Орхидным Тверской области посвящено немало публикаций [1–15], но обобщающая сводка отсутствует.

Цель статьи обобщить материалы по распространению и охране видов сем. орхидных на территории Тверской области. Статья написана на основе анализа литературных данных, коллекций гербариев им. Д.П. Сырейщикова (МГУ, МВ), Ботанического института РАН им. В.Л. Комарова (ЛЕ), гербариев Тверского государственного университета и отдела природы Тверского государственного объединенного музея (ТГОМ). Обработан материал, собранный во время экспедиций, проведенных кафедрами ботаники и экологии Тверского государственного университета (ТвГУ) совместно с отделом природы ТГОМ. Обобщены также наблюдения автора, сделанные в разных районах области в 1993–1998 гг.

Ранее М.Л. Невский [2] для Тверской области указывал 27 видов, относящихся к 17 родам. На данный момент на территории Тверской области отмечен 31 вид сем. Orchidaceae, представляющий 20 родов.

Сведения о распространении орхидных на территории области приведены в табл. 1. Названия видов и районов указаны в алфавитном порядке. Номенклатура дана по С.К. Черепанову [16]. В связи с отсутствием данных о распространении орхидных в Кесовогорском, Молоковском, Сандовском и Сонковском районах, они исключены из таблицы.

Некоторые виды (*Calypso bulbosa*, *Cephalanthera longifolia*, *Neottianthe cucullata*) известны только по находкам XIX – начала XX в. [1, 2].

Calypso bulbosa отмечена для бывших Бежецкого и Весьегонского уездов, Спировского и Лихославского районов (Калашниковская лесная дача) в ельнике разнотравного на торфянисто-перегнойных почвах [2]. Современных находок нет.

Neottianthe cucullata отмечена в XIX в. А.А. Бакуниным у д. Бобково Ржевского уезда [2, 23, 25]. По данным регистрационного журнала гербария ТвГУ, в XX в.

Таблица 1

Распространение представителей сем. Orchidaceae в Тверской области

Район	Андреапольский	Бежецкий	Бельский	Бологовский	Весьегонский	Вышневолоцкий	Жарковский	Западнодвинский	Зубцовский	Калининский	Калезинский	Кимрский	Конаковский	Краснохолмский	Кувиновский	Лесной
* <i>Calypso bulbosa</i> (L.) Oakes		x			x											
* <i>Cephalanthera longifolia</i> (L.) Fritsch.																
* <i>C. rubra</i> (L.) Rich.																
<i>Coeloglossum viride</i> (L.) C. Hartm.						x				x			x			x
<i>Corallorhiza trifida</i> Chatel.				x					x	x			x			
* <i>Cypripedium calceolus</i> L.	x	x		x		x				x		x	x			
* <i>Dactylorhiza baltica</i> (Klinge) Orlova	x					x				x			x			
<i>D. cruenta</i> (O.F. Muell.) Soó										x		x				
<i>D. fuchsii</i> (Druce) Soó	x	x				x										
<i>D. incarnata</i> (L.) Soó	x		x	x		x	x			x						
<i>D. maculata</i> (L.) Soó	x	x	x	x		x	x		x	x		x				
* <i>D. traunsteineri</i> (Saut) Soó										x			x			
<i>Epipactis atrorubens</i> (Hoffm.) Schult.						x				x						
<i>E. helleborine</i> (L.) Crantz		x				x			x	x			x			
<i>E. palustris</i> (L.) Crantz	x					x	x			x		x	x			x
* <i>Epipogium aphyllum</i> (F.W. Schmidt) Sw.				x						x			x			
<i>Goodyera repens</i> (L.) R. Br.		x								x		x	x			
<i>Gymnadenia conopsea</i> (L.) R. Br.	x		x			x		x		x						
<i>Hammarbia paludosa</i> (L.) O. Kuntze																

Лихославльский	Максатихинский	Нелидовский	Оленинский	Осташковский	Пеновский	Рамешковский	Ржевский	Селижаровский	Сонковский	Спировский	Старицкий	Торжокский	Торопецкий	Удомельский	Фировский	Источник информации
x										x						[2]
										x	x					[2, 13]; LE
																[15]
		x	x			x		x				x	x			[2, 3, 5, 8, 12, 18]; MW; Гербарий ТвГУ; Гербарий отдела природы ТГОМ
		x	x													[2, 3, 9, 11, 12, 18]
x		x	x	x	x	x				x	x	x				[2, 5, 8, 13, 18, 19]
											x	x				[5, 8, 9, 11, 20]; Гербарий ТвГУ
		x				x						x	x			[10]; Гербарий ТвГУ
		x	x			x						x	x	x	x	[5, 18, 20]; Гербарий ТвГУ
		x				x						x	x			[2]; Гербарий ТвГУ
x	x	x	x	x	x	x		x		x	x	x	x	x	x	[2]; Гербарий ТвГУ
																[2, 9]; Гербарий ТвГУ
										x	x	x				[2, 5, 10]; Гербарий ТвГУ
	x	x	x			x				x		x			x	[2, 3, 5, 8, 9, 18]; Гербарий ТвГУ
		x	x			x					x	x				[5, 8, 9, 19–22]; Гербарий ТвГУ
	x	x				x										[8, 12, 13, 18, 23]; Гербарий ТвГУ
		x	x	x	x	x		x						x		[3, 8, 9, 18]; Гербарий ТвГУ
		x	x			x				x	x	x		x		[5, 7, 8, 18, 20] MW; Гербарий ТвГУ
		x														[18]

Таблица 1 (окончание)

Вид	Район	Андреапольский	Бежецкий	Бельский	Бологовский	Весьегонский	Вышневолоцкий	Жарковский	Западнодвинский	Зубцовский	Калининский	Калязинский	Кимрский	Конаковский	Краснохолмский	Кушиновский	Лесной
<i>Herminium monorchis</i> (L.) R.Br.		x					x		x	x	x						
<i>Listera cordata</i> (L.) R. Br.							x				x						
* <i>Liparis loeselii</i> (L.) Rich.							x										
<i>Malaxis monophyllos</i> (L.) Sw.							x		x	x				x			
<i>Neottia nidus-avis</i> (L.) Rich.							x		x	x			x	x			
* <i>Neottianthe cucullata</i> (L.) Schlechter							x				x						
* <i>Ophrys insectifera</i> L.							x					x					
* <i>Orchis militaris</i> L.											x						
* <i>O. ustulata</i> L.							x										
<i>Platanthera bifolia</i> (L.) Rich.		x		x			x	x		x	x			x			
<i>P. chlorantha</i> (Cust.) Reichenb.							x				x						x

* Виды, занесенные в "Красную книгу РСФСР" [17].

вид был обнаружен в сосняках-зеленомошниках в Калининском (1954 и 1957 гг.) и в Вышневолоцком районах (близ д. Войбуйская гора) (1969 г.). К сожалению, в настоящий момент гербарные образцы, подтверждающие эти находки, утрачены.

Cephalanthera longifolia – в гербарии МГУ хранятся гербарные экземпляры, собранные в бывшем Новоторжском уезде (Торжокский район), близ д. М. Вишень (Хохлова гора). *C. longifolia* отмечен в 1885 г. в сыроватой травянистой лощине в сосновом лесу и в 1927 г. на склоне холма в кустарнике на каменной известковой почве. В рукописях А.А. Лебедева указан для Спировского района "на лесных полянах" без указания местонахождения (цит. по [13]). В гербарии БИН имеются сборы из Калининского района, датированные 1934 г. Современные данные о распространении вида отсутствуют.

Для некоторых видов (*Cephalanthera rubra*, *Liparis loeselii*, *Cypripedium guttatum*) не удалось выяснить точных местонахождений в Тверской области в настоящее время. Так, *Cephalanthera rubra* приведен для Калининской области в "Красной кни-

Лихославльский	Максатихинский	Нелидовский	Оленинский	Осташковский	Пеновский	Рамешковский	Ржевский	Селижаровский	Сонковский	Спировский	Старицкий	Торжокский	Торопецкий	Удомельский	Фировский	Источник информации
										x	x	x				[5, 11]; Гербарий ТвГУ
		x		x		x						x				[2, 3, 8, 9, 12, 18]; Гербарий отдела природы ТГОМ
		x	x	x		x				x	x	x	x	x		[2]; Гербарий ТвГУ
				x												[23]; Сорокин, 1992 л.с.
x	x	x	x	x		x		x						x		[2, 5, 8, 9, 18, 19]; Гербарий ТвГУ
							x									[2]
																[5, 13]
											x					[13, 24]
										x		x				[2, 5]; Гербарий ТвГУ
			x	x		x	x				x	x	x	x	x	[2]; Гербарий ТвГУ
		x		x		x						x	x			[2, 3, 18]; Гербарий ТвГУ

ге СССР” [15] без конкретного указания местонахождения. Гербарных образцов, подтверждающих находку вида, нам обнаружить не удалось.

Liparis loeselii отмечен в бывшем Вышневолоцком уезде без указания точного места нахождения [2, 23]. По устным сообщениям А.С. Сорокина (ТвГУ), вид, по-видимому, наблюдали в 1992 г. в окрестностях д. Светлица Осташковского района.

Hammarbia paludosa указана для бывшей Тверской губернии А.П. Ильинским [2, 23]. Позднее *H. paludosa* отмечена в Центрально-лесном государственном заповеднике (кв. 63) и в его окрестностях, западнее кв. 53 [18].

Surripedium guttatum указан для Калининской области во “Флоре средней полосы” П.Ф. Маевским [26].

Наиболее часто и практически во всех районах встречаются следующие виды орхидных: *Dactylorhiza maculata*, *D. fuchsii*, *D. incarnata*, *Platanthera bifolia*, *Listera ovata*, *Eriopactis helleborine*, *Malaxis monophyllos*, *Goodyera repens*, *Gymnadenia conopsea* (см. табл. 1).

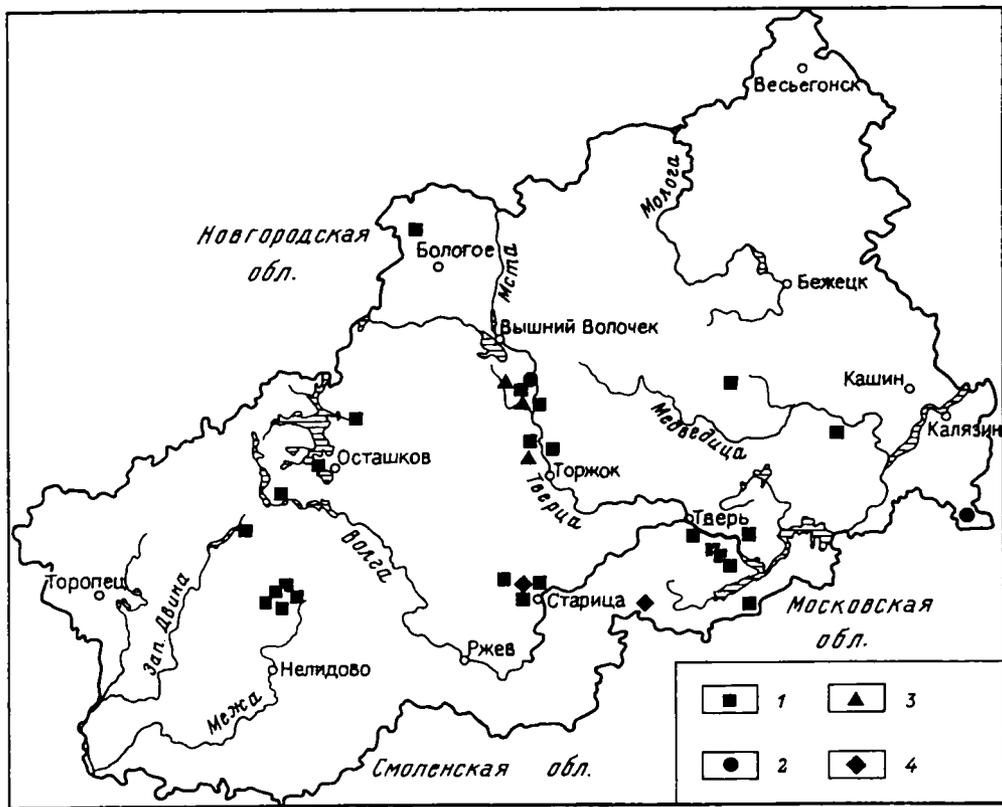


Схема распространения некоторых орхидных на территории Тверской области
 1 – *Cypripedium calceolus*, 2 – *Ophrys insectifera*, 3 – *Orchis ustulata*, 4 – *Orchis militaris*

Из редких видов достаточно равномерно встречается на территории области *Cypripedium calceolus*. *Orchis militaris* известен лишь из двух местообитаний, *O. ustulata* – из 5 местообитаний, расположенных на небольшой по площади территории, *Ophrys insectifera* из 2 местообитаний (рис. 1), *Hammarbya paludosa* из 1 местообитания, *Eripactis arctorubens* из 5 местообитаний.

Достаточно полная эколого-фитоценологическая характеристика широко распространенных видов уже дана в литературе [27]. Ниже приведена характеристика основных местообитаний некоторых видов орхидных Тверской области (табл. 2). Сначала упоминаются наиболее характерные местообитания, затем – нетипичные, редкие для данного вида. Приведена информация о нахождении видов на антропогенно-нарушенных участках и вблизи них. В табл. 2 приняты следующие сокращения названий административных районов: ВВ – Вышневолоцкий, К – Калининский, Ким – Кимрский, Н – Нелидовский, Ост – Осташковский, Сп – Спировский, Ст – Старицкий, Торж – Торжокский, Тор – Торопецкий, У – Удомельский.

Фрагментарность сведений о распространении некоторых орхидных в Тверской области связана с неравномерной флористической изученностью ее территории. Лучше исследованы центральные, северо-западные районы, в меньшей степени – северо-восточные. Достаточно полно изучена территория Центрально-лесного государственного заповедника, где отмечено 17 видов орхидных [19]. Много находок сделано в окрестностях крупных транспортных магистралей и речных долин, так как эти места являются более доступными для изучения и сбора информации.

Таблица 2

Основные типы местообитаний некоторых представителей
сем. *Orchidaceae* в Тверской области

Вид	Тип местообитания
<i>Calypso bulbosa</i>	Ельник разнотравный
<i>Cephalanthera longifolia</i>	Сырой сосняк на известковой почве
<i>Coeloglossum viride</i>	Злаково-разнотравный луг, разнотравный луг с можжевельником, опушка сосняка. Сосняк злаково-разнотравный вдоль автодороги (ВВ)
<i>Corallorhiza trifida</i>	Сырые ельники, заболоченные березняки, окраина сфагнового болота
<i>Cypripedium calceolus</i>	Елово-широколиственный лес, лесные пушки, ельник разнотравный, сосново-березовые перелески, сосняк с целью разнотравный, сосняк можжевельниковый, сосняк вейниковый, сероольшанники. В кустарнике и по склону насыпи вдоль железной дороги (К)
<i>Dactylorhiza baltica</i>	Сосняк сфагновый, низинное болото, увлажненные злаково-разнотравные луга. Сырые канавы вдоль шоссе/железнодорожной дороги (Ст)
<i>D. cruenta</i>	Низинное болото (Ким), заболоченный луг
<i>D. traunsteineri</i>	Сырой заболоченный луг (К), сфагновый сосняк (Ким)
<i>Epipactis atrorubens</i>	Сосняк с березой, сосняк-зеленомошник можжевельниковый, разреженный сосняк с березой (Торж) Крутой облесенный склон оврага (Ст), по краю известняковых карьеров (Торж, Сп). Во всех местонахождениях приурочен к мастам близкого залегания известняков
<i>E. helleborine</i>	Широколиственно-еловые леса, ельники разнотравные, закустаренный луг, вдоль проселочной дороги в березняке с ольхой и ивой В лещиннике на склонах вблизи железнодорожной насыпи, вдоль автодороги, осветленный разреженный сосняк на территории турбазы (Ост), по обочине асфальтовой дороги в городской роще (К)
<i>Epipogium aphyllum</i>	Широколиственно-еловые леса
<i>Gymnadenia conopsea</i>	Сырые заболоченные луга и низины, водораздельные луга, сухие луга; разреженные смешанные леса, поляны, светлые сосново-березовые перелески, моховые болота, залежи
<i>Hammarbya paludosa</i>	Окраины верховых болот (Н)
<i>Hemimium monorchis</i>	Минератрофное болото в основании склоны надпойменной террасы (Ст). Сухие разнотравные луга (ВВ), склон холма (Торж)
<i>Listera cordata</i>	Сырые мшистые ельники, сосняки (У), окраины верховых болот (Н)
<i>Malaxis monophyllos</i>	Сырые и заболоченные смешанные леса, сероольшанник с елью и березой, березняк разнотравный, ельник-зеленомошник, сосняк-зеленомошник, опушки и поляны, низинное болото по берегу озера (ВВ), окраины болот. Сплавина на зарастающей старице (К)
<i>Neottia nidus-avis</i>	Смешанные и елово-широколиственные леса. Осинник с березой и елью, разреженный сосняк с лещиной, осинник аконитовый с липой, дубрава (Тор). Сухой злаково-разнотравный луг вблизи опушки (Торж). Лещинник на склоне вблизи железной дороги (К)
<i>Neottianthe cuculata</i>	Сосняки-зеленомошники
<i>Ophrys insectifera</i>	Сухой сосняк с можжевельником (ВВ)
<i>Orchis militaris</i>	Сырой разнотравный луг (К). Склон берега р. Волга с обнажениями известняков (Ст)
<i>O. ustulata</i>	Луга и луговые опушки. Разреженный сосняк с ольхой, сосняк с березой, березняк с сосной. Сенокосные луга (ВВ, Сп), залежь (ВВ)
<i>P. bifolia</i>	Смешанные леса, сероольшанники, поляна в смешанном лесу (Тор), влажные злаково-разнотравные луга (ВВ)

28 видов сем. Orchidaceae охраняются на территории области по решению Тверского областного совета народных депутатов N 194 от 23.12.1992 г. "Об усилении охраны редких и находящихся под угрозой исчезновения животных и растений Тверской области". Сбор и добыча их запрещены. 12 видов занесены в "Красную книгу РСФСР" [17].

Одной из самых эффективных мер сохранения биоразнообразия является охрана видов в естественных местообитаниях в составе охраняемых территорий. В Тверской области специально для охраны популяций орхидных организованы несколько заказников и государственных памятников природы (ГПП).

Уникальным по числу выявленных видов орхидных является расположенный в Вышневолоцком районе участок Вышневолоцко-Новоторжского вала в окрестностях деревень Ильинское и Гирино, который описан и частично исследован М.Л. Невским в 50-х годах XX в. [32]. В 1980-х годах исследования этой территории продолжены сотрудниками ТвГУ. С.М. Деметьевой [5, 6], И.В. Блиновой [14] в окрестностях д. Ильинское отмечено 17 видов сем. Orchidaceae: *Cypripedium calceolus*, *Dactylorhiza baltica*, *D. maculata*, *D. incarnata*, *D. fuchsii*, *Epipactis atrorubens*, *E. helleborine*, *E. palustris*, *Orchis ustulata*, *Herminium monorchis*, *Coeloglossum viride*, *Listera ovata*, *Malaxi monophyllos*, *Gymnadenia conopsea*, *Platanthera bifolia*, *Neottia nidus-avis*, *Ophrys insectifera*. Усилиями ученых ТвГУ в районе д. Ильинское в 1985 г. организован памятник природы "Орхидная горка". Часть популяций орхидных из этого местонахождения охраняется в ботаническом заказнике "Черенцовский", созданном в 1982 г. Этих мер явно недостаточно, так как идет активное освоение земель вокруг охраняемых объектов. Для полноценной охраны природных комплексов с участием орхидных было предложено объединить наиболее интересные и ценные участки и организовать природно-ландшафтный заказник.

Некоторые местообитания видов орхидных охраняются в составе государственных памятников природы (ГПП). Среди них местообитания *Cypripedium calceolus* в Бологовском районе на берегу оз. Шарово и в Рамешковском районе в окрестностях деревень Алексеевское и Березники. Популяция *Cypripedium calceolus*, обнаруженная на юго-западном берегу оз. Круглое Осташковского района, предложена к охране в составе государственного памятника природы "Комплекс озер Рясно" [19].

Популяция *Orchis militaris* охраняется в Старицком районе на правом берегу Волги у д. Сельцо (ГПП "Сельцовские заломки"). *Epipogium aphyllum*, *Neottia nidus-avis*, *Dactylorhiza fuchsii*, *D. maculata*, *Goodyera repens*, *Listera ovata*, *Epipactis helleborine*, *Platanthera bifolia* взяты под охрану в Рамешковском районе в окрестностях дд. Алексеевское и Березники [13, 29]. *Epipactis palustris* охраняется в Осташковском районе в составе ГПП "Водораздел в районе д. Залучье и Березовский рядок", *Platanthera bifolia* и *Dactylorhiza maculata* – в ГПП "Нехинская дубово-ясеневая роща". Широко распространенные виды орхидных встречаются на территории других памятников природы и заказников. Многие орхидные страдают от массового сбора на букеты, особенно *Platanthera bifolia*.

В перспективе при выявлении ценных природных комплексов следует обратить большее внимание на крупные болотные массивы и территории с близким залеганием известняков, где возможно обнаружение новых местонахождений *Hammarbya paludosa*, *Liparis loeselii*, *Epipogium aphyllum*.

* * *

Таким образом, в Тверской области сем. Orchidaceae представлено 31 видом, относящимся к 20 родам. Наиболее широко распространены и встречаются (во всех районах) *Dactylorhiza maculata*, *D. incarnata*, *Platanthera bifolia*, *Listera ovata*, *Epipactis helleborine*, *Malaxi monophyllos*, *Goodyera repens*, *Gymnadenia conopsea*. Достаточно часто встречается *Cypripedium calceolus*, но популяции его, как правило, малочис-

ленны. *Hammarbia paludosa*, *Epipactis atrorubens*, *Epipogium aphyllum*, *Orchis militaris*, *O. ustulata*, *Ophrys insectifera* – редкие для области виды, известные в настоящее время из единичных местонахождений. Нахождение на территории области таких видов, как *Calypso bulbosa*, *Cephalanthera longifolia*, *C. rubra*, *Liparis loeselii*, *Cypripedium guttatum*, не подтверждено сборами и нуждается в уточнении. Следует расширить сеть особо охраняемых природных территорий с участием орхидных; территории, на которых встречаются крупные популяции и редкие виды орхидных, объявить ботаническими заказниками.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бакунин А.А. Список цветковых растений Тверской губернии // Тр. СПб. о-ва естествоиспытателей. 1879. Т. 10. С. 195–368.
2. Невский М.Л. Флора Калининской области. Т. 2. Калинин: Обл. кн. изд-во, 1952. 1034 с.
3. Бельшица Т.Н. О распространении орхидных по растительным сообществам в районе озера Селигер // Взаимоотношения компонентов биогеоценозов в южнотаежных ландшафтах. Калинин: КГУ, 1984. С. 151–152.
4. Дементьева С.М. Венерин башмачок (*Cypripedium calceolus* L.) в лесных экосистемах Верхневолжья // Взаимоотношения компонентов биогеоценозов в южной тайге. Калинин: КГУ, 1985. С. 36–46.
5. Дементьева С.М. Особенности распространения видов растений семейства Орхидные в районе Вышневолоцко-Новоторжского вала // Флора и растительность южной тайги. Калинин: КГУ, 1989. С. 6–13.
6. Дементьева С.М. Особенности распространения некоторых редких и охраняемых видов растений на территории Вышневолоцко-Новоторжского вала // Флора и растительность южной тайги. Калинин: КГУ, 1991. С. 40–43.
7. Пелгонен И.М. Антропогенная динамика видов Орхидных в Торжокском районе Калининской области // Взаимоотношения компонентов биогеоценозов в южной тайге. Калинин: КГУ, 1986. С. 66–69.
8. Пелгонен И.М. Флора редких растений в некоторых районах Калининской области // Флора и растительность южной тайги. Калинин: КГУ, 1988. С. 35–39.
9. Нотов А.А. К флоре Конаковского района // Взаимоотношения компонентов биогеоценозов в южной тайге. Калинин: КГУ, 1986. С. 111–115.
10. Нотов А.А. Новые данные о флоре юго-востока Тверской области // Флора и растительность южной тайги. Тверь: ТвГУ, 1991. С. 99–105.
11. Нотов А.А. Дополнения к флоре Тверской области // Флора и растительность Тверской области. Тверь: ТвГУ, 1994. С. 4–12.
12. Нотов А.А. Материалы к флоре Тверской области. Тверь: ТвГУ, 1998. Ч. 1. С. 35–37.
13. Сорокин А.С. Распространение и охрана редких и исчезающих видов флоры Калининской области // Флора и растительность южной тайги. Калинин: КГУ, 1988. С. 106–112.
14. Блинова И.В. К экологии и биологии некоторых Орхидных Вышневолоцко-Новоторжского вала // Флора и растительность южной тайги. Калинин: КГУ, 1989. С. 105–112.
15. Красная книга СССР. М.: Лес. пром-сть, 1984. Т. 2. 448 с.
16. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб.: Миресены-95, 1995. 990 с.
17. Красная книга РСФСР. М.: Росагропромиздат, 1988. С. 295–334.
18. Миняев Н.А., Конечная Г.Ю. Флора Центрально-Лесного государственного заповедника. Л.: Наука, 1976. 103 с.
19. Рожественская И.В., Старикова Н.Х., Даякина Л.А. Редкие и охраняемые растения северо-запада Тверской области // Флора и растительность Тверской области. Тверь: ТвГУ, 1994. С. 91–93.
20. Малышева В.Г. О некоторых редких растительных сообществах Андреапольского района Калининской области (Валдайская возвышенность) // Взаимоотношения компонентов биогеоценозов в южной тайге. Калинин: КГУ, 1986. С. 30–33.
21. Малышева В.Г., Смирнова М.П. Растительность болотного массива Жарковский мох // Флора и растительность Тверской области. Тверь: ТвГУ, 1994. С. 97–105.
22. Кураева Е.Н., Минаева Т.Ю. Флористические находки на западе Тверской области // Ботан. журн. 1998. Т. 83, № 6. С. 134–137.
23. Маевский П.Ф. Флора средней России. М.; Л.: Сельхозгиз, 1933. 760 с.
24. Сорокина З.М., Сорокин А.С., Самков М.Н., Шиков Е.В. Старицкий участок долины р. Волги в системе особо охраняемых территорий Калининской области // Взаимоотношения компонентов биогеоценозов в южной тайге. Калинин: КГУ, 1986. С. 58–65.
25. Ильинский А.П. Растительный покров Тверской губернии // Тверской край. Тверь, 1925. Вып. 3. С. 58.

26. *Маевский П.Ф.* Флора средней полосы европейской части СССР. М., 1964. 960 с.
27. *Вахрамеева М.Г., Татаренко И.В., Быченко Т.М.* Экологические характеристики некоторых видов евразийских орхидных // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1994. Т. 99, вып. 4. С. 75–82.
28. *Невский М.Л.* О некотором своеобразии флоры и растительности Вышневолоцкого района Калининской области // Учен. зап. КГПИ. 1956. Т. 20. С. 5–46.
29. *Виноградов А.В., Щербаков А.В.* Заказник для орхидных // Природа. 1982. № 6. С. 41–43.

Тверской государственный университет

Поступила в редакцию 18.03.99

SUMMARY

Pushai E.S. On orchids species diversity, distribution and protection in Tver Province

Nowadays 32 plant species attributed to 20 orchids genera have been already recorded in Tver Province, 12 species being entered in "Red Book" of Russia (1988). *Dactylorhiza maculata* (L.) Soo, *D. incarnata* (L.) Soo, *Platanthera bifolia* (L.) Rich., *Listera ovata* (L.) R.Br. are widely spread everywhere in the province. The occurrence of the following species is doubtful because the recent data are absent: *Calypso bulbosa* (K.) Oakes, *Neottianthe cucullata* (L.) Schlechter, *Cephalanthera rubra* (L.) Rich., *C. longifolia* (L.) Fritsch. The orchids are protected by Decree No. 194 adopted by Soviet of People's Deputies of Tver Province December 23, 1992 "On protection of rare and endangered animals and plants in Tver Province". The data on new finds of orchids in the province are presented.

УДК 635.284.1.4:581.8:571.1

АНАТОМО-МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ ПЛАСТИНКИ ЛИСТА ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *CROCUS* (IRIDACEAE) В СВЯЗИ С ИНТРОДУКЦИЕЙ В СИБИРИ

Л.Л. Седельникова

Род *Crocus* включает два подрода *Involucrati* Maw. и *Nudiflori* Maw., состоящих из пяти секций. Представители данного рода обитают в мезофитных и ксерофитных условиях [1–4]. Монограф этого рода [5], а позднее Н.И. Шорина [6] указали на разнообразие в анатомической структуре листа в связи с его видовой принадлежностью. Известно, что *Crocus* – травянистый многолетник [7], “скелетная основа” которого сокращена до минимума. Вследствие чего морфологическое строение листа своеобразно и отличается от мечевидной формы листа большинства представителей семейства *Iridaceae*.

В лесостепной зоне Западной Сибири ранее [8, 9] изучен жизненный цикл крокуса. В данном сообщении впервые приводятся данные сравнительного анатомо-морфологического изучения листа видов разных секций, отличающихся эколого-географическим местообитанием в природе, а также культураров. Это позволит более обоснованно и всесторонне анализировать видовые связи в пределах данного рода, адаптационные способности листа и жизненной формы крокуса в условиях культуры.

Изучено анатомо-морфологическое строение пластинки листа у восьми видов крокуса: из секции *Reticulatissimi* B. Fedt. – *C. reticulatus* Stev. ex Adam., *C. angustifolius* Weston (syn. *C. susianus* Ker-Gawl.) и секции *Fibromembranace* Maw. – *C. alatavicus* Regel et Semen., *C. flavus* Weston (syn. *C. aureus* Sibth. et Smith.), а также виды: *C. kotschyanus* C. Koch. (syn. *C. zonatus* J. Gay ex Klatt.), *C. versicolor* Ker-Gawl., *C. Adamii* J. Gay (syn. *C. biflorus* auct.p.p.), *C. tomasinianus* Herb. Исследовали культурары из группы *C. vernus* (L.) Wulf.: ‘Jeanne d’Arc’, ‘Striped Beauty’, ‘Pickwick’, ‘Early Perfection’, ‘Ski Blue’, ‘Flower Record’, ‘Purpureus Grandiflorus’ и из группы *C. chrysanthus* Herb. – ‘Cream Beauty’, ‘Mammuth’ – голландской селекции.

Для изучения анатомического строения листа готовили временные препараты. Материал фиксировали в смеси глицерин + дистиллированная вода + 96%-ный спирт (1:1:1). Срезы толщиной 5–10 мкм готовили на микротоме из центральной части листовой пластинки в трех повторностях. Далее обрабатывали 0,1%-ным раствором флюороглүцина с соляной кислотой, промывали в дистиллированной воде и заключали в глицерин. Препараты просматривали на светооптическом микроскопе марки Цейс при увеличении 7×20. Зарисовки делали с помощью рисовального аппарата РА-1, при том же увеличении. Анатомо-морфологическое описание строения листа проводили по методикам, изложенным в работах [10–14].

Листья у крокуса трех формаций: 1) низовые, влагалищные, охватывающие клубнелуковицу со всех сторон (3–4 шт.), 2) срединные фотосинтезирующие с вла-

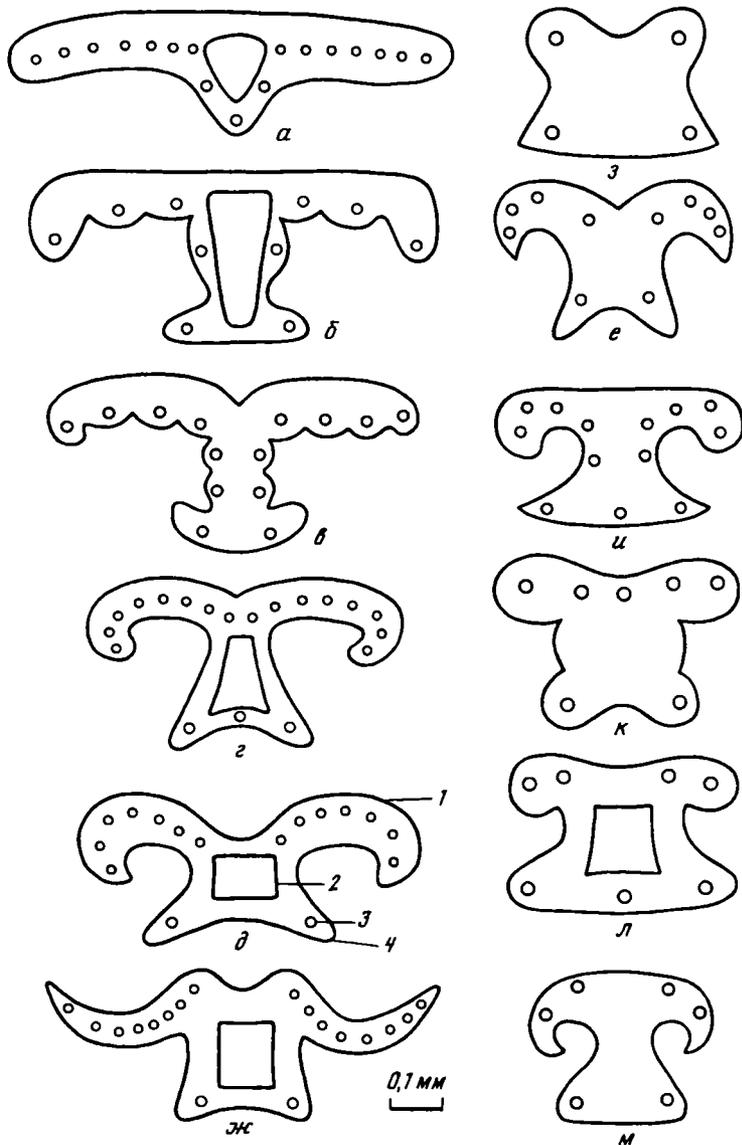


Рис. 1. Схема поперечного сечения пластинки листа крокуса

а, б – крыловидное (*C. reticulatus*, *C. aureus*, *C. alatavicus*); *в, г, д, ж* – желобчато-крыловидное (*C. versicolor*, *C. zonatus*); *и, к, л, м* – обратнотрапециевидное (*C. tomasinianus*, *C. Adamii*, 'Mammuth', 'Flower Record'); *з, е* – трапециевидное (*C. angustifolius*, 'Jeanne d'Arc'); *1* – адаксиальная сторона *2* – полость, *3* – проводящий пучок, *4* – абаксиальная сторона

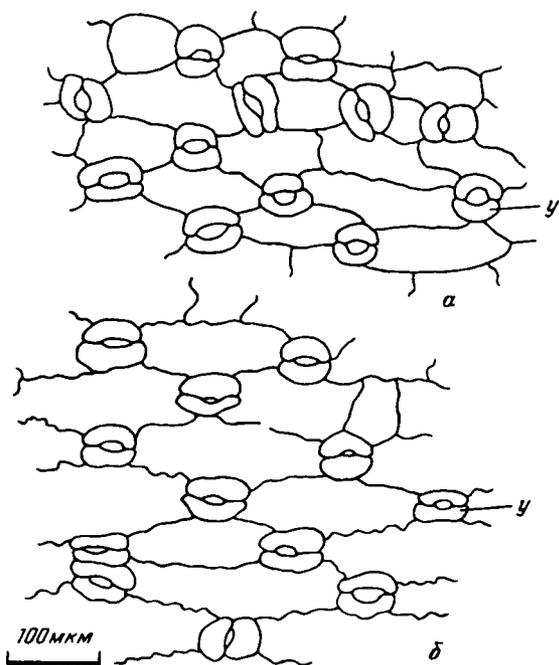
галищем и узкой вертикальной пластинкой, формируются в виде колпачка и охватывают клубнелуковицу частично, 3) верховые, защищающие бутон (3 шт.). В работе рассмотрено анатомо-морфологическое строение листа срединного типа. Лист крокуса линейного типа, узколинейной и ленточной формы, практически состоит из пластинки. Листья отрастают весной от цветения, одновременно или после него. Они собраны в прикорневую розетку, у взрослых клубнелуковиц их число составляет от трех до семи и более. Консистенция листовая травянистая, окраска в зависимости от вида варьирует от светло- до темно-зеленой, у отдельных

Рис. 2. Верхняя (а) и нижняя (б) эпидерма мезофитного листа *C. aureus*
 у – устьице

видов отмечен сизый восковой налет на обеих сторонах. Верхушка листа разной формы: остроконечно-шиловидная у *C. alatavicus*, *C. angustifolius*, *C. aureus*, заостренно-узколинейная у *C. reticulatus*, *C. Adamii*, сорт Cream Beauty, притупленно-ленточная у сортов: *Purpureus Grandiflorus*, *Striped Beauty*. При анализе поперечных сечений пластинки листа установлены четыре формы проекции: 1 – крыловидная, 2 – желобчато-крыловидная, 3 – трапецевидная, 4 – обратнотрапецевидная. Первая отмечена у *C. reticulatus*, *C. alatavicus*, *C. aureus* (рис. 1, а, б), вторая – у *C. versicolor* и *C. zonatus* (рис. 1, в, г, д, ж).

Трапецевидную форму имели *C. angustifolius* и сорт Jeanne d'Arc (рис. 1, з, е), обратнотрапецевидную – *C. tomasinianus*, *C. Adamii* и сорта Mammuth, Flower Record (рис. 1, и, к, л, м). Адаксиальная сторона листа у крокуса гладкая либо слегка вогнутая в области центральной части. Абаксиальная сторона листа гладкая либо волнистая по всей поверхности в виде гребней, а в центральной части с выступом различной формы (рис. 1) с вогнутой, или слегка выпуклой поверхностью. С боковых и нижних сторон этого выступа расположены проводящие пучки. В центре выступа – полость, она отсутствует у некоторых видов и сортов. Отмечено, что у видов: *C. aureus*, *C. zonatus*, *C. Adamii*, *C. alatavicus* и сортов: *Purpureus Grandiflorus*, *Ski Blue*, *Early Perfection*, *Flower Record*, *Striped Beauty*, имеющих на нижней пластинке полость, лист обычно шире (0,2–1,0 см) и тоньше (0,05–0,1 см) (рис. 1, а, б, г, д, ж, л). У тех видов и сортов, где полости не обнаружено, лист более узкий (0,2–0,3 см), но более толстый (0,1–0,2 см) – *C. versicolor*, *C. reticulatus*, *C. angustifolius*, сорта Mammuth, Cream Beauty (рис. 1, з, е, и, к, м). У *C. versicolor* и *C. reticulatus* абаксиальная сторона пластинки волнистая (рис. 1, б, в), а у остальных видов и сортов – ровная.

Форма эпидермальных клеток на поперечном срезе пластинки листа – прямоугольная, квадратная, реже многоугольная. Эпидерма однослойная, ее наружная тангенциальная стенка утолщена, с кутикулой у *C. angustifolius* и *C. reticulatus*. Устьица аномоцитные, расположены на обеих сторонах листа (рис. 2, а, б). У садовых культиваров *Ski Blue*, *Early Perfection*, *Flower Record* устьица погружены в клетки нижней эпидермы с образованием устьичных крипт (рис. 3, а). Мезофилл дифференцирован на палисадный и губчатый, однако у отдельных видов этого не отмечено. По характеру расположения палисадной и губчатой хлоренхимы лист у большинства видов и сортов дорсовентральный. Клетки палисадной паренхимы удлиненно-прямоугольной формы расположены в один ряд ('Ski Blue', 'Flower Record', 'Early Perfection') и в два ряда у 'Purpureus Grandiflorus', *C. alatavicus*, *C. aureus*, *C. zonatus* (рис. 4, а, б; рис. 5, а, б). Не обнаружено палисадной паренхимы у *C. adamii*, *C. tomasinianus* (рис. 6, б), а также наличие ее как с адаксиальной, так и абаксиальной сторон у *C. reticulatus* и *C. angustifolius* (рис. 6, а). Губчатая паренхима



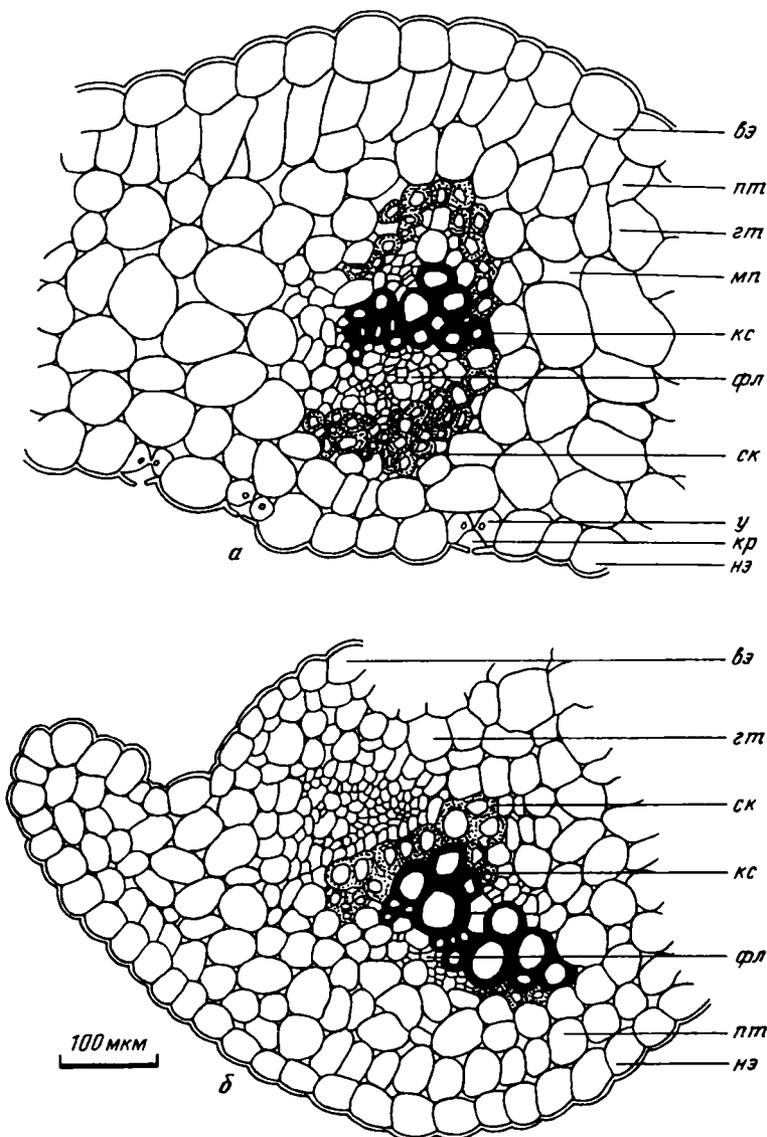


Рис. 3. Поперечный срез листа крокуса сорта Ski Blue в средней (а) и боковой (б) части
 бэ – верхняя эпидерма, нэ – нижняя эпидерма, пт – палисадная ткань, гт – губчатая ткань, мл – межклетное пространство, кс – ксилема, фл – флоэма, ск – склеренхима, у – устьице, к – крипта

составляет основную ткань листовой пластинки, всегда многорядна (4–7 слоев), с мелкими межклетниками, самой разнообразной формы: от округлых до продолговато-вытянутых, реже неправильной формы – изодиамические (см. рис. 3–5).

Проводящие пучки листовой пластинки у изученных видов и сортов расположены бифациально, вдоль всей поверхности листа (см. рис. 1). Число их варьирует: у дикорастущих видов от 8 до 18, а у садовых культиваров от 24 до 28 шт. (см. таблицу). Проводящие пучки коллатерального типа (см. рис. 3–5). Со стороны флоэмы и ксилемы имеется склеренхима (*C. reticulatus*, *C. Adamii*, *Ski Blue*). У всех изученных видов и сортов обкладки из клеток склеренхимы хорошо развиты с боко-

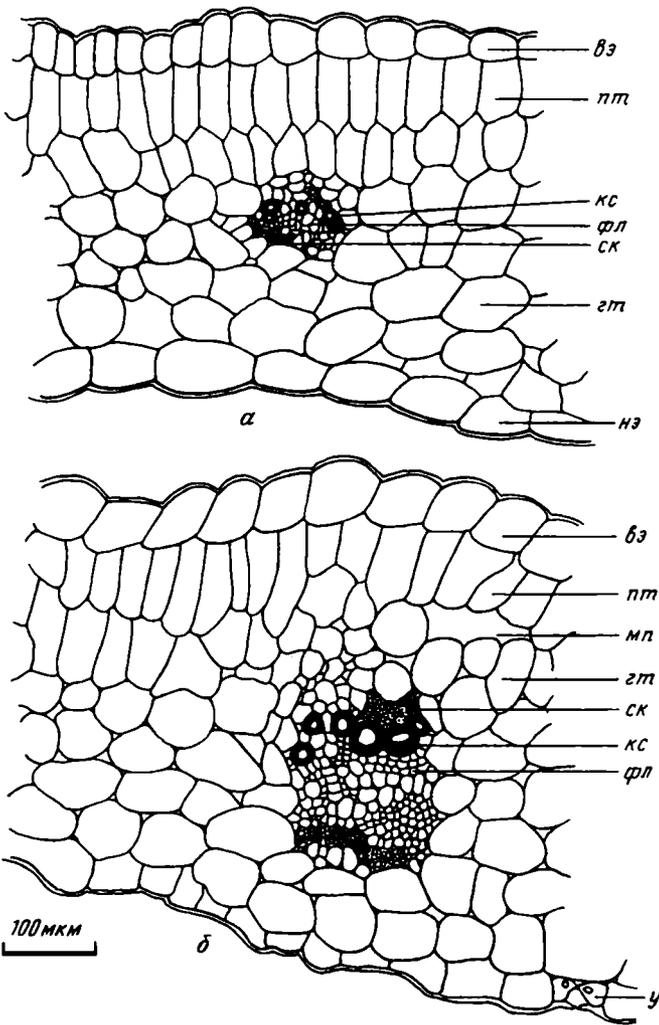


Рис. 4. Поперечный срез средней части листа крокуса 'Purpurea Grandiflora' (а) и 'Flower Record' (б)
Усл. обозначения и увеличение см. рис. 3

вых сторон листа (рис. 3, б, рис. 6, б), что обеспечивает его вертикальное расположение. Анализ анатомо-морфологических особенностей видов крокуса, принадлежащих к разным секциям (см. таблицу), показал, что виды секции *Fibromembranasei* имеют менее утолщенную листовую пластинку, количество устьиц в 1,5–2 раза больше с абаксиальной стороны, клеток губчатой паренхимы в 2 раза больше, чем палисадной. У видов секции *Reticulatissimi* устьиц в 2,5 раза больше с верхней стороны, а рядов клеток губчатой паренхимы в 1,5–2 раза больше, чем у *Fibromembranasei*.

Известно, что анатомо-морфологическое строение листа формируется в процессе эволюции данного вида как приспособление к определенным местообитаниям [12]. Виды рода *Crocus* распространены как во влажных, так и сухих условиях произрастания [3–6]. При сравнительном изучении листа у восьми видов и девяти сортов в условиях лесостепной зоны Западной Сибири отмечены мезофитные, ксеромезофитные, гигромезофитные особенности строения пластинки листа. Так, у ви-

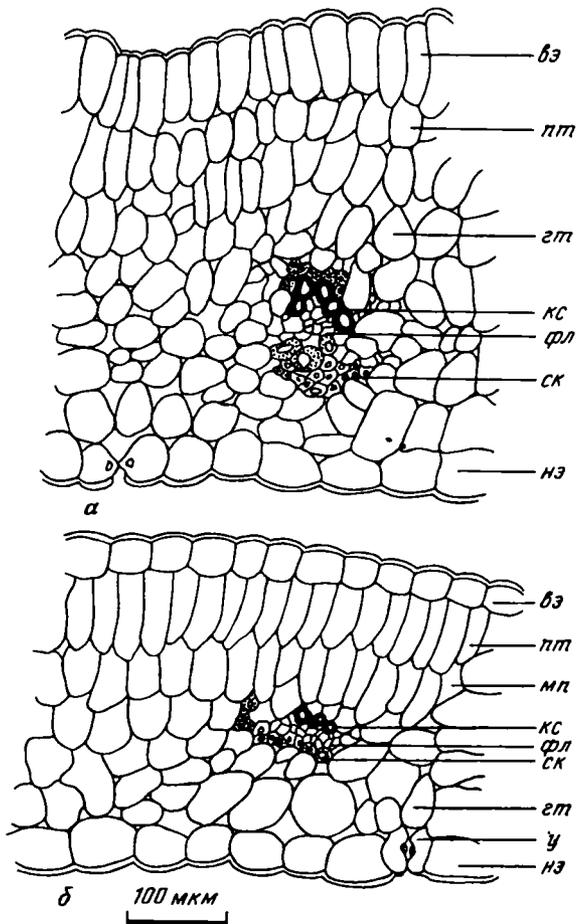


Рис. 5. Поперечный срез листа *C. aureus* (а) и *C. zonatus* (б)
Усл. обозначения и увеличение см. рис. 3

дов горных лугов – *C. alatavicus* и *C. aureus* – в анатомическом строении пластинки листа более выражены мезоморфные признаки: палисадная паренхима с адаксиальной стороны, устьица расположены амфистомически и собраны в группы. Изолатеральный тип листа характерен для *C. reticulatus* и *C. angustifolius*, произрастающих в природе в более сухих условиях на открытых склонах и полянах. У них четко выражены ксеромезофитные черты, такие как утолщенная кутикула, углубленные устьица, сизый налет на поверхности листа. Несмотря на то, что эти представители из одного подрода *Nudiflori*, относящиеся к ацентральной форме рода по сравнению с гистерантными видами подрода *Involucrati* [5], различие в анатомическом строении связано исторически с их экотипом. Лист у осеннецветущего *C. kotschyanus* из подрода *Involucrati* имеет мезофитные черты. Лист у *C. Adamii* – центрический с недифференцированным мезофиллом. По-видимому, этот вид, обитатель более увлажненных мест, имеет гигромезофитное происхождение. У культураров выражены все типы строения пластинки листа. Причем у ранне- и среднецветущих сортов (*Jeanne d'Arc*, *Cream Beauty*), листовая пластинка которых развивается раньше или одновременно с цветением, наблюдаются мезо- и гигромезофитные признаки. У позднецветущих сортов (*Ski Blue*, *Early Perfecthion*, *Flower Record*),

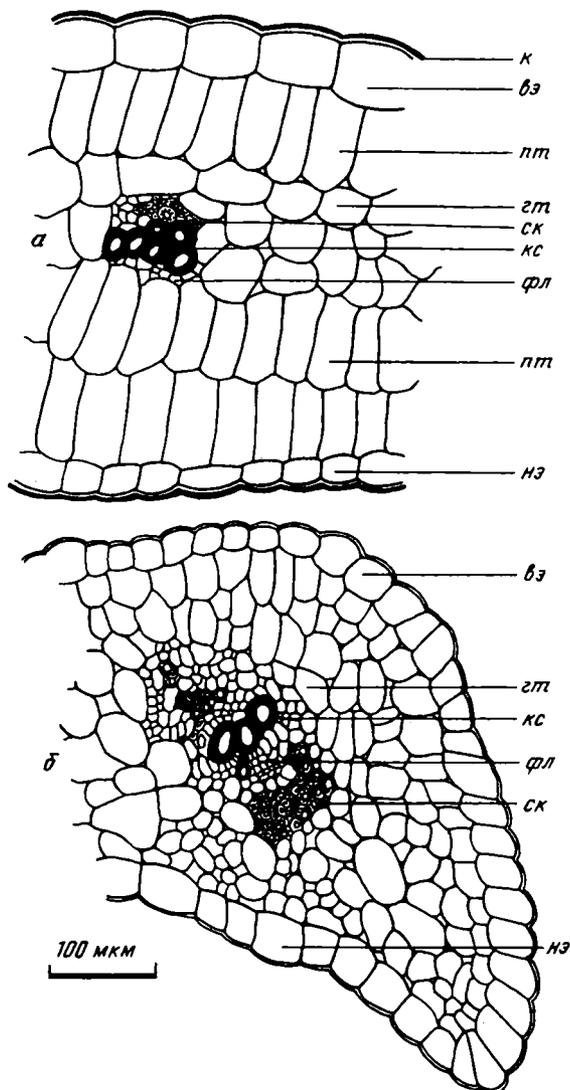


Рис. 6. Поперечный срез средней части листа *C. reticulatus* (а) и боковой *C. Adamii* (б)
Усл. обозначения и увеличение см. рис. 3

листовая пластинка которых отрастает после цветения (период, когда влаги становится меньше, а сумма тепла увеличивается), в строении листовой пластинки наблюдали отмеченные выше ксеромезофитные черты. Число клеток мезофилла, межклетников, проводящих пучков у культиваров в 2–2,5 раза больше по сравнению с видами. Очевидно, эволюционные пути становления крокуса в природе шли в двух направлениях: посредством приспособления к влажным и сухим местообитаниям. Предки этого рода, вероятно, исходят из экологической ниши, где формировались светлюбивые мезофиты [14]. В более аридных условиях, очевидно, обитали ксеромезофитные, а в увлажненных – гигромезофитные виды. Установлено, что адаксиальная сторона листа шафрана развита слабее абаксиальной, на которой отмечены ребристые и крыловидные выросты. Известно, что унифациальная пла-

*Сравнительные показатели листовой пластинки у представителей
секции Reticulatissimi и Fibromembranacei подрода Nudiflori*

Вид	Листовая пластинка, см	Число устьиц эндосперма на 1 мм ²	Число слоев мезофилла	Число проводящих пучков, шт.
Секция Reticulatissimi				
<i>C. angustifolius</i>	0,1–0,2/0,1–0,15*	30,1/13,5**	2/5***	13
<i>C. reticulatus</i>	0,1–0,2/0,1–0,2	36,3/15,7	2/5–7	10–12
Секция Fibromembranacei				
<i>C. alatavicus</i>	0,1–0,2/0,05–0,1	13,4/22,7	2/3–4	13–15
<i>C. aureus</i>	0,2–1,0/0,02–0,1	14,6/24,3	1/3–4	17–18

* В числителе – ширина, в знаменателе – толщина.
 ** В числителе – верхняя сторона, в знаменателе – нижняя.
 *** В числителе – палисадной паренхимы, в знаменателе – губчатой.

стинка листа касатиковых связана с редукцией адаксиальной поверхности. Однако сильно выраженная абаксиальная поверхность листа свидетельствует не только о признаках ксерофильности. Такие листья некоторые исследователи называли трифациальными, физиологически бифациальными [5]. У крокуса, на наш взгляд, четко выражена анатомически и морфологически адаксиальная и абаксиальная поверхности листа, несмотря на незначительную поверхность. Поэтому такой лист – бифациальный и эволюционно более продвинул по сравнению с унифициальной пластинкой листа представителей родов *Iris* и *Gladiolus*. У мезофильных видов отмечена тонкая пленчатая туника на клубнелуковице по сравнению с мощной туникой у ксеромезофитов.

Таким образом, отмечено, что виды секции *Fibromembranacei* имеют дорсовентральный, а секции *Reticulatissimi* – изолатеральный лист. Соответственно в анатомическом строении пластинки листа выражены мезофитные и ксеромезофитные черты, исторически сложившиеся в процессе развития. В целом анатомическое строение листа крокуса генотипически связано с происхождением и варьирует в пределах нормы в новых экотопах. Мезоморфная линия в происхождении крокуса четко проявляется в строении листовой пластинки, как и ксеромезоморфные и гигромезоморфные признаки. По-видимому, формирование видового разнообразия крокуса в процессе эволюции шло в разных направлениях, о чем свидетельствует высокая адаптационная способность не только отдельных органов, но и жизненной формы в целом. Однако ряд авторов [5, 6] утверждает, что мезофитизация у отдельных видов вторична. Наличие одинаковых признаков у мезоморфных видов секции *Fibromembranacei* и ксероморфных секции *Reticulatissimi* свидетельствует о существовании родственной связи как в пределах секции, так и подрода.

ЛИТЕРАТУРА

1. Федченко Б.А. Сем. Касатиковые – Iridaceae Lindl. // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1935. Т. 4. С. 498–511.
2. Хохряков А.П. Происхождение однодольных по данным строения проводящей системы листа // Проблемы филогении растений. М., 1965. С. 190–201. (Тр. МОИП. Вып. 13).
3. Полетико О.М., Мищенко А.П. Декоративные травянистые растения открытого грунта. Л.: Наука, 1967. 207 с.
4. Черепанов С.К. Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 509 с.
5. Max G. A monograph of the genus *Crocus*. N.Y., 1886. 136 p.

6. Шорина Н.И. Структура листьев некоторых шафранов в связи с эволюцией рода *Crocus* L. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1975. Т. 80. С. 117–125.
7. Высотский Г.Н. Ергеня: Культурно-фитологический очерк // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1915. Т. 5. С. 1113–1464.
8. Седельникова Л.Л. Анатомическое строение листа некоторых видов рода *Crocus* // Актуальные вопросы ботаники в СССР. Алма-Ата, 1988. С. 394.
9. Седельникова Л.Л. Жизненный цикл крокуса в условиях Новосибирска // Бюл. Гл. ботан. сада. 1998. Вып. 176. С. 25–33.
10. Наумов Н.А., Козлов В.И. Основы ботанической микротехники: М.: Сов. наука, 1954. 312 с.
11. Федоров Ал.А., Кирпичников М.Э., Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Лист. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 84 с.
12. Эзау У. Анатомия семенных растений. М.: Наука, 1980. Т. 2. 555 с.
13. Петренко Н.А. Классификатор рода *Crocus* L. – шафран. Л.: ВИР, 1986. 17 с.
14. Горышина Т.К., Антонова И.С., Самойлов Ю.И. Практикум по экологии растений. СПб.: Наука: 1992. 138 с.

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,
Новосибирск

Поступила в редакцию 03.03.99

SUMMARY

Sedelnikova L.L. Anatomical-morphological structure of leaf blade in the representatives of the genus *Crocus* L. in connection with introduction in Siberia

The anatomical-morphological structure of leaf blade has been studied in 8 species and 9 cultivars of the Dutch breeding. The dorsoventral, isolateral and central structure of mesophyll has been described. The mesomorphic plant species in the section *Fibromembranasei* and the xeromorphic ones in the section *Reticulatissima* have been identified. The anatomical structure of leaf has been found to be connected with genotype and geographic provenance of species and it has been ascertained to vary within the normal range in new ecotopes. This characteristic has been suggested to be one of the ways of adaptation under introduction conditions.

УДК 581.14+581.4:582.594.2

О НЕКОТОРЫХ ТЕНДЕНЦИЯХ В МОРФОЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ЭВОЛЮЦИИ НАЗЕМНЫХ ОРХИДНЫХ НА РАННИХ СТАДИЯХ РАЗВИТИЯ

Т.Н. Виноградова

Общеизвестно, что у орхидных в естественных условиях семена прорастают, только вступая в симбиоз с микоризообразующими грибами. Анатомо-морфологические (“гипертрофированные” клетки коры, в которых происходит переваривание гриба) и физиологические (установление равновесия с симбионтом) адаптации позволяют растению на начальных этапах онтогенеза питаться и расти без фотосинтеза. Однако подстилка и верхние слои почвы – среда обитания, отличающаяся от собственно поверхности не только отсутствием света, но и другими физическими параметрами, и эти параметры могут быть благоприятными для развивающегося растения. Так, например, отмечают, что уже в верхних слоях почвы амплитуда колебаний температуры и влажности значительно меньше, чем на ее поверхности [1, 2]. Особые условия подземного обитания находят отражение в структуре первичных побеговых систем орхидных [3, 4].

В этой работе мы предприняли попытку обобщения накопившихся к настоящему времени данных об особенностях и разнообразии строения первичного побега,

развивающегося в естественных условиях из апикальной почки протокорма наземных орхидных, что может дать представление о тенденциях эволюции ранних этапов их онтогенеза.

Следует подчеркнуть, что адаптации к “подземному” обитанию на ранних стадиях онтогенеза идут у разных филогенетических ветвей наземных орхидных независимо в разных группах (подсемейства, роды). Однако число возможных морфоэкологических приспособлений к такому образу жизни не слишком велико (разрастание/редукция отдельных органов и междоузлий побега, заселение/незаселение их грибом, раннее/позднее формирование первого листа срединной формации), вследствие этого мы наблюдаем многочисленные случаи конвергентного сходства между представителями различных триб и подсемейств. Следует подчеркнуть, что сходное строение и образ жизни орхидных на ранних этапах онтогенеза далеко не всегда свидетельствуют об их близком филогенетическом родстве. Поэтому когда мы говорим о происхождении одного типа подземного развития у орхидных от другого, мы имеем в виду только то, что предки одной группы должны были походить на представителей другой. Между членами этих групп не обязательно прямое родство, хотя и такое возможно.

Используемая терминология. В литературе, посвященной орхидным, используют ряд терминов, границы применения которых у разных авторов не совпадают (“протокорм”, “ювенильное растение”). Это вынуждает нас обратиться к вопросам терминологии, прежде чем переходить к основной части нашей работы. Подробнее мы обосновали нашу точку зрения ранее [5].

Итак, в настоящей работе протокормом мы называем развивающееся из семени растение вплоть до окончательного формирования почки в его апикальной части. Побег, развивающийся из апикальной почки протокорма, мы называем первичным. Он может быть разным: либо автотрофным, имеющим зеленые листья; либо подземным, не утолщенным и не заселенным грибом; либо подземным утолщенным, с чешуевидными листьями, имеющими гипертрофированные клетки коры (термин Г.Л. Залукаевой [6]), в которых может происходить переваривание гриба. В последнем случае в процессе моноподиального нарастания этого побега после формирования нескольких утолщенных междоузлий развивается автотрофный участок побега с зелеными листьями (листом), а в нижней его части – пазушная почка возобновления. Иногда же моноподиальный рост побега не заканчивается после образования первых зеленых листьев, и растение переходит к формированию симподиальной побеговой системы только после развития на моноподиальном побеге зеленых листьев второго сезона [5, 7]. Рассматриваемому случаю соответствует определение многолетнего ювенильного растения, данное И.Г. Серебряковым [8]. В случае орхидных наиболее важным из приводимых И.Г. Серебряковым [8] признакам окончания ювенильного периода мы считаем переход к симподиальному нарастанию. При этом мы учитываем, что у многих тропических лиановидных орхидных в течение всей жизни наблюдается сохранение моноподиального нарастания побега (при развитии пазушных соцветий), и не исключаем того, что, возможно, этот признак является чертой ювенильного растения. Итак, у автотрофных симподиальных орхидных любое (фотосинтезирующее либо не фотосинтезирующее, наземное либо подземное) растение с первым моноподиальным побегом вплоть до прекращения апикального роста последнего мы считаем ювенильным¹. Случаи неотении по этому признаку следует оговаривать особо.

В настоящей работе мы пользовались системой орхидных R. Dressler [9]. В ней вновь выделено подсемейство Neottiioideae, а “вандоидные орхидные” включены в подсемейство Epidendroideae.

Основные схемы развития. Итак, при прорастании семени орхидных образует-

¹ Таким образом, своеобразным ювенильным растением оказывается, например, “гипертрофированный многолопастный протокорм”, описанный у *Calypso bulbosa* (L.) Oakes [3].

*Примеры различных вариантов развития наземных орхидных
в естественных условиях (пояснения в тексте)*

ПОДСЕМЕЙСТВО	ТИП РАЗВИТИЯ				
	I	II	III	IV	V
CYPRIPEDIOIDEAE	<i>Cypripedium reginae</i> (по [14])	<i>Cypripedium acaule</i> (по [14])	Неизвестны	Неизвестны	Неизвестны
NEOTTIOIDEAE	<i>Epipactis palustris</i> (соб. инф.)	<i>Listera cordata</i> (по [3])	<i>Epipactis microphylla</i> (по [4])	<i>Neottia nidus avis</i> (по [17])	
ORCHIDOIDEAE	<i>Gymnadenia conopsea</i> (по [4])	Неизвестны	<i>Coeloglossum viride</i> (по [4])	<i>Habenaria saprophytica</i> (по [21])	
EPIDENDROIDEAE	Неизвестны		<i>Calypso bulbosa</i> (по [3])	<i>Corallorhiza trifida</i> (по [17])	<i>Malaxis monophyllos</i> (по [3])

ся протокорм – округлое или конусовидное тело, на апикальном конце которого формируется апекс побега и иногда апекс первого корня. Апикальная почка протокорма с листовыми зачатками, расположенными всегда двурядно [10], дает начало побегу ювенильного растения, который в течение некоторого времени нарастает моноподиально. В зависимости от видовой принадлежности и условий развития этот побег может быть подземным или наземным. Рассмотрим разные варианты его развития.

1. Семена прорастают подземно, грибы заселяют только протокорм и корни молодого растения, а развивающийся из апикальной почки протокорма побег быстро выходит на поверхность и зеленеет. В некоторых случаях моноподиальное нарастание побега на этом не заканчивается и пазушная почка возобновления формируется только в пазухе нижнего чешуевидного листа второго годовичного прироста [3, 7]. У наземных бореальных видов такой вариант развития (обозначим его “тип I”) достаточно обычен в тех подсемействах, которые считают первичноназемными [11, 12]: *Cypripedioideae*, *Neottioideae* и *Orchidoideae* (см. таблицу). Не исключено, что он встречается также и среди *Epidendroideae*. Если исходить из предположения [11] о первичноназемном происхождении орхидных, этот вариант наиболее близок к предковому.

Исследования как *in vitro*, так и в естественных популяциях показывают, что во время развития побега с листом срединной формации (что означает смену типа питания и жизненной формы) смертность молодых растений возрастает [7, 13]. Известно, как велика эта смертность в естественных популяциях, и не существует методик, позволяющих это достоверно выяснить. Однако можно предположить, что у молодых растений с некрупными подземными органами (длина протокорма редко превышает 4 мм) период, когда происходят активное вытягивание побега и последующее повышение транспирации, связанное с разворачиванием листа, является периодом нестабильности.

2. Прорастание семян подземное; побег в течение некоторого времени (1–2 года) растет плагитропно, не заселяясь грибами, но и не выходя на поверхность, избегая тем самым неблагоприятных колебаний температуры и влажности (тип II). У всех видов с подобной особенностью развития питание в это время происходит за счет длинных и долгоживущих (по [14] до 19 лет) корней. Позже формируется ортотропный участок побега с листьями срединной формации, а в пазухе одного из че-

шеуевидных листьев развивается почка возобновления. Подобный вариант развития описан пока только у представителей подсемейств *Cypripedioideae* и *Neottioideae* (см. таблицу), т.е. тех подсемейств, у представителей которых не отмечают редукции корней, закладывающихся близ основания первых двух чешуевидных листьев побега (см. ниже).

3. Прорастание семян подземное; апикальная почка протокоорма развивается в утолщенный подземный побег, кора которого заселена грибами (тип III). Эта адаптация, направленная на увеличение эффективности питания при более позднем выходе на поверхность, чрезвычайно широко распространена среди орхидных; она параллельно возникает в различных подсемействах орхидных и внутри них – в различных родах или группах родов (см. примеры в таблице). Этот подземный моноподиально нарастающий побег имеет небольшие чешуевидные листья; в его коре выделяется слой “гипертрофированных” клеток с крупным ядром, в которых происходит переваривание гриба, что придает ему сходство с корнями орхидных (см., например, [6]). У представителей трибы *Orchideae* подсемейства *Orchidoideae* он, как правило, не ветвится и пазушные почки не заметны, хотя пазушная меристема есть; у *Spiranthes spiralis* (L.) Chevall. (триба *Cranichideae* того же подсемейства) пазушные почки хорошо заметны² [4]; у *Neottioideae* могут закладываться пазушные почки [16, 17]; а у некоторых представителей *Epidendroideae* (*Calypso*, *Tipularia*, некоторые *Cymbidium*, *Eulophidium maculatum* (Ldl.) Pfitz., *Oreorchis patens* (Lindl.) Lindl. и др.) пазушная меристема формирует апексы побегов, быстро трогающихся в рост; такие побеги часто называют коралловидными корневищами [3, 16, 18–20].

После некоторого периода (2–3 года) подземного развития формируется надземный участок моноподиально нарастающего побега с листьями срединной формы, кора которого не заселена грибом и не содержит гипертрофированных клеток. Переход к фотосинтезу остается для таких растений, как и при предыдущих типах развития, периодом с высокой смертностью. Например, мы неоднократно наблюдали гибель молодых автотрофных экземпляров *Platanthera bifolia* (L.) L.C. Rich. при наступлении летней жары в Саранской области, в окрестностях биостанции Мордовского ГУ. Однако чем крупнее подземные органы такого молодого растения, тем оно устойчивее. Это подтверждает наблюдение П.В. Куликова [20]: смертность молодых растений калипсо низка в первые два года надземного существования (т.е. тогда, когда расходуются запасы подземных микотрофных побегов) и резко возрастает в последующие годы (когда эти побеги отмирают). Наши собственные наблюдения также свидетельствуют о высокой жизнеспособности растений с неотмершими подземными “корневищами”. Поэтому прослеживается тенденция к увеличению размеров такого подземного побега. При этом и размеры первого надземного побега (точнее, верхнего надземного участка моноподиально побега ювенильного растения) также увеличиваются, а надземная фаза прегенеративного периода сокращается³.

Существование многих видов, у которых до появления первых автотрофных побегов развивается крупный, насчитывающий более 5–8 междоузлий микотроф-

² В одной из последних работ R. Dressler обсуждает возможность выделения подсемейства *Spiranθοideae*, сестринского *Orchidoideae* [15]. В этом случае род *Spiranthes* перемещается в новое подсемейство.

³ По литературным данным [4, 14, 21, 22], чем продолжительнее подземный микотрофный период, тем короче надземный прегенеративный период. Так, проросток *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br. разворачивает первый зеленый лист после двухлетнего подземного развития, а зацветает не ранее, чем на 6–7-й год развития, а чаще – позже. Похоже ведет себя *Cypripedium calceolus* L. и пять североамериканских представителей рода *Cypripedium*, *Platanthera bifolia* (L.) Rich., *Orchis militaris* L. и *Dactylorhiza maculata* (L.) Soo. Напротив, *Epipactis helleborine* (L.) Crantz, *Cephalanthera damasonium* (Mill.) Druce, *Spiranthes spiralis* (L.) Chevall., по данным этих же авторов, развиваются под землей до 8–11 лет, а зацветают – через год–два после появления первого надземного побега. Однако следует помнить, что скорость роста и абсолютная продолжительность того или иного периода развития у растений могут сильно варьировать.

ный побег (*Epipactis microphylla* (Ehrh.) Sw., некоторые виды *Cephalanthera*, *Cymbidium goeringii* Reichb. f., *Spiranthes spiralis*, *Calypso bulbosa* [3, 4, 18]), подтверждает адаптивность более “позднего” выхода на поверхность.

В очень редких случаях в естественных условиях грибами может быть заселен автотрофный фотосинтезирующий надземный побег. Подобную особенность отмечал для *Goodyera repens* (L.) R. Br. H. Ziegenspeck [4]. Он считал такое “перестраивающееся”, по его выражению, корневище переходной структурой между корневищем, незаселенным грибами, и подземным микотрофным побегом молодых сеянцев орхидных. N. Bernard [16] отмечал подобную особенность и для молодых сеянцев наземной *Bletilla striata* (Thunb.) Rchb. f. (*B. hyacinthina* Reich.) и *Odontoglossum*, выращиваемых симбиотически с *Rhizoctonia* spp. По нашим данным, кора нижней части первого пазушного автотрофного побега *Malaxis monophyllos* (V тип развития, см. ниже) также заселена грибами. Стелющиеся побеги *Goodyera repens* располагаются в моховом ярусе, более того, по нашим наблюдениям, автотрофный побег у этого вида развивается непосредственно из апикальной почки протокорма. Если исходить из гипотезы о первичности подземных корневищ и подземного прорастания семян у орхидных, то предполагаемая [4] первичность заселения грибами надземных, располагающихся в моховой подушке побегов вызывает сомнение. На наш взгляд, эта особенность скорее является вторичной.

4. Существование в различных подсемействах и трибах орхидных видов, у которых “подземное”, чисто микосимбиотрофное развитие занимает значительную часть прегенеративного периода, является предпосылкой к параллельному появлению разнообразных сапротрофных орхидей, таких как различные представители родов *Neottia* и *Corallorhiza*, *Limodorum abortivum* (L.) Sw., *Rhizanthella gardneri* Rogers, *Epipogium aphyllum*. Время от времени описывают гетеротрофные виды даже в таких группах, где до того гетеротрофы не отмечались, как, например, *Habenaria saprophytica* Bosser et Cribb из подтрибы *Habenariinae* [21]. Ряд авторов высказывал предположение о возникновении этих видов путем гипоморфоза (педоморфоза) [4, 23]. Побеги таких орхидных сохраняют ювенильные черты: моноподиальный рост, иногда в течение многих лет, чешуевидные листья, гипертрофированные клетки коры, в которых происходит переваривание гриба. При гипоморфозе (постоянной неотении) утрата адаптаций, свойственных взрослому организму, приспособленному к иной среде обитания, приводит к сужению адаптивной зоны [24], в данном случае – к исключению возможностей, имеющих у “надземных” растений. На первый взгляд, это не представляется очевидным, поскольку и у чисто микотрофных орхидных переход к репродукции сопровождается сменой среды обитания (генеративный побег развивается над землей). Однако при этом не происходит смены типа питания растения, которая у фотосинтезирующих орхидей сопряжена с выходом на поверхность⁴. Все это заставляет нас рассматривать чисто микотрофные орхидные как имеющие особый (IV) тип развития (см. таблицу). Как пишет H. Ziegenspeck [4], после цветения запасные питательные вещества корневища таких растений сильно истощаются. Следствием этого является монокарпичность, весьма распространенная среди микотрофных орхидей. Монокарпичность отмечается для *Epipogium aphyllum* и *Gastrodia elata* Blume, для *Neottia nidus-avis* (L.) L.C. Rich. отмечается возможность повторного (но не третьего) цветения [4, 22, 27]. Наши собственные наблюдения показывают, что побеги *Corallorhiza trifida* также монокарпичны.

⁴ У отдельных сапротрофных орхидных в генеративном побеге присутствует небольшое количество хлорофилла *a*. При этом растения могут быть вовсе неспособны к фотосинтезу (*Neottia nidus-avis*) или у них может отмечаться слабая CO₂-ассимиляция (*Corallorhiza trifida*) [25, 26]. Однако даже в последнем случае вклад фотосинтеза в питание растения ничтожен. Скорее всего, здесь мы имеем дело со своеобразным рудиментом, однако нельзя полностью исключить и вероятность того, что этот хлорофилл может выполнять некие побочные функции – например, сигнализировать о выходе побега на поверхность.

Наиболее продвинутым вариантом чисто микотрофного типа развития можно, очевидно, считать онтогенез двух видов австралийских орхидных: *Rhizantella gardneri* и *Cryptanthemis slatieri* Rupp, которые перешли к подземному цветению с опылением почвенными членистоногими [28, 29]. Над землей (на высоту около 2 см) они поднимают только побеги с образовавшимися завязями, что необходимо для рассеивания семян. Это помогает им предельно уменьшить усилия на поддержание надземного побега.

Н. Ziegenspeck [4] считал упомянутое выше истощение корневища доказательством низкой эффективности микосимбиотрофии; отсюда же, по его мнению, следовало, что чисто микосимбиотрофные орхидеи, например *Corallorhiza trifida* Chatel., растут медленно (зацветают на 9-й год развития). Однако этой интерпретации противоречит само существование множества чисто микотрофных видов орхидных, принадлежащих к разным подсемействам и трибам, т.е. возникших параллельно. Наши данные показывают, что возможно сравнительно быстрое развитие побегов микотрофных орхидных [3, 30]. По нашему мнению, быстрое развитие, способное компенсировать обычную для микосимбиотрофных видов орхидных моно-, дикарпичность, – это условие, необходимое для самой возможности существования этих видов.

Следует заметить, что побеги чисто микотрофных орхидных вообще недолговечны. Так, старые части побегов *C. trifida* наблюдаемых нами, начинают отмирать уже после 2–3 лет жизни; И.В. Татаренко [27] сообщает, что у *Gastrodia elata* остается живым только прирост текущего года. По нашим наблюдениям, протокормы и подземные микотрофные побеги ювенильных растений также исчезают уже на второй–третий год надземного развития растения. При этом погибают в первую очередь клетки коры, заселенные грибами, точнее – те слои коры, где расположены гипертрофированные клетки, в которых идет процесс переваривания. Напротив, у целого ряда автотрофных корневых орхидных, корни которых в ряде случаев могут быть в малой степени заражены грибами, а корневища которых вообще ими не заселены (*Surgipedium*, *Serphalanthra*, *Epidactis* и др.), эти корни и корневища могут оставаться живыми в течение 10–15 лет и более [4, 14, 31]. Можно предположить, что быстрое отмирание клеток, заселенных грибами, связано с процессами переваривания гриба или с накоплением тех веществ, которые остаются после переваривания.

5. V тип развития в отличие от предыдущих реализует принципиально иную стратегическую возможность – максимально быстрый переход к смешанному типу питания. Семена прорастают на поверхности субстрата, вскоре после этого верхняя часть протокорма и почка зеленеют; у взрослых растений степень зараженности грибами низкая [31]. Подобные признаки специализации характерны для многих (но не всех!) эпифитов, например для *Cattleya* [16], прием отмечают, что в условиях культуры у многих видов эпифитных орхидных всхожесть семян на свету повышается [32]. Среди наземных орхидных такой вариант развития излестен у *Malaxis monophylos*. Он чрезвычайно необычен для бореального наземного вида и может рассматриваться как юстэпифитная черта.

Следует отметить, что само по себе отсутствие света не ингибирует прорастание семян *Malaxis monophylos*, и мы находили отдельные подземные бесхлорофилльные протокормы этого вида. Мы не знаем, как могла бы сложиться их дальнейшая судьба, однако известно, что у упомянутой выше эпифитной *Cattleya* семена в темноте тоже прорастают, но дальнейшее развитие молодых растений замедляется.

Наиболее просто и логично подобный путь развития выводится непосредственно из развития I типа, однако, возможно, к нему переходили и виды, более продвинутые по “темновому” микотрофному пути. Говоря о постэпифитном происхождении *M. monophylos*, не следует забывать, что у некоторых эпифитных орхидных,

например у рода *Cymbidium*, при прорастании формируется несколько (1–3) междоузлий “микотрофного” облика; у наземных же *Calypso*, *Eulophidium*, *Cymbidium*, которых считают постэпифитными, как уже отмечалось, часто возникают “коралло-видные” разветвленные микотрофные побеги (III тип развития) [3, 16, 18]. Не вызывает сомнения, что условия прорастания семян чрезвычайно разнообразны даже в пределах эпифитных биотопов. Поэтому, даже принимая предположение о первичности эпифитных форм в подсемействе *Epidendroideae*, мы не можем, не погрузившись против истины, утверждать, что и надземное прорастание семян в этом подсемействе первично. Напротив, упоминавшееся выше заселение грибами коры зеленого побега *M. monophylos*, на наш взгляд, свидетельствует о возможности происхождения этого вида от предка, обладавшего III типом развития.

Таким образом, мы можем выделить два направления морфоэкологической эволюции в постсеменном прегенеративном развитии орхидных. Первое направление выражается в увеличении доли микосимбиотрофного периода в прегенеративном развитии растений при одновременном сокращении продолжительности автотрофного развития (до первого цветения). Этот путь характерен для большинства наземных орхидных, в разной степени продвинувшихся по нему (от I к II и III). Увеличение доли микотрофного периода в прегенеративном развитии создает предпосылки для параллельного возникновения в разных группах орхидных чисто микотрофных видов путем гипоморфоза (от III к IV). Значительно реже в онтогенезе наземных орхидных проявляется противоположная тенденция к ускорению перехода к фотосинтезу (от I или III к V). Одной из важных адаптаций на этом пути оказывается надземное прорастание семян. Последнее, по всей видимости, является постэпифитной чертой развития.

Однако не следует забывать, что предложенная схема, как это обычно и бывает, порой оказывается чересчур жесткой для реальности. Наблюдения показывают, что ход онтогенеза может быть достаточно изменчив даже в пределах одного вида. Так, в изученной нами популяции *D. maculata* (L.) Soo s.l. из окрестностей Беломорской биостанции МГУ (Мурманская обл.) у некоторых растений непосредственно из апикальной почки протокорма развивается надземный побег, не заселенный гифами гриба и имеющий более крупные листья низовой формации и один лист срединной формации (“ранний” переход к фотосинтезу, тип развития I), у других же развивается подземный утолщенный и заселенный грибом побег с мелкими чешуевидными листьями (“поздний” переход к фотосинтезу, тип развития III) [3, 5]. Сходную изменчивость онтогенеза проявляет, по нашим наблюдениям, и *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soo. Некоторой сложностью является то, что оба эти вида иногда рассматривают как виды-агрегаты [33, 34], и может возникнуть вопрос, не принадлежит ли “разнотипные” ювенильные растения к разным, но произрастающим совместно видам в пределах этих комплексов. Однако характер пространственного размещения ювенильных растений [5] противоречит подобному предположению; к тому же дополнительные исследования, проведенные в июле 1999 г., показали большую однородность изучаемой популяции. Следует также вспомнить и о том, что при асимбиотическом прорастании семян этих видов в культуре *in vitro*, когда условия существования молодых растений внутри группы более или менее одинаковы и не способствуют микосимбиотрофизму, исследователи не получали ювенильных растений “микотрофного” облика [4]. Гораздо вероятнее, что мы имеем дело именно с рядом скоррелированных друг с другом анатомо-морфологических и физиологических признаков с дискретными проявлениями нормы реакции, т.е. с достаточно известной в природе ситуацией, подробно проанализированной И.И. Шмальгаузен [35] и А.С. Северцовым [24]. На наш взгляд, данный случай лишней раз подчеркивает именно морфоэкологическое, а не филогенетическое, содержание рассматриваемых признаков. Обращает на себя внимание то, что тип развития, по-видимому, практически не влияет на продолжительность прегенеративного периода в целом.

Размеры подземного побега (побеговой системы) ювенильного растения некоторых наземных орхидных также варьируют. Например, у калипсо из апикальной почки протокорма в некоторых случаях формируется более крупная, чем обычно, кораллоподобная подземная побеговая система [3, 19]. В литературе существует мнение о том, что такое “кораллоподобное корневище” служит органом вегетативного размножения. Однако даже у очень крупных подземных ювенильных растений калипсо, имеющих значительное число меристематических центров, формируется как правило только один (очень редко – два), но зато крупный первый надземный побег. Отмечены случаи, когда такие растения зацветали уже на следующий год после выхода растения на поверхность [3]. Таким образом, адаптивное значение этих “корневищ” заключается именно в реализуемой растением способности к формированию более крупного и жизнеспособного надземного побега, а не в потенциальной способности к формированию множества мелких, тесно скученных побегов, жизнеспособность которых в силу этих двух обстоятельств должна быть невысока. По-видимому, подобное явление присутствует и у *Coeloglossum viride* (L.) Hartm., который, по наблюдениям Н. Ziegenspeck [4], на освещенных местах быстрее переходит к фотосинтезу, и у *Epipactis atropurpurea*, у которого Н. Ziegenspeck [4] наблюдал увеличение продуктивности микотрофной фазы и появление более крупных, чем обычно, первых автотрофных побегов в благоприятных для этого условиях. В условиях асимбиотической культуры *in vitro*, когда условия существования молодых растений внутри группы выровнены и не способствуют микосимбиотрофизму, подобную изменчивость, как правило, также не наблюдают. Например, калипсо, проращиваемая на различных средах в экспериментах J. Arditti [32] и П.В. Куликова (личное сообщение), вообще не формировала подземных разветвленных побегов, переходя сразу же после формирования протокорма к развитию надземного побега; по сообщению В. Linden [36], при развитии калипсо на средах маленькие автотрофные растеньица удается получить в течение года. Такой путь развития несколько напоминает наблюдающийся в природе у *Malaxis* (собственные наблюдения). По нашему мнению, результаты этих экспериментов также служат доказательством широкой нормы реакции *C. bulbosa*. Таким образом, ход развития ювенильных растений этих видов в огромной степени зависит от условий внешней среды. Подобная изменчивость морфогенеза обеспечивает заселение различных микроушищ в пределах биотопа, а также позволяет скомпенсировать нестабильность условий среды, влияющих на активность грибов-симбионтов. Вероятно, существование видов со столь широкой нормой реакции по обсуждаемым признакам делает возможным отбор как в сторону большей микотрофности, так и в сторону более раннего перехода к фотосинтезу. Возможно, именно подобным филогенетическим “возвратом” объясняются некоторые следы III типа развития у полностью ориентированного на фотосинтез *M. monophyllos*, относимого нами к V группе, и даже у некоторых эпифитных орхидных (о чем упоминалось выше).

Особенности развития корней. Другая эволюционная тенденция, также ярко проявляющаяся на ранних стадиях онтогенеза в семействе орхидных, – отмечаемая Л.В. Аверьяновым [37] редукция корней. Редукцию корней отменяют для некоторых представителей чисто микотрофных *Epidendroideae*, например *Corallorhiza*, *Epipogium*. У других представителей этого подсемейства с III типом развития (*Calypso*, некоторые *Cymbidium*) формируются только придаточные корни автотрофного надземного побега. У *Malaxis monophyllos* (L.) Sw. корни не развиваются даже в тканях первого пазушного побега [3, 4, 18, собственные наблюдения]. У ряда *Orchidoideae* (*Platanthera bifolia*, *Dactylorhiza maculata* (L.) Soo) наличие первого корня у основания первого чешуевидного листа – нестабильный признак. Так, этот корень отсутствовал у большинства растений, собранных нами в Мурманской области, если же такой корень у них был, то он был невелик. В то же время у просмотренных нами растений из более южных районов (Московская область, Мордовия,

верхняя Волга) подобный корень присутствовал практически всегда. У представителей подтрибы *Goodyerinae* и у *Spiranthes spiralis* из *Spiranthinae* (*Orchidoideae*)⁵ никогда не образуются корни на микотрофной части побега ювенильного растения; отмечают отсутствие корней у автотрофных *Cheirostylis* и *Mymechis*, а также у микотрофных *Cystorchis aphylla* Ridl. и *Zeuxine violascens* Ridl. [4, 38]. У представителей *Neottioideae* и *Cypripedioideae* полная редукция корней не отмечается, хотя у *Epipactis palustris* (Mill.) Crantz (имеющего I тип развития) первые два корня, закладывающиеся у основания первого листа, короткие – около 2–5 мм. В некоторых случаях они вновь трогаются в рост после разворачивания первого зеленого листа, иногда же их дальнейшего роста не наблюдается. Очевидно, что наиболее полно редукция корней реализуется именно у растений, имеющих побег, заселенный грибами-симбионтами. Мы видим также, что редукция корней может рассматриваться как ювенильная черта, унаследованная некоторыми чисто микосимбиотрофными видами от предков с III типом развития. Адаптивное значение этой тенденции не вполне ясно. Возможно, для растений пересыхающих местообитаний такая редукция корней важна как способ сокращения площади поверхности⁶, у других же видов эта особенность сохраняется как ювенильная черта, потерявшая свою адаптивную ценность. Упомянутая выше способность некоторых *Epidendroideae*, обитающих ныне во влажных биотопах, формировать ветвящиеся микотрофные побеги как раз может иметь компенсирующее значение для вторичного увеличения площади поверхности.

В завершение хочется сказать, что хотя к настоящему времени и накоплено много фактов об особенностях ранних этапов онтогенеза орхидных, и эти факты, несомненно, требуют анализа и синтеза, однако объем семейства *Orchidaceae* не менее чем на два порядка превышает число видов, онтогенез которых нам в какой-либо степени известен, и возможно, что дальнейшие исследования в этой области принесут нам немало сюрпризов.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Kinderen G. van der.* A method for the study of field germinated seeds of terrestrial orchids // *Lindleyana*, 1995. Vol. 10, N 2. P. 68–73.
2. *Kinderen G. van der.* Observations on in situ germination of *Epipactis helleborine* (L.) Crantz // *Ibid.* N 4. P. 223–231.
3. *Виноградова Т.Н.* Морфология и биология некоторых бореальных орхидных (*Orchidaceae* Juss.) на ранних стадиях их развития: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1999. 24 с.
4. *Ziegenspeck H.* *Orchidaceae: Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas.* Bd. 1, Abt. 4. Stuttgart, 1936. 840 S.
5. *Виноградова Т.Н.* Два сценария развития сеянцев в естественной популяции *Dactylorhiza maculata* (L.) Soo s.l. (*Orchidaceae*) // *Бюл. МОИП. Отд. биол.* 1999. Т. 104, вып. 4. С. 40–45.
6. *Залукаева Г.Л.* Возрастная и экологическая дифференциация корней эпифитных орхидных // *Бюл. Гл. ботан. сада.* 1995. Вып. 171. С. 106–115.
7. *Баталов А.Е.* Биоморфология, экология популяций и вопросы охраны орхидей Архангельской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1998. 24 с.
8. *Серебряков И.Г.* Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Сов. наука, 1952. 392 с.
9. *Dressler R.* *Die Orchideen: Biologie und Systematik der Orchidaceae.* Stuttgart, 1987. 394 S.
10. *Barabe D., Saint-Arnaud M., Lauser D.* Sur la nature des protocormes d'Orchidees (*Orchidaceae*) // *C.r. Acad. sci. Ser. 3.* 1993. T. 316. P. 139–144.
11. *Garay L.A.* On the origin of the *Orchidaceae.* 2 // *J. Arnold Arboretum.* 1972. Vol. 53, N 2. P. 202–215.
12. *Dressler R.L.* The Neottieae in Orchid classification // *Lindleyana.* 1990. Vol. 5, N 2. P. 102–109.
13. *Stoutamire W.* Terrestrial Orchid seedlings // *The orchids: Scientific studies.* N.Y.: Wither, 1974. P. 101–128.
14. *Curtis J.T.* Germination and development in five species of *Cypripedium* L. // *Amer. J. Bot.* 1953. Vol. 30, N 3. P. 199–205.

⁵ См. сноску (2).

⁶ Мы воспользовались предположением, высказанным А.Е. Баталовым (личное сообщение) о том, что округлые тубероиды *Orchis*, имеющие меньшую площадь поверхности, чем тубероиды *Dactylorhiza*, являются адаптацией к нестабильной влажности.

15. Dressler R.L. The Spiranthoideae: Grade of subfamily? // *Lindleyana*, 1990. Vol. 5, N 2. P. 110–116.
16. Bernard N. L'évolution dans la symbiose, les orchidées et leurs champignons commensaux // *Ann. Sci. Nat. Bot.* Ser. 9. 1909. N 9. P. 1–196.
17. Irmish T. Beitrage zur Biologie und Morphologie der Orchideen. Leipzig, 1853. 150 S.
18. Nishimura G., Tamura B. Comparative seedling morphology in three cymbidium species // *J. Jap. Bot.* 1993. Vol. 68. P. 1–7.
19. Mousley H. Calypso // *J. N.Y. Bot. Gard.* 1924. Vol. 25, N 290. P. 25–32.
20. Куликов П.В. Экология и репродуктивные особенности редких орхидных Урала: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 1995. 24 с.
21. Bosser J., Cribb Ph. An extraordinary saprophyte in the genus *Habenaria* (Orchidaceae) from Madagascar // *Bull. Mus. Nat. Hist. Natur.* Ser. 18. 1996. Sect. B: *Adansonia*, N 3/4. P. 335–337.
22. Вахрамеева М.Г., Денисова Л.В., Никитина С.В., Самсонов С.К. Орхидеи нашей страны. М.: Наука, 1991. 224 с.
23. Fredenstain J.V. Character transformation and relationship in *Corallorhiza* (Orchidaceae, Epidendroideae). 2. Morphological variation and phylogenetic analysis // *Amer. J. Bot.* 1994. Vol. 81, N 11. P. 1458–1467.
24. Северцов А.С. Направленность эволюции. М.: Изд-во МГУ, 1990. 272 с.
25. Dorr I., Kollmann R. Fine structure of *Mycorrhiza* in *Neottia nidus-avis* (L.) L.C. Rich. (Orchidaceae) // *Planta*. 1969. Vol. 89. P. 372–375.
26. Fredenstain J.V., Doyle J.J. Character transformation and relationship in *Corallorhiza* (Orchidaceae, Epidendroideae). 1. Plastid DNA // *Amer. J. Bot.* 1994. Vol. 81, N 11. P. 1449–1457.
27. Татаренко И.В. Биоморфологические особенности *Gastrodia elata* (Orchidaceae) // *Ботан. журн.* 1997. Т. 82, № 7. С. 67–72.
28. Гладкова В.Н. Порядок орхидные (Orchidales) // *Жизнь растений*. М.: Просвещение, 1982. Т. 6. С. 248–275.
29. Valogh P. *Rhizantella* R.S. Rogers, a misunderstood genus (Orchidaceae) // *Selbyana*. 1982. Vol. 7, N 1. P. 27–33.
30. Виноградова Т.Н. Цикл развития и динамика численности *Corallorhiza trifida* (Orchidaceae) в Мурманской области // *Бюл. Гл. ботан. сада*. 1999. Вып. 177. С. 73–81.
31. Татаренко И.В. Микориза орхидных (Orchidaceae) Приморского края // *Ботан. журн.* 1995. Т. 80, № 8. С. 64–72.
32. Arditti J., Michaud J.D., Oliva A. Seed germination of North American orchid. 1 // *Native California and related species of Calypso, Epipactis, Goodyera, Piperia and Platanthera* // *Bot. Gaz.* 1981. Vol. 142, N 4. P. 442–453.
33. Аверьянов Л.В. Конспект рода *Dactylorhiza* Nesk. ex Nevski (Orchidaceae). 1 // *Новости систематики высших растений*. 1988. Т. 25. С. 48–67.
34. Аверьянов Л.В. Конспект рода *Dactylorhiza* Nesk. ex Nevski (Orchidaceae). 2 // *Там же*. 1989. Т. 26. С. 47–56.
35. Шмальгаузен И.И. Проблемы дарвинизма. Л.: Наука, 1969. 496 с.
36. Linden V. Aseptic germination of seeds of Northern Terrestrial orchids // *Ann. Bot. Fenn.* 1980. Vol. 12, N 2. P. 174–182.
37. Аверьянов Л.В. Основные пути морфологической эволюции в семействе Orchidaceae // *Ботан. журн.* 1991. Т. 76, № 7. С. 921–935.
38. Schlechter R. Die Orchideen. В.: Parey, 1970. Bd. 1(1). S. 4–31.

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

Поступила в редакцию 02.07.99

SUMMARY

Vinogradova T.N. On some tendencies in morphoecological evolution of ground orchids at early stages of development

The attempt to summarize the data concerning the characteristics and diversity of primary shoot structure has been undertaken. The development of primary shoot from apical bud protocorm has been considered to give an idea of evolutionary tendencies at early stages of ontogenesis. Five types (variants) of development have been defined in ground orchids.

ОСОБЕННОСТИ ОНТОГЕНЕЗА EULOPHIELLA ROEMPLERIANA SCHLTR. (ORCHIDACEAE) В ОРАНЖЕРЕЙНЫХ УСЛОВИЯХ

Г.Л. Коломейцева

В списке растений, находящихся под угрозой исчезновения из-за быстрого сокращения площадей тропических лесов, одними из первых числятся тропические орхидеи, которым присущи такие сложные взаимоотношения со средой обитания, как энтомофилия, эпифитизм, микотрофия. Разрушение экологических связей в нарушенных биогеноценозах приводит к невозможности нормального семенного размножения вида в пределах ареала. Особенно критическим является состояние эндемичных видов в связи с сокращением площадей их обитания. В этих условиях сохранение генофонда редких орхидных возможно как путем создания заповедников и заказников в местах их естественного произрастания, так и путем размножения и сохранения их в ботанических садах мира.

О-в Мадагаскар может служить примером заповедника эндемичных орхидных – из 738 обитающих здесь видов орхидей 647 – эндемики [1]. *Eulophiella roempleriana* Schltr. – одна из наиболее великолепных эндемичных орхидей Мадагаскара, ее по праву называют “малагасийским драгоценным камнем”.

Благодаря своим впечатляющим размерам *E. roempleriana* – прекрасный образец для исследования морфологических параметров. Все морфологические структуры этого растения как бы увеличены в несколько раз по сравнению с большинством других видов орхидных, что делает возможным тщательное изучение общих особенностей побегообразования и протокормообразования. Проведенное нами всестороннее изучение роста и развития этого очень редкого в культуре вида представляет особый интерес.

Характеристика объекта исследования. *Eulophiella roempleriana* Schltr. (Orchis, IX (1915), 109; *Grammatophyllum roemplerianum* Rehb. f., *Gardn. Chron.* (1877), I, 240; *Eulophiella petersiana* Kranzl., *Gardn. Chron.* (1897), I, 182; *E. hamelini* Baillon, *Orch. Rev.*, VIII (1900), 197).

Род *Eulophiella* Rolfe (подсемейство Vandoidea, триба Cymbidieae) включает 3 вида – *E. roempleriana* Schltr., *E. elisabethae* Lindl. et Rolfe и *E. perrieri* Schltr., все они эндемичные и обитают в прибрежных лесах на востоке Мадагаскара. *E. roempleriana* встречается также в теневых лесах о-ва Санта-Мария, расположенного в 10 км к востоку от Мадагаскара. Обычно она растет на небольших высотах, но иногда поднимается в горы. На востоке Мадагаскара близ Тананариве отмечены ежегодные цветущие растения на высоте 1500 м над ур. моря, где в холодные ночи температура понижается до 6 °С.

E. roempleriana – очень крупная эпифитная орхидея, которая растет во влажном лесу на панданусах, располагаясь в средней части кроны и поднимаясь над землей на 20 м. Длинные корневищные участки побегов винтообразно закручиваются вместе с листьями пандануса, опоясывая его верхушку; корни орхидеи при этом проникают в пазухи листьев растения-хозяина и впитывают скапливающуюся там дождевую воду и растворенные в ней питательные вещества. Благодаря длинным корневищам молодые побеги свободно опутывают крону панданусов, разрастаясь среди их зубчатых листьев таким образом, что достать взрослое растение, не повредив его, невозможно. Открытые раны побегов предрасположены к заражению фитопатогенными грибами. Поврежденное не укорененное растение медленно гнивает в течение нескольких недель.



Рис. 1. Цветущая *Eulophiella goempleriana* в Фондовой оранжерее ГБС РАН

Интродукция *E. goempleriana* Schltr. в оранжерее Европы была отмечена чередой неудач и регулярной гибелью крупных, уже цветущих экземпляров. Первые засушенные образцы были привезены для гербария Парижского музея в середине прошлого века. Вид был описан в 1877 г. Рейхенбахом под названием *Grammatophyllum goemplerianum*, видовое название было дано в честь Роемплера, который не только передал гербарные сборы, но и сохранил несколько живых растений, проданных затем в Лондон. Однако вскоре все эти растения погибли.

В 1896 г. сборщик орхидей Мокорис заключил контракт с орхидееводом Петерсом из Брюсселя и добыл для него на Мадагаскаре *E. elisabethae* и *E. goempleriana* (последнюю Краенслинг описал в "Curtis's Botanical Magazin" как *E. petersiana*) [2]. В 1898 г. Тревор Лаврис и садовник Уайт продемонстрировали Орхидному комитету в Лондоне срезанный цветонос *E. goempleriana*. Это был первый зацветший в культуре экземпляр, которому присудили сертификат первого класса и денежный приз в размере 39 фунтов стерлингов. В Париже этот вид был выставлен в цветущем состоянии Мартином Кахузаком. Последняя выставка, на которой демонстрировалась *E. goempleriana*, проходила в 1907 г., после чего вид не был известен в культуре более 60 лет.

Благополучно добыть несколько неповрежденных экземпляров *E. goempleriana* смогли участники французской экспедиции под руководством Марселя Лекюфля в 1969 г., получив у властей Мадагаскара разрешение на вырубку нескольких панданусов в заповеднике вблизи Тананариве [3, 4]. Растения были привезены в хозяйство фирмы "Vacherot et Lecoufle" под Парижем и размножены для продажи. В 1980 г. в этой фирме *E. goempleriana* была приобретена для коллекции ГБС РАН. В условиях Фондовой оранжереи ГБС эта чрезвычайно редкая в культуре орхидея регулярно цветет с 1989 г. (рис. 1).

Культивирование генеративных растений. *E. goempleriana* содержится в теплой оранжерее со следующим режимом: зимняя дневная температура 20–24 °С, ночная температура 16–18 °С, летом она может подниматься до 30 °С, а ночью опускаться до 15–20 °С. Для того чтобы снизить освещенность и летнюю дневную температуру, оранжерея притеняется легкими драночными щитами, а дорожки, стеллажи и подстеллажные пространства опрыскиваются. Относительная влажность воздуха измеряется с помощью психометра ПВУ-1 и поддерживается в пределах 60–90%. *E. goempleriana* выращивается в деревянных корзинах, в смеси корневищ папоротника *Osmunda regalis* и сфагнового мха в соотношении 1:3. Полив проводится по мере высыхания субстрата. В поливочную воду добавляется щавелевая или ортофосфорная кислота для повышения кислотности до pH = 5,5–6,0. Контроль за кислотностью воды осуществляется с помощью иономера ЭВ-74. В качестве подкормки используется любое полное жидкое минеральное удобрение

Рис. 2. Зрелые семена *E. goepleriana*
ск – семенная кожура, зр – зародыш

в концентрации 0,2%, которое вносится одновременно с каждым вторым поливом.

E. goepleriana (ее побеги вырастают более 12 м длиной) требует много места для свободного развития, ее почти невозможно пересадить без повреждений. Однако крупные, хорошо укорененные экземпляры способны переносить деление, которое необходимо проводить с величайшей осторожностью, поскольку любое повреждение побега приводит к его загниванию. Анализ поврежденных участков побега *E. goepleriana* в нашей оранжерее показал, что гниение вызвано грибами из родов *Fusarium* и *Masophoma*. Открытая рана подсыхает лучше, если ее сразу же обработать каким-либо фунгицидом системного действия.

Посев семян и культивирование сеянцев в фитотроне.

Посев семян репродукции ГБС проводили в стерильных условиях в ламинаре УО-БВ. Ламинар обрабатывали 96%-ным этиловым спиртом и стерилизовали УФ-облучением в течение 5 мин. Инструменты стерилизовали в сухожарном шкафу при температуре 180 °С в течение 1 ч, обрабатывали 96%-ным этиловым спиртом и обжигали в пламени спиртовки.

Для посева использовали агаризованную питательную среду Knudson-C, которую в расплавленном виде разливали по 10 мл в 100 миллиметровые флаконы и автоклавировали дважды по 15 мин при давлении 0,7–0,8 атм.

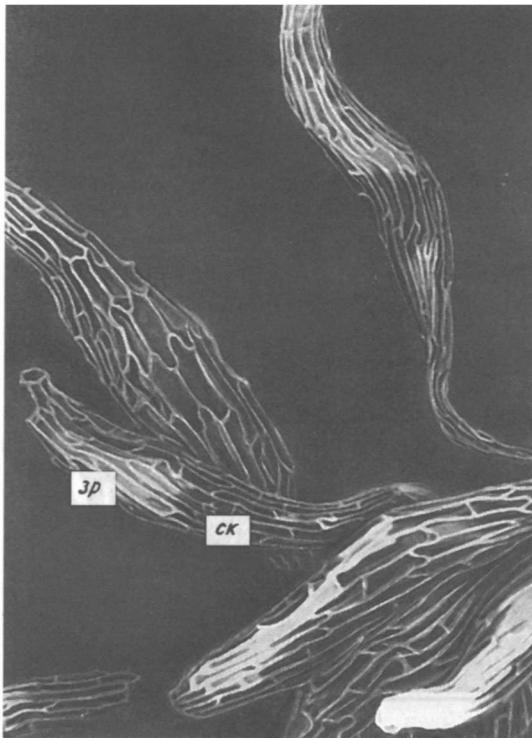
Зрелые семена стерилизовали в течение 20 мин в 3,5%-ном растворе гипохлорита кальция, затем их промывали по 15–20 мин в стерильной дистиллированной воде.

Флаконы с сеянцами содержали в климокамере со следующим режимом: температура (дневная и ночная) 25 °С, относительная влажность воздуха 60–70%, освещенность 8000 лк, длина светового дня – 16 ч.

Пересадку сеянцев на свежие среды проводили через каждые 3 мес культивирования.

Методы морфологических исследований. При описании онтогенеза *E. goepleriana* исходили из концепции Е.С. Смирновой [5], рассматривая с известной степенью схематизации большой жизненный цикл растения в виде суммы этапов развития элементарной единицы побеговой системы (ЭЭС), где побег выступает в качестве основного “блока” ее морфологической организации. Жизненный цикл ЭЭС *E. goepleriana* (т.е. цикл жизни вегетативного и образовавшихся на нем генеративных побегов) изучали, учитывая условный возраст побега (особи), определив материнский побег как дающий начало побегам следующего поколения (дочерним) и одновременно составляющий с ними единую особь, как с побегами следующих порядков ветвления.

При описании метамеров вегетативных побегов их разделяли на метамеры с чешуевидными листьями, метамеры с низовыми влагалищными листьями и мета-



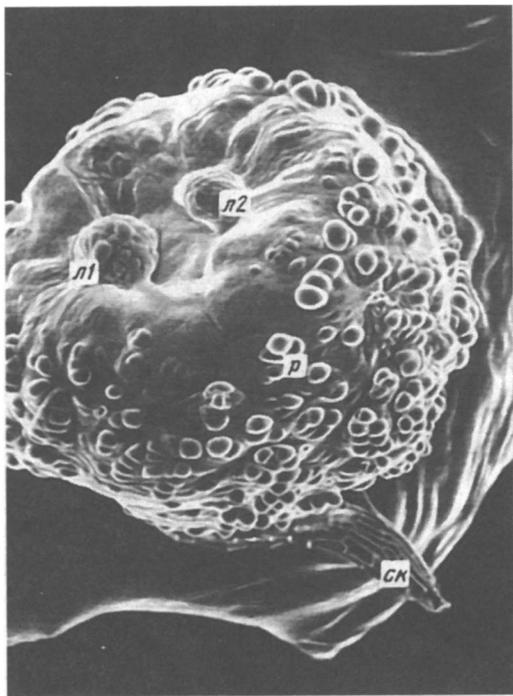


Рис. 3. Заложение первой пары зачаточных листьев в апикальной зоне протокарма

л1, л2 – зачаточные листья, ск – отслаивающаяся семенная кожура, р – ризоиды

меры с нормальными зелеными листьями. Для описания генеративных побегов подсчитывали метамеры с низовыми брактееми, срединными брактееми с заторможенной пазушной почкой и цветоносные брактееи с пазушным цветком.

Протокармообразование у семян изучали по фотографиям, сделанным при помощи растрового электронного микроскопа.

Особенности протокармообразования и развития ювенильных растений в асептической культуре. Протокарм – округлое тело, образующееся на начальной стадии внесеменного развития орхидей. R.L. Dressler [6] рассматривал протокарм как своеобразную структуру, характерную только для семейства *Orchidaceae*, однако из работ К. Goebel [7] и др. известно, что похожие структуры могут развиваться и у представителей других семейств (*Leucopodiaceae* Rchb, *Gesneriaceae* Dum. и др.). Морфологические черты протокарма орхидей, по мнению М.А. Clements [8], могут рассматриваться как эквивалентные гипокотилу других ангиоспермных, в то время как другие авторы [9] считают орхидеи бессемядольными растениями.

В литературе имеются терминологические разночтения, касающиеся двух листовидных органов, которые развиваются в терминальной зоне протокарма. Одни исследователи (Y. Veuret, [10]) считают первый листовидный орган семядолей, а второй – листом, другие (Э.С. Терехин, З.И. Никитичева [11]) рассматривают оба листовидных органа как две семядоли, третьи (Т.Б. Батыгина, В.Е. Васильева [12]) – как два настоящих листа, четвертые (G. Nishimura [13]) – как два листовидных органа. Некоторые авторы (Т.Н. Виноградова [14]) предпочитают рассматривать эти структуры протокарма комплексно и объединяют их в одну апикальную почку с листовыми зачатками. Изучая протокармообразование у *E. goempleriana*, мы убедились, что таких первичных почек может быть не одна, а несколько и они не всегда являются апикальными.

При очень коротком периоде эмбриогенеза (два месяца) в семени *E. goempleriana* развивается слабо дифференцированный зародыш с хорошо развитым суспензором (рис. 2). Прорастание наблюдается на 30–35-й день после посева. Набухший зародыш продольно разрывает семенную кожуру, которая еще некоторое время не отслаивается от него. На начальных стадиях развития образуется протокарм сердцевидной формы с клиновидной базальной частью и углублением на противоположной апикальной стороне. Ризоиды появляются в базальной части протокарма уже на ранних этапах его развития и представляют собой особые выросты эпидермальных клеток.

Фаза дифференциации апекса протокарма начинается с появления чуть заметного углубления в районе активно делящихся меристематических клеток, где вско-

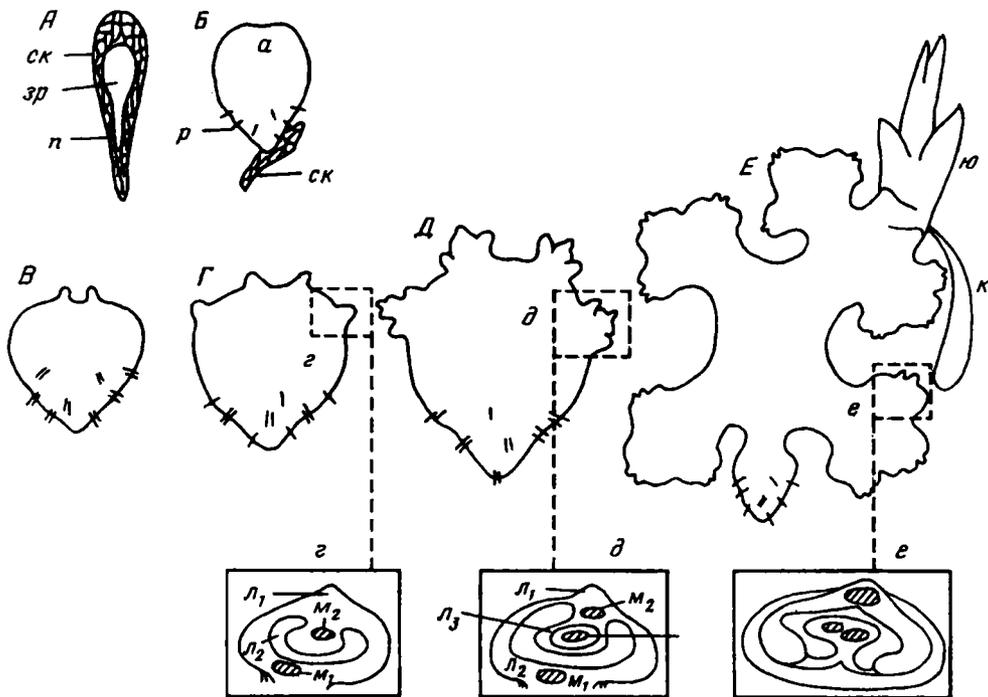


Рис. 4. Схема ветвления протококорма *Eulophiella roempleriana* на ранних стадиях развития семян

А - зародыш с суспензором внутри семенной кожуры, Б - набухание протококорма, развитие апекса и ризоидов, В - появление двух верхушечных зачаточных почек, Г - появление четырех зачаточных почек, Д - начало ветвления протококорма, появление в каждой зачаточной почке по три меристематических бугорка и по два листовых примордия, Е - начало развития ювенильного побега; з-е - заложение зачаточных меристем и листовых примордиев на Г-Е стадиях развития протококорма, $м_1-м_3$ - схема очередности заложения меристематических бугорков в зачаточной почке, $л_1-л_3$ - схема очередности заложения листовых зачатков, е - схема заложения меристематических бугорков и листовых примордиев следующих порядков ветвления протококорма, ск - семенная кожура, зр - зародыш, п - подвесок (суспензор), а - апикальная меристема, ю - ювенильный побег, к - корень, р - ризоиды

ре двумя парами дифференцируются четыре зачаточные почки, которые первоначально представляют собой две пары верхушечных (морфологически верхних) и две пары боковых (морфологически нижних) зачаточных листьев. В каждой паре почек зачаточные листья появляются почти одновременно, однако один из них несколько крупнее другого (рис. 3). Даже с помощью электронного микроскопа мы не смогли установить, появляются ли зачаточные листья каждой пары одновременно или поочередно.

Дальнейшее развитие протококорма осуществляется за счет четырех меристематических бугорков, образующихся в пазухах каждого из четырех зачаточных листьев. К этому моменту объем тела протококорма увеличивается в несколько раз и он визуально делится на две части - верхнюю светло-зеленую зону, где происходит интенсивное деление клеток и начинается органогенез, и темно-зеленую нижнюю часть, которая представлена более крупными паренхимными клетками, выполняющими запасные и трофические функции.

Таким образом, к началу следующей фазы развития протококорм имеет четыре точки роста, которые представляют собой единую систему (рис. 4). Процесс формирования такого "агрегатного" протококорма является, на наш взгляд, не особой формой полиэмбрионии (для которой характерно появление сросшихся и

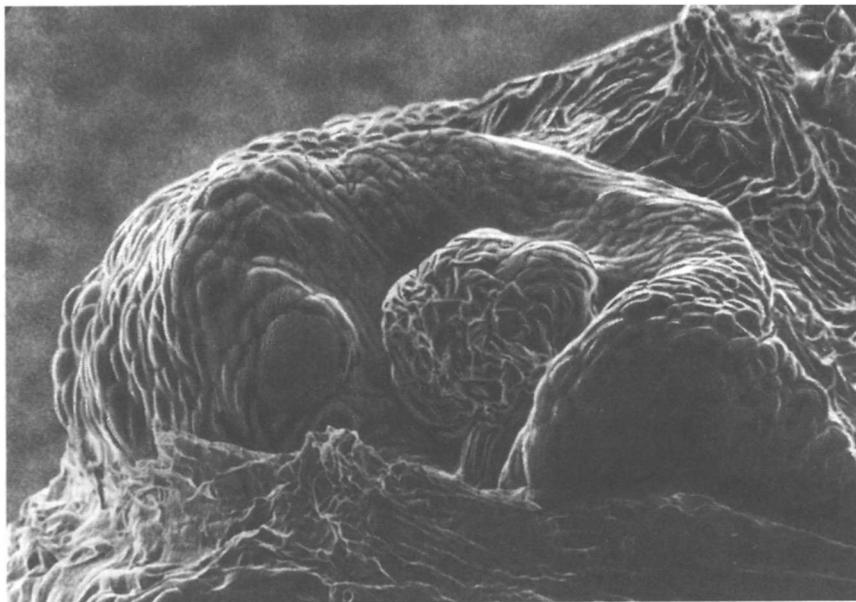


Рис. 5. Заложение меристематического бугорка и валика листового примордия в пазухе первичного зачаточного листа протокорма

многовершинных протокормов), а развитием структуры с четко выраженной билатеральной организацией.

Около каждого из четырех меристематических центров протокорма в виде серповидного валика закладывается листовая примордий (рис. 5), затем внутри этого валика ближе к центру появляется еще один меристематический бугорок, вокруг которого образуется валик второго листового примордия, рядом появляется третий меристематический бугорок. Вероятно, развитие четырехвершинной структуры протокорма связано с очень коротким периодом эмбриогенеза, когда основное развитие зародыша перемещается во внесеменную фазу и быстрое заложение четырех зачаточных почек решает сразу несколько задач: способствует быстрому освоению субстрата в горизонтальном и вертикальном направлениях, осуществлению вегетативного размножения уже на ранних стадиях развития семянца и продлению срока репродуктивной активности протокорма за счет реализации резервных меристематических центров.

В работах многих авторов (Y. Nishimura, M. Tamura [15]) показано, что ветвление протокормов орхидей на ранних стадиях развития характерно для наземных и сапрофитных видов, ведущих преимущественно подземный образ жизни. Э.С. Терехин и З.И. Никитичева [11] выделяют две формы протокормов, свойственных орхидным. Первая форма соответствует задаче освоения субстрата и характеризуется каллусообразным разрастанием тела протокорма, вторая форма соответствует задаче вегетативного размножения и характеризуется ветвлением протокорма. Для эпифитных орхидей, по их мнению, характерна первая форма существования протокорма, который также может интенсивно осваивать субстрат и переходить к вегетативному размножению уже на ранних этапах онтогенеза. На примере *E. goempleriana* мы убедились, что ветвление протокорма на самых ранних стадиях развития характерно не только для наземных, но также и для эпифитных орхидей.

Наши исследования показали, что у нормально развитых протокормов *E. goempleriana* ювенильные побеги, как правило, развиваются из обеих верхних зачаточ-

ных первичных почек одновременно (рис. 6). В случае гибели одной из двух верхушечных зачаточных почек протокорма ювенильный побег начинает рост из соседней. В итоге развивается трехосевой протокорм. Если погибли обе верхушечные почки, то развивается двухосевой протокорм, а из единственной живой верхушечной почки развивается как бы "моноподиальный" побег, который может расти в стерильной гетеротрофной культуре продолжительное (более трех лет) время (рис. 7).

Образование ювенильных побегов начинается, как правило, у отростков 5–7-го порядков ветвления, всего формируется 6 листьев, каждый из которых дифференцируется на влагалищную часть и листовую пластину. Все метамеры ювенильного побега несут по зачаточной почке, побег второго порядка развивается, как правило, из почки третьего междоузлия. Первые придаточные корни появляются на двух-трех нижних метамерах, которые формируют корневищный участок ювенильного побега.

Иногда вместо укороченных междоузлий в основании ювенильного побега развивается столонообразный орган, который представляет собой участок корневища с сильно удлиненными метамерами. Такие структуры, описанные ранее у *Cymbidium* и *Dendrobium* [16], могут способствовать быстрому освоению новых участков субстрата.

Высаженные в оранжерейные условия семянцы *E. goempleriana* хорошо приживаются в том случае, если их корни и побеги не имеют поражений. Учитывая склонность этого вида к раневым некрозам и гнилям, необходимо полностью исключить повреждение семянцев слизнями, улитками, мокрицами и другими вредителями.

Решающим фактором вступления семянца в генеративное состояние, вероятно, является не только нарастание вегетативной массы, но и стабилизация ритма побегообразования (т.е. синхронизация феноритмики высаженных в оранжерейные

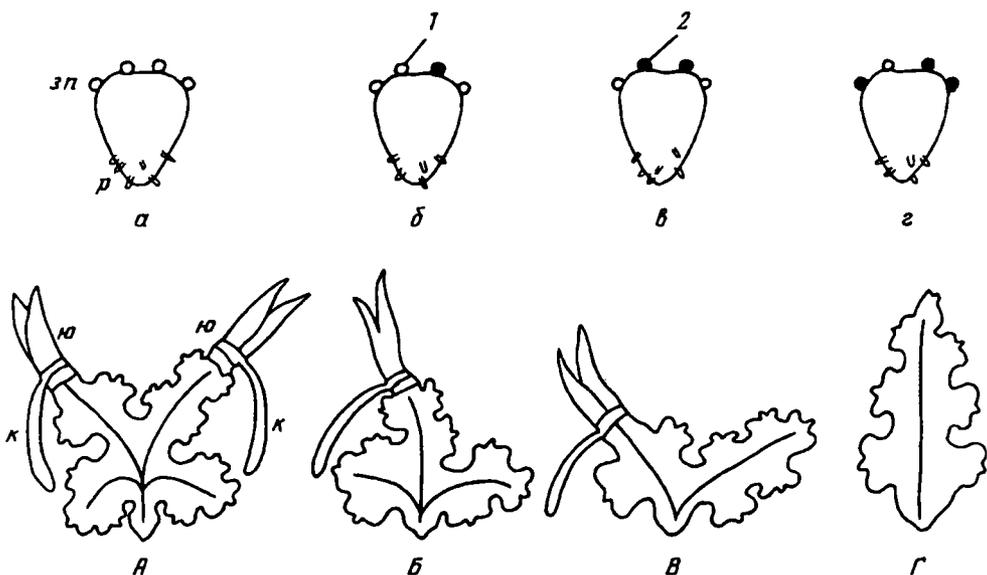


Рис. 6. Возможные пути ветвления протокормов *E. goempleriana* из одного (Г), двух (В), трех (Б) и четырех (А) первичных зачаточных почек

а – нормально развитый протокорм с четырьмя зачаточными почками, б – протокорм с одной погибшей верхушечной почкой, в – протокорм с двумя погибшими верхушечными почками, г – протокорм с единственной живой верхушечной почкой, ю – ювенильный побег, к – корень ювенильного побега, р – ризоиды, 1 – живая зачаточная почка (ап), 2 – погибшая зачаточная почка

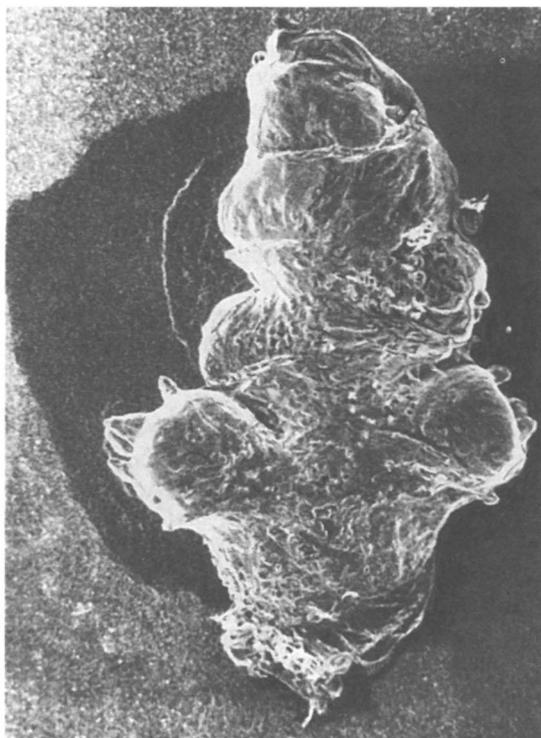


Рис. 7. Ветвящийся протокорм *E. goepleriana*

условия сеянцев и генеративно зрелых растений). Цветущие ныне экземпляры *E. goepleriana* были куплены, когда растения находились в виргинильном периоде онтогенеза. Они впервые зацвели спустя 10 лет, причем толчком к первому цветению послужило снижение ночных температур до 6–10 °С в летние месяцы.

Генеративные растения в оранжевой культуре. *E. goepleriana* – длиннокорневищное растение, каждый вегетативный побег которого состоит из корневищного участка и утолщенной псевдобульбы. Биологически очень важен также участок поворота от корневища к псевдобульбе, поскольку именно здесь располагаются самые активные вегетативные и генеративные почки.

Корневищный участок состоит из 12–22 равномерно утолщенных междоузлий (1,3–3,5 см в диаметре) от 3,5 до 4,5 см длиной. При вертикальном росте все вегетативные элементы побега *E. goepleriana* более мощные, длина междоузлий в средней части корневища достигает 7 см в длину и 3,5–4,5 см в толщину.

Корневая система *E. goepleriana* состоит из придаточных корней, которые поочередно появляются на всех междоузлиях корневищного участка побега. Каждое междоузлие несет по 1–3 корня, расположенных на соприкасающейся с субстратом стороне корневища, максимальное число корней развивается на ближних к псевдобульбе междоузлиях.

Серебристо-белый цвет сухих воздушных корней *E. goepleriana* обусловлен тем, что клетки особого наружного слоя – веламена – отражают свет. Влажный корень выглядит зеленым из-за того, что мертвые клетки веламена, наполненные водой, становятся прозрачными и сквозь них просвечивает коровая паренхима корня, клетки которой содержат хлоропласты. Вследствие прозрачности молодых живых клеток веламена зелеными также выглядят и апикальные кончики растущих

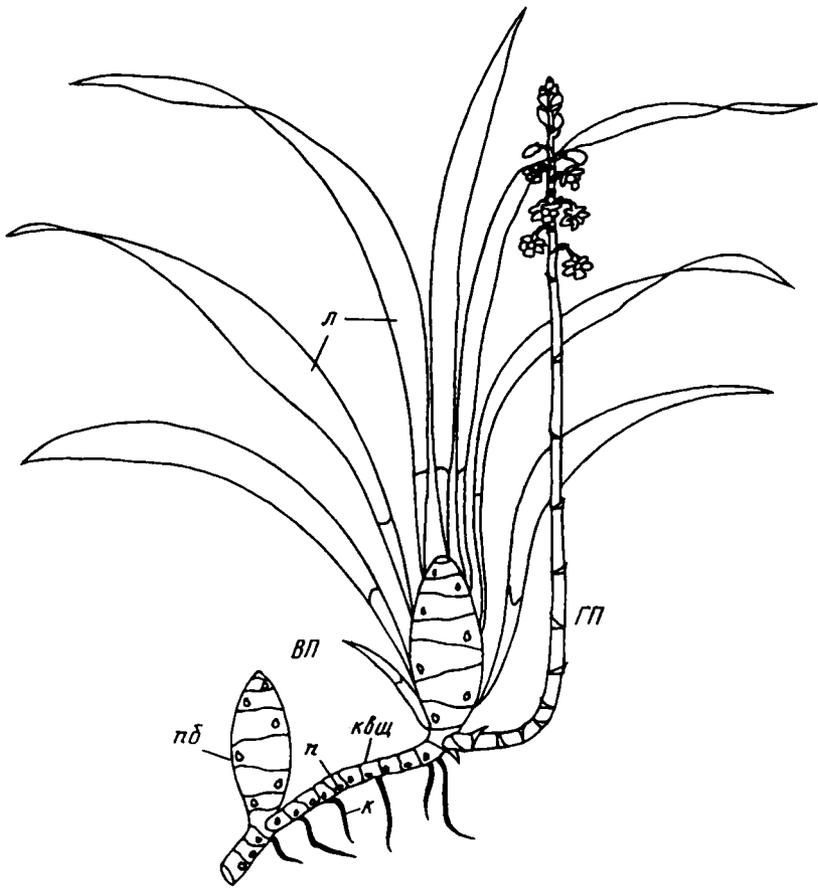


Рис. 8. Схема строения элементарной единицы побеговой системы *E. goepplegiana*

ВП – вегетативный побег, ГП – генеративный побег, л – спящие почки, к – корни, квщ – корневище, пб – псевдобульба, л – листья

корней. Меристематические примордии боковых корней закладываются в перичкле центрального цилиндра корня первого порядка только при постоянной влажности внутри субстрата. Корни *E. goepplegiana*, выросшие без соприкосновения с субстратом, т.е. воздушные, никогда не ветвятся.

Псевдобульба может быть очень крупной, до 25–28 см длиной и 4 см шириной. При описании строения псевдобульбы необходимо отметить, что это одна из наиболее стабильных морфологических структур вида. Как правило, она состоит из шести утолщенных междоузлий, несущих по одному длинному складчатому ланцетному листу, до 1,2 м длиной и двух междоузлий с влагалищными листьями меньшего размера. К участку поворота от корневища к псевдобульбе можно отнести 2–3 следующих междоузлия с чешуевидными листьями, почки этих междоузлий способны к вегетативному возобновлению.

Корневищные участки побега и старые сбросившие листья псевдобульбы долго существуют как многолетние многопорядковые системы (рис. 8). При этом на всех метамерах долго сохраняются живыми спящие почки, которые в экстремальных условиях могут пробудиться и дать новые побеги. Эти почки внешне не связаны с основаниями междоузлий и могут располагаться на метамерах выше или ниже, но, как правило, на “брюшной”, соприкасающейся с субстратом, стороне кор-



Рис. 9. Внешний вид цветка *Eulophiella roempleriana*

невища. От числа тронувшихся в рост почек, формирующих вегетативный прирост, зависит способ ветвления системы побегов, увеличение массы растения и распространение особи внутри кроны дерева-хозяина. В рост могут трогаться 1, 2, 3 (редко больше) почки возобновления, и соответственно образуется моно-, ди-, плеюхазальная система ветвления.

В пазухах метамеров, прилегающих к основанию псевдобульбы, закладываются почки будущих генеративных побегов. Растение может цвести дважды в год в апреле – мае и октябре – ноябре. Генеративные побеги начинают свое развитие из пазушных почек, расположенных в основании псевдобульбы (как правило, из почек 6- и 7-го метамеров от верхушки псевдобульбы) и насчитывают 4–7 сближенных метамеров с низвыми брактееми, 9–12 удлинённых метамеров со срединными брактееми, выше которых развиваются междоузлия с цветоносными брактееми. Участок генеративного побега с низвыми брактееми, как правило, плагиотропный, утолщенный (до 2 см в диаметре), хорошо выражено место поворота к вертикальному росту. В средней части цветоноса метамеры со срединными брактееми достигают 18 см в длину. Общая длина генеративного побега превышает 1,2 м. Верхний участок генеративного побега с цветоносными брактееми до 40 см длиной несет 25 крупных лиловых цветков и более. Цветки в соцветии начинают раскрываться снизу вверх. Во время активного роста в длину, при соприкосновении с любым, даже незначительным, препятствием, цветонос отклоняется в сторону, а затем продолжает расти вверх, как бы обходя преграду стороной.

Цветки собраны в колосовидное соцветие, производящее впечатление кисти, поскольку длинные сидячие нижние завязи напоминают цветоножки. В некоторых случаях у хорошо развитых крупных экземпляров развивается настоящая кисть за счет образования боковых осей; в этом случае на одном цветоносе может развиваться до 70 цветков и более. Завязь у цветков *E. roempleriana* 4–5 см длиной, ее скручивание (ресупинация) позволяет цветкам всегда принимать вертикальное положение.

Сепалии широкоовальные (35–45 мм × 25–30 мм), имеют много продольных выпуклых жилок (20–22 жилки), боковые сепалии немного короче и шире, чем

спинной. Петалии широкоовальные (43 × 30 мм), закругленные на концах, с 16 продольными выпускными жилками. Губа розово-лилового цвета (45 × 40 мм), трехлопастная, две боковые лопасти вертикальные (прямостоячие), конец губы разделен на две маленькие лопасти выемкой глубиной до 3 мм. Губа несет 7 желтых продольных гребнеобразных выростов. Три центральных гребня имеют в срединной части (на уровне окончания колонки) зубцеобразные вертикальные пластинки (у среднего гребня высотой 1 мм, у боковых – 5 мм), они белые у основания и желтые по закругленному краю. Эта структура служит, вероятно, дополнительной площадкой для насекомых-опылителей и способствует успешному переносу поллиний. Три описанных центральных гребня оканчиваются утолщенными округлыми вертикальными выростами у раздвоенного края губы, причем центральный гребень длиннее двух соседних на 2 мм (рис. 9). Колонка 2–2,5 см длиной, толстая, сильно изогнутая. Рыльце находится глубоко внутри переднего конца колонки. Пыльник с узким тупым придатком. Поллиний два. Завязь до 8 см длиной. Продолжительность цветения 1,5–2 мес; крупный плод развивается всего 60 дней.

Таким образом, элементарная единица побеговой системы *E. goempleriana* – дупорядковая, это корневищное растение, на каждом побеге которого все междоузлия утолщены. Формирование вегетативных и генеративных побегов разделено во времени и цветение наступает при полностью завершеном вегетативном росте.

ВЫВОДЫ

При очень коротком периоде эмбриогенеза (2 мес) развитие *E. goempleriana* перемещается на послесеменную стадию и выражается в раннем ветвлении протокорма.

В начальной стадии прорастания образуется протокорм с четко выраженной билатеральной организацией, представляющий собой стабильную морфологически определенную структуру с четырьмя первичными почками (двумя верхушечными и двумя боковыми) в верхней трети тела протокорма.

Каждая из четырех первичных почек способна к дальнейшему самостоятельному ветвлению, однако преимущественное развитие получают, как правило, две верхушечные почки.

При развитии единственной верхушечной почки наблюдается рост аномально побога, не способного к метаморфозу.

Формирование вегетативных и генеративных побегов у каждой элементарной единицы побеговой системы *E. goempleriana* разделено во времени и цветение наступает при полностью завершеном вегетативном росте.

E. goempleriana – термоиндукционный вид, развитие генеративных побегов происходит при понижении летних ночных температур до 6–10 °С.

ЛИТЕРАТУРА

1. Beckman S.D. Flora of Madagascar. Los Angeles (Calif.), 1981. 542 p.
2. Curtis's Bot. Mag. 1793–1928. Tab. 7612, 7613.
3. Lecoufle M. *Eulophiella roempleriana* // Amer. Orchid Soc. Bull. 1971. Vol. 40, N 7. P. 1293–1297.
4. Lecoufle M. Preserving Madagascar's orchid heritage // Orchids. 1998. Vol. 67, N 2. P. 153.
5. Смирнова Е.С. Морфология побеговых систем орхидных. М.: Наука, 1990. 209 с.
6. Dressler R.L. The orchids: Natural history and classification. L.; Cambridge (Mass.): Harvard Univ. press, 1981. 332 p.
7. Goebel K. Organography of plants. N.Y.; L.; Hafner, 1969. 707 p.
8. Clements M.A. Orchid mycorrhizal associations // Lindleyana, 1988. Vol. 3, N 2. P. 73–86.
9. Батыгина Т.Б., Андропова Е.В. Есть ли семядоля у орхидных? // Охрана и культивирование орхидей. М.: ГБС АН СССР, 1986. С. 7–9.
10. Veyret Y. Embryonie comparee et blastogenie ches les Orchidaceae – Monandrae. P., 1965. 106 p.
11. Терехин Э.С., Никитичева З.И. Постсеменное развитие паразитных Angiospermae. I. Метаморфоз // Ботан. журн. 1968. Т. 53, № 1. С. 39–57.

12. Батыгина Т.Б., Васильева В.Е. Развитие зародыша и проростка некоторых орхидных // Охрана и культивирование орхидей. Киев: Наук. думка, 1983. С. 73–75.
13. Nishimura G. Comparative morphology of *Cattleya* and *Phalaenopsis* (Orchidaceae) seedlings // Bot. Gaz. 1981. Vol. 142, N 3. P. 360–365.
14. Виноградова Т.Н. Варианты развития первого побега наземных орхидных в естественных условиях // Охорона і культивування орхидей. Київ: Наук. думка, 1999. С. 40–42.
15. Nishimura G., Tamura M. Comparative seedling morphology in three cymbidium species // J. Jap. Bot. 1993. Vol. 68, N 1. P. 1–6.
16. Черевченко Т.М., Кушниц Г.П. Орхидеи в культуре. Киев: Наук. думка, 1986. 200 с.

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

Поступила в редакцию 15.07.99

SUMMARY

*Kolomeitseva G.L. Characteristics of *Eulophiella roempleriana* Schltr. (Orchidaceae) ontogenesis under conservatory conditions*

The characteristics of formation of vegetative and reproductive shoots in nature plants of *E. roempleriana* have been given. The factors promoting development of flower buds have been ascertained. The seed germination under aseptic conditions on agar nutrient medium, the initial stages of protocorm differentiation have been described.

УДК 581.14:582.736 (571.14)

ОНТОГЕНЕЗ *TRIFOLIUM PANNONICUM* JACQ. В УСЛОВИЯХ ИНТРОДУКЦИИ В ЛЕСОСТЕПИ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

Е.В. Жмудь

Клевер паннонский – *Trifolium pannonicum* – травянистое поликарпическое стержнекорневое полурозеточное растение. Произрастает в Средней Европе, отличается высокой зимостойкостью, засухоустойчивостью и используется как кормовое, декоративное и медоносное растение. Выращивается на Украине, в Белоруссии, а также на Среднем Урале. Интродуцирован в Центральном сибирском ботаническом саду, где изучены особенности биоморфологии вида, ритмы его развития и семенная продуктивность [1–3]. Начальные этапы морфогенеза вида описаны в первый год жизни на Украине [4]. В литературе сведений об онтогенезе клевера паннонского в природе и культуре нами не обнаружено.

В Центральном сибирском ботаническом саду СО РАН был изучен онтогенез вида с целью исследования становления жизненной формы и особенностей развития в зависимости от условий выращивания. Исходные семена клевера паннонского были получены из Румынии (г. Бухарест). Вид интродуцирован в ЦСБС СО РАН в 1977 г. Нами изучен онтогенез растений, посевы которых проведены в 1985 и 1992 гг. скарифицированными семенами местной репродукции 29 мая и 3 июня. В первом случае посев в рядах был обычным, сплошным, из расчета количества семян 1 г/м². Во втором – параллельно сделан разреженный посев в рядах – 0,2 г/м². Экспериментальные данные обработаны методом вариационной статистики [5].

Периодизация онтогенеза проведена по Т.А. Работнову [6] с дополнениями по А.А. Уранову [7–9]. В условиях интродукции нами выделены четыре возрастных периода – латентный, прогенеративный, генеративный и постгенеративный и во-

*Изменение морфологических признаков клевера
паннонского в онтогенезе*

Возраст- ное со- стояние ^{*1}	Высота ^{*2} растений, см	Число побегов в особи	В том чис- ле удли- ненных ^{*3}	Число листьев на побеге	Длина ^{*4} листа, см	Ширина ^{*4} листа, см	Диаметр главного корня, см
p	9,52±0,03	1	—	3,1±0,1	0,51±0,02	0,13±0,02	0,13±0,01
j	4,7±0,4	1	—	5,1±0,3	1,5±0,4	0,9±0,1	0,24±0,02
im	6,6±0,6	3,2±0,3	—	5,3±0,3	2,2±0,2	1,1±0,1	0,33±0,03
v ₁	16,1±1,8	5,3±0,5	1,5±0,1	6,9±0,4	2,3±0,2	1,1±0,1	0,53±0,04
v ₂	41,2±2,1	8,9±0,9	6,8±0,6	7,1±0,2	3,6±0,1	1,2±0,1	0,71±0,05
g ₁	76,0±1,5	9,5±0,8	6,3±0,1	7,8±0,2	5,0±0,3	1,1±0,2	1,38±0,03
g ₂	56,4±1,6	71,3±7,8	35,5±4,9	6,8±0,2	4,5±0,3	1,4±0,04	2,1±0,1

^{*1} Обозначения возрастных состояний приведены на схеме онтогенеза.

^{*2} Для проростков приводится длина гипокотыля.

^{*3} Для g₁ и g₂ приводится число генеративных побегов.

^{*4} Для проростков приводится размер семядолей.

семь возрастных состояний: проростков, ювенильных, имматурных, виргинильных – молодых и взрослых, генеративных – молодых и средневозрастных и сенильных растений. Биометрические данные приведены в таблице. Основными качественными признаками при их выделении явились наличие и отмирание зародышевых структур у растений, начало кущения, образование удлиненных побегов и генеративных органов, соотношение растущих и прекративших рост частей растения.

Семена клевера паннонского распространяются путем барохории. При самосеве массовое появление проростков наблюдается во влажные годы в начале июля. Прорастание надземное, первые всходы появляются на четвертый, массовые – на шестой день (см. рисунок). Проростки имеют две семядоли овальной формы, не опушенные, без жилок. Через 14 дней после посева появляется простой лист, еще через 5 дней – первый настоящий, тройчатосложный. Начинается ветвление главного корня. Верхушечная почка находится внутри листового влагалища семядольных листьев, что является свидетельством глубокой и длительной адаптации вида к холодным и засушливым условиям [10]. Продолжительность этого возрастного состояния 15–20 дней (до конца июня).

Ювенильное возрастное состояние представлено однопобеговыми розеточными растениями и начинается с разворачивания второго–третьего настоящего листа. Простой лист продолжает функционировать. Ветвление главного корня продолжается, его длина достигает 20–25 см. Продолжительность возрастного состояния 10–15 дней.

В фазе разворачивания 5–6-го листа начинается кущение растений, и они вступают в имматурное возрастное состояние. В пазухах нижних листьев появляются боковые укороченные побеги. Продолжается заложение почек возобновления в основании каудекса. Главный корень углубляется в почву до 35 см, продолжается его интенсивное ветвление. Продолжительность этого возрастного состояния – 20–25 дней.

Молодое виргинильное состояние характеризуется появлением удлиненных побегов, что происходит к началу третьей декады августа. Они формируются из верхушечной и пазушных почек и являются главным и боковыми. Большинство их остается розеточными. Главный корень углубляется в почву до 40 см. К этому времени появляется до 3–5 боковых корней, имеющих многочисленные ответвления. В данном возрастном состоянии растения уходят под снег. При интродукции от 40 до

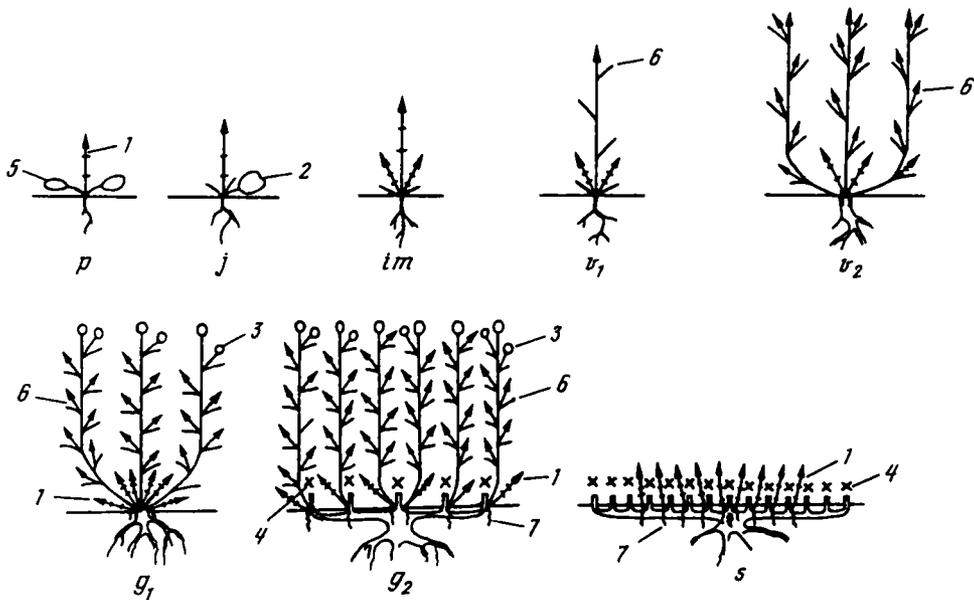


Схема онтогенеза *Trifolium rapponicum*

p – проростки, *j* – ювенильные растения, *im* – имматурные, *v₁* – молодые виргинильные особи, *v₂* – взрослые виргинильные особи, *g₁* – генеративные (молодые), *g₂* – генеративные средневозрастные, *s* – сенильные растения; 1 – розеточный побег, 2 – простой лист, 3 – генеративный побег, 4 – отмерший побег, 5 – семядольный лист, 6 – вегетативный побег, 7 – придаточные корни

70% растений (в зависимости от происхождения) достигали фазы стеблевания в первый год жизни. У растений, находящихся в фазе стеблевания, главный побег на следующий год отмирал.

Взрослое виргинильное состояние наступает (на следующий год) после перезимовки, через 30–35 дней после начала отрастания (в конце апреля – начале мая). Из почек возобновления, образующихся с осени розетки, появляются удлиненные побеги, число которых преобладает над укороченными. Корневая система проникает на глубину до 60 см. Начинается утрата функции главного корня, заключающаяся в замене его боковыми, равными или превышающими его длину. Возрастное состояние продолжается 14–20 дней, после чего растения вступают в генеративную фазу.

Цветение растений дружное, наступает на второй год жизни и длится 24–40 дней. Наступление фазы в определенной степени зависит от погодных условий вегетационного периода [3].

Генеративные побеги развиваются из почек возобновления, сформированных осенью и содержащих 8–9 метамеров. В 70% случаев они имеют генеративный конус нарастания, развитый до III этапа органогенеза [11]. У растений последующих лет жизни побеги формируются из пазушных и спящих почек. В фазе массового цветения на базальной части генеративных побегов из пазушных почек, несущих 4–5 метамеров и вегетативный конус нарастания, появляются укороченные побеги, располагающиеся на поверхности почвы либо на глубине 1–3 см. Начинается ветвление каудекса, диаметр которого колеблется от 1,5 до 10 см. Он формируется из разновозрастных оснований отмерших побегов, на которых развиваются почки возобновления разных сроков заложения и степени сформированности, и представляет собой зону возобновления растений [12].

Соцветие развивается из верхушечной почки. Иногда в пазухах пятого–седьмого листа закладывалось до трех боковых генеративных побегов. Соцветия на них

развивались, как правило, позднее и они были более мелкими. Вегетативные боковые побеги образуются в пазухах второго–четвертого листа.

Молодое генеративное состояние растений характеризуется преобладанием процессов роста и развития над отмиранием, т.е. в течение вегетационного периода образуется большее количество побегов из почек возобновления по сравнению с предыдущим годом. Продолжительность этого возрастного состояния – 2 года. У растений 2–4 лет жизни побего- и почкообразовательные способности увеличиваются, возрастает облиственность и размеры листьев [1].

На четвертый год жизни природо зоны возобновления замедляется, и особи переходят в средневозрастное генеративное состояние. Растения достигают максимального развития и в благоприятных условиях увлажнения представляют собой мощный куст высотой до 120 см. В отдельно стоящих особях насчитывается до 150–190 удлинённых побегов. Диаметр главного корня достигает 3–4 см. Характерной особенностью зоны возобновления растений является ее крупный размер, достигающий 15–20 см при сомкнутом произрастании и 40–45 см при разреженном (3–4 особи/м²). В первом случае в зоне возобновления клевера паннонского в префлоральный период формируется от 20 до 200 почек возобновления, во втором – до 250. На габитус растений влияли погодные условия вегетационного периода. В годы с благоприятными погодными условиями у особи формируется в среднем в 1,5–2 раза больше генеративных побегов, чем вегетативных, и на побеге – 1,2–1,9 крупных соцветий (до 4–5). В сухие годы соотношение генеративных и вегетативных побегов близко к 1:1, они простые с одиночным более мелким верхушечным соцветием [3]. Лимитирующим фактором для роста является недостаточное увлажнение и поздние весенние заморозки, повреждающие апикальную меристему. В этом случае происходило интенсивное образование нового поколения побегов как из почек возобновления, так и из спящих почек, что является адаптивным свойством растений, способствующим повышению их жизнеспособности [13]. В таблице приведены биометрические параметры растений восьмого года жизни.

Цикл развития побега происходит в течение неполных двух вегетативных периодов, является промежуточным и формируется по озимому типу [14, 15]. Это имеет большое значение для выживаемости, так как увеличивается период их фотосинтетической активности [16].

Корневая система средневозрастных особей состоит либо из главного корня с боковыми корнями, проникающими на глубину более 10 см и ответвляющимися по всей его длине, либо главный корень практически не выражен. Такие корни выступают важным фактором устойчивости растений на протяжении всего жизненного цикла [17]. Каждый розеточный побег имеет 3–7 простых придаточных корешков, располагающихся в верхних горизонтах почвы и образующих густой войлок. Наличие глубокой корневой системы позволяет растениям использовать воду подпочвенных слоев, что дает возможность переносить засуху, обычную в местных условиях, и легко восстанавливается после потери тургора в надземных органах. Поверхностные корни совмещают функцию водоснабжения с функцией интенсивного минерального питания из гумусового слоя почвы. Корневую систему вида можно определить как интенсивную, универсальную [18]. Этот тип корневой системы хорошо приспособлен к структуре почв, распространенных в лесостепи Западной Сибири, в том числе на территории ЦСБС. Они обладают высокой водопроницаемостью, но способны удерживать влагу в глуболежащих горизонтах [19].

У клевера паннонского процессы партикуляции ограничиваются внутренней областью каудекса. На седьмом году жизни у основания каудекса появляется полость разрушения диаметром около 5 мм. К десятому–одиннадцатому году жизни партикуляция каудекса становится выраженной. Надземная часть зоны возобновления остается плотно сомкнутой за счет интенсивного образования почек возобновления, т.е. дезинтеграции не наблюдается. В этом возрастном состоянии в усло-

виях интродукции особи могут существовать по крайней мере в течение 10 лет. Гибель растений происходит, как правило, в средневозрастном генеративном состоянии. Они не возобновляются после перезимовки.

Приведенный выше ход онтогенеза отмечался у особей при сплошном способе проведения посева в рядке, при котором растения к средневозрастному генеративному состоянию формировали сомкнутый травостой с густотой состояния 20–25 особей/м².

Длительность возрастных периодов у одного и того же растения меняется в зависимости от условий существования [6]. Поливариантность онтогенеза проявлялась в различной скорости развития особей в разных условиях и на разных этапах ее можно определить как временную [9, 20].

При разреженном посеве к четвертому–пятому году жизни насчитывалось 3–4 особи/м². В начале отрастания розеточных побегов у растений было в 1,5–2 раза меньше, чем в предшествующем году; удлиненные побеги не формировались. Такие сенильные особи погибали в течение вегетационного периода. Неодинаковую продолжительность жизни растений при разных способах проведения посева можно объяснить двумя причинами. Во-первых, острые конкурентные отношения при сплошном посеве определяют выживание более жизнеспособных особей, чем и объясняется их длительное существование (14 лет и более). Вторая причина – ранняя гибель растений при разреженном произрастании в силу большей величины репродуктивного усилия. Так, в двухлетнем возрасте такие особи имели в три с лишним раза больше побегов, в том числе в два раза больше генеративных, чем произрастающие сомкнуто.

В прегенеративном периоде в сплошных посевах отмирают растения в ювенильном возрастном состоянии (в двухлетнем возрасте) и растения, у которых не наблюдалось фазы кущения, перешедшие в вергинильное состояние из ювенильного. Схема онтогенеза представлена на рисунке.

Развитие растений зависит от сроков посева. При проведении позднелетних посевов (4.08) растения к концу вегетационного периода достигали иматурного состояния, лишь около 10% особей перешли в молодое виргинильное состояние. После перезимовки отрастание начиналось в обычные сроки, однако большинство растений перешло из иматурного во взрослое виргинильное состояние. Пропуск молодого виргинильного состояния большинством особей можно отнести к типу онтогенеза с ускоренным развитием [21]. Однако массового цветения не наступило, образование генеративных органов на второй год жизни наблюдалось только у 10% особей. Переход в генеративное состояние у большинства особей произошел в этом случае на третий год, т.е. при позднелетнем посеве произошла задержка в развитии.

Таким образом, онтогенез вида проходит по сокращенному типу, с длительным генеративным развитием, продолжительность которого в несколько раз превышает длительность пре- и постгенеративного периода. Старовозрастное генеративное и субсенильное состояние в условиях культуры не выражено. Поливариантность онтогенеза выражена в различной скорости прохождения возрастных состояний растениями и зависит от сроков и способа проведения посева.

ЛИТЕРАТУРА

1. Кузнецова Г.В., Пленник Р.Я., Рябой Ю.С. Интродукция клевера паннонского в лесостепи Западной Сибири // Сиб. вестн. с.-х. науки. 1986. № 6. С. 42–45.
2. Кузнецова Г.В., Пленник Р.Я. Интродукция клевера паннонского в лесостепи Западной Сибири // Бюл. Гл. ботан. сада. 1988. Вып. 148. С. 25–28.
3. Жмудь Е.В. Биоморфологические особенности и ритм развития двух популяций *Trifolium pannonicum* Jacq., выращиваемых в Центральном сибирском ботаническом саду СО РАН (Новосибирск) // Раст. ресурсы. 1995. Вып. 3. С. 65–72.
4. Фецак О.С. Начальные этапы морфогенеза *Trifolium pannonicum* Jacq. // Укр. ботан. журн. 1980. Т. 37, № 3. С. 87–92.
5. Зайцев Г.Н. Оптимум и норма в интродукции растений. М.: Наука, 1983. 267 с.

6. *Работнов Т.А.* Некоторые вопросы изучения структуры луговых травостоев // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1950. Т. 55, вып. 2. С. 85–91.
7. *Уранов А.А.* Онтогенез и возрастной состав популяций // Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. М.: Наука, 1967. С. 3–8.
8. *Уранов А.А.* Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–34.
9. Ценопопуляции растений: (Основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. 217 с.
10. *Тюрнина Е.В.* Интродукция зонтичных в Сибири. Новосибирск: Наука, 1978. 239 с.
11. *Куперман Ф.М.* Морфофизиология растений. М.: Наука, 1973. 255 с.
12. *Ржанова Е.И., Ахундова В.А.* Морфогенетические особенности люцерны и клевера в условиях Алтайского края // Биологические особенности и условия произрастания сельскохозяйственных культур в Алтайском крае. М.: Изд-во МГУ, 1971. С. 161–215.
13. *Головкин Б.Н.* Культурный ареал растений. М.: Наука, 1988. 184 с.
14. *Серебряков И.Г., Серебрякова Т.И.* Экологическая морфология высших растений в СССР // Ботан. журн. 1967. Т. 52, № 10. С. 1449–1471.
15. *Серебрякова Т.И.* Морфология побегов и эволюции жизненных форм злаков. М.: Наука, 1971. 359 с.
16. *Серебряков И.Г.* Морфология вегетативных органов высших растений. М.: 1952. 391 с.
17. *Покровская Т.М.* К вопросу о возрастно-морфологических особенностях лугового клевера в условиях подзоны хвойно-широколиственных лесов // Возрастной состав популяций цветковых растений в связи с их онтогенезом. М., 1974. С. 88–117.
18. *Михайловская И.С.* Корни и корневые системы растений. М.: МГПИ им. В.И. Ленина, 1981. 137 с.
19. *Дьяконова А.А.* Почвы территории ЦСБС // Ритмы развития и продуктивность полезных растений сибирской флоры. Новосибирск: Наука, 1975. С. 141–164.
20. *Жукова Л.А.* Некоторые аспекты изучения онтогенеза семенных растений // Вопросы онтогенеза растений: Межвуз. сб. Йошкар-Ола, 1988. С. 3–14.
21. Ценопопуляции растений: (Очерки популяционной биологии). М.: Наука, 1988. 188 с.

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,
Новосибирск

Поступила в редакцию 09.02.98

SUMMARY

Zhmud E.V. Ontogenesis of *Trifolium pannonicum* Jacq. under introduction in forest-steppe zone in West Siberia

The plant represents a perennial with main root and caudex carrying a large number of buds. The monocentric type of individual remains for the whole life cycle. The ontogenesis is characterized by shortened type with long generative period. The duration of this period exceeds the duration of pre- and postgenerative periods in many times. The old-age generative period and the subsenile one are not expressed under cultivation. The polyvariability of ontogenesis is displayed in various duration of periods and depends upon date and methods of sowing.

УДК 581.471:582.739

ПОЛИМОРФНОСТЬ КЛЕТОК СПЕРМОДЕРМЫ У *VICIA PISIFORMIS* L.

В.В. Ворончихина

Для систематики и филогении представителей сем. Fabaceae, а также и ряда других семейств важное значение имеет строение клеток спермодермы. Это показано в работах Е. Корнера [1, 2], а также и российских ученых [3–8]. Для представителей большинства родов семейства Fabaceae признак толщины клеток эпидермы и гиподермы имеет важное значение, именно как диагностический [6–8].

При изучении большинства видов, относящихся к различным родам сем. Fabaceae, нами было установлено, что толщина клеток эпидермы и гиподермы ме-

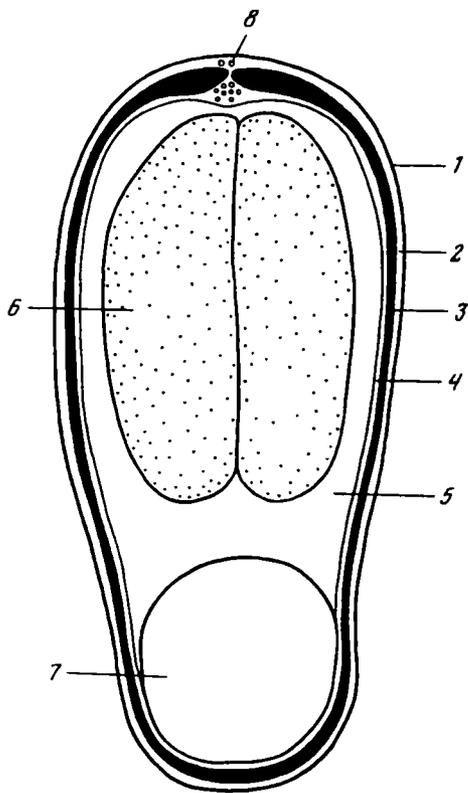


Рис. 1. Схема поперечного разреза семени *Vicia pisiformis*

1 - кутикула, 2 - эпидерма, 3 - гиподерма, 4 - дериваты клеток интегументальной паренхимы, 5 - эндосперм, 6 - семядоли, 7 - корешок зародыша, 8 - проводящие пучки

няется на срезе по периметру в зависимости от участка семени. Нами было проведено исследование срезов семян представителей различных родов бобовых с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ). В предлагаемой работе мы иллюстрируем результаты нашего исследования на примере одного вида: *Vicia pisiformis*, который, по нашему мнению, вполне отражает характерную тенденцию в эволюционном развитии строения спермодермы в зрелых семенах представителей рода *Vicia*. Подобные же результаты получены нами при изучении других родов данного семейства.

Мы приводим ряд фотографий различных участков семенной кожуры вида *V. pisiformis*, которые характеризуют большинство изученных нами видов, относящихся к различным трибам и родам этого семейства.

Как показано на рис. 1, толщина эпидермы экзотесты по всему периметру семени довольно стабильна, что не характерно для гиподермы, которая значительно утолщена в районах рубчика и антирубчика; значительно более тонкая по бокам семени. На рис. 1 также показан слой эндоспермы, который присутствует у боковых, но выражен в разной степени. У представителей трибы *Viciaeae* эндосперм отсутствует.

Поверхность семян у представителей *V. pisiformis* покрыта довольно часто расположенными, слабозвездчатыми, сосочковидными бугорками, "звездчатость" бугорков образована за счет отложений кутикулы (рис. 2, А).

Эпидерма на поперечном срезе представлена узкими, толстостенными клетками, вытянутыми в радиальном направлении (рис. 2, Б). При этом высота клеток колеблется от 0,04 до 0,05 мм (рис. 2, Б).

Гиподерма на поперечном срезе представлена клетками различной формы и размеров с сильно утолщенными стенками. В районе, прилегающем к семенному рубчику, клетки гиподермы крупные, узкие, вытянуты в радиальном направлении с хорошо выраженными внутренними скульптурными элементами (рис. 2, В). Постепенно, по бокам семени клетки гиподермы становятся более вытянутыми в тангентальном направлении (рис. 2, К). При этом скульптурные элементы теряют свою выраженность (рис. 2, Д). Со стороны антирубчика клетки гиподермы снова становятся вытянутыми в радиальном направлении, узкими, также с хорошо выраженными скульптурными элементами (рис. 2, Е). Толщина клеток гиподермы по всему периметру варьирует от 0,01 до 0,045 мм (рис. 3).

Клетки дериватов интегументальной паренхимы довольно мелкие, толстостенные, расположены плотно, значительно смяты. Толщина клеток дериватов ин-

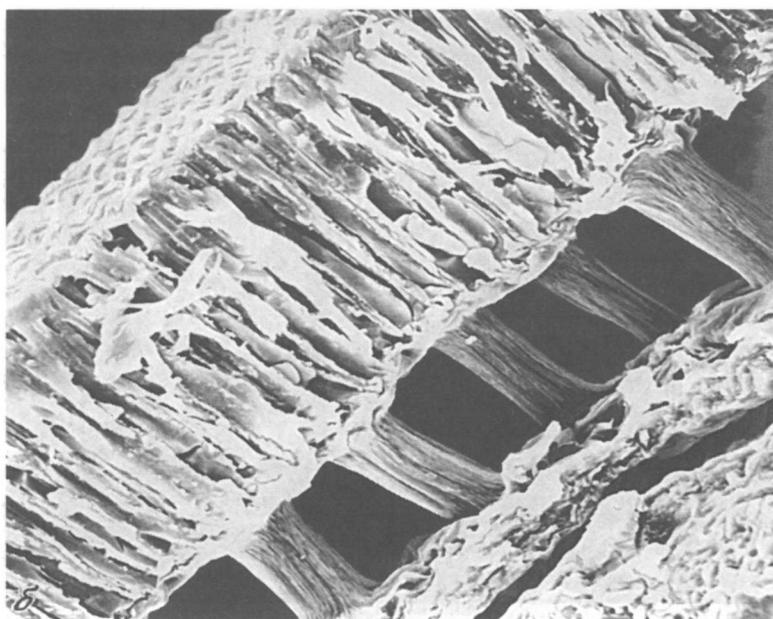
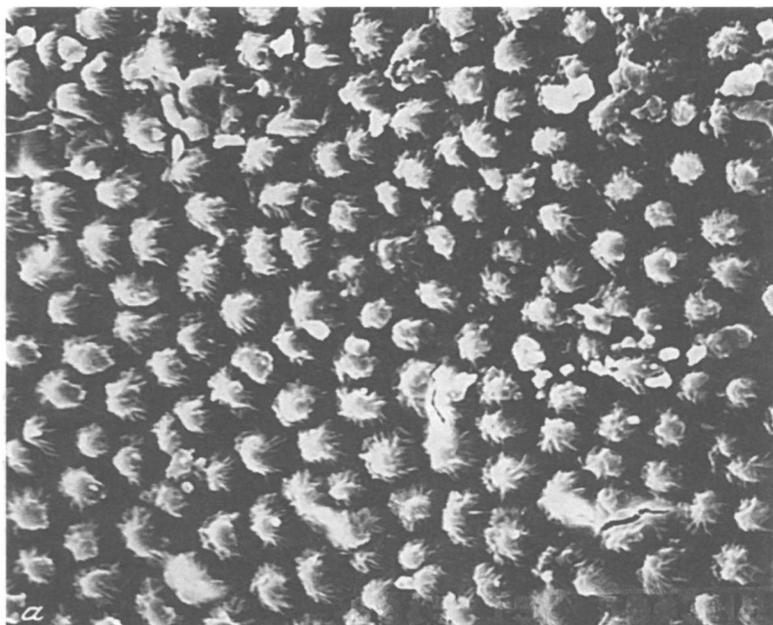


Рис. 2. *Vicia pisiformis*

a – поверхность семенной кожуры ($\times 2000$), *б* – скол ($\times 1500$), *в* – скол ($\times 300$), *г* – скол ($\times 1500$), *д* – скол ($\times 1500$), *е* – скол ($\times 10000$)

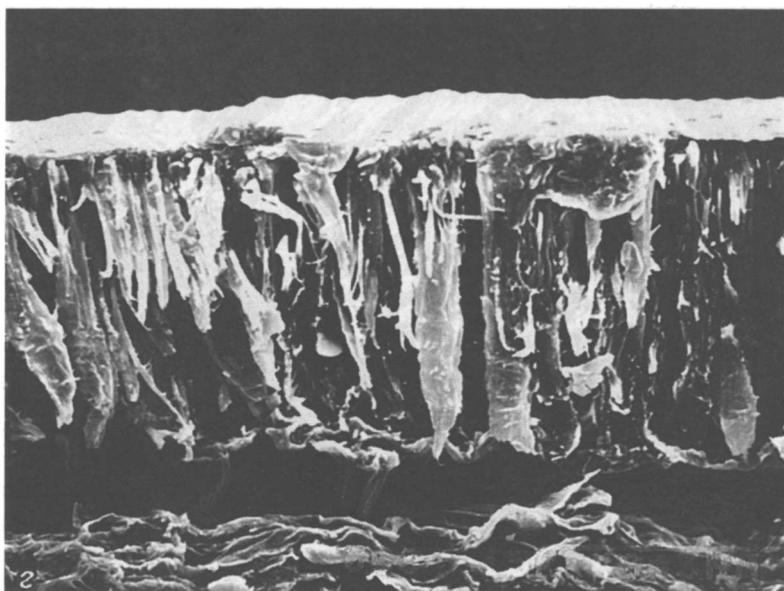
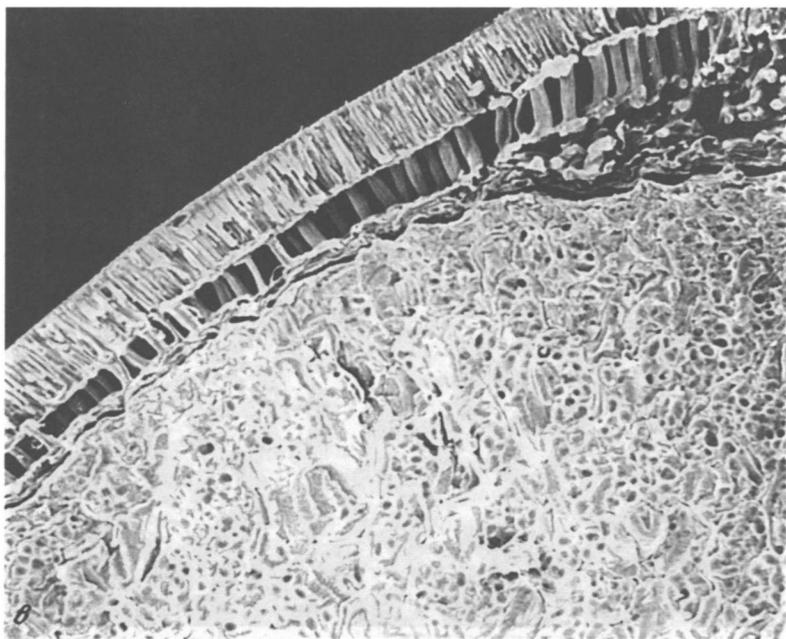


Рис. 2. (продолжение)

тегументальной паренхимы также варьирует по периметру семени, но в меньшей степени.

Таким образом, на примере *V. pisiformis* показано, что наибольшей изменчивости подвержена гиподерма, клетки которой значительно варьируют как по размерам, так и по форме (в отличие от клеток эпидермы).

На рис. 2 показаны результаты обмера толщины клеток эпидермы и гиподермы (в данном случае индекс равен $1/2$). Это среднее соотношение, которое получе-

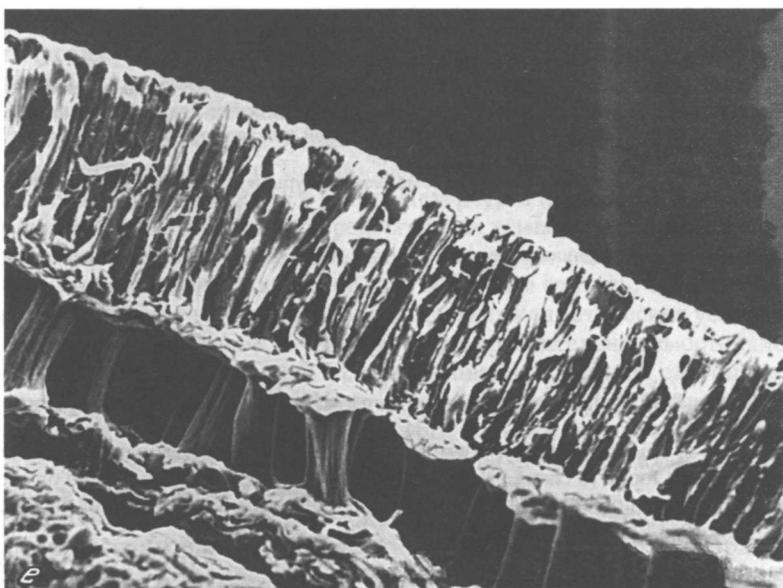
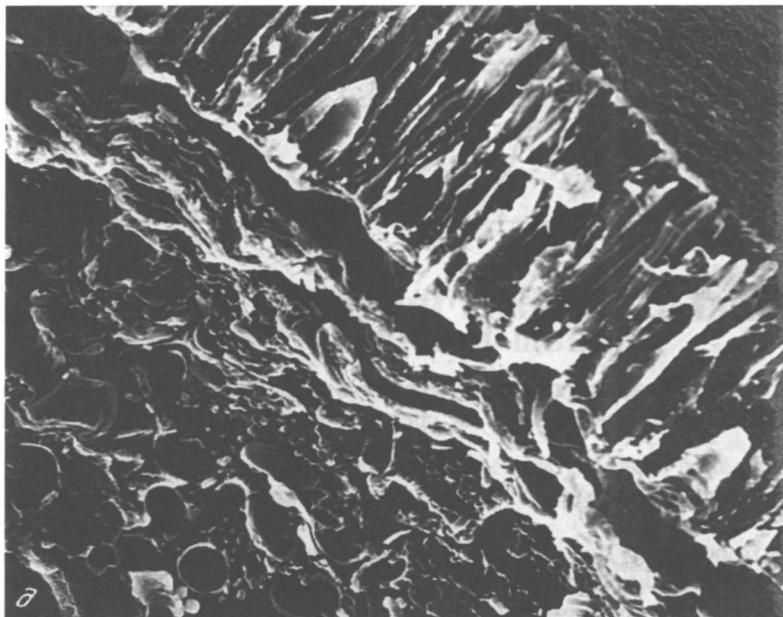


Рис. 2. (окончание)

но в результате обсчета многих точек высоты клеток эпидермы и гиподермы по периметру семени. При этом мы проводим измерения большого количества семян. Подобные же средние соотношения мы приводим в описании ультраструктуры семени и других видов. Естественно, что в наших работах по приведенным фотографиям нельзя проверить это соотношение, так как они чаще всего иллюстрируют форму клеток эпидермы и гиподермы, число их слоев, толщину стенок и другие анатомические особенности.

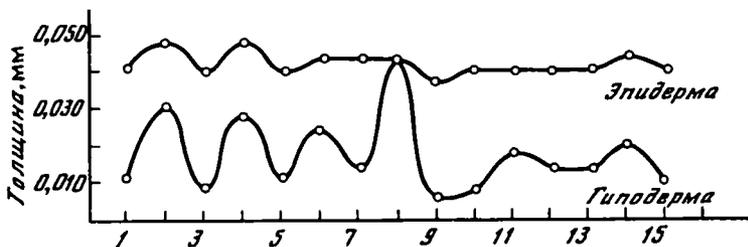


Рис. 3. Соотношение толщины слоев эпидермы и гиподермы в семенах вики горохоплодной (*Vicia pisiformis*)

Для точного анализа структур клеток эпидермы и гиподермы нужны полные фотографии срезов семян в их средней части, на которых четко видны все слои.

ЛИТЕРАТУРА

1. Corner E.Y.H. Leguminosae see // Phytomorphology. 1951. Vol. 1, N 1/2. P. 117–150.
2. Corner E.J.H. The seed of dicotyledons. L., 1976. 311 p.
3. Меликян А.П. О признаках примитивности и специализации в типах семенных покровов цветковых растений // Докл. АН АрмССР. 1972. Т. 55, № 4. С. 64.
4. Пономаренко С.Ф. Структурная эволюция семян бобовых (пор. Fabales Na): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск, 1986. 33 с.
5. Яковлева Г.П. Бобовые земного шара. Л.: Наука, 1991. 140 с.
6. Ворончихин В.В. Диагностика родов *Glucyptis* и *Meristotropis* при изучении семенной кожуры с помощью сканирующего электронного микроскопа // Бюл. Гл. ботан. сада. 1991. Вып. 161. С. 71–75.
7. Ворончихин В.В. Анатомия и ультраструктура семенной кожуры представителей рода *Vicia* // Там же. Вып. 160. С. 42–45.
8. Ворончихин В.В. Специализация структур семенной кожуры в представителей рода *Melilotus* // Там же. 1993. Вып. 167. С. 133–140.

Московский государственный университет
им. М.В. Ломоносова

Поступила в редакцию 20.04.98

SUMMARY

Voronchikhin V.V. Polymorphism of spermoderm cells in Vicia pisiformis L.

The thickness of epidermis and hypodermis cells in the various investigated genera in the family Leguminosae has been found to change along the perimeter of section and to depend on seed part. The article is supplied with a number of *V. pisiformis* photographs also characteristic for the most of species in the genus *Vicia*.

УДК 635.977.8(470.1/25+485)

ХВОЙНЫЕ В ОЗЕЛЕНЕНИИ СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ РОССИИ И СЕВЕРНОЙ ШВЕЦИИ

Н.Е. Булыгин, Г.А. Фирсов, К.Г. Тогерсен

Настоящую работу следует рассматривать как вторую часть ранее сделанного сравнения ассортимента лиственных деревьев и кустарников, используемых в озеленении двух соседних стран [1].

Данные по Северной Швеции собраны К.Г. Тогерсеном (куратором арборетума Норр) в течение 17 лет наблюдений и обследований дендрологических объектов. Обследование городов Северо-Западной России проводилось Н.Е. Булыгиным при участии Г.А. Фирсова в течение последних 20 лет.

Арборетум Норр и исследовательская станция Röbbäcksdalen, являющиеся центром дендрологических исследований Северной Швеции, расположены в г. Умео (63°50' с.ш., 20°07' в.д., 20 м над ур. моря). Территория относится к пятой из восьми поморологических зон Швеции (абсолютный минимум –38,2°, средняя продолжительность периода с температурой воздуха выше 5° – 163 сут). Санкт-Петербург является центром подобных исследований в Северо-Западной России. Сравнение метеоданных г. Умео (метеостанция аэропорта) и Санкт-Петербурга (метеостанция Информационный центр погоды) показывает, что среднегодовая температура воздуха в Умео на 2° ниже, при этом абсолютные минимальные температуры отличаются незначительно. Сравнение комплекса метеопоказателей дает основание считать, что интродукция древесных растений в Умео проходит при более жестких климатических условиях и более коротком вегетационном сезоне. Очевидно, не все сравнительно зимостойкие в Санкт-Петербурге виды перспективны для Северной Швеции. С другой стороны, все новые виды и культивары, устойчивые в Умео и окрестностях, представляют интерес для Санкт-Петербурга. Однако в Санкт-Петербурге большое влияние на результаты разведения хвойных оказывает отсутствие снежного покрова в отдельные теплые зимы, чего обычно не наблюдается в Северной Швеции.

Обширные исследования территории относятся к следующим флористическим районам по классификации С.Я. Соколова и О.А. Связевой [6]: Прибалтийский район – Калининград, Балтийск, Светлогорск, Зеленоградск; Ладого-Ильменский – Санкт-Петербург, Великие Луки, Псков, Новгород, Луга, Выборг, Тихвин, Череповец, Приозерск, Сортавала, Волхов; Аркто-Европейский – Мурманск; Карело-Лапландский – Петрозаводск; Волжско-Камский – Пермь.

Результаты сравнения ассортимента приводятся в таблице. Названия растений даются по [2–5].

Весь ассортимент включает 89 таксонов хвойных, которые относятся к 49 видам (1 гибрид), 11 родам, 3 семействам. Они делятся на три почти одинаковые по численности группы: 29 таксонов (33%) – общие для обеих стран, подавляющее большинство их составляют виды, а не культивары; 33 таксона (37%) представлено только в России (при этом 19 – только в Калининграде); 27 таксонов (30%) культивируются лишь в Северной Швеции, более половины из них – культивары.

*Сравнительный ассортимент хвойных в озеленении
Северо-Западной России и Северной Швеции*

Название растений	Северная Швеция	Северо-Западная Россия					
		Санкт-Петербург	Ладого-Ильменский район	Калининград	Петрозаводск	Мурманск	Пермь
<i>Abies alba</i> Mill.				E			
<i>A. amabilis</i> Forbes							
<i>A. balsamea</i> (L.) Mill. 'Nana'	E	E	E	E			
<i>A. concolor</i> (Gard.) Hoopes 'Violacea'	Or			E	E		
<i>A. fraseri</i> (Pursh) Poir			E				
<i>A. lasiocarpa</i> (Hook.) Nutt.	Or						
<i>A. sibirica</i> Ledeb.	Or	E	E		E		
<i>Chamaecyparis lawsoniana</i> (Murr.) Parl. 'Glauc'				E	E		
<i>Ch. nootkatensis</i> Spach.	E						
<i>Ch. pisifera</i> (Siebold et Zucc.) Endl. 'Filiformis'				E			
<i>Juniperus communis</i> L. 'Hibernica'	Or	E	E				
'Repanda'		E					
'Suecica'	E						
<i>J. horizontalis</i> Moench		E					
<i>J. sabina</i> L. 'Tamariscifolia'	E	E		E			E
<i>Larix decidua</i> Mill. 'Pendula'	E	E	E	E			
<i>L. gmelinii</i> (Rupr.) Rupr.		E	E				
<i>L. kaempferi</i> (Lam.) Carr. (<i>L. leptolepis</i> Endl.)	E			E			
<i>L. kamschatica</i> (Rupr.) Carr. (<i>L. gmelinii</i> Kuz. var. <i>japonica</i> Pilger)	E						
<i>L. laricina</i> K. Koch	E			E			
<i>L. marshlinsii</i> Coaz				E			
<i>L. sibirica</i> Ledeb.	III	III	Or	Or	E		
<i>Microbiota decussata</i> Kom.	E						
<i>Picea abies</i> (L.) Karst. 'Aurea'	E						
'Cruenta'	E						
'Nana'			E	E			
'Nidiformis'	E						
'Virgata'	E						
<i>P. engelmannii</i> (Parry) Engelm.	E	E		E			
<i>P. glauca</i> (Moench) Voss 'Conica'	E	E	E	E			
<i>P. mariana</i> (Mill.) E.S.P.	E						
<i>P. obovata</i> Ledeb.						E	E
<i>P. omoria</i> (Panch) Purkyn	E			E			
<i>P. pungens</i> Engelm. 'Argentea'	Or	E	E	E	E	E	E
'Aurea'		Or	E	Or	Or	E	E

Продолжение таблицы

Название растений	Северная Швеция	Северо-Западная Россия					
		Санкт-Петербург	Ладого-Ильменский район	Калининград	Петрозаводск	Мурманск	Пермь
'Glauca'	Or	Or	E	Or	E	E	E
'Glauca Globos'	E						
'Koster'	E						
'Thomsen'	E						
<i>P. purpurea</i> Masters	E						
<i>P. sitchensis</i> (Bong) Carr.	E						
<i>Pinus banksiana</i> Lamb.				E			
<i>P. cembra</i> L.	Ш		E	E			
<i>P. cantorta</i> Dougl. ex Loud. var. <i>latifolia</i> Engelm.	E						
<i>P. koraiensis</i> Siebold et Zucc.			E				
<i>P. mugo</i> Turra				E			
var. <i>punilio</i> (Haenke) Zenari	E	E	E	E			
<i>P. nigra</i> Arnold				E			
<i>P. pallasiana</i> D. Don.				E			
<i>P. peuce</i> Griseb.	E	E	E	E			
<i>P. pumila</i> Regel	E	E	E				
<i>P. sibirica</i> Du Tour	E	E	E	E	E	E	
<i>P. strobus</i> L.	E	E	E	E			
<i>P. sylvestris</i> L.	Ш	Or	Or	Or	E	E	E
<i>Pseudotsuga menziesii</i> (Mieb.) Franco	E	E		Or			
var. <i>caesia</i> (Beissn.) Franco	E			Or			
<i>Taxus baccata</i> L.			E	E			E
'Aurea'			E	E			
'Fastigiata'				E			
<i>T. cuspidata</i> Siebold et Zucc. ex Endl.	Or						
<i>T. x. media</i> Rehder							
'Farmer'	E						
'Hicksii'	E						
<i>Thuja koraiensis</i> Nakai	E						
<i>Th. occidentalis</i> L.	E	Or	Or	Or	E	Or	Or
'Abla'		E		E			
'Compacta'				E			
'Danica'	E						
'Ericoides'				E			
'Fastigiata'	E	E		E			
'Filiformis'			E	E			
'Globosa'		E		E			
'Holmstrup'	E						
'Lutea'				E			
'Recurvata'				E			
'Riversii'				E			
'Robusta'				E			
<i>Th. plicata</i> D. Don				Or			
<i>Tsuga canadensis</i> (L.) Carr.			E	E			
<i>T. mertensiana</i> Carr.	E						

Примечание. E – единично; Or – ограниченно; Ш – широко.

Всего в озеленении Северной Швеции выявлен 51 таксон (37 видов). 62 таксона (36 видов) представлено в России, в том числе на территории, агроклиматически соответствующей Северной Швеции (без Калининграда) – 38 таксонов (25 видов), т.е., если не учитывать Калининград, ассортимент хвойных, используемых в озеленении Северо-Западной России, несколько беднее, чем в Швеции, которая превосходит ее как по числу видов, так и культиваров.

В России наибольшее число видов и культиваров представлено в Калининграде (52), за ним следует Санкт-Петербург (28). В других городах это число варьирует в пределах 9–11, кроме Карельского перешейка, который мало уступает Санкт-Петербургу (23). Следует учитывать, что Санкт-Петербург является крупным промышленным городом, где разведение хвойных затруднено, так как многие из них недостаточно газо- и дымоустойчивы. В целом по Северо-Западу России большинство хвойных (прежде всего культиваров) представлено наибольшим числом особей преимущественно в Калининграде и Санкт-Петербурге.

Главное различие в ассортименте хвойных, как и среди лиственных пород [1], проявляется в более активном использовании культиваров в Швеции по сравнению с Россией. В России не представлен род *Microbiota* и такие виды, как *Abies amabilis*, *A. lasiocarpa*, *Chamaecyparis nootkatensis*. В Швеции, с другой стороны, отсутствуют такие виды, как *Larix gmelinii*, *Picea obovata*, *Pinus koraiensis* и некоторые культивары. Самые богатые рода в России – *Pinus* (11 видов), *Picea* (6), *Abies* и *Larix* (5). В Швеции это также *Pinus* (9 видов), *Picea* (8), *Abies* (6), *Larix* (5). *Pinus cembra* – самый популярный из всех разводимых в Швеции хвойных экзотов. На втором месте следует *Larix sibirica*, которая привнесена в лесное хозяйство Швеции в конце XIX в. В России вместо *Pinus cembra*, которая исключительно редка, разводится *Pinus sibirica*, однако далеко не в таких же масштабах, хотя перспективам ее разведения здесь посвящена обширная литература [7]. А вот *Larix sibirica* из всех хвойных экзотов в России на первом месте, шире используется *Thuja occidentalis* и, наоборот, заметно слабее – *Pinus mugo*. Ряд пород в обеих странах представлен викарными, замещающими видами. Так, в Швеции вместо *Taxus baccata* используется *Taxus cuspidata*, который следовало бы внедрить и в озеленение городов Северо-Западной России.

Ассортимент обеих стран включает в себя прежде всего виды местной флоры (*Pinus sylvestris*, *Picea abies*, *Juniperus communis*), а также виды, давно известные в культуре и широко распространенные в странах умеренного климата (*Picea pungens*, *Thuja occidentalis*, *Abies sibirica*). Лишь в редких случаях виды, широко распространенные в озеленении одной страны, отсутствуют в другой. В Швеции к видам широкого и ограниченного использования можно отнести *Abies concolor*, *A. sibirica*, *Juniperus communis*, *Larix sibirica*, *Picea abies*, *P. pungens*, *Pinus cembra*, *P. sylvestris*, *Taxus cuspidata*, в России – *Larix sibirica*, *Picea abies*, *P. pungens*, *Pinus sylvestris*, *Thuja occidentalis*. В обеих странах из большого таксономического разнообразия хвойных, испытанных в арборетумах и ботанических садах, в массовый ассортимент для озеленения попали лишь некоторые виды.

Аборигенные *Pinus sylvestris*, *Picea abies* и *Juniperus communis* в Швеции часто сохранялись на территории, отведенной под строительство. Эти же виды являются аборигенными и для окрестностей Санкт-Петербурга и всего Ладого-Ильменского района. Для Прибалтийского флористического района местным является также *Taxus baccata*, для Карело-Лапландского – *Picea obovata*, *Juniperus sibirica*, для Аркто-Европейского – *Juniperus sibirica*, для Волжско-Камского – *Larix sibirica*, *Abies sibirica*, *Pinus sibirica*. Из местных видов на первом месте по использованию стоит *Pinus sylvestris*, за которой следует *Picea abies*. Такие виды, как *Picea obovata*, *Juniperus sibirica*, *Abies sibirica*, не всегда используются в озеленении даже в пределах естественных ареалов.

Анализ географического происхождения видов озеленительного ассортимента обеих стран показал, что 35% из них можно считать европейскими (если хотя бы часть ареала заходит в Европу), 45% – из Америки и 18% – с Дальнего Востока и из Сибири

и лишь *Picea purpurea* – из Юго-Западного Китая. В России 44% видов относятся к флоре бывшего СССР, в Швеции их соотношение несколько меньше (38%) за счет американских видов (*Picea sitchensis*, *Pinus contorta*, *Abies amabilis*, *Tsuga mertensiana*). Однако при этом некоторые виды флоры России отсутствуют в озеленении ее Северо-Западного региона, но культивируются в Швеции (*Larix kamtschatica*, *Microbiota decussata*, *Taxus cuspidata*). Такие виды российской флоры, как *Abies holophylla*, *Larix sibirica*, *L. gmelinii*, *Picea obovata*, *P. schrenkiana*, были впервые введены в культуру Императорским Санкт-Петербургским ботаническим садом и отсюда распространялись в Западную Европу и по всему миру [8]. Интересным видом является *Picea purpurea* из Китая. На Северо-Западе России она отсутствует даже в арборетумах. Но в ботаническом саду Ботанического института РАН в Санкт-Петербурге имеется близкий вид *P. likiangensis*, вполне зимостойкий даже в суровые зимы. Очевидно, эти два вида заслуживают здесь более широких интродукционных испытаний.

Подавляющее большинство используемых в озеленении России и Швеции видов (88%) представляют у себя на родине крупные деревья, важнейшие лесообразующие породы на огромных пространствах Северного полушария. Только 6 видов, или 12%, принимают у нас кустарниковую форму роста (*Juniperus communis*, *J. horizontalis*, *J. sabina*, *Microbiota decussata*, *Pinus mugo*, *P. pumila*). Большинство растений в культуре не достигает размеров, которые они имеют в природе, из-за молодого возраста, а некоторые – из-за обмерзания. Например, в Швеции *Tsuga mertensiana* часто растет красивым раскидистым кустом, тогда как в природе это дерево до 30 (а иногда до 50) м высоты.

В Швеции бум современной урбанизации начался примерно 40 лет назад. И древесные породы здесь можно разделить по возрасту на две категории: более молодые – до 40 лет и более старые – старше 40 лет. Многие особняки и многоэтажные дома были построены на бывшей лесной территории. В прибрежных областях целые фермы, сады, поля, рощи были отданы под застройку. Часто живописные старые деревья аборигенных сосны и ели были сохранены. Некоторые фермеры еще с прошлого века сажали экзоты среди местных деревьев вокруг своих домов.

В Северо-Западной России *Larix sibirica* представлена наиболее старыми деревьями. Так, в известной Линдуловской роще под Санкт-Петербургом возраст деревьев составляет 258 лет (с 1738 г.). В парке Ботанического института РАН лиственница сибирская посажена в 1820-х годах; примерно того же возраста лиственница и в арборетуме Лесотехнической академии. Однако большинство видов и культиваров, представленных в озеленении Северо-Запада России, – это послевоенные посадки.

Для расширения ассортимента, вероятно, наиболее перспективные хвойные как для России, так и Швеции следует искать во флоре Дальнего Востока (Россия, Корея, Япония, Северный Китай) и Северной Америки. Это прежде всего такие виды, как *Larix olgensis*, *L. cajanderi*, *Picea glehnii*, *Pinus densiflora*, *Juniperus sargentii*, *Abies semenovii*, виды *Juniperus*.

Лишь небольшое число хвойных из Центрального Китая, очевидно, может быть пригодно по своей зимостойкости для нашего региона. Однако эта флора представляется перспективным источником интродукции новых видов. Длительный мониторинг показывает, что многие виды флоры Китая, которые в прошлом вымерзли, в настоящее время в связи с потеплением климата могут культивироваться в открытом грунте нашего региона. Нужно тщательно изучить ассортимент хвойных, который используется в соседних Финляндии и Норвегии в аналогичных агроклиматических зонах. В Северо-Западной России, в противоположность Швеции, намечилось увеличение спроса на хвойные, особенно на крупномерные (*Thuja occidentalis*, *Picea pungens*), кустарниковые (*Juniperus*, *Chamaecyparis*), низкорослые сосны (*Pinus pumila*, *P. mugo*) для альпийских садов. Такая тенденция имеет место в связи с приобретением земли в частную собственность, развитием фермерских хозяйств, строительством дач и коттеджей вокруг крупных городов.

В лесных культурах Северо-Запада России представлены *Larix sibirica*, *Pinus sibirica*, *P. peuce*, *Larix gmelinii*, *L. decidua*, *Abies sibirica*, *Pseudotsuga menziesii*, *Pinus contorta* var. *murrayana* [9]. При этом 90% площади занимают культуры *Larix sibirica*. За ней следует *Pinus sibirica*, остальные виды представлены очень редко. *Larix sibirica* – одна из немногих пород, которая может здесь конкурировать с местными сосной и елью с целью выращивания для получения деловой древесины. Дополнительно для лесного хозяйства можно рекомендовать *Pinus pumila* как ценную орехоплодную и почвозащитную породу в качестве подлеска в культурах лиственницы.

Практика озеленения прежде всего основана культивирование тех видов, которые отличаются наибольшей зимостойкостью, газоымоустойчивостью, нетребовательностью к почвенным условиям, устойчивостью к болезням и вредителям.

Имеется ряд перспективных хвойных в дендрокolleкциях Санкт-Петербурга. Эти виды пока еще не используются ни в озеленении, ни в лесном хозяйстве, однако они могут представлять интерес для обеих стран. Это, например, *Abies arizonica*, *A. holophylla*, *Picea koraiensis*, *P. hondoensis*, *Microbiota decussata*, *Chamaecyparis pootkatensis*. Очень важно также учитывать внутривидовую экологическую неоднородность и отбирать наиболее зимостойкие экотипы.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Firsov G.A., Buligin N.E., Thögerson C.G.* A comparison of the assortment of broad-leaved trees and shrubs used in city planting in NW. Russia and NE. Sweden. Umea, 1994. 25 p. (Röbäcksdalen Meddelar; Rapp. 2).
2. *Черепанов С.К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с.
3. *Черепанов С.К.* Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб.: Мир и семья-95, 1995. 990 с.
4. *Krüssman G.* Handbuch der Nadelgehölze. В.: Hamburg, 1970–1971. Lfg. 1/8. 366 S.
5. *Rehder A.* Manual of cultivated trees and shrubs hardy in North America. N.Y.: Macmillan, 1949. 996 p.
6. *Соколов С.Я., Связева О.А.* География древесных растений СССР. М.: Наука, 1965. 265 с.
7. *Игнатенко М.М.* *Pinus sibirica* (Pinaceae) в окрестностях Ленинграда // Ботан. журн. 1984. Т. 69, № 2. С. 196–202.
8. *Липский В.И., Мейсснер К.К.* Перечень растений, распространенных в культуре Императорским Санкт-Петербургским ботаническим садом // Императорский Санкт-Петербургский ботанический сад за 200 лет его существования (1713–1913). Пг., 1915. Ч. 3. С. 537–560.
9. *Булыгин Н.Е., Фирсов Г.А., Комарова В.Н.* Основные результаты и перспективы дальнейшей интродукции хвойных на Северо-Западе России. Л.: Ленингр. лесотехн. акад., 1989. 142 с. Деп. в ВИНТИ, № 3983-В 89.

Санкт-Петербургская лесотехническая академия,
Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН,
Санкт-Петербург, Arboretum Paludosum, Silkeborg, Denmark

Поступила в редакцию 16.02.98

SUMMARY

Bulygin N.E., Firsov G.A., Togersen K.G. Conifers in planting of greenery in North-West Russia and North Sweden

89 coniferous plant taxa attributed to 49 species, 11 genera and 3 families have been recorded, only 33% of total number being common for both countries. 51 taxa (37 species) have been cultivated in Sweden and 62 taxa (36 species) in Russia, 38 taxa (25 species) being cultivated on the territory approximately corresponded to the territory of North Sweden (without Kaliningrad). The main difference in assortments lies in the fact that cultivars have been spread wider in Sweden greenery than in Russian one. The resemblance of assortments consists in using indigenous plant species and species cultivated everywhere and for a long time. The analysis of geographical provenance of species has been given. The prospects of assortment improvement in both countries have been ascertained to consist in cultivation new plant taxa of Far East and North America flora and in mutual plant species exchange between Sweden and Russia.

ИНТРОДУКЦИЯ ГЛАДИОЛУСА ГИБРИДНОГО (GLADIOLUS × HYBRIDUS HORT.) В ГБС РАН ЗА 50 ЛЕТ

И.В. Васильева, С.О. Герасимов

Гладиолусы можно отнести к сравнительно молодым декоративным культурам. Селекционная работа с африканскими видами рода гладиолус (*Gladiolus* L.), ставшими родоначальниками культурных гладиолусов, началась с первой половины XIX в. и быстро приняла широчайший размах. Число созданных сортов огромно, по некоторым данным, оно превышает 30 тыс. [1], в культуре же на сегодняшний день широко распространено 5–7 тыс. сортов [2]. Таким образом, гладиолусы стали наряду с розами и гвоздикой одной из ведущих промышленных декоративных культур.

До 60-х годов XX в. наиболее активная селекционная работа с гладиолусами велась в Европе (Голландия, Франция, Бельгия, Англия). В дальнейшем центр селекционных работ переместился в Америку. В настоящее время лидерами в мировой селекции гладиолусов являются крупные специализированные фирмы США и Канады. Сорты этих фирм составляют основу декоративного ассортимента.

В нашей стране первые работы с гладиолусом были начаты в 1926 г. профессором Н.Д. Костецким в Сухумском ботаническом саду, затем, несколько позднее, Г.Д. Непорожным [3] на Воронежской областной плодово-ягодной опытной станции. Однако наиболее широкое распространение гладиолусы получили после Великой Отечественной войны. Культура быстро стала популярной, вошла в промышленный ассортимент, а с 1953 г. включена в реестр культур, проходящих государственные испытания. В 1970–1980-е годы гладиолусы у нас в стране переживают период расцвета. Они занимают 3-е место среди цветочных культур, выращиваемых на срезку. Развертывается активная селекционная работа [4–6].

Со второй половины 1980-х годов значение гладиолусов в промышленном цветоводстве начинает снижаться. Их выращивание перестает быть рентабельным, и к настоящему времени гладиолус в России стал любительской культурой.

Таким образом, почти за 50 лет культура гладиолуса у нас в стране пережила стремительный взлет, расцвет и вошла в период упадка. Похожая картина прослеживается и в динамике крупных коллекций гладиолусов, собранных ранее в ботанических садах, объем их резко сократился.

Одна из причин сложившейся ситуации очевидна: гибридные гладиолусы принадлежат к числу культур, требующих высокого уровня агротехники и их выращивание связано с существенными материальными затратами. В нынешних экономических условиях соблюдение всех требований агротехники сильно затруднено. В результате в коллекциях прослеживается четкая тенденция: вначале сокращается количество экземпляров в сортообразце, а затем сорт полностью выпадает.

Коллекция гладиолусов ГБС РАН (ГБС АН СССР) существует с 1948 г. Главной ее целью было наиболее полное отражение существующего разнообразия сортов для их изучения, оценки и отбора лучших для промышленного ассортимента.

Выверенный список сортов гладиолуса гибридного, поступивших в коллекцию с 1948 г., был составлен по журналам регистрации и картотеке, он включает 2530 наименований. Динамика изменений объема коллекции отражена на рис. 1. Как видно, на протяжении первых 20 лет шло постепенное, не всегда равномерное нарастание объема коллекции примерно до 450 сортов. В это время поступление новых образцов было нерегулярным. Основу коллекции заложили поступления

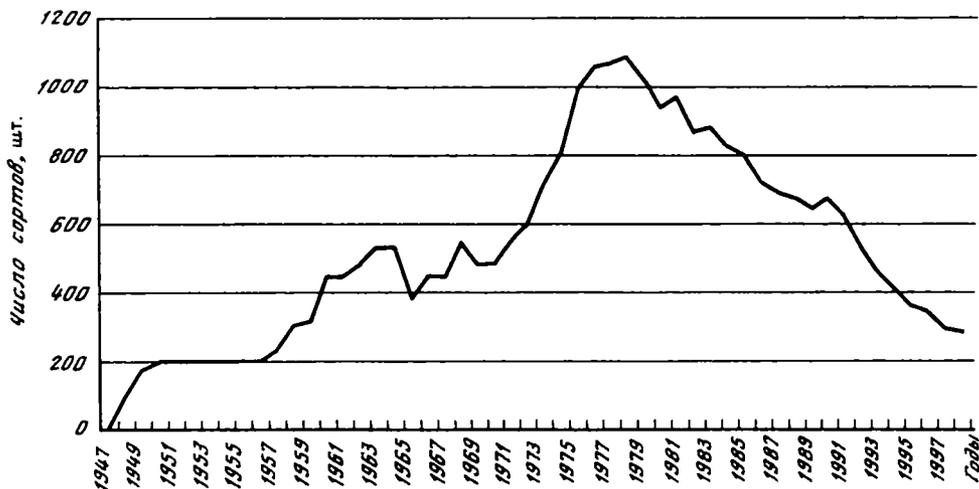


Рис. 1. Динамика изменения объема коллекции сортов гладиолуса в ГБС РАН

1948–1950-х годов из Германии. С 1950 по 1956 г. поступлений вообще не было. В первые 10–15 лет формирование коллекции шло в определенной степени стихийно. В результате один и тот же сорт поступал в коллекцию несколько раз.

До 1960 г. материал поступал исключительно от европейских фирм (из Германии, Голландии, Франции, Румынии, Англии), с 1962 по 1984 г. – из Европы, Америки, Индии.

К середине 1950-х годов коллекция насчитывала уже около 200 сортов, к середине 1960-х – около 400. Основу коллекции в тот период составляли сорта европейской селекции (главным образом, голландской и немецкой), что соответствовало ведущей роли этих стран в селекции гладиолусов на тот период.

В последующем, за короткий период (менее чем за 10 лет), объем коллекции возрос более чем в 2 раза, достигнув в 1975–1979 гг. 1000 сортов. К тому моменту наша коллекция являлась крупнейшей в СССР после коллекции БИНа, однако не дублировала ее. В БИНе были широко представлены старые зарубежные сорта, а также сорта отечественной селекции. У нас же в 1970–1980-е годы была наиболее полная в стране коллекция современных зарубежных сортов.

До середины 1970-х годов число ежегодно поступающих сортов нарастает (рис. 2), наиболее крупные партии получены в 1973 г. (150 сортов) и 1975 г. (почти 200 сортов). В результате за короткий период с 1970 по 1978 г. объем коллекции увеличивается более чем в 2 раза. Далее численность ежегодных поступлений несколько уменьшается, но сохраняется их регулярность. Именно регулярность поступлений позволяет вести более продуманное, спланированное формирование коллекции. На основе систематической работы с каталогами и отбираются именно те сорта, которые представляют наибольший интерес и могут заполнить пробелы в коллекции – т.е. сорта редких окрасок (например, зеленые, синие, коричневые), перспективных групп (так, в начале 1970-х годов у нас была собрана большая коллекция миниатюрных и мелкоцветных сортов), выписываются сорта, несущие особо ценные или новые признаки – с плотной текстурой долей околоцветника, сильной гофрировкой и складчатостью, с многоцветковыми соцветиями и т.д.

Начиная с 1971 г., поступления новых сортов становятся регулярными, практически ежегодными. Причем с 1966 г. все поступления идут от американских фирм (из США и Канады), поскольку, как уже отмечалось, центр селекционных работ постепенно переместился в Америку. Европейские фирмы выпускают все меньше

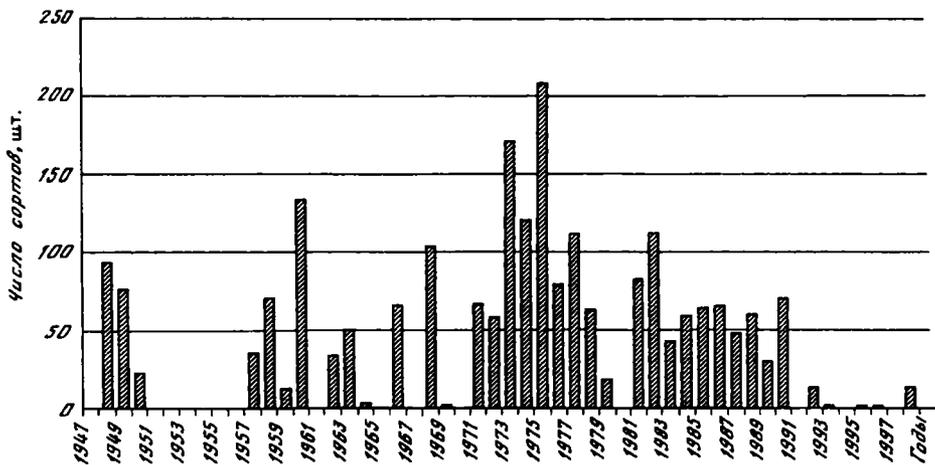


Рис. 2. Поступление новых образцов гладиолуса в коллекцию ГБС РАН

новых сортов, а уже существующие европейские сорта к тому времени были достаточно полно представлены в нашей коллекции.

Позднее, начиная с 1980-х годов, объем коллекции постепенно уменьшался и к 1998 г. он составил 283 сорта.

С начала 1990-х годов, с сокращением финансирования, прекращаются регулярные поступления новых сортов. Пополнение коллекции сводится до незначительных объемов и часто носит случайный характер. Источник новых сортов для нас сегодня – либо обмен с владельцами частных коллекций, либо безвозмездная передача сортов отечественными селекционерами. Так, А.Н. Громов в 1988 и 1998 гг. передал нам около 20 своих сортов.

Как уже отмечалось, изменение объема коллекции зависит как от поступления, так и от выпادا из коллекции каких-то образцов (рис. 3).

Причинами таких выпадов могут быть гибель сортов, выбраковка сортов из-за неудовлетворительных декоративных или хозяйственно-биологических качеств и, наконец, хищения.

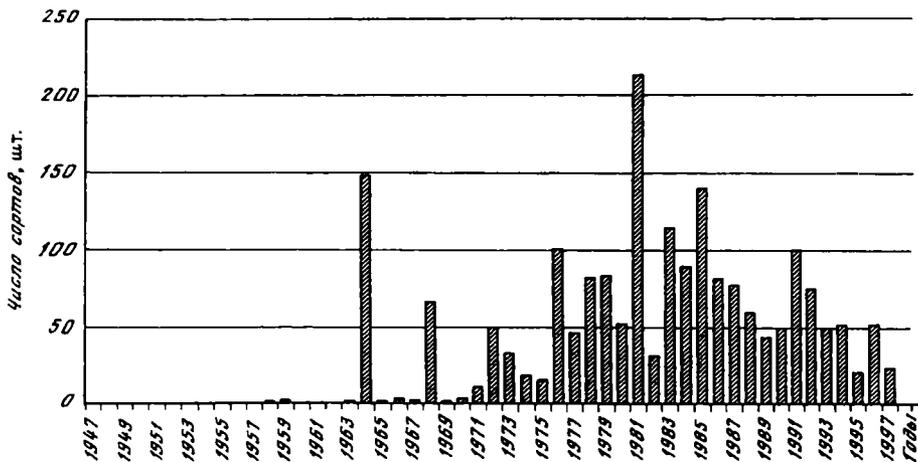


Рис. 3. Выпад образцов гладиолуса из коллекции ГБС РАН

Большая часть сортов выбыла из коллекции в результате гибели растений от болезней, вредителей и неблагоприятных погодных условий. Если за 50 лет из коллекции ушло около 2200 сортов, то в результате плановых выбраровок их было исключено всего около 450. Точный объем выбраровок указать сложно, так как до 1968 г. просто отмечалось, что сорт выбыл, без указания причины. Плановые выбраковки осуществлялись по результатам сортооценки, проводившейся комиссией отдела.

Первый крупный выпад сортов из коллекции отмечен в 1964 г. Причем коллекция уменьшилась сразу более чем на 120 сортов. Вероятнее всего, в этом году была проведена инвентаризация и указанная цифра представляет собой сумму выбраровок и выпадов за весь предыдущий период. Более точных сведений не сохранилось. Аналогичное сокращение коллекции произошло в 1968 г. (более 50 сортов).

После 1970 г. (в 1972, 1978, 1981, 1985 гг.) на коллекции проводились плановые выбраковки малодекоративных, устаревших, подверженных заболеваниям и плохо приспособленных к нашим условиям сортов. В этот период велись активные работы по интродукционному сортоизучению и сортооценке с целью выявления лучших сортов для включения в промышленный ассортимент, эта работа предусматривала своеобразный конвейер: сорт поступил в коллекцию, изучен в соответствии с разработанной методикой, оценен комиссией, далее или рекомендован и передан в промышленное размножение, или исключен как неперспективный. На место изученного сорта поступает новый. В коллекции оставляют лишь наиболее ценные, эталонные или контрольные сорта.

Кроме того, постоянный приток новинок, происходивший в этот период, вызвал необходимость некоторого искусственного сдерживания роста коллекции, так как возможности по ее содержанию были ограничены. Это также стимулировало проведение выбраровок. Однако, как уже отмечалось, общее число выбракованных сортов относительно невелико – около 450. В целом в 1970-е, 1980-е годы на фоне активного притока новых сортов идет столь же активная убыль сортов по разным причинам. В результате происходит постепенная смена ассортимента, в коллекции начинают преобладать современные американские сорта.

К середине 1980-х годов необходимость в искусственном сдерживании роста коллекции отпала. Плановые выбраковки практически уже не проводились, соответственно снижается и общий объем ухода сортов из коллекции. Однако из-за постепенного уменьшения, а затем практически полного прекращения притока новых сортов в балансе начинает преобладать “естественная” убыль сортов. Началось нежелательное уменьшение объема коллекции, продолжающееся до сих пор.

Существует мнение, что смена ассортимента гладиолусов, происшедшая повсеместно, сыграла негативную роль, поскольку сорта европейской селекции якобы обладали большой жизнеспособностью, многие были подвержены заболеваниям. Современные сорта американской селекции, безусловно, более декоративны. Они отличаются от старых европейских рядом признаков, в том числе более плотной текстурой долей околоцветника, наличием сильной гофрированности и складчатости, большим числом цветков в соцветии и т.д.

Что же касается таких хозяйственно ценных качеств, как продуктивность вегетативного размножения и устойчивость к заболеваниям и вредителям, то здесь, как показывают наши наблюдения [7], существенной разницы между американскими и европейскими сортами не обнаружилось.

Выпад гладиолусов из-за болезней и вредителей стабильно держится на довольно высоком уровне. За период наших наблюдений, с середины 1970-х годов, выпад растений в грунте ежегодно составлял около 10–12%, выпад клубнелуковиц в хранении – от 20 до 40%. На наш взгляд эти цифры не являются для гладиолусов очень высокими. Из литературы [8] известно, что во время вспышек различных заболеваний на крупных плантациях гладиолусов выпад нередко достигает 60%. На-

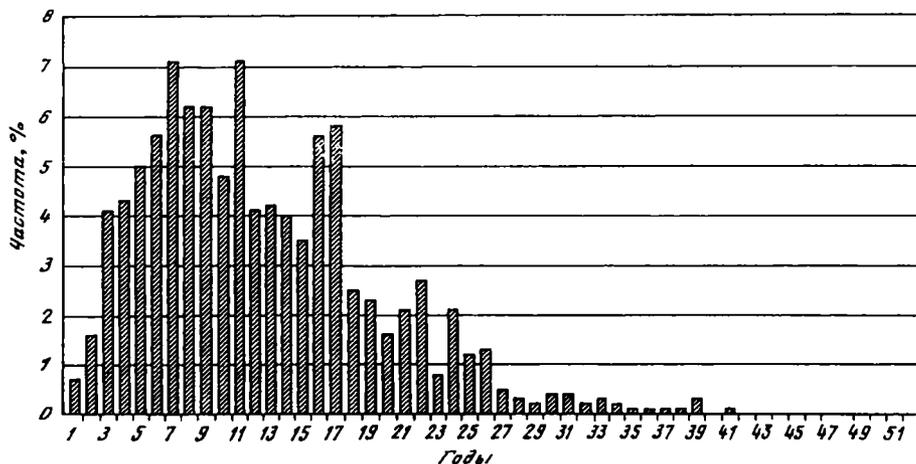


Рис. 4. Распределение сортов гладиолуса по продолжительности жизни (с года создания сорта) в коллекции ГБС РАН (Тср = 16)

иболее распространенные заболевания в наших условиях – фузариоз, строматиниоз, бактериальная парша, вирусные мозаики.

Говоря о выпадах сортов, необходимо вспомнить, что сорт гладиолуса гибридного представляет собой клон, полученный вегетативным размножением одного исходного материнского растения. Как показано в работах И.И. Андреевой и др. [9, 10], клон гладиолуса гибридного подвержен старению и продолжительность его жизни ограничена в среднем примерно двадцатью годами. У стареющих сортов проявляются признаки деградации, снижаются декоративные качества, возрастает подверженность заболеваниям. В результате сорт гибнет.

Анализ возрастного состава всей совокупности сортов (с момента выведения до ухода из коллекции) показал, что продолжительность их жизни в нашей коллекции изменяется в пределах от 1 до 57 лет и в среднем составляет 16 лет (рис. 4). При этом выделилась группа сортов, проживших намного больше среднего срока. Возраст 118 сортов к моменту ухода из коллекции достиг 30 лет и выше, 25 из них – 40 лет и выше. Самыми старыми в наших условиях были сорта: Pelegrina – 57 лет, Burma – 54 года, Marschal Montgomery – 48 лет. До сих пор в коллекции содержатся и неплохо себя чувствуют сорта: Life Flame, Winston Churchill, Pink Fragrance, Ares, Bengalen, возраст которых с момента выведения достиг 45–47 лет.

В группу старожиллов вошли сорта как европейские, так и наиболее старые американские. Таким образом, европейские сорта не оказались жизнеспособней американских.

На конец 1998 г. коллекция гладиолусов ГБС РАН включала 279 сортов. Из них: 207 – американской, 22 – европейской, 50 – отечественной селекции.

Возраст сортов – от 1 до 47 лет с года выведения. Большая часть коллекции (84%) – сорта в возрасте 10–30 лет; 44% сортов старше 20 лет, что в целом свидетельствует о старении коллекции. В то же время наиболее старые сорта представляют особый интерес. У нас сохранилось 52 сорта в возрасте от 25 до 47 лет.

В целом же основу коллекции составляют сорта американской селекции конца 1960-х–конца 1980-х годов.

В коллекции представлены все группы сортов по срокам цветения и по размерам цветка. Сильно сократилась коллекция мелкоцветных и миниатюрных сортов (в 1970-е годы их было около 200, сейчас – 21). Существенно обеднели группы редких окрасок – зеленых, синих, дымчато-коринневых.

В то же время существенно возросла доля отечественных сортов. Современные жесткие условия стали своеобразным “провокационным фоном”, на котором выживают сильнейшие. Видимо, перспективы дальнейшей жизни нашей коллекции следует связывать с увеличением доли отечественных сортов.

Мы предполагаем продолжить систематизацию и анализ материала, накопленного за прошедшие годы, в частности более детально изучить возрастной состав коллекции, родословную наиболее интересных и наиболее старых сортов и ряд других вопросов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Матвеева Т.С. Полиплоидные декоративные растения. Л.: Наука, 1980. 300 с.
2. Тамберг Т.Г. Происхождение и селекция культурного гладиолуса // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1972. Т. 46, вып. 2. С. 243–269.
3. Непорожный Г.Д. Гладиолус. М.: Сельхозгиз, 1950. 165 с.
4. Громов А.Н. Некоторые вопросы биологии и селекции гладиолуса (*Gladiolus hybridus hort*): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Минск, 1974. 28 с.
5. Дрягина И.В. Формы гладиолусов, выведенные в результате обработки химическими мутагенами // Вестн. МГУ. Сер. 4, Биология, почвоведение. 1975. № 2. С. 57–61.
6. Тамберг Т.Г. Гладиолус: Биология, исходный материал и селекция: Автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук. Л., 1977. 32 с.
7. Васильева И.В. Коэффициент размножения клубнепочками сортов гладиолуса гибридного разных лет селекции // Цветоводство – сегодня и завтра. М., 1998. С. 53–54.
8. Geelhaar H., Tornier I. Die Gladiole: Kultur, Zuchtung, Pflanzenschutz. В.: Dt. Landwirtschaftsverlag, 1967. 174 s.
9. Андреева И.И. К проблеме вырождения растений на примере *Gladiolus × hybridus hort*: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1984. 47 с.
10. Андреева И.И. Старение клонов и продуктивность гладиолуса гибридного // Интенсификация возделывания полевых культур и морфологические основы устойчивости растений. М., 1987. С. 63–70.

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

Поступила в редакцию 07.06.99

SUMMARY

Vasilyeva I.V., Gerasimov S.O. Introduction of *Gladiolus × hybridus hort*. in the Main Botanic Garden RAS for 50 years

The data on dynamics of collection composition have been adduced since 1948. The provence of plant material, the causes of plant mortality and the duration of gladiolus variety life have been analysed.

УДК 577.1:582.542.1

БИОХИМИЧЕСКАЯ ЭВОЛЮЦИЯ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА TRITICUM L.

С.М. Соколова, А.П. Вышкова

В состав рода *Triticum* L. входит основная хлебная культура – пшеница. Она возделывается от северных полярных районов до южных пределов пяти континентов. Пшеница представляет собой основной продукт питания для 1 млрд человек, или примерно для 35% населения земного шара [1]. Удельный вес пшеницы в питании населения варьирует в различных географических областях. По площадям посевов и получаемой с них продукции пшеница превосходит любую другую зерновую культуру.

В нашей работе мы попытались рассмотреть вопросы биохимической эволюции видов пшеницы с позиций исследования фракционного состава белков зерна и коэффициента эволюционной подвинутости. Многолетними исследованиями лаборатории физиологии и биохимии растений ГБС была установлена связь между эволюционной подвинутостью растений и фракционным составом белков семян. Филогенетически молодым растениям свойственны легкорастворимые белки, тогда как у филогенетически древних форм в белковом комплексе преобладают высокомолекулярные труднорастворимые глютелины и неэкстрагируемый остаток, что, по мнению А.В. Благовещенского [2], связано с изменением энергетики белковых молекул.

Отношение суммы легкорастворимых белков (альбуминов, глобулинов и проламинов) к глютелинам и неэкстрагируемому остатку называется коэффициентом эволюционной подвинутости (A_e).

Фракционирование белков проводили по методу Осборна с некоторой модификацией, принятой в нашей лаборатории. Размолотые и обработанные эфиром семена (в трехкратной повторности) последовательно экстрагировали 10% NaCl, 70% спиртом, 0,2 и 2% щелочью – для выделения солерастворимых белков, проламинов и глютелинов. Альбумины отделяли от глобулинов с помощью диализа. Фракции сжигали, а затем проводили отгон аммиака на приборе “Кьельтек Ауто–1030”. Образцы эфиопской пшеницы были собраны нами из разных мест обитания.

Род *Triticum* состоит из двух подродов: *Boeiticum* Migusch. et Dorof и *Triticum* L. Виды этих подродов являются одно-, дву- и трехгеномными. В природе известно четыре вида пшеницы двух уровней пloidности – однозернянки и полбы (с 4 геномами – A^c , A^b , V и G). У первичного гексаплоида к геномам культурной тетраплоидной пшеницы присоединен геном D [3–5].

В малодифференцированной группе диплоидной пшеницы секции *urartu* Dorof. et Filat. исследовали *Tr. urartu* Thum. ex Gandil. и *Tr. boeiticum* Boiss. (табл. 1). В их белковом комплексе преобладают спирторастворимые белки проламины (32,7 и 29,5% соответственно). По сравнению с тетраплоидными и гексаплоидными пшеницами они имеют в белковом комплексе существенно меньше альбуминов и глобулинов (14,75–17,10%). Для этих видов пшеницы характерно высокое содержание белка – до 32%. Суммарное содержание трудноизвлекаемых белков (неэкстрагируемого азота остатка) и трудноизвлекаемых щелочью глютелинов значительно выше у пшеницы Урарту (33,05%) по сравнению со всеми исследуемыми видами пшеницы. От-

Таблица 1
 Фракционный состав белков семян видов рода *Triticum*
 (в % от белкового комплекса)

Вид	Альбу- мины	Сумма аль- буминов и глобули- нов	Глютелины		
			0,2%	2%	сумма
Диплоидные					
<i>Tr. boeiticum</i> Boiss.	10,70	17,10	20,30	9,20	29,50
<i>Tr. urartu</i> Thum. ex Gandil	10,71	14,75	20,40	12,30	32,70
Тетраплоидные					
<i>Tr. ispananicum</i> Heslot var. <i>ispananicum</i>	17,40	24,88	11,50	11,22	22,72
<i>Tr. araraticum</i> Jakubz.	10,30	19,30	20,10	10,50	30,60
<i>Tr. persicum</i> Vav. (= <i>Tr. carthlicum</i> Nevski var. <i>fuliginosum</i> Zhuk.)	11,20	22,10	16,00	5,30	21,30
<i>Tr. persicum</i> Vav. var. <i>rubiginosum</i>	11,30	19,50	15,00	6,40	21,40
<i>Tr. persicum</i> Vav. var. <i>stramineum</i>	11,00	20,10	15,00	6,00	21,00
<i>Tr. aethiopicum</i> Jacobz. var. <i>aragseta</i>	16,60	23,30	16,60	11,40	28,00
<i>Tr. turanicum</i> Jacobz. var. <i>insigne</i>	16,10	27,60	18,50	6,30	24,80
<i>Tr. polonicum</i> Z. var. <i>levissimum</i>	16,90	24,90	10,76	9,24	20,00
<i>Tr. militinae</i> Zhuk. et Migusch.	18,60	26,10	14,00	2,60	16,60
Гексаплоидные					
<i>Tr. petropavlovskii</i> Udacz. et Migusch.	24,60	30,63	10,20	9,37	19,57

мечены низкие коэффициенты эволюционной подвижности A_c (отношение альбуминов, глобулинов и проламинов к глютелинам и неэкстрагируемому азоту остатка) у диплоидных видов пшеницы секции *Urartu* (0,87 и 1,11). По биохимическим показателям (соотношение фракций белка и A_c) пшеница *Урарту* – более древняя.

Наши данные совпадают с данными сравнительной морфологии: бархатистое на ощупь опушение листьев. кроме *Tr. urartu*, имеют древнейшие полбы, а также другие виды пшеницы с геномом В. Предполагается, что донором генома А для пшениц группы эммера и всех гексаплоидных пшениц (кроме *Tr. zhukovskii* Men. et Eg.) был предок современной *Tr. urartu* или близкая к ней форма.

По данным иммунохимического анализа глиадинов [6], *Tr. urartu* качественно отличается от *Tr. boeiticum*. Об этом свидетельствуют также различия в спектре изоэнзимов кислой фосфатазы [7]. Вершина филогенетического развития этой секции – появление естественного мутанта *Tr. sinskajae* A. Filat et Kurk.

В настоящее время [3] получила признание гипотеза о дифилетическом происхождении тетраплоидной пшеницы. В различных географических регионах Ближнего Востока от разных материнских и отцовских форм возникло два первичных амфидиплоида, различающихся по геномному составу и цитоплазме. Это были дикорастущие полбы – *Tr. dicoccoides* (геномы A^u , В) и *Tr. araraticum* (геномы A^b , G). Они были первыми полиплоидными видами двух подродов, основными геномами которых являются A^u и A^b . Соединение этих геномов с тремя геномами (В, G, D) рода *Aegilops* дало полиплоидные пшеницы.

Полба исфаганская (*Tr. ispananicum* Heslot) была описана как самостоятельный вид в 1958 г. французским исследователем Н. Heslot [8]; она генетически несовмес-

Проламины	Н остатка	A _c	Проламины/Глютелины
Диплоидные			
36,00	18,00	1,11	1,22
32,20	20,75	0,87	0,98
Тетраплоидные			
34,50	18,00	1,45	1,51
35,00	15,00	1,18	1,14
36,00	20,60	1,38	1,69
37,60	21,70	1,31	1,75
37,00	22,00	1,33	1,76
35,60	13,20	1,43	1,27
35,58	12,00	1,70	1,46
35,50	16,10	1,75	1,92
42,50	15,00	2,13	2,56
Гексаплоидные			
39,50	10,30	2,34	2,01

тима с пшеницей бейотийской и однозернянкой. Содержит в зерне 25% белка. Генетическое родство характерно для исфаганской полбы и тетраплоидных пшениц с геномами A^u и B (Tr. *turgidum* L., Tr. *jakubzineri* Udacz. et *schachm.* Tr. *durum* Desf. Tr. *Turanicum* Jacubz., Tr. *aephiopicum* Jacubz., Tr. *polonicum* L., Tr. *persicum* Vav.) [9].

Для белкового комплекса семян исфаганской полбы характерно высокое содержание альбуминов, в 2,5 раза превышающее глобулины. Содержание глютелинов и солерастворимых белков примерно одинаковое. По распределению белковых фракций напоминает эфиопскую пшеницу. Более эволюционно подвинута по сравнению с диплоидными видами (Tr. *boeiticum* и Tr. *urartu*) (A_c – 1,45).

Пшеница персикум, которую также называют дика, карталинская (Tr. *persicum* Vav. ex. Thuk., Tr. *carthlicum* Nevski) – эндемичный вид Закавказья. Цитология и генетика этой пшеницы изучена Н.И. Вавиловым и О.В. Якушкиной [10]. Авторы предположили, что эта пшеница является связующим звеном между средиземноморской группой твердой пшеницы и араратской группой мягкой пшеницы. В зерне содержится до 23,4% белка.

Н.И. Вавилов [11], П.М. Жуковский [12], В.Ф. Дорофеев [13] рекомендовали широко использовать пшеницу персикум для гибридизации, в особенности ее иммунитет к мучнистой росе. По составу белкового комплекса и соотношению фракций разновидности пшеницы мало отличались друг от друга. Для них характерно высокое содержание проламинов (36,0–37,6%), несколько меньше содержание глютелинов (21,0–21,4), одинаковое количество альбуминов с глобулинами (19,5–22,0%). A_c колебался в пределах 1,31–1,38. По A_c пшеница персикум занимает промежуточное положение среди тетраплоидов.

Методами электрофореза и иммунохимии проведено изучение 119 образцов Tr. *persicum* [14]. Показано, что этот вид отличается от остальных видов пшеницы группы эммера. Вероятно, современные нам формы Tr. *persicum* могли произойти двумя путями – от исходных диплоидных родителей типа *Aegilops longissima* и Tr. *urartu* и вторично – в результате скрещивания полбы с мягкой пшеницей.

Особое место в роде *Triticum* занимают виды с геномами G (Tr. *araraticum*, Tr. *militinae*).

В белковом комплексе зерна Tr. *araraticum* обнаружено низкое содержание альбуминов (10,3%), значительное содержание глютелинов (30,0%). A_c низкий – 1,18. По соотношению белковых фракций Tr. *araraticum* является наиболее древней среди тетраплоидных пшениц. Дикорастущая араратская пшеница – генетически неоднородный вид. У форм, скрещивающихся с Tr. *timopheevii* Zhuk, спектр глиадина близок к спектру глиадина Tr. *timopheevii* [15].

Туранская пшеница (Tr. *turanicum* Jacubz.) относится к пшеницам поливного земледелия. Имеет морфологическое сходство с твердой пшеницей. Пшеница туран-

Таблица 2

Белковые комплексы семян *Triticum aethiopicum* (в % от белкового комплекса) из разных районов Эфиопии

Район	Административный район	Солерастворимые		
		альбумины	глобулины	сумма
Амбо*	Шоа	18,30	5,50	23,50
Абаба-Самуэль	Шоа	16,60	6,70	23,30
Аддис-Абеба	Шоа	19,30	9,10	28,40
Нэкэмете	Нэкэм	16,40	15,10	31,50
Мензе	Гондэр	17,80	15,10	32,90

* Амбо, Абаба-Самуэль – около 3000 м над ур. моря; Аддис-Абеба – 2400–2800 м; Нэкэмете – 3100 м; Мензе – 2500 м над ур. моря.

ская имеет длинные рыхлые колосья с остями. Зерновка удлинённая. По составу белкового комплекса близка к тетраплоидным пшеницам с геномами А^с, В, в частности к польской и твердой пшеницам. Содержит 25,5% белка. По нашим данным [16], у твердой пшеницы выше содержание проламинов и ниже содержание неэкстрагируемого азота остатка. По содержанию альбуминов и проламинов близка к эфиопской пшенице. В.Ф. Дорофеев [8] считает, что она представляет интерес как исходный материал для селекции крупнозерных высококачественных сортов твердой пшеницы для условий орошения.

Коэффициенты эволюционной подвинутости у туранской пшеницы выше, чем у пшениц персикум, араратская, исфаганская, эфиопская. Эфиопские тетраплоиды (*Tr. aethiopicum* Jacubz.) возделываются в Эфиопии и Йемене. Н.И. Вавилов [11] отмечал, что эти пшеницы представляют неисчерпаемый запас форм для селекционера и генетика как исходный материал для гибридизации и как исключительно интересный по многообразию эндемичных признаков (фиолетовое зерно, различные типы плотности колоса и т.д.). Эфиопские пшеницы относятся к растениям высокогорных степей, они растут на высоте 1700–3700 м над ур. моря.

Эфиопские голозерные тетраплоиды представлены огромным числом разновидностей. Они отличаются от тетраплоидных видов специфическими признаками: скороспелостью, мелкими колосьями и т.д. Эфиопскую пшеницу по внутривидовым признакам можно разделить на три группы, каждая из которых характеризуется признаками, сближающими ее с *Tr. durum*, *Tr. turgidum* и *Tr. persicum*. Исследуемые образцы эфиопской пшеницы в белковом комплексе содержали больше альбуминов, глютелинов и меньше проламинов и неэкстрагируемого азота остатка, чем исследуемые тетраплоиды. В зерне содержится 25% белка.

Собранные нами образцы эфиопской пшеницы незначительно различаются по фракционному составу белков (табл. 2). Различия заключаются в основном в содержании проламинов: образцы, полученные из Амбо и Абаба-Самуэль (адм. район Шоа) имеют несколько повышенное содержание проламинов (34,0 и 35,6% соответственно) и отношение проламинов к глютелинам у них выше по сравнению с другими образцами (1,21 и 1,27 соответственно). Образцы из Нэкэмете (адм. район Нэкэм) и Мензе (адм. район Гондэр) отличались по содержанию глобулинов.

Амплитуда высотных различий в распространении изученных пшениц Эфиопии невелика (2400–3100 м); вероятно, этим можно объяснить, что нет больших различий в содержании и соотношении белковых фракций.

Пшеница Милитина (*Tr. militinae* Thuk. et Migusch.) открыта П.М. Жуковским в 1950 г. Экологически и морфологически она сходна с *Tr. timopheevii* и является донором устойчивости к твердой и пыльной головне [8]. В зерне содержится 21,9%

Щелочерастворимые			Проламины	N остатка	A _c
0,2%	2,0%	сумма			
17,80	9,20	27,00	34,70	14,10	1,42
16,60	11,40	28,0	35,60	13,20	1,43
17,70	10,10	28,80	31,10	15,30	1,34
16,90	14,10	31,00	28,50	11,00	1,43
17,00	11,40	28,40	29,99	11,40	1,31

белка. По распределению белковых фракций близка к пшенице Тимофеева [16] (содержание альбуминов – 16,0% и глобулинов – 9,7%, проламинов – 37,2% и трудноизвлекаемых 2%-й щелочью глютелинов – 5,1%). Установлен высокий коэффициент эволюционной подвинутости – 2,13.

А.М. Горский в 1957 г. привез из Китая вид – пшеницу Петропавловского (Тг. *petropavlovskii* Udacz. et Migusch.), которая возделывалась на высоте 500–1200 м над ур. моря. Этот вид относится к гексаплоидным пшеницам [8], изучен крайне слабо. В зерне содержится 24,5% белка. Для белкового комплекса семян характерно высокое содержание альбуминов 24,6% – самое высокое из всех изученных видов; низкое содержание глютелинов – 19,57% и неэкстрагируемого азота остатка – 10,3%. A_c – 2,34, самый высокий среди других видов пшениц, что говорит, по нашим данным, о филогенетической молодости вида.

Таким образом, исследование белковых комплексов зерна рода *Triticum* показало, что в соотношении белковых фракций отчетливо видны определенные закономерности – значительное количество извлекаемых проламинов (32,2–42,5%), щелочерастворимых глютелинов (16,6–32,7%) и меньшее – альбуминов с глобулинами (14,75–30,63%). У всех изученных видов альбуминов больше, чем глобулинов. Существует тенденция повышения отношения проламинов к глютелинам от древних к эволюционно подвинутым видам (от 0,98 до 2,56). Род *Triticum* включает виды разной степени подвинутости. Наиболее древними являются диплоидные виды (A_c Урарту – 0,86; у бейотийской – 1,11). Среди тетраплоидов наиболее древней является пшеница араратская (A_c – 1,18). Коэффициенты эволюционной подвинутости у разновидностей персидской пшеницы близки к эфиопской пшенице (1,31–1,38 и 1,31–1,43 соответственно). Туранская пшеница по A_c приближается к польской пшенице (A_c – 1,70 и 1,75 соответственно). Пшеница Милитина и пшеница Петропавловского имеют высокие A_c, что свидетельствует об эволюционной молодости этих видов.

Полученные результаты дают возможность рассмотрения внутривидовых отношений в пределах рода и использования их в селекции.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований № 96-04-48369.

ЛИТЕРАТУРА

1. Brown L.R. Man, land and food; looking ahead at world food needs // Foreign Agr. Econ. Rep. 1963. N 11. P. 153.
2. Благовецкий А.В. Биохимическая эволюция цветковых растений. М., Наука, 1966. 325 с.
3. Пшеница // Культурная флора СССР. Л.: Наука, 1979. Т. 1. С. 1–434.
4. Конарев В.Г., Гаврилюк И.П., Пенева Т.И. и др. О природе и происхождении геномов пшеницы по данным биохимии и иммунохимии белков зерна // С.-х. биология. 1976. Т. 11, № 5. С. 656–665.

5. *Конарев В.Г., Дорофеев В.Ф., Мигунов Э.Ф., Филатенко А.А.* Геномный состав и система рода *Triticum* // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1978. Т. 63, вып. 2. С. 3–6.
6. *Конарев В.Г., Гаврилюк И.П., Мигунова Э.Ф.* и др. Дифференциация диплоидных пшениц по данным иммунологического анализа глинаина // Докл. ВАСХНИЛ. 1974. № 6. С. 12–13.
7. *Jaaska V.V.* Biochemical data on the origin at Transcaspian endemic wheats // EESTR NSV Tec. Acad. Toim. Biol. 1970. Vol. 19, N 4. P. 101–115.
8. Пшеницы мира: Видовой состав, достижения селекции, современные проблемы и исходный материал. Л.: Агропромиздат, 1987. 559 с.
9. *Мигунова Э.Ф., Жуковский П.М.* К познанию пшеницы *Triticum ispathanicum* Heslot. // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1969. Т. 39, вып. 3. С. 71–90.
10. *Вавилов Н.И., Якуцкина О.В.* К филогенезу пшеницы: Гибридологический анализ вида *Triticum persicum* Vav. и межвидовая гибридизация пшеницы // Там же. 1925. Т. 15, вып. 1. С. 215–230.
11. *Вавилов Н.И.* Мировые ресурсы хлебных злаков. М., Л.: Наука, 1964. 123 с.
12. *Жуковский П.М.* Культурные растения и их сородичи. Л.: Колос, 1971. 752 с.
13. *Дорофеев В.Ф.* Пшеницы Закавказья // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1972. Т. 47, вып. 1. С. 5–202.
14. *Барисашвили М.А., Губарева Н.К.* Изучение вида *Triticum persicum* Vav. по белкам зерна // Там же. 1979. Т. 63, вып. 3. С. 32–37.
15. *Мигунова Э.Ф., Конарев А.В.* Внутривидовая неоднородность *Triticum araraticum* Jacubz. // Там же. 1973. Т. 52, вып. 1. С. 206–213.
16. *Соколова С.М.* Белковые комплексы некоторых родов трибы ячменных // Биохимические аспекты интродукции, отдаленной гибридизации и филогении растений. М.: Наука, 1975. С. 53–67.
17. *Удачин Р.А., Мигунова Э.Ф.* Новое в познании рода *Triticum* L. // Вестн. с.-х. науки. 1970. № 9. С. 20–24.

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

Поступила в редакцию 30.12.98

SUMMARY

Sokolova S.M., Vyschkova A.P. **Biochemical evolution in the genus *Triticum* L.**

Protein complex in *Triticum* seeds has been found to have high levels of prolamin (32,0–42,5%) and glutelin (16,6–32,7%) and low level of albumin and globulin. All *Triticum* species have been ascertained to contain more albumin than globulin. The genus *Triticum* has been shown to include species with various degree of evolutionary advancement, *T. urartu*, *T. boeoticum* and tetraploid *T. araraticum* being characterized by low coefficient of evolutionary advancement (A_c 0,86 and 0,11, 1,18 respectively). This fact has been indicative of ancient origin of these taxa. The index A_c has been of intermediate value (1,30–1,43) in varieties of *T. aephiopicum*. The high coefficients of evolutionary advancement in *T. militinae* and *T. petropavlovskii* (2,56 and 2,01 respectively) has been indicative of recent origin of these species.

УДК 577.112:582.475

ИММУНОХИМИЧЕСКИЕ СВЯЗИ В РОДЕ PINUS И ЕГО ВЗАИМООТНОШЕНИЯ В ДРУГИМИ РОДАМИ СЕМЕЙСТВА PINACEAE

*Л.П. Арефьева, В.Ф. Семихов, М.Н. Гринаш,
О.А. Новожилова, П.В. Махин*

Род *Pinus* L., входящий в состав семейства Pinaceae Lindl., по числу видов (около 100), распространенных в умеренной зоне и горных областях субтропической зоны северного полушария, самый многочисленный в семействе и второй после рода *Podocarpus* среди хвойных [1, 2]. Многие представители рода являются важнейшими лесобразующими породами, имеющими большое хозяйственное значение, так,

более 60 видов *Pinus* используются в лесном хозяйстве и лесоразведении [3]. Это определяет неослабевающий интерес к всестороннему исследованию представителей рода, в том числе и его систематики. Как отмечают Г.М. Козубов и Е.Н. Муратова [3], пожалуй, ни один род голосеменных не подвергался столь детальному таксономическому изучению и столь многочисленным ревизиям как род *Pinus*. Вместе с тем нельзя не отметить весьма существенные различия между системами различных авторов, что можно увидеть при сравнении двух систем: Critchfield, Little [4] и Krüsmann [5], опубликованных практически одновременно. В системе Critchfield, Little [4] род *Pinus* подразделяется на 3 подрода – монотипный подрод *Ducampopinus* (A. Cheval). de Ferre, подрод *Strobus* Lemm. с двумя секциями: *Strobus* и *Parrya*, 5 подсекциями (*Cembrae*, *Strobi*, *Cembroides*, *Gerardiana*, *Balfouriana*), подрод *Pinus* с секциями *Ternatae* и *Pinus* и 9 подсекциями: *Leiophyllae*, *Canarienses*, *Pineae*, *Sylvestres*, *Australes*, *Ponderosae*, *Sabiniana*, *Contortae*, *Oocarpa*.

В системе Krüsmann [5] род делится также на 3 подрода: монотипный *Ducampopinus*, *Harpoxylon* и *Diploxylon*. Подрод *Harpoxylon* Koehne включает секции *Cembra*, *Strobus* и *Paracembra* (с подсекциями *Cembroides*, *Gerardiana* и *Balfouriana*). Подрод *Diploxylon* Koehne включает секции *Sula*, *Eupitys*, *Banksia*, *Pinea*, *Australes*, *Khasia*, *Pseudostrobus*, *Taeda*. Видовой состав даже одноименных секций в системе Krüsmann [5] и Critchfield, Little [4] иногда существенно отличается.

Своей задачей мы ставили исследовать иммунохимические отношения рода *Pinus* с другими родами семейства, а также внутривидовые отношения видов, относящихся к разным подродам, секциям и подсекциям. Этот метод имеет широкое применение в сравнительно-ботанических исследованиях в связи с его относительной простотой и возможностью проводить одновременно реакции с большим количеством антигенов. В наших исследованиях метод применялся для решения проблем систематики семейства злаков [6], для уточнения взаимоотношений злаков с другими однодольными [7], двудольными [8] и семенными растениями [9]. При сравнительном анализе реакции антигенов критерием идентичности служит общность их линий преципитации с гомологичной реакцией. Наличие “шпор” и ослабление линий преципитации свидетельствует о частичной идентичности, а пересечение и отсутствие линий преципитации указывает на неидентичность испытуемых антигенов к белкам-антигенам гомологичной реакции.

Исследовали солерастворимые белки (АГФ) семян представителей семейства *Pinaceae* методом двойной иммунодиффузии на предметных стеклах и методом модифицированного креста [7]. Исследованы следующие представители семейства *Pinaceae* (по системе Krüsmann [5]); **Подсемейство *Abietoideae***. Род *Abies* Miller. Подрод *Sapinus*. Секция *Nobiles*: *A. procera* Rehder. Секция *Oiamel* Franco: *A. religiosa* (H.B.K.) Schlecht. Секция *Balsameae*. Серия *Grandes*: *A. concolor* Lindl. et Gord. Серия *Lasiocarpa*: *A. balsamea* Mill., *A. fraseri* Poiret. Секция *Pichta*: *A. veitchii* Lindley, *A. koreana* Wilson. Секция *Momi*. Серия *Homolepides*: *A. homolepis* Wilson, *A. holophylla* Maximowicz. Секция *Peuce*. Серия *Albae*: *A. nordmanniana* Spach., *A. cephalonica* Loud. Серия *Pinsapones*: *A. nomidica* Launoy. Секция *Pindrau*: *A. spectabilis* Spach. Род *Keteleeria* Carr.: *K. davidiana* Beissner, *K. evelyniana* Mast. Род *Pseudotsuga* Carr.: *P. meneziesii* (Mirb.) Franco. Род *Tsuga* Carr. Секция *Micropeuce*: *T. canadensis* (L.) Carr., *T. diversifolia* (Maxim.) Mast., *T. dumosa* (D. Don) Eichler. Род *Picea* Dietr. Секция *Eupicea*: *P. asperata* Mast., *P. abies* Karst., *P. orientalis* Link. Секция *Casicta*: *P. engelmanni* Engel., *P. pungens* Engel., *P. jezoensis* Carr., *P. sitehensis* Carr. Секция *Omorica*: *P. omorica* Purk.

Подсемейство *Laricoideae*. Род *Pseudolarix* Gord.: *P. Kaempferi* (Lindl.) Gord. Род *Larix* Miller: *L. decidua* Miller (3 образца), *L. decidua* ssp. *polonica* (Racib.) Domin., *L. eurolepis* Henry, *L. gmelinii* Litvinov (2 обр.), *L. leptolepis* Murrey, *L. laricina* Koch., *L. russica* (*L. sibirica* Ledebour). Род *Cedrus* Trew: *C. atlantica* Manetty, *C. deodara* Loud.

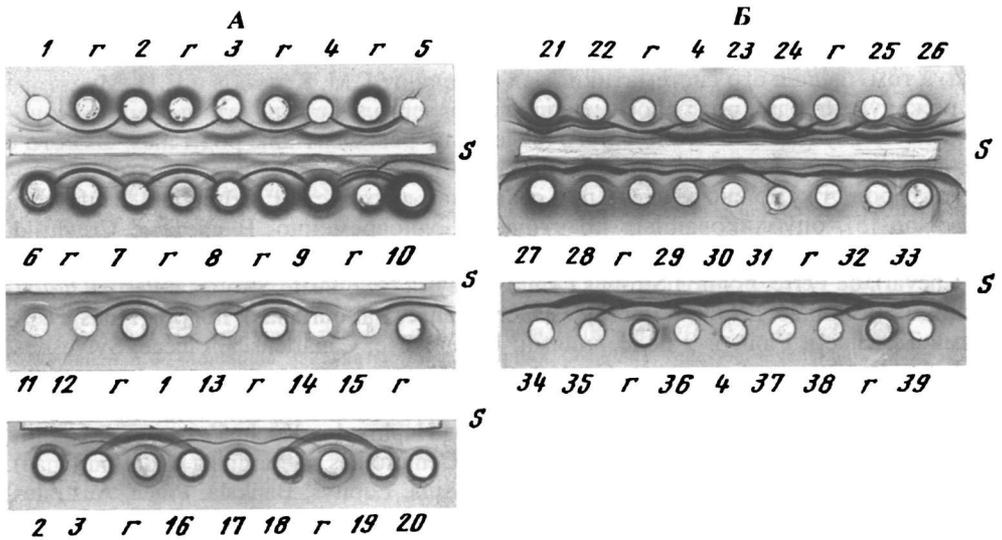


Рис. 1. Иммунохимический анализ АГФ белков семян сосновых

А – в семействе Pinaceae; Б – в роде Pinus; 1 – *Abies nordmanniana*; 2 – *Picea omorica*; 3 – *Picea engelmannii*; 4 – *Pinus strobus*; 5 – *Keteleeria davidiana*; 6 – *Pseudotsuga menziesii*; 7 – *Tsuga canadensis*; 8 – *Larix sibirica*; 9 – *Pseudolarix kaempferi*; 10 – *Cedrus atlantica*; 11 – *Abies homolepis*; 12 – *Abies holophylla*; 13 – *Abies cephalonica*; 14 – *Abies numidica*; 15 – *Abies spectabilis*; 16 – *Picea jezoensis*; 17 – *Pungens*; 18 – *Picea sitchensis*; 19 – *Picea asperata*; 20 – *Picea abies*; 21 – *Pinus pinea*; 22 – *Pinus koraiensis*; 23 – *Pinus armandii*; 24 – *Pinus pumila*; 25 – *Pinus koraiensis*; 25 – *Pinus sibirica*; 27 – *Pinus resinosa*; 28 – *Pinus nigra*; 29 – *Pinus mugo*; 30 – *Pinus brutia*; 31 – *Pinus ponderosa*; 32 – *Pinus banksiana*; 33 – *Pinus radiata*; 34 – *Pinus griffithii*; 35 – *Pinus peuce*; 35 – *Pinus bungiana*; 37 – *Pinus aqacanuite*; 38 – *Pinus monticola*; 39 – *Pinus sabiniana*; 40 – *Cedrus deodara*; 41 – *Pinus flexilis*; z – гомологичная реакция; S – антисыворотка на АГФ белков семян *Pinus sylvestris*

Подсемейство Pinoideae. Род *Pinus*. Использована система рода, предложенная Critchfield, Little [4], как наиболее распространенная в настоящее время [3]. Подрод *Strobus* Lemm. Секция *Strobus*. Подсекция *Cembrae*: *P. koraiensis* Sieb. and Zucc., *P. pumila* Regel, *P. sibirica* Du Tour, *P. cembra* L. Подсекция *Strobi*: *P. strobus* L., *P. monticola* Dougl., *P. flexilis* James, *P. ayacahuite* Ehrenb., *P. peuce* Griseb., *P. armandii* Tranch., *P. griffithii* McClelland. Подсекция *Gerardianae*: *P. bungeana* Zucc. Подрод *Pinus*. Секция *Ternatae*. Подсекция *Canarienses*: *P. canariensis* C. Smith. Подсекция *Pineae*: *P. pinea* L. Секция *Pinus*. Подсекция *Sylvestres*: *P. nigra* Arnold, *P. mugo* Turra, *P. brutia* Ten, *P. sylvestris* L. Подсекция *Ponderosae*: *P. ponderosa* Laws. Подсекция *Sabiniana*: *P. Sabiniana* Dougl. Подсекция *Oocarpae*: *P. radiata* Don (22 вида).

Семена для исследований получены из различных источников. Основная часть видов получена от Ю.К. Подгорного (ГНБС, Ялта), А.В. Боброва (МГУ), сборов М.Н. Гринаш (Нижегород), а также по делектусу. Всем коллегам, представившим семена для исследований, авторы выражают благодарность.

Для исследования антигенных свойств белков семена очищали от оболочек, размалывали на шаровой мельнице типа КМ с тониной помола < 0,5 мм, навеску обрабатывали петролевым эфиром в целях обезжиривания. Соластворимую фракцию белков семян извлекали путем 2-кратной экстракции 6%-ным NaCl на фосфатном буфере (рН 7,0) при соотношении 1:5. Для получения антисыворотки белки семян *Pinus sylvestris* 4-кратно экстрагировали 1М NaCl на фосфатном буфере рН 7,0 при соотношении 1:5. Белки осаждали с помощью $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$, доводя до 70% насыщения при 4 °С, в течение ночи. Осадок центрифугировали и лиофилизовали. Препараты белка использовали для иммунизации кроликов. Антисыворотка получена в соответствии со стандартной методикой [10, 11].

Исследования иммунохимических отношений между родом *Pinus* (подрод *Pinus*, *P. sylvestris*) и другими родами семейства показали резкое отличие белков семян *P. sylvestris* по иммунохимическим свойствам от всех других исследованных таксонов (рис. 1, А). В гомологичной реакции можно выделить два очень мощных компонента, близких друг к другу и два минорных, один очень близок к канавке, а другой – к лунке. Ни один из родов семейства *Pinaceae* не проявляет близкого иммунохимического сходства с родом *Pinus* (подрод *Pinus*), о чем свидетельствует гетерологическая реакция между основными иммунохимическими компонентами *P. sylvestris* и представителей других родов. Были проведены специальные исследования по установлению иммунохимических отношений *P. sylvestris* с 13 видами *Abies* из 5 секций рода, 8 видами из 3 секций рода *Picea*, 6 видами рода *Larix*. Во всех без исключения случаях рода *Pinus* (подрод *Pinus*) демонстрировал резкие иммунохимические различия с представителями других родов семейства *Pinaceae*. Более адекватное представление о степени иммунохимического сходства между сравниваемыми таксонами дает реакция модифицированного креста. В случае рода *Pinus* (подрод *Pinus*) за основные компоненты ответственны белки зародыша (рис. 2, А), а белки эндосперма в гомологичной реакции ответственны за минорные компоненты. Белки эндосперма, выполняя главным образом функции запаса азотистых веществ и физиологические наиболее важных для проростка аминокислот, в процессе эволюции более подвержены как дивергенции, так и параллельной изменчивости сходных структур в одинаковых экологических условиях. Поэтому в систематическом плане наиболее перспективны характеристики белков зародыша. Как и в реакции на предметных стеклах, в реакциях модифицированного креста все исследованные роды демонстрируют резкое иммунохимическое отличие от рода *Pinus* (*P. sylvestris*) по основным иммунохимическим компонентам. Полное отсутствие реакции демонстрирует род *Keteleeria*. Относительно ближе к роду *Pinus* (подрод *Pinus*) рода *Tsuga*, имеющий гомологию с родом *Pinus* по минорному компоненту.

Самым многочисленным и сложным в систематическом отношении среди соновых является род *Pinus*. Мы изучали взаимосвязи между 22 видами рода. В том числе из подрода *Strobus*, секции *Strobus*, подсекций: *Cembrae* (4 вида), *Strobi* (7 видов), *Gerardianae* (1 вид); из подрода *Pinus*, секции *Tematae*, подсекции: *Canarienses* (1 вид), *Pineae* (1 вид); секции *Pinus*, подсекции: *Sylvestres* (4 вида), *Ponderosae* (1 вид), *Sabinianae* (1 вид), *Contortae* (1 вид), *Oocarpae* (1 вид). Все исследованные виды подрода *Pinus* (10 видов), относящиеся к двум секциям и шести подсекциям, продемонстрировали высокую степень иммунохимического сходства, за исключением *P. brutia* (рис. 1, Б). Два образца *P. brutia* (в том числе *P. eldarica*) демонстрировали лишь частичную идентичность по основным компонентам и очень мощную гетерологичную реакцию. Представитель секции *Tematae* – *P. canariensis* также отличается от остальных видов подрода по своей реакции. Все исследованные виды из подрода *Strobus* (12 видов из трех подсекций) демонстрировали лишь частичную гомологию с *P. sylvestris*. Существенные различия между подродами *Pinus* и *Strobus* с позиции иммунохимии особенно наглядно видны при использовании модифицированного креста. На рис. 2, Б приводятся иммунохимические реакции видов слева направо от подсекции *Sylvestres* (секция *Pinus*, подрод *Pinus*), в состав которой входит *Pinus sylvestris*, до подсекции *Strobi* (*Strobus*, подрод *Strobus*), также представлены иммунохимические данные, помимо гомологичной реакции, для видов подсекций *Sylvestres* (*P. nigra*, *P. brutia*), *Ponderosa* (*P. ponderosa*), *Sabiniana* (*P. sabiniana*), *Contortae* (*P. banksiana*) и *Oocarpae* (*P. radiata*), из секции *Pinus*. За исключением *P. brutia*, представители всех подсекций как и в реакции двойной иммунодиффузии на предметных стеклах (рис. 1, Б) демонстрируют высокую степень гомологии с *P. sylvestris*, как и представитель подсекции *Pineae* – *P. pinwa* (рис. 2, Б). Вид *P. canariensis* (подсекция *Canariensis*, секция *Tematae*), как и *P. brutia*, имеет вполне четкое отличие от других видов секции *Pinus*. Все представители подрода *Strobus* по иммуно-

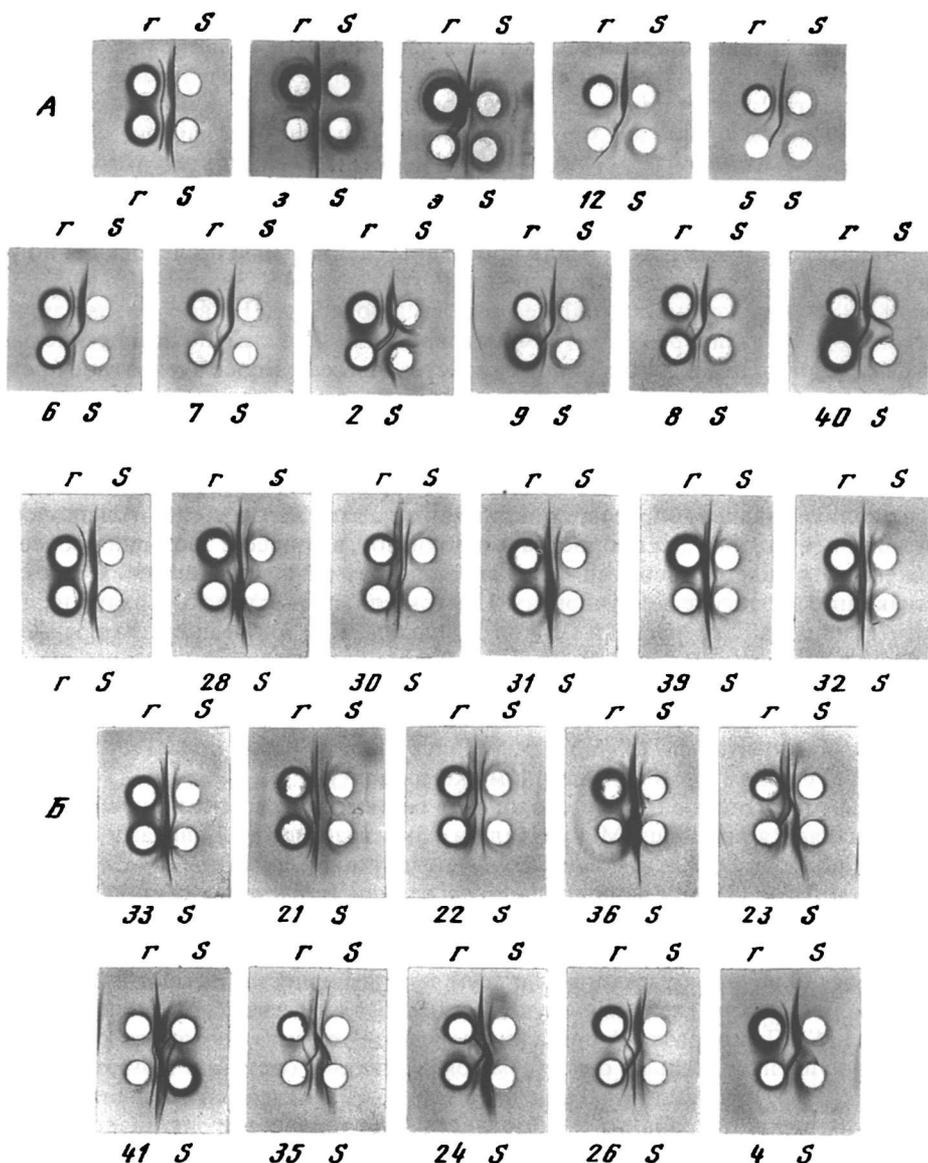


Рис. 2. Иммунохимический анализ АГФ белков семян сосновых (модифицированный "крест")
Усл. обозначения см. рис. 1

химическим данным четко отличаются от исследованных видов подрода *Pinus*, особенно *P. pumila*, *P. sibirica* и *P. strobus* (рис. 2, Б), что проявляется в мощных гетерологических реакциях (*P. strobus*). Это свидетельствует об очень резких иммунохимических различиях между *P. sylvestris* и *P. strobus*, близких к реакциям принятых родов семейства *Pinaceae* (рис. 1, А).

В заключение отметим сходство между позициями авторов, исследовавших и обсуждавших положение рода *Pinus* в системе семейства, и иммунохимическими данными. Как уже отмечалось, в системе *Krüssmann* [5] *Pinus* является единственным родом подсемейства *Pinoideae*. Е.С. Чавчавадзе, А.А. Яценко-Хмелевский [2] вклю-

чают *Pinus* вместе с близким к нему родом *Ducamporpinus* (рассматриваемым Critchfield, Little [4] и Crüsmann [5] в качестве подрода в роде *Pinus*) в состав трибы сосновых. Г.М. Козубов, Е.Н. Муратова [3] отмечают, что род *Pinus* имеет ряд значительных отличий как в вегетативной, так и в генеративной сфере от остальных родов *Pinaceae*, что позволяет авторам предполагать, что *Pinus* стоит обособленно в семействе. Л.И. Лотова [12], расположив исследованные роды семейства *Pinaceae* согласно анатомическим особенностям луба, включает в первую группу только род *Pinus*, который и по представлениям других исследователей (Groguss, 1955; Young Watson, 1969 (цит. по Л.И. Лотовой [12]), стоит обособляем в семействе сосновых. Иммунохимические данные находятся в полном соответствии с позициями перечисленных авторов.

Исследование внутривидовых отношений в роде *Pinus* свидетельствует о том, что подроды *Strobus* и *Pinus* резко отличаются друг от друга по иммунохимическим признакам. Эти различия, как показали данные, полученные методом двойной иммунодиффузии на предметных стеклах и модифицированного “креста”, столь значительны, что близки к различиям между родом *Pinus* и другими “законными” родами семейства. Нами выдвигается предположение о целесообразности выделения подрода *Strobus* в объеме, принимаемом Critchfield, Little [4], в отдельный род в рамках подсемейства *Pinoideae*. Внутри рода *Pinus* вид *P. brutia* продемонстрировал существенные различия, не менее значимые, чем представитель секции *Tematae* – *P. sapanienseis*. В связи с этим предлагается выделить в подроде *Pinus* новую монотипную секцию с *Pinus brutia*. Подсекцию *Pineae* (*P. pinea*) в связи с ее иммунохимическим сходством с другими подсекциями секции более логично перенести из секции *Tematae* в секцию *Pinus*. В подтверждение целесообразности разделения рода *Pinus* L. на два (*Pinus* и *Strobus*) приводим мнение Е.С. Чавчавадзе и А.А. Яценко-Хмельевского [2] о том, что хотя некоторые сосны легко скрещиваются между собой, образуя межвидовые гибриды, другие оказываются при опылении чужеродной пылью стерильными. Можно считать установленным, отмечают авторы, что твердые сосны (подрод *Pinus*) характеризуются жестким генетическим барьером, препятствующим скрещиванию с мягкими соснами (подрод *Strobus*).

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, проект № 99-04-48021.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бобров Е.Г. Лесообразующие хвойные СССР. Л.: Наука, 1978. 188 с.
2. Чавчавадзе Е.С., Яценко-Хмельевский А.А. Семейство сосновые (*Pinaceae*) // Жизнь растений. М.: Просвещение, 1978. Т. 4. С. 350–374.
3. Козубов Г.М., Муратова Е.Н. Современные голосеменные. Л.: Наука, 1986. 193 с.
4. Critchfield W.B., Little E.L. Geographic distribution of the pines of the world. Wash. (D.C.): US Dep. of Agr., 1971. 97 p.
5. Crüsmann G. Handbuch der Nadelgehölze. В.; Hamburg: Parey, 1972. 366 S.
6. Семихов В.Ф., Арефьева Л.П., Новожилова О.А., Прусаков А.Н. Серологический подход к решению проблем систематики семейства *Roaceae* // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1990. № 5. С. 673–681.
7. Арефьева Л.П., Семихов В.Ф., Прусаков А.Н. Изучение иммунохимических отношений злаков с однодольными // Изв. РАН. Сер. биол. 1993. № 3. С. 376–384.
8. Семихов В.Ф., Арефьева Л.П., Новожилова О.А. Иммунохимические взаимоотношения злаков и двудольных // Бюл. Гл. ботан. сада. 1997. Вып. 174. С. 58–64.
9. Семихов В.Ф., Арефьева Л.П., Новожилова О.А., Прусаков А.Н. Иммунохимические отношения злаков с таксонами семенных растений // Изв. РАН. Сер. биол. 1997. № 1. С. 35–45.
10. Гаврилюк И.П., Губарева Н.К., Конарев В.Г. Выделение, фракционирование белков, используемых в геномном анализе культурных растений // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1973. Т. 52, вып. 1. С. 157–164.
11. Bergner J., Jensen U. Phytoserological contribution to the systematic placement of the *Thuyales* // Nord. J. Bot. 1989. Vol. 8, N 5. P. 447–456.
12. Лотова Л.И. Анатомия коры хвойных. М.: Наука, 1987. 152 с.

SUMMARY

Arefyeva L.P., Semikhov V.F., Grinasch M.N., Novozhilova O.A., Makhin P.V.
Immunochemical study in the genus *Pinus* (the family Pinaceae) and its relations with the other genera in the family

The salt-soluble proteins of seeds were investigated in the genera *Abies*, *Keteleeria*, *Pseudotsuga*, *Tsuga*, *Picea*, *Larix*, *Pseudolarix*, *Cedrus* and in 22 *Pinus* species by the method of double immunodiffusion with rabbit-antiserum to salt-soluble proteins of *Pinus sylvestris* seeds. The close correlation of results obtained by anatomical-morphological methods and immunochemical ones has been ascertained. These results have been indicative of the separate status of the genus *Pinus* in the family. The subgenus *Strobus* (sensu Critchfield, Little, 1971) has been expedient to be distinguished into the separate genus within the subfamily Pinoideae. The species *Pinus brutia* has been suggested to be considered as the section in the subgenus *Pinus* and the subsection *Pinea* has been expedient to be transferred to the section *Pinus*.

УДК 581.1+547.458:581.48:582.736

МОНОСАХАРИДНЫЙ СОСТАВ СТРУКТУРНЫХ ПОЛИСАХАРИДОВ СЕМЕННОЙ КОЖУРЫ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ БОБОВЫХ (ХЕМОТАКСОНОМИЧЕСКИЙ АСПЕКТ)

О.В. Анулов, Н.И. Смирнова, Е.В. Беляева

Методы хемотаксономии широко применяются при исследовании филогенетических взаимоотношений бобовых. К наиболее разработанным на сегодняшний день направлениям относятся исследования белковых комплексов семян [1], работы по изучению фенольных соединений [2], гликозидов, небелковых аминокислот и полисахаридов [3].

Впервые значение полисахаридов семян бобовых для использования в качестве биохимических признаков было отмечено в 1957 г. R. Hegnauer [4]. В капитальной сводке "Chemotaxonomy of Leguminosae" [5], положившей начало современной хемотаксономии, полисахаридам бобовых посвящена отдельная глава. К настоящему времени в качестве биохимических признаков таксонов бобовых различного ранга используют следующие характеристики полисахаридов семян бобовых: присутствие индивидуального полисахарида в семенах, так называемый биохимический маркер, количественное соотношение двух полисахаридов, встречающихся в разных структурах семени, содержание полисахарида в семенах, а также различия в моносахаридном составе, структуре полисахаридов и в их надмолекулярной структуре. Сегодня наибольшее число работ в данном направлении относится к исследованиям характеристик запасных полисахаридов семян (галактоманнаны) в качестве биохимических признаков [3]. Сведений об использовании структурных полисахаридов семян в качестве биохимических маркеров семейства бобовых явно недостаточно. Так, в работе J.-M. Brillouet и В. Сате [6] на примере изучения двух видов отмечается общий для трибы *Vicieae* состав пектинов семядолей.

Известно, что семенная кожура бобовых практически полностью образована полисахаридами клеточной стенки, с высоким содержанием пектинов [5]. Исследования полисахаридов сои и гороха выявили в составе пектинов значительные фракции ксилосодержащих полимеров [7, 8]. В то же время при изучении полисахаридов семенной кожуры некоторых цезальпиниевых (*Shizolobium*, *Cassia*) были

*Моносахаридный состав структурных полисахаридов спермодермы
некоторых видов бобовых*

Вид	Рамноза	Арабиноза	Ксилоза	Манноза	Галактоза	Глюкоза
	% от суммы нейтральных сахаров					
Подсемейство Caesalpinioideae						
<i>Gleditsia triacanthos</i>	5,12	71,09	9,14	5,85	8,78	–
<i>Cercis siliquastrum</i>	8,91	68,72	1,25	4,97	8,04	9,08
<i>Gymnocladus dioica</i>	9,31	49,50	8,74	12,6	12,52	7,3
Подсемейство Mimosoideae						
<i>Prosopis pharcta</i>	Сл.	71,53	11,38	2,84	10,67	3,55
<i>Allbizia julibrissin</i>	4,99	59,12	23,63	2,66	3,99	5,59
Подсемейство Faboideae						
<i>Sophora japonica</i>	4,33	18,71	65,34	–	4,64	6,96
<i>Vicia faba</i>	13,91	7,42	60,11	–	10,43	8,11
<i>Lens culinaris</i>	3,47	19,89	52,29	–	8,01	16,32
<i>Lupinus pollyphillos</i>	3,60	33,97	48,85	3,96	6,79	6,79
<i>Pisum sativum</i>	8,11	22,85	48,28	–	5,41	15,34
<i>Caragana arborescens</i>	Сл.	29,88	41,43	14,34	7,17	9,56
<i>Lathyrus maritimus</i>	9,75	17,04	39,37	–	14,93	18,91
<i>Maackia amurensis</i>	8,05	16,50	39,02	10,59	12,71	12,71
<i>Phaseolus vulgaris</i>	10,20	36,46	33,34	–	12,40	7,58

выявлены арабинаны как мажорные компоненты фракции пектиновых полисахаридов [9].

По общепринятому мнению, особенности строения семян бобовых являются важнейшими после признаков цветка для познания филогении крупных подразделений семейства [10]. Анатомическое строение спермодермы бобовых является основой для филогенетических построений [11]. Тем более представляется уместным привлечение характеристик структурообразующих полисахаридов семенной кожуры для выяснения филогенетических взаимоотношений между таксонами бобовых различного ранга.

В качестве объекта исследований использовали семена 14 видов бобовых, полученных из разных источников: *Pisum sativum* L., *Phaseolus vulgaris* L., *Lens culinaris* Medik, *Vicia faba* L. – из коллекции ВНИИССОК; *Cercis siliquastrum* L., *Prosopis pharcta* (Banks et Soland.) Bbr., *Allbizia julibrissin* Durazz., *Sophora japonica* L. – из Дагестанского государственного университета (Махачкала); *Maackia amurensis* Rupr. et Maxim., *Lathyrus maritimus* Bigel. – из делектуса ГБС РАН. Семена *Caragana arborescens* lam., *Lupinus pollyphyllus* Lindl. и *Gleditsia tracanthos* L. были собраны в Москве в 1997 г.; *Gymnocladus dioica* C. Koch – в Чикаго (США) в 1998 г.

Семенную кожуру отделяли вручную, эндосперм и зародыш отбрасывали. В тех случаях, когда эндосперм представлял тонкую пленку, неотделимую от кожуры (*Maackia amurensis*, *Caragana arborescens*), использовали целую оболочку семени.

Полученный материал измельчали и последовательно экстрагировали гексаном и спиртом при помощи аппарата Сокслета для удаления липидов и низкомолекулярных соединений, в том числе сахарозы и ее α -галактозидов. После этого растительный материал, представляющий преимущественно углеводные полимеры, подвергали полному кислотному гидролизу 2н H_2SO_4 в течение 4 ч при 100 °С [12].

Моносахариды, полученные в результате гидролиза, переводили в их производные – ацетаты полиолов [12] и анализировали методом газожидкостной хроматографии (ГЖХ). ГЖХ проводили на приборе ЛХМ-80-3 в колонке размером 0,3 × 200 см с 7% ХЕ-60 на Хроматоне при 220 °С.

В результате исследования моносахаридного состава полисахаридов спермодермы 14 видов бобовых нами были идентифицированы от 2 до 6 нейтральных моносахаридов (см. таблицу). Изученные виды бобовых можно было разделить на две группы: в составе полисахаридов спермодермы первой группы – явное преобладание обогащенных арабинозой полисахаридов (ОАП), для другой группы – преобладание обогащенных ксилозой полисахаридов (ОКП). Виды, принадлежащие к первой группе (ОАП) (см. таблицу), относятся к подсемействам цезальпиниевых и мимозовых, в то время как все исследованные виды подсемейства мотыльковых характеризовались высоким содержанием ОКП в составе полисахаридов спермодермы. Исключение представлял *Phaseolus vulgaris*, содержащий примерно равные количества ксилозы и арабинозы. Это подтверждает обособленность линии фасолевых, отмеченную А.В. Благовещенским и Е.Г. Александровой при изучении белковых комплексов семян [1].

Вопрос о монотипности порядка Fabales является в определенной степени дискуссионным [13]. Некоторые авторы придают ранг семейств мотыльковым, мимозовым и цезальпиниевым [14], в других системах бобовых они рассматриваются в ранге подсемейства [15].

Данные, полученные на основании изучения полисахаридов семенной кожуры, подтверждают точку зрения о большей близости подсемейства цезальпиниевых и мимозовых [11]. Тем не менее участие в образовании семенной кожуры пентозосодержащих углеводных полимеров у представителей всех трех подсемейств и наличие в спермодерме представителей трибы фасолевых равных количеств арабинозо- и ксилозосодержащих полимеров свидетельствует о естественности границ семейства бобовых.

ЛИТЕРАТУРА

1. Благовещенский А.В., Александрова Е.Г. Биохимические основы филогении высших растений. М.: Наука, 1974. 102 с.
2. Hegnauer R., Grayer-Barkmeijer R.J. Relevance of seed polysaccharides and flavonoids for the classification of the leguminosae: A chemotaxonomic approach // *Phytochemistry*. 1993. Vol. 34, N 1. P. 3–16.
3. Buckeridge M.S., Panegassi V.R., Rocha D.C., Dietrich S.M.C. Seed galactomannan in the classification and evolution of the Leguminosae // *Ibid.* 1995. Vol. 38, N 4. P. 871–875.
4. Hegnauer R. Über das Endosperm der Leguminosen // *Pharmazeut. Zentralhalle Deutschland*. 1957. Bd. 96, N 4. S. 141–148.
5. Bailey R.H. Chemotaxonomy of Leguminosae. N.Y.: Decker, 1971. 345 p.
6. Brillouet J.-M., Carre B. Composition of cell wall from cotyledons of *Pisum sativum*, *Vicia faba*, *Glycine max* // *Phytochemistry*. 1983. Vol. 22, N 4. P. 841–847.
7. Aspinal G.O., Hunt K., Morrison I.M. Polysaccharides of soy-beans. P. II. Fractionation of hull cell-wall polysaccharides and structure of a xylan // *J. Chem. Soc.* 1966. P. 1945–1949.
8. Renard C.M.G.C., Weigman R.M., Thibault J.-F. The xylose-rich pectins from pea hulls // *Biol. Macromol.* 1997. Vol. 21, N 2. P. 155–162.
9. Petkowicz C.L.O., Sierakowski M.R., Ganter J.L.M.S., Reicher F. Galactomannans and arabinans from seeds of Caesalpinaceae // *Phytochemistry*. 1998. Vo. 49, N 3. P. 737–743.
10. Пономаренко С.Ф. Структурная эволюция семян бобоцветных (пор. Fabales Nakai): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск, 1985.
11. Пономаренко С.Ф. Rosidae I. Fabaceae // *Сравнительная анатомия семян*. СПб.: Мир и семья, 1996. Т. 5. С. 264–298.
12. Анулов О.В., Местечкина Н.М., Шербухин В.Д. Характеристика и структура галактоманна семян баптизии южной *Baptisia australis* (L.) R.Br. // *Прикл. биохимия и микробиология*. 1997. Т. 33, № 6. С. 632–634.
13. Яковлев Г.П. Бобовые земного шара. Л.: Наука, 1991. 144 с.
14. Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. М.: Наука, 1987. 234 с.
15. Polhill R. *Advances in legume systematics*. Kew: Royal gardens, 1981. 657 p.

SUMMARY

Anulov O.V., Smirnova N.I., Belyaeva E.V. **Monosaccharide composition of seed coat structural polysaccharides in some species of legumes (chemotaxonomical aspect)**

Monosaccharide composition was investigated by direct acid hydrolysis of seed coat tissue and by GLC-analysis in 14 legume species. High content of arabinose-rich pectins was found in seed coats in Caesalpinioideae and Mimosoideae species. Xylose-rich pectins were the main component of seed coat pectins in Faboideae species. These data have been supposed to be useful for chemotaxonomical speculations.

УДК 634.71:57.086.83

УСОВЕРШЕНСТВОВАНИЕ МЕТОДИКИ МИКРОКЛОНАЛЬНОГО РАЗМНОЖЕНИЯ МАЛИНО-ЕЖЕВИЧНОГО ГИБРИДА ТАЙБЕРРИ

И.С. Ковалева, Т.В. Данилова, О.И. Молканова

Один из первых естественных малино-ежевичных гибридов – Логанова ягода (Логанберри) – был получен в Калифорнии в 1881 г. В начале нашего столетия появились малино-ежевичные сорта И.В. Мичурина (Коммерция, Прогресс, Продуктивная) и американского селекционера Л. Бербанка (Примус, Феноменальная) [1]. Впоследствии во многих странах выведены ценные малино-ежевичные гибриды: Тайберри, Янгберри, Бойсенберри, Санберри, Нектарберри и др. [2, 3].

Гексаплоидный малино-ежевичный гибрид Тайберри (Taubequ) был получен в Шотландском институте садоводства в 1979 г. от скрещивания октаплоидной ежевики “Аврора” с тетраплоидной малиной “Джуэл”. Сорт является аллополиплоидом с геномом $v1v1 v2v2 ii$, где $v1$ и $v2$ – геномы, происходящие от *Rubus vitifolius*, а i – геном от *R. ideaeus*. Сорт вошел в промышленное производство Великобритании, а также широко выращивался в других странах Европы и Северной Америки. Гибрид характеризуется высокой урожайностью – свыше 20 т/га (8–10 кг с куста), крупными, удлинёнными (до 4 см), одновременно созревающими ягодами, пригодными для потребления в свежем виде и всех типов переработки. Масса ягоды достигает 10 г, отрыв сухой. Растения мощные, образуют длинные стелющиеся однолетние побеги. Сорт малозимостойкий. Сочетает в себе ценные хозяйственные признаки малины и ежевики [2, 4].

Целью нашей работы было получение за короткие сроки достаточного количества посадочного материала новых интродуцируемых сортов и гибридов для проведения испытаний в ГБС РАН. В связи с этим перед нами стояли следующие задачи: 1) изучение факторов, влияющих на процессы репродукции растений малино-ежевичного гибрида Тайберри в культуре тканей, 2) оптимизация условий культивирования *in vitro* гибрида для максимального увеличения коэффициента размножения, 3) усовершенствование методики укоренения и адаптации пробирочных растений к условиям *in vivo*.

Оптимизация условий культивирования *in vitro*. По сообщениям многочисленных авторов [5–9], в качестве минеральной основы питательной среды для клонального микроразмножения растений рода *Rubus* используют соли Мурашиге и Скуга (MS) [10]. Для получения и поддержания активно пролиферирующей культуры *in vitro* весьма существенным является правильный выбор цитокинина и его концентрации, поскольку наряду с положительным действием при длительном культивировании кишны могут приводить к ухудшению роста культур, а также на последующей стадии ингибировать процесс ризогенеза [11]. 6-БАП является одним из наиболее подходящих гормонов для получения культуры *in vitro* и последующего микроразмножения представителей рода *Rubus* [5, 7, 11, 12].

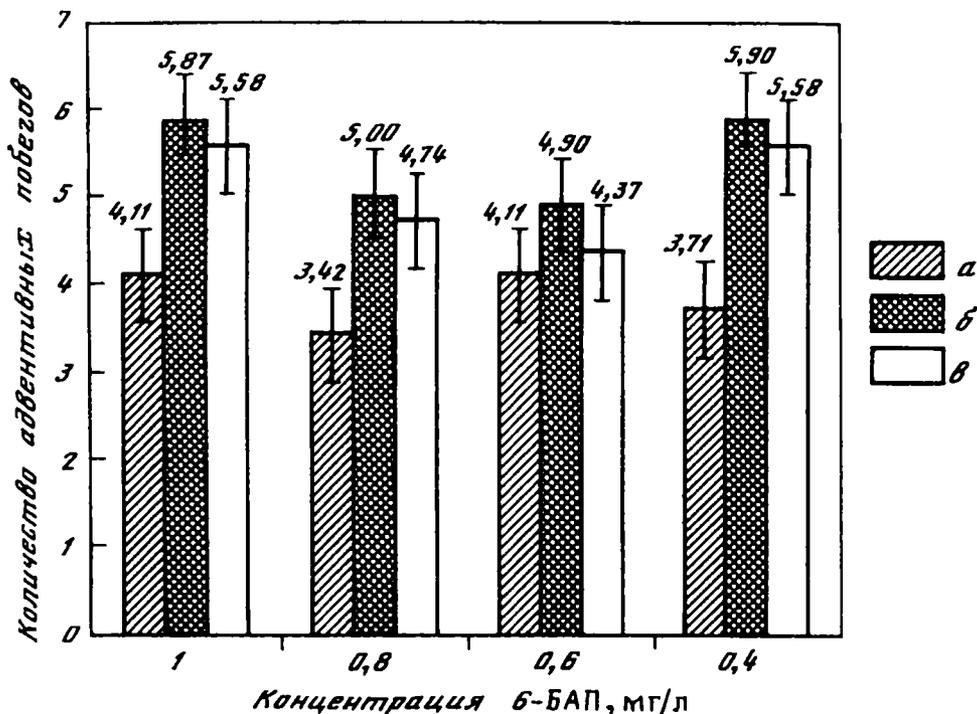


Рис. 1. Коэффициент размножения Тайберри в зависимости от концентрации 6-БАП и длительности культивирования (а – 28, б – 36, в – 47 дней) на среде для размножения
Н.С.Р. 0,05 = 1,028 (для частных различий)

Для быстрого и массового укоренения микропобеги должны достичь определенной стадии развития, поэтому наряду с выбором индуктора ризогенеза необходимо правильно подобрать продолжительность пассажа на этапе размножения.

Для введения гибрида Тайберри в культуру *in vitro* применяли стандартные методики [5, 6]. Эксплантами служили верхушечные и боковые почки. Культивирование проводили на питательной среде MS (30 г/л сахара, 7 г/л агар, рН 5,5), при температуре 23–25° С, освещенности 2000 лк, и фотопериоде 16 ч. Для опыта использовали стабильно размножающуюся культуру. Опыт включал следующие варианты: концентрации 6-БАП – 0,4, 0,6, 0,8 и 1,0 мг/л; при длительности культивирования 28, 37 и 47 дней.

Как и следовало ожидать, влияние обоих факторов на коэффициент размножения Тайберри оказалось существенным. Наибольшее количество адвентивных побегов получали на среде с максимальной концентрацией 6-БАП (рис. 1), но в этом случае побеги были слабо развиты и обладали низкой способностью к ризогенезу.

На среду для укоренения (соли и витамины В5 [13], 20 г/л сахара, 1 г/л ИУК) высаживали побеги высотой не менее 1 см, имеющие 2–3 междоузлия (побеги с такими параметрами считали достаточно развитыми, т.е. способными к укоренению). Наибольшее количество таких побегов получали на среде, содержащей 6-БАП в концентрации 0,4 мг/л. Независимо от концентрации 6-БАП наилучшие результаты были получены при длительности пассажа 37 дней (рис. 1, 2). При меньшей длительности пассажа получали большое количество недоразвитых растений, при большей – часть побегов отмирала или они были витрифицированы.

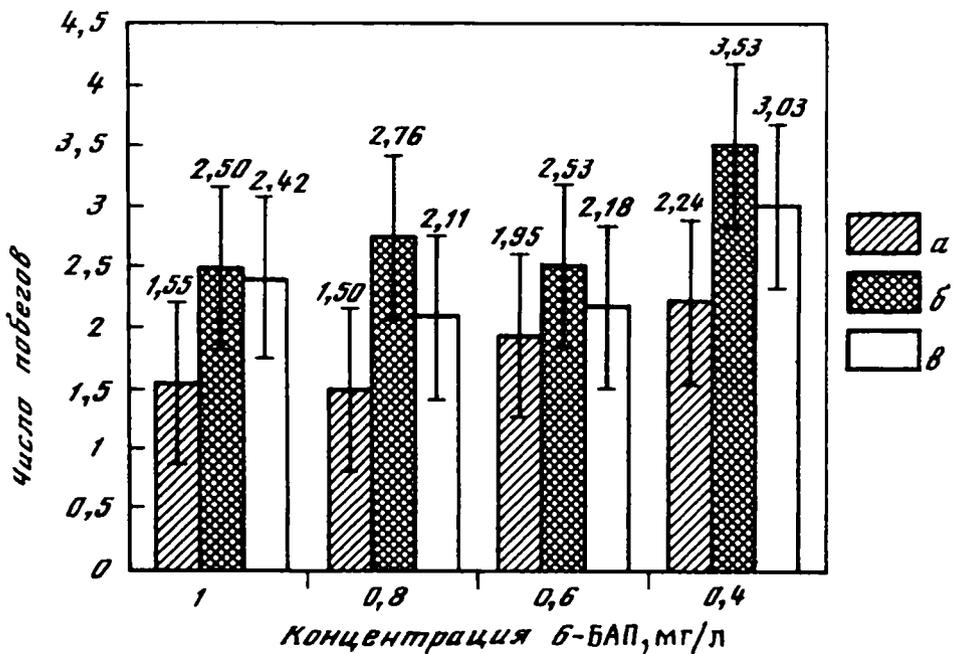


Рис. 2. Число адвентивных побегов длиной более 0,8 см, получаемых на среде для размножения, в зависимости от концентрации 6-БАП и длительности пассажа (а – 28, б – 37, в – 47 дней)
Н.С.Р. 0,05 = 0,666 (для частных различий)

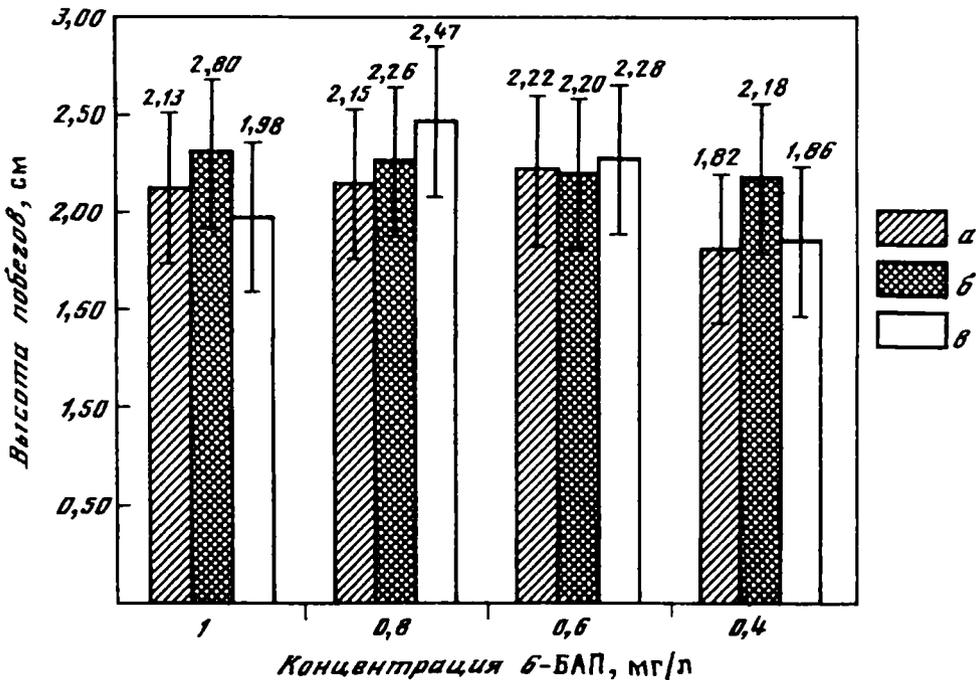


Рис. 3. Средняя высота регенерантов Тайберри в зависимости от концентрации 6-БАП и длительности пассажа размножения (а – 28, б – 37, в – 47 дней)
Н.С.Р. 0,05 = 0,760 (для частных различий)

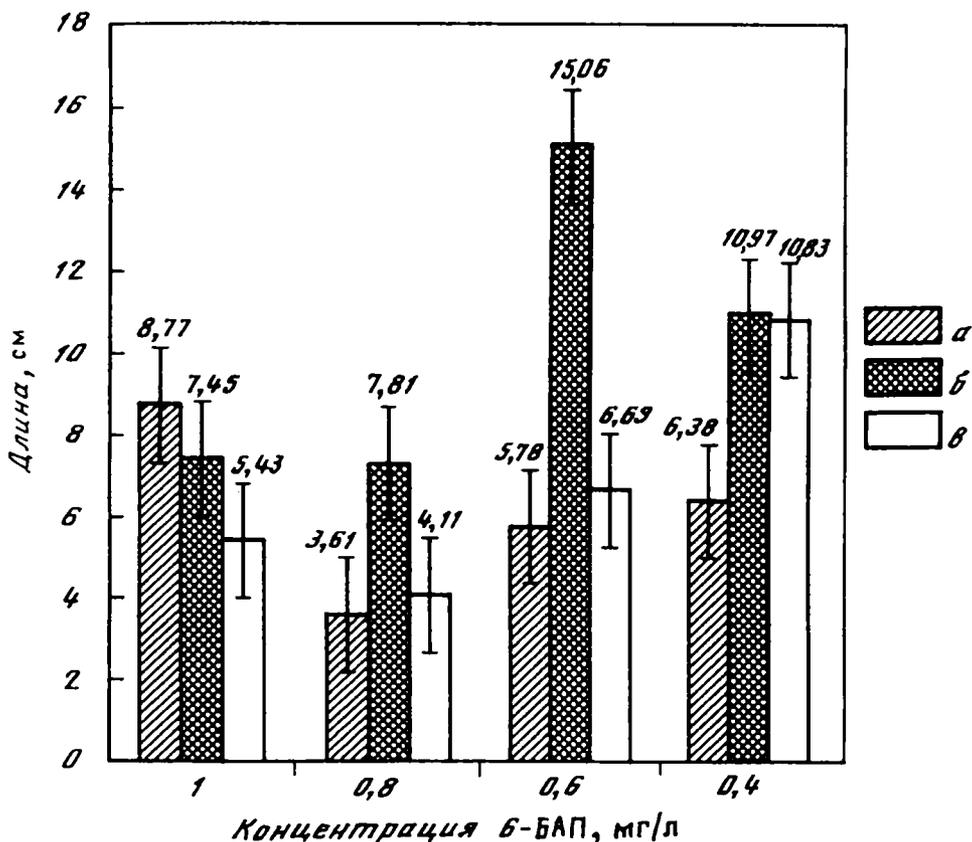


Рис. 4. Суммарная длина корней регенерантов Тайберри в зависимости от концентрации 6-БАП и длительности пассажа размножения (а – 28, б – 37, в – 47 дней)
 Н.С.Р. 0,05 = 2,759 (для частных различий)

Побеги культивировали на среде для укоренения в течение 38–40 дней. Для определения степени развития растений измеряли высоту побегов, суммарную длину и число корней у регенерантов. Выявлено, что как концентрация 6-БАП в среде для размножения, так и длительность предыдущего пассажа оказывают существенное влияние на высоту регенерантов Тайберри (рис. 3) и суммарную длину корней (рис. 4). Количество образовавшихся корней не зависело от длительности предыдущего пассажа, но существенно различалось у регенерантов, полученных на средах, содержащих 6-БАП в разных концентрациях (рис. 5), а именно, увеличивалось с уменьшением его концентрации. Оптимальную концентрацию 6-БАП и длительность пассажа определяли с учетом показателей, полученных как в процессе клонального микроразмножения, так и на этапе укоренения побегов. Наибольшее количество хорошо развитых регенерантов получали при использовании среды, содержащей 0,8 мг/л 6-БАП и длительности пассажа 37 дней.

Укоренение побегов Тайберри. По мнению ряда авторов [14, 15], для более эффективной индукции ризогенеза кратковременная обработка микрочеренков ауксином предпочтительна по сравнению с длительным культивированием на ауксинсодержащей среде. Известно также, что процесс адаптации стерильных растений к условиям *in vivo* сопряжен с различными трудностями. При пересадке в почву массовая гибель витроплантов может быть вызвана действием патогенной микрофлоры.

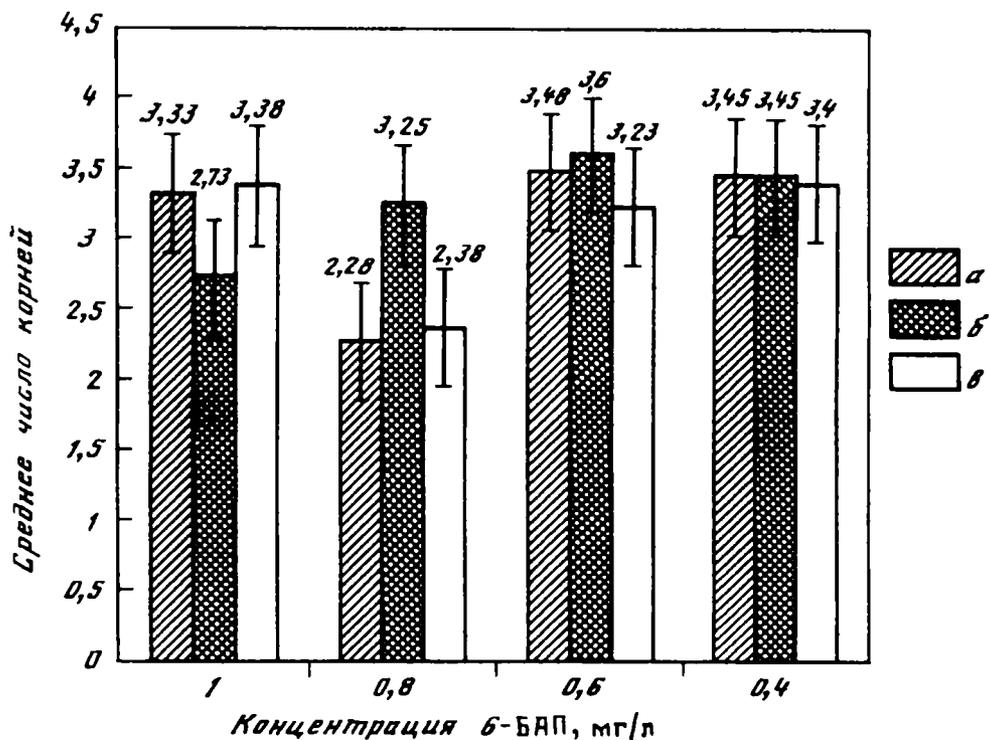


Рис. 5. Число корней, образовавшихся на среде для ускорения, в зависимости от длительности культивирования на среде для размножения (а – 28, б – 37, в – 47 дней) и концентрации содержащегося в ней 6-БАП.

Н.С.Р. 0,05 = 0,8208 (для частных различий)

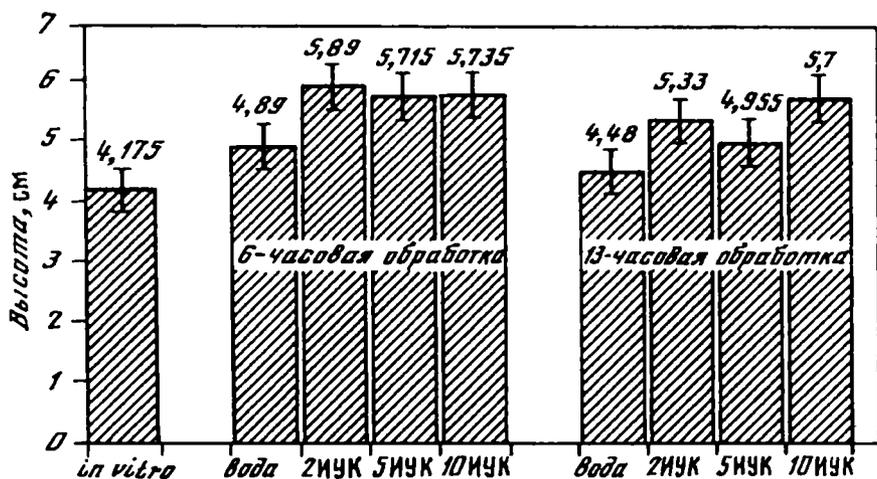


Рис. 6. Высота регенерантов Тайберри, полученных in vitro, и растений, укорененных на сфагнуме после обработки растворами ИУК

Н.С.Р. 0,05 = 0,709 (для частных различий)

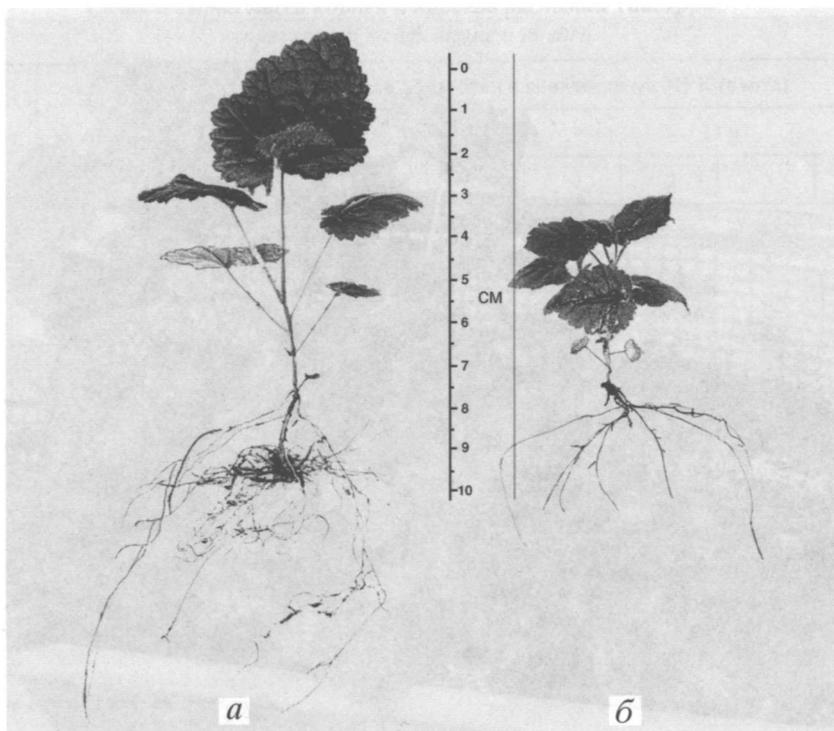


Рис. 7. Растения Тайберри перед высадкой в теплицу
а – укорененное на сфагнуме, б – витроплант

ры, стрессом от резкого изменения относительной влажности воздуха. Поэтому для повышения эффективности метода клонального микроразмножения гибрида Тайберри нами проведена серия опытов по пересадке витроплантов, предварительно обработанных ауксином, на вегетирующий мох-сфагнум, так как известно, что сфагновые мхи продуцируют вещества, обладающие антимикробными свойствами [16]. Культивирование витроплантов на вегетирующем сфагновом мхе дает возможность обеспечить постепенное понижение относительной влажности воздуха.

Микрочеренки длиной 0,8–1,0 см, полученные в результате размножения *in vitro*, высаживали в плотный слой вегетирующего мха, толщиной 2 см. Предварительно их обрабатывали водными растворами, содержащими 0; 2,0; 5,0 и 10,0 мг/л ИУК, в течение 6 или 13 ч. Для поддержания высокой влажности воздуха ящики с высаженными в мох растениями накрывали пленкой. По мере укоренения микрочеренков проводили их адаптацию к условиям пониженной влажности воздуха, постепенно приоткрывая пленку.

Степень развития укоренившихся черенков оценивали, измеряя сырую и сухую массу корней и побегов, а также высоту побегов. Контролем служили растения, укорененные *in vitro* на питательной среде, содержащей $1/2$ концентрации солей MS, 15 г/л сахарозы и 1,5 мг/л ИУК. Нужно отметить, что при использовании сфагнума приживаемость и укореняемость побегов составили 100%. Растения, полученные на сфагнуме, имели существенно большую высоту по сравнению с регенерантами, выращенными *in vitro* (рис. б). 6-часовая обработка раствором, содержащим 2 мг/л ИУК оказалась оптимальной. Увеличение концентрации ИУК и длительно-

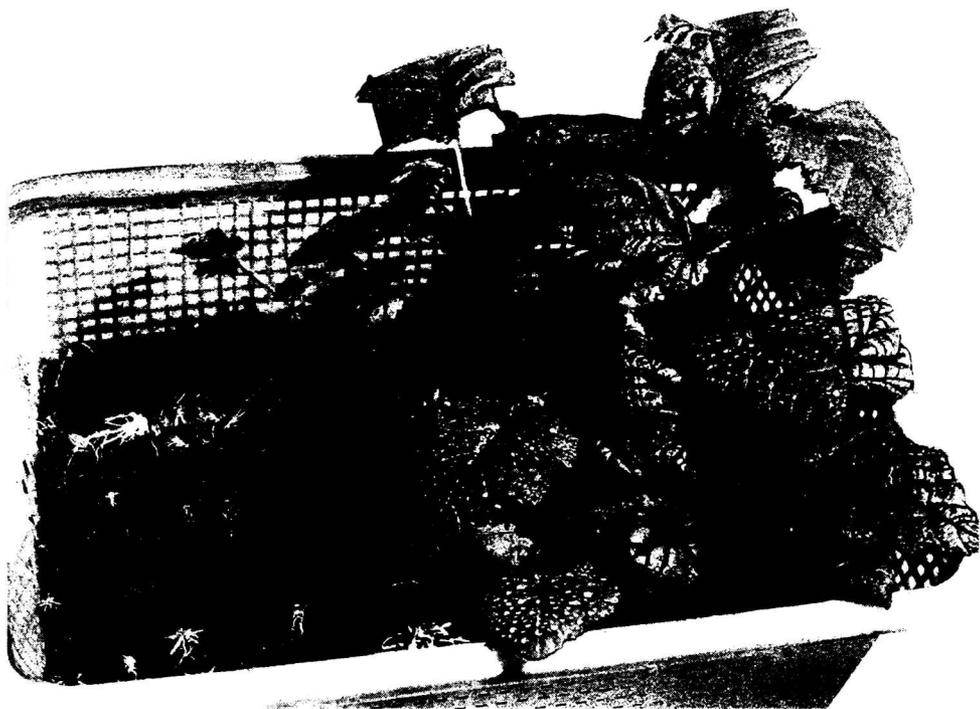


Рис. 8. Растения Тайберри, укореняемые на сфагнуме

сти обработки тормозили рост регенерантов Тайберри. Побеги, выращенные на сфагнуме, имели большую сырую массу по сравнению с контролем (см. таблицу); максимальная сырая масса была у побегов после 6-часовой обработки раствором с 2 мг/л ИУК; и только в этом варианте сухая масса побега существенно превышала контроль (см. таблицу). Растения, в течение 13 ч обрабатываемые водой и раствором с 5 мг/л ИУК, имели меньшую по сравнению с контролем сухую массу наземной части. Сырая и сухая масса корней регенерантов, укорененных на мхе, превышала контроль и была максимальной в вариантах: 10 мг/л ИУК – 6- и 10-часовая обработка; 2 мг/л ИУК – 6-часовая обработка, причем по сумме показателей последняя обработка оказалась оптимальной.

Растения Тайберри, получаемые с использованием сфагнума для укоренения микропобегов, имеют большую высоту, сырую и сухую массу побегов и корней по сравнению с регенерантами, получаемыми *in vitro* (рис. 7, 8).

Применение сфагнума позволяет провести подготовку листового аппарата растений к условиям пониженной влажности воздуха. При высадке такие растения легче адаптируются к условиям теплицы, что подтвердили наши дальнейшие наблюдения.

Таким образом, в ходе работы было установлено, что концентрация 6-БАП и длительность пассажа на среде для размножения оказывают существенное влияние на развитие микрочеренков и их способность к ризогенезу. Исключение этапа укоренения *in vitro* стало возможным при использовании мха-сфагнума для укоренения и адаптации стерильных микрочеренков с предварительной обработкой побегов раствором ИУК. Предложенный метод позволяет уменьшить расход дорогостоящих компонентов, необходимых для приготовления питательной

*Сухая и сырая масса корней и побегов растений Тайберри,
укорененных на сфагнуме и in vitro*

Масса, мг	in vitro	Длительность обработки и концентрации ИУК (в мг/л)							
		6 ч				13 ч			
		0	2	5	10	0	2	5	10
Сырая, побеги Н.С.Р. 0,05 = = 70,36	144,10	222,20*	275,75*	213,15	243,75*	145,75	189,85	174,50	222,25*
Сухая, побеги Н.С.Р. 0,05 = = 10,19	25,55	33,70	38,80*	28,85	34,55	22,20	26,70	24,05	31,40
Сырая, корни Н.С.Р. 0,05 = = 13,24	13,85	28,75*	34,80*	26,60	35,55*	8,55*	29,75*	36,65*	21,50
Сухая, корни Н.С.Р. 0,05 = 1,46	2,24	3,65	4,58*	3,22	4,45*	2,98	3,70*	3,53	4,45*

* Отличие от контроля существенно.

среды, сократить сроки получения растений в целом и свести к минимуму потери витроплантов при адаптации к условиям in vivo.

ЛИТЕРАТУРА

1. Казаков И.В. Малина и ежевика. М.: Колос, 1994. 141 с.
2. Jennings D.L. Raspberries and blackberries: Their breeding, diseases and growth. L.: Acad. press. 1988. 230 p.
3. Высоцкий В.А. Великая польза смешения // Фрукт. 1988. № 1. С. 23.
4. Казаков И.В., Кичина И.В. Малина. М.: Россельхозиздат, 1980. 101 с.
5. Sobczykiewicz B. Micropropagation of raspberry (*Rubus idaeus* L.) // Biotechnol. Agr. and Forestry. 1992. Vol. 18. P. 339–353.
6. McPheeters K.D. et al. Brambles (*Rubus* Ssp.) // Ibid. 1988. Vol. 6. P. 105–123.
7. Упадышев М.Т. Клональное микроразмножение некоторых нетрадиционных культур рода *Rubus* // Ягодководство в Нечерноземной зоне. М.: РАСХН, 1993. С. 10–18.
8. Harper P.C. Tissue culture propagation of blackberry and Tayberry // Horticult. Res. 1978. Vol. 18, N 2. P. 141–143.
9. Упадышев М.Т., Гуськов А.В. Ауксины и фенолкарбоновые кислоты как регуляторы ризогенеза растений рода *Rubus* in vitro // С.-х. биология. 1996. № 1. С. 92–98.
10. Murashige T., Skoog F. A revised medium for rapid growth and bioassay with tobacco tissue cultures // *Physiol. plant.* 1962. N 15. P. 473–497.
11. Геринг Х. Преодоление витрификации и улучшение акклиматизации растений при клональном микроразмножении // Биология культивируемых клеток и биотехнология растений. М.: Наука, 1991. С. 197–200.
12. Pyott J.L., Converse R.H. In vitro propagation of heat treated red raspberry clones // *Hort. Sci.* 1981. Vol. 16. P. 308–309.
13. Gamborg O.L., Wetter L.R. Plant tissue culture methods. Ottawa, 1975.
14. Высоцкий В.А. Биотехнологические методы в системе производства оздоровленного посадочного материала и селекции плодовых и ягодных растений: Автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук. М., 1998. 45 с.
15. Бутенко Р.Г. Клеточные технологии в сельскохозяйственной науке и практике // Основы сельскохозяйственной биотехнологии. М.: Агропромиздат, 1990. 384 с.
16. Себельникова Н.В. Первопоселенцы: (Лишайники и мхи). Новосибирск: КОЦ "Мост", 1997. 59 с.

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

Поступила в редакцию 21.07.99

SUMMARY

Kovaleva I.S., Danilova T.V., Molkanova O.I. Improvement of microclonal propagation method carried out for raspberry – blackberry hybrid “Taiberry”

The aims of the study were to increase the coefficient of propagation and to accelerate the rhizogenic process. The optimal concentration of 6-BAP and the duration of passage on nutrient medium were revealed. The method of sterile microshoot rootage and adaptation on sphagnum medium was refined. The IAA concentration ensured the maximum rates of vitroplant rootage and viability was ascertained. The application of sphagnum instead of artificial nutrient medium at the last stage of clonal micropropagation was found to reduce cost price per plant.

УДК 631.526.32 + 631.527.5:633.1

ВАРЬИРОВАНИЕ КОМПОНЕНТОВ УРОЖАЯ У СОРТОВ ЯРОВЫХ 42-ХРОСОМНЫХ ПШЕНИЧНО-ПЫРЕЙНЫХ ГИБРИДОВ И МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ

Л.И. Королева, А.М. Дзюба

Способность сорта давать более или менее постоянный урожай в различных средах (т.е. стабильность урожая) является результатом высокой адаптивности. В селекции на стабильность возникает (необходимость контролировать это свойство на всех этапах селекционного процесса). Методы его оценки разнообразны и основаны на использовании различных параметров и подходов (регрессионный, дисперсионный, кластерный и др.) [1], но они зачастую малоинформативны [2].

Таблица 1

Варьирование компонентов урожая у сортов яровых 42-хромосомных пшенично-пырейных гибридов и пшеницы (1991–1993 гг.)

Сорт	Стандартное отклонение компонентов (σ); ранги сортов					
	Масса зерна 1 растения, г			Масса зерна в колосе, г		
	1991 г.	1992 г.	1993 г.	1991 г.	1992 г.	1993 г.
ППГ 2714	<u>0,72</u>	<u>0,38</u>	<u>0,59</u>	<u>0,44</u>	<u>0,27</u>	<u>0,30</u>
	2	5	1	1	4-6	6
Скала	<u>0,38</u>	<u>0,35</u>	<u>0,32</u>	<u>0,24</u>	<u>0,25</u>	<u>0,23</u>
	7	6	8	8	8	8
ППГ 2430	<u>0,58</u>	<u>0,49</u>	<u>0,42</u>	<u>0,40</u>	<u>0,30</u>	<u>0,36</u>
	4	2	6	3	3	2
ППГ 2727	<u>0,33</u>	<u>0,34</u>	<u>0,39</u>	<u>0,31</u>	<u>0,27</u>	<u>0,34</u>
	8	7	7	6-7	4-6	4-5
ППГ 910	<u>0,81</u>	<u>0,66</u>	<u>0,46</u>	<u>0,41</u>	<u>0,36</u>	<u>0,34</u>
	1	1	4	2	2	4-5
Саратовская 29	<u>0,63</u>	<u>0,42</u>	<u>0,55</u>	<u>0,31</u>	<u>0,26</u>	<u>0,27</u>
	3	4	3	6-7	7	7
Ботаническая 2	<u>0,46</u>	<u>0,29</u>	<u>0,43</u>	<u>0,33</u>	<u>0,27</u>	<u>0,35</u>
	5	8	5	5	4-6	3
ППГ 15	<u>0,40</u>	<u>0,45</u>	<u>0,57</u>	<u>0,37</u>	<u>0,45</u>	<u>0,42</u>
	6	3	2	4	1	1

Примечание. В числителе – σ ; в знаменателе – ранг сорта по величине σ .

Материалом для изучения факторов, обеспечивающих стабильность урожая, послужили 8 сортов 42-хромосомных пшенично-пырейных гибридов (ППГ) и пшеницы со статистически равным средним урожаем, но с разной его стабильностью. В качестве критерия для градации сортов по степени стабильности урожая взято стандартное отклонение – σ . К сортам со стабильным урожаем отнесены ППГ 2714, Скала, ППГ 2430, ППГ 2727, ППГ 910, Саратовская 29, а с нестабильным – Ботаническая 2 и ППГ 15. Здесь и далее в таблицах они расположены в порядке, соответствующем убыванию стабильности урожая. Подробно методика проведения опыта и ранжирования сортов по стабильности приведена в нашей предыдущей работе [3].

Стабильность урожая может сочетаться с широкой изменчивостью некоторых морфологических и физиологических признаков [2], в частности, вероятно, с изменчивостью количественных признаков, являющихся элементами структуры урожая. В настоящей работе представлены результаты по изучению варьирования следующих компонентов урожая: массы зерна с растения и колоса, числа зерен в растении и колосе, массы 100 зерен. Целью этого исследования было установление возможных закономерностей в варьировании данных компонентов у сортов с различной стабильностью урожая. Результаты исследований изложены по каждому компоненту урожая отдельно.

Масса зерна 1 растения. У сортов со стабильной урожайностью отмечены различия в варьировании признака (табл. 1). Минимально варьировали ППГ 2727 и Скала. Они имели соответственно минимальные значения стандартного отклонения (σ) причем эти значения мало изменялись по годам. Максимально варьировавшими были ППГ 910 и ППГ 2714, и у них же максимальный разрыв в величине варьирования по годам. У ППГ 910 он был в пределах 0,81–0,46, у ППГ 2714 – 0,72–0,39. Среднее варьирование с меньшими различиями по годам имели ППГ 2430 и Саратовская 29.

Для сортов с нестабильным урожаем в отдельные годы наблюдается снижение варьирования до минимального (ранги 8 и 6 у Ботанической 2 и ППГ 15 соответ-

Стандартное отклонение компонентов (σ); ранги сортов

Число зерен 1 растения			Число зерен в колосе			Масса 100 зерен, г		
1991 г.	1992 г.	1993 г.	1991 г.	1992 г.	1993 г.	1991 г.	1992 г.	1993 г.
19,6	10,0	13,4	7,6	5,4	5,6	1,15	0,56	0,59
3	4	3	2-4	6	8	1	3	3
12,3	9,2	11,0	5,8	4,9	7,3	0,57	0,46	0,41
6	5	6	8	8	6	8	7-8	7-8
15,0	12,8	10,0	7,6	5,8	7,7	0,69	0,65	0,54
4	3	7	2-4	4-5	4	6	2	5
7,5	6,6	9,9	6,3	5,0	7,5	0,84	0,48	0,41
8	8	8	7	7	5	2	6	7-8
19,9	18,5	11,8	7,3	7,2	8,1	0,82	0,46	0,68
2	1	5	5	2	3	4	7-8	1
23,4	14,9	18,3	6,8	7,1	7,2	0,61	0,75	0,43
1	2	1	6	3	7	7	1	6
13,8	6,8	12,3	8,9	5,8	9,2	0,83	0,54	0,62
5	7	4	1	4-5	2	3	4-5	2
10,2	9,1	14,8	7,6	9,1	9,6	0,81	0,54	0,57
7	6	2	2-4	1	1	5	4-5	4

Таблица 2

Выравненность компонентов урожая у сортов яровых 42-хромосомных пшенично-пырейных гибридов и пшеницы (1991–1993 гг.)

Сорт	Коэффициент выравненности компонентов (В, %): ранги сортов					
	Масса зерна 1 растения, г			Масса зерна в колосе, г		
	1991 г.	1992 г.	1993 г.	1991 г.	1992 г.	1993 г.
ППГ 2714	45	57	39	61	66	63
	7	5	8	4	5	2
Скала	60	59	58	71	68	66
	2	4	2	1	3–4	1
ППГ 2430	56	55	54	63	69	57
	3–4	7	3	3	1–2	5
ППГ 2727	75	61	60	56	68	62
	1	1–2	1	7–8	3–4	3–4
ППГ 910	36	26	40	57	51	63
	8	8	7	6	8	8
Саратовская 29	49	60	42	64	69	62
	5	3	6	2	1–2	3–4
Ботаническая 1	47	61	50	56	63	54
	6	1–2	4	7–8	6	7
ППГ 15	56	56	47	58	56	56
	3–4	6	5	5	7	6

Примечание. В числителе – В, %, в знаменателе – ранг сорта по величине В.

венно), в другие – либо среднее, но стремящееся в сторону уменьшения (Ботаническая 2), либо высокое варьирование (ППГ 15). При этом разрыв в варьировании признака по годам у обоих сортов достигал тех же размеров, что и у стабильного по урожаю сорта ППГ 2430.

Таким образом, для сортов со стабильным урожаем характерны: 1) минимальное варьирование признака при незначительном изменении его величины по годам (Скала, ППГ 2727); 2) среднее варьирование и относительно средние различия его величины по годам (ППГ 2430, Саратовская 29); 3) максимальное варьирование при максимальном разрыве между его показателями в разные годы (ППГ 2714, ППГ 910).

Сорта с нестабильным урожаем имели средний по величине разрыв между ежегодными показателями варьирования признака. При этом показатель варьирования был ближе к низкому (Ботаническая 2) и сравнительно высоким (ППГ 15).

Масса зерна в колосе. У сортов со стабильным урожаем варьирование признака разное. У Скалы и Саратовской 29 оно минимально и незначительно колеблется по годам. Среднее варьирование при средних различиях отмечено у ППГ 2727. Признак сильно варьировал у ППГ 2430 и ППГ 910, но разрыв в величине колебания по годам был средним. Максимальным разрывом характеризовался наиболее стабильный по урожаю сорт ППГ 2714, варьирование же признака у него изменялось по годам от максимального до относительно слабого.

В варьировании этого признака у сортов с нестабильным урожаем также есть значительное расхождение. Показатели варьирования и их изменение по годам у Ботанической 2 были близки к таковым у стабильного сорта ППГ 2727. У ППГ 15 варьирование максимально в сравнении с другими сортами, но различия по годам на уровне средних.

Число зерен в растении. В колебании значений этого признака у стабильных по урожаю сортов наблюдается значительный размах: от минимального варьирования

Коэффициент выравнивости компонентов (В, %); ранги сортов

Число зерен 1 растения			Число зерен в колосе			Масса 100 зерен, г		
1991 г.	1992 г.	1993 г.	1991 г.	1992 г.	1993 г.	1991 г.	1992 г.	1993 г.
<u>46</u>	<u>52</u>	<u>47</u>	<u>74</u>	<u>70</u>	<u>73</u>	<u>67</u>	<u>87</u>	<u>84</u>
7-8	6	6	3	4-5	1	7	3-5	5-6
<u>64</u>	<u>62</u>	<u>60</u>	<u>79</u>	<u>78</u>	<u>70</u>	<u>80</u>	<u>87</u>	<u>85</u>
2	3-4	2	1	1	2-3	2	3-5	3-4
<u>57</u>	<u>51</u>	<u>57</u>	<u>73</u>	<u>73</u>	<u>63</u>	<u>82</u>	<u>85</u>	<u>86</u>
5	7	3	4	2-3	5-6	1	7	2
<u>68</u>	<u>65</u>	<u>62</u>	<u>72</u>	<u>73</u>	<u>67</u>	<u>73</u>	<u>90</u>	<u>89</u>
1	1	1	5-6	2-3	4	6	1	1
<u>46</u>	<u>17</u>	<u>45</u>	<u>72</u>	<u>59</u>	<u>59</u>	<u>76</u>	<u>89</u>	<u>81</u>
7-8	8	8	5-6	8	8	4	2	7-8
<u>47</u>	<u>54</u>	<u>46</u>	<u>76</u>	<u>69</u>	<u>70</u>	<u>78</u>	<u>78</u>	<u>85</u>
6	5	7	2	6	2-3	3	8	3-4
<u>59</u>	<u>64</u>	<u>53</u>	<u>68</u>	<u>70</u>	<u>60</u>	<u>64</u>	<u>86</u>	<u>81</u>
4	2	4	8	4-5	7	8	6	7-8
<u>63</u>	<u>62</u>	<u>50</u>	<u>71</u>	<u>62</u>	<u>63</u>	<u>75</u>	<u>87</u>	<u>84</u>
3	3-4	5	7	7	5-6	5	3-5	5-6

при минимальном разрыве по годам у ППГ 2727 до максимального варьирования при большом разрыве у Саратовской 29. Сильное варьирование его величины отмечено у ППГ 910. Средним и значительным при среднем разрыве характеризовался ППГ 2430, у Скалы же среднее варьирование сочеталось с минимальным относительно других сортов его изменением по годам. У наиболее стабильного по урожаю сорта ППГ 2714 отмечены максимальные различия в варьировании по годам, само же варьирование хотя и было высоким, но его величина стремилась к среднему.

У нестабильных по урожаю Ботанической 2 и ППГ 15 наблюдалось близкое к среднему варьирование признака при среднем разрыве по годам.

Число зерен в колосе. Среди стабильных сортов наименее варьирующим этот признак был у Скалы и ППГ 2727 при относительно высокой разнице в величине варьирования по годам. Такой же разрыв, но при несколько более высоком варьировании, отмечен у ППГ 2714. У Саратовской 29 и ППГ 910 наблюдалась смена рангов, но в целом варьирование было близким к среднему при минимальном различии по годам. Среднее варьирование при среднем разрыве отмечено у ППГ 2430.

У нестабильных сортов наблюдалось сильное варьирование признака до максимального у ППГ 15. У Ботанической 2 сильное варьирование сочеталось с максимальным по сравнению с другими сортами колебанием его величины по годам.

Масса 100 зерен. Минимальная вариация признака при минимальном изменении ее величины по годам отмечена у Скалы. ППГ 2714 отличался сильным варьированием с максимальной разницей между его показателями. У остальных сортов из группы стабильных по урожаю произошла смена рангов, а колебание величины варьирования либо значительное (ППГ 2727, ППГ 910, Саратовская 29), либо минимальное (ППГ 2430).

У нестабильных по урожаю сортов наблюдалось среднее варьирование признака, но у Ботанической 2 оно приближалось к сильному. В обоих случаях разрыв между показателями варьирования несколько меньше среднего.

Таблица 3

Вариабельность компонентов урожая у сортов яровых 42-хромосомных пшенично-пырейных гибридов и пшеницы (1991–1993 гг.)

Сорт	Коэффициент вариации компонентов (V, %); ранги компонентов					
	Масса зерна 1 растения, г			Масса зерна в колосе, г		
	1991 г.	1992 г.	1993 г.	1991 г.	1992 г.	1993 г.
ППГ 2714	<u>55</u> 1	<u>43</u> 2	<u>61</u> 1	<u>39</u> 3	<u>34</u> 3	<u>37</u> 3
Скала	<u>40</u> 1	<u>41</u> 1	<u>42</u> 1	<u>29</u> 3	<u>32</u> 3	<u>34</u> 3
ППГ 2430	<u>44</u> 1	<u>45</u> 2	<u>46</u> 1	<u>37</u> 3	<u>31</u> 3	<u>43</u> 2–3
ППГ 2727	<u>25</u> 5	<u>39</u> 1	<u>40</u> 1	<u>44</u> 1	<u>32</u> 3	<u>38</u> 2–3
ППГ 910	<u>64</u> 1	<u>74</u> 2	<u>60</u> 1	<u>43</u> 3	<u>49</u> 3	<u>47</u> 3
Саратовская 29	<u>51</u> 2	<u>40</u> 2	<u>58</u> 1	<u>36</u> 3	<u>31</u> 3–4	<u>38</u> 3
Ботаническая 1	<u>53</u> 1	<u>39</u> 1	<u>50</u> 1	<u>44</u> 2	<u>37</u> 2	<u>46</u> 3
ППГ 15	<u>44</u> 1	<u>44</u> 1–2	<u>53</u> 1	<u>42</u> 2	<u>44</u> 1–2	<u>44</u> 3

Примечание. В числителе – V, %, в знаменателе – ранг компонента по величине V (ранжировка в пределах года).

Таким образом, в обеих группах сортов установлен широкий диапазон изменчивости изученных признаков. Высокий уровень варьирования одних компонентов урожая может сочетаться с низким или средним – других. Различно и изменение величины варьирования у разных сортов по годам.

Однако выявлена и определенная закономерность: как сильное, так и слабое варьирование большинства признаков характерно для группы сортов со стабильным урожаем, а у нестабильных показатели варьирования также большинства признаков стремятся к среднему межсортовому значению. Минимальное и максимальное варьирование также в большинстве случаев отмечено в группе стабильных сортов.

Стабильность урожая сопряжена с разными типами варьирования изученных признаков. Невысокий, но стабильный урожай реализуется при устойчиво слабом варьировании всех компонентов урожая. Такой тип характерен для Скалы. (Данные об урожае приведены в предыдущей публикации [3].)

Стабильность более высокого урожая обеспечивается либо средним варьированием признаков (ППГ 2430), либо слабым варьированием одних при варьировании других, близком к среднему (ППГ 2727). В обоих случаях характерна также близкая к средней устойчивость уровня варьирования признаков.

Наиболее эффективен для стабилизации сравнительно высокого урожая тип варьирования признаков у ППГ 2714, при котором варьирование приближается к максимальному в годы с высоким общесортовым варьированием и стремительно снижается при его уменьшении. Можно предположить, что он сочетает 2 типа варьирования признаков: в условиях лимитирующих варьирование, варьирует по типу Скалы, а в противоположных – по типу другого стабильного сорта – ППГ 910, что и обеспечивает максимальную в данном наборе сортов стабильность урожая.

В описанной ситуации часто практикуемый отбор на выравненность может привести к отбору в ряде случаев стабильных, но сравнительно малоурожайных

Коэффициент вариации компонентов (V, %); ранги компонентов

Число зерен 1 растения			Число зерен в колосе			Масса 100 зерен, г		
1991 г.	1992 г.	1993 г.	1991 г.	1992 г.	1993 г.	1991 г.	1992 г.	1993 г.
<u>54</u>	<u>48</u>	<u>53</u>	<u>26</u>	<u>30</u>	<u>27</u>	<u>33</u>	<u>13</u>	<u>16</u>
2	1	2	5	4	4	4	5	5
<u>36</u>	<u>38</u>	<u>40</u>	<u>21</u>	<u>22</u>	<u>30</u>	<u>20</u>	<u>13</u>	<u>15</u>
2	2	2	4	4	4	5	5	5
<u>43</u>	<u>49</u>	<u>43</u>	<u>27</u>	<u>27</u>	<u>37</u>	<u>18</u>	<u>15</u>	<u>14</u>
2	1	2-3	4	4	4	5	5	5
<u>32</u>	<u>35</u>	<u>38</u>	<u>28</u>	<u>27</u>	<u>33</u>	<u>27</u>	<u>10</u>	<u>11</u>
2	2	2-3	3	4	4	4	5	5
<u>54</u>	<u>83</u>	<u>55</u>	<u>28</u>	<u>41</u>	<u>41</u>	<u>24</u>	<u>11</u>	<u>19</u>
2	1	2	4	4	4	5	5	5
<u>53</u>	<u>46</u>	<u>54</u>	<u>24</u>	<u>31</u>	<u>30</u>	<u>22</u>	<u>22</u>	<u>15</u>
1	1	2	4	3-4	4	5	5	5
<u>41</u>	<u>36</u>	<u>47</u>	<u>32</u>	<u>30</u>	<u>40</u>	<u>36</u>	<u>14</u>	<u>19</u>
3	3	2	5	4	4	4	5	5
<u>37</u>	<u>38</u>	<u>50</u>	<u>29</u>	<u>38</u>	<u>37</u>	<u>25</u>	<u>13</u>	<u>16</u>
3	3-4	2	4	3-4	4	5	5	5

форм. Иллюстрацией могут служить данные табл. 2. Высокая выравненность характерна только для Скалы (по всем признакам) и ППГ 2727 (по массе и числу зерен с растения). У остальных стабильных сортов отмечена или слабая выравненность компонентов урожая (ППГ 910), или перемена ими рангов по коэффициенту выравненности.

Сравнивая вариабельность разных признаков, следует отметить, что у стабильных сортов они выстроены по мере ее снижения в следующем порядке: 1) масса зерна 1 растения; 2) число зерен 1 растения; 3) масса зерна в колосе; 4) число зерен в колосе; 5) масса 100 зерен (табл. 3). Однако у нестабильных сортов этот порядок несколько изменен. У них происходит сближение показателей вариабельности числа зерен в растении и массы зерна в колосе (Ботаническая 2) или даже перемена местами, при которой более вариабельным признаком оказывается масса зерен в колосе (ППГ 15).

Таким образом, из изложенного выше следует, что высокая стабильность урожая обеспечивается за счет широкого диапазона варьирования его компонентов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Моргунов А.И., Наумов А.А. Селекция зерновых культур на стабилизацию урожая. М.: ВНИИТЭИ-агропром, 1987. 61 с.
2. Кильчевский А.А., Хотылева Л.В. Генотип и среда в селекции растений. Минск: Наука и техника, 1989. 191 с.
3. Королева Л.И., Дзюба А.М. Сравнительная характеристика сортов яровых 42-хромосомных пшенично-пырейных гибридов и мягкой пшеницы с различной стабильностью урожая // Бюл. Гл. ботан. сада. 1999. Вып. 177. С. 142-147.

SUMMARY

Koroleva L.I., Dzijuba A.M. **Variation with various stability of crop components in varieties of spring 42-chromosomes wheatfalse wheat hybrids and soft wheat**

The crop stability in 8 investigated varieties of spring hybrids and soft wheat was ascertained to be ensured by wide amplitude of crop component variation. The most effective type of variation was characterized by diminution in limited conditions and maximum increase in conditions promoting variation.

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 58:061.75

ПАМЯТИ ВЛАДИМИРА НИКОЛАЕВИЧА ВОРОШИЛОВА (2.IX 1908–6.IX 1999)

Отечественная ботаническая наука, ботанические сады России понесли тяжелую утрату: 6 сентября 1999 г. скончался доктор биологических наук Владимир Николаевич Ворошилов – выдающийся ботаник, исследователь флоры Дальнего Востока, старейший сотрудник Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН, где он работал с 1945 г.

В.Н. Ворошилов – первоклассный знаток флоры Дальнего Востока, яркий представитель классической плеяды русских флористов, прекрасный гербаризатор; большинство собранных им гербарных образцов – действительно образцовые. Им положено начало гербария Главного ботанического сада, Дальневосточный раздел которого в значительной степени состоит из его сборов. Владимир Николаевич предъявлял высокие требования к таксономической стороне дела, к качеству определения и самому понятию “вид”, имея собственную, глубоко продуманную концепцию, которой неуклонно следовал, описав 93 новых для науки вида.

Именем В.Н. Ворошилова названо 11 видов растений (их список опубликован в вып. 177 “Бюллетеня ГБС”, а также список трудов В.Н. Ворошилова).

С его именем связано много интересных начинаний, новых идей, концепций, гипотез. Так, в Главном ботаническом саду им создана оригинальная экспозиция “дикорастущие полезные растения”, для чего была разработана классификация полезных растений, проект экспозиции. Им также заложены основы экспозиции живых растений флоры Дальнего Востока – крупнейшей коллекции дальневосточных растений в открытом грунте за пределами природного региона. Вся деятельность В.Н. Ворошилова связана с интенсивной экспедиционной работой. Начиная с 1950-х годов Владимир Николаевич вместе с сотрудниками отдела флоры предпринял более 20 экспедиций, в результате которых была обследована почти вся территория дальневосточного региона: Приморье, Приамурье, Охотия, Камчатка, о-в Сахалин, Командорские и Курильские острова. В результате экспедиций собрана богатая коллекция дальневосточных растений (живые растения, семена, гербарий), послужившая основой ботанико-географической экспозиции Дальнего Востока и одноименного раздела гербария.

Работы с живыми растениями и гербарием легли в основу оригинальных концепций В.Н. Ворошилова: им дано четкое разграничение понятий “вид”, “подвид”, “разновидность”, сформулирована оригинальная концепция видообразования. Основным путем видообразования у растений по В.Н. Ворошилову является пространственно-генетический, связанный с двумя факторами: изменением ареалов и усилением изменчивости по мере увеличения числа поколений в процессе расселения растений.

Работы по интродукции растений подвели Владимира Николаевича к общим биологическим проблемам, которым он посвятил целый ряд публикаций. Это изучение ритмов развития, фотопериодизма и этапности онтогенеза растений, разра-

ботка понятия “косвенные приспособления”, изучение биологических особенностей некоторых экологических групп дальневосточных растений (крупнотравье, флора речных отмелей “сниженных альпийцев” и тому подобное), изучение жизненных форм, разработка представлений об эпикотильных и безэпикотильных растениях, о замещающей двулетности – как этапе перехода между монокарпическими и поликарпическими жизненными циклами.

Славу, признание и уважение Владимиру Николаевичу принесли 163 научные публикации, среди которых 10 монографий. Достаточно упомянуть такие капитальные сводки, вошедшие в золотой фонд ботаники, как “Флора Советского Дальнего Востока”, “Определитель растений Советского Дальнего Востока”, ставшие настольными книгами и справочниками многих поколений ботаников.

Мы благодарны судьбе, что нам довелось работать с В.Н. Ворошиловым, светлая память о нем навсегда сохранится в наших сердцах.

А.К. Скворцов, Н.В. Трулевич

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

SUMMARY

Vladimir Nikolaevich Voroschilov Obituary

The article is dedicated to the memory of V.N. Voroschilov (1908–1999), Doctor of Biology, outstanding botanist, notable scientist in the field of plant taxonomy of the Far-Eastern flora, one of the oldest officials of the Main Botanical Garden RAS.

СОДЕРЖАНИЕ

Интродукция и акклиматизация

<i>Данилова Н.С.</i> Основные закономерности интродукции травянистых растений местной флоры в Центральной Якутии	3
<i>Горбок В.М.</i> Зимостойкость хвойных интродуцентов в степной зоне России	8
<i>Нелюбина М.И.</i> Особенности изменчивости морфоструктуры популяций <i>Acer ginnala</i> Maxim. при интродукции в Красноярске	11
<i>Кищенко И.Т.</i> Сезонный рост побегов представителей рода <i>Pinus</i> в условиях интродукции.....	17
<i>Кучеров Е.В., Маслова Н.В., Мангажева А.М., Ахмедова З.А.</i> Биология и продуктивность <i>Crambe abyssinica</i> Hochst. в лесостепи Башкортостана	24
<i>Беляев А.Ю., Васфилова Е.С.</i> Некоторые итоги интродукции солодки секции <i>Euglycythiza</i> на Среднем Урале.....	28

Флористика и систематика

<i>Шлотгауэр С.Д.</i> Новые и редкие виды сосудистых растений для флоры Хабаровского края	33
<i>Виноградова Ю.К.</i> Внутривидовая изменчивость костра кровельного в естественных и спонтанных интродукционных популяциях	37
<i>Хохряков А.П.</i> , <i>Григорьевская А.Я., Валуйский Ю.Н.</i> Флора и растительность центральной части Корякского нагорья	46

Охрана растительного мира

<i>Шатко В.Г., Миронова Л.П.</i> Результаты мониторинга ценопопуляций <i>Orchis purpurea</i> Huds. в Карадагском заповеднике (Крым).....	52
<i>Пушай Е.С.</i> О видовом составе, распространении и охране орхидных в Тверской области	59

Морфология, анатомия

<i>Седельникова Л.Л.</i> Анатомо-морфологическое строение пластинки листа представителей рода <i>Crocus</i> (Iridaceae) в связи с интродукцией в Сибири	69
<i>Виноградова Т.Н.</i> О некоторых тенденциях в морфоэкологической эволюции наземных орхидных на ранних стадиях развития	77
<i>Коломейцева Г.Л.</i> Особенности онтогенеза <i>Eulophiella roempleriana</i> Schltr. (Orchidaceae) в оранжерейных условиях.....	87

<i>Жмудь Е.В.</i> Онтогенез <i>Trifolium rannonicum</i> Jacq. в условиях интродукции в лесостепи Западной Сибири.....	98
<i>Ворончихина В.В.</i> Полиморфность клеток спермодермы у <i>Vicia pisiformis</i> L.	103

Цветоводство, озеленение

<i>Булыгин Н.Е., Фирсов Г.А., Тогерсен К.Г.</i> Хвойные в озеленении Северо-Западной России и Северной Швеции	109
<i>Васильева И.В., Герасимов С.О.</i> Интродукция гладиолуса гибридного (<i>Gladiolus</i> × <i>hybridus hort.</i>) в ГБС РАН за 50 лет	115

Физиология, биохимия

<i>Соколова С.М., Вышкова А.П.</i> Биохимическая эволюция некоторых видов рода <i>Triticum</i> L.	121
<i>Арефьева Л.П., Семихов В.Ф., Гринаш М.Н., Новожилова О.А., Махин П.В.</i> Иммунохимические связи в роде <i>Pinus</i> и его взаимоотношения с другими родами семейства <i>Pinaceae</i>	126
<i>Анулов О.В., Смирнова Н.И., Беляева Е.В.</i> Моносахаридный состав структурных полисахаридов семенной кожуры некоторых видов бобовых (хемотаксономический аспект).....	132

Биотехнология, отдаленная гибридизация

<i>Ковалева И.С., Данилова Т.В., Молканова О.И.</i> Усовершенствование методики микроклонального размножения малиново-ежевичного гибрида Тайберри.....	136
<i>Королева Л.И., Дзюба А.М.</i> Варьирование компонентов урожая у сортов яровых 42-хромосомных пшенично-пырейных гибридов и мягкой пшеницы.....	144

Потери науки

Памяти Владимира Николаевича Ворошилова	151
---	-----

CONTENTS

Introduction and acclimatization

<i>Danilova N.S.</i> The basic regulations of indigenous plant species introduction in Central Yakutia	3
<i>Gorbok V.M.</i> Hardiness of introduced coniferous plant species in steppe zone in Russia	8
<i>Nelubina M.I.</i> Characteristics of morphological structure variability in introduced populations of <i>Acer ginnala</i> in Krasnoyarsk	11
<i>Kishchenko I.T.</i> Seasonal growth rhythm in some introduced species in the genus <i>Pinus</i>	17
<i>Kucherov E.V., Maslova N.V., Mangazheva A.M., Akhmedova Z.A.</i> Biology and productivity of <i>Crambe abyssinica</i> Huchst. in forest-steppe zone in Bashkiria	24
<i>Belyaev A.Yu., Vaspilova E.S.</i> Some results of introduction of <i>Glycyrrhiza</i> , the section <i>Euglycyrrhiza</i> , in Central Urals	28

Floristics and taxonomy

<i>Schlotgauer S.D.</i> New and rare vascular plant species in the flora of Khabarovsk krai	33
<i>Vinogradova Yu.K.</i> Intraspecific variability of <i>Anisantha tectorum</i> (L.) Nevski in natural and spontaneous introduction populations	37
<i>Khokhryakov A.P., Grigoryevskaya A.Ya., Valuisky Yu.N.</i> Flora and vegetation in the central part of Koryak plateau	46

Plant kingdom conservation

<i>Shatko V.G., Mirinova L.P.</i> Results of monitoring <i>Orchis purpurea</i> Huds cenopopulations in Karadag nature reserve (the Crimea)	52
<i>Pushai E.S.</i> On orchids species diversity, distribution and protection in Tver Province	59

Morphology, anatomy

<i>Sedelnikova L.L.</i> Anatomical-morphological structure of leaf blade in the representatives of the genus <i>Crocus</i> L. in connection with introduction in Siberia	69
<i>Vinogradova T.N.</i> On some tendencies in morphoecological evolution of ground orchids at early stages of development	77
<i>Kolomeitseva G.L.</i> Characteristics of <i>Eulophiella roempleriana</i> Schltr. (Orchidaceae) ontogenesis under conservatory conditions	87
<i>Zhmud E.V.</i> Ontogenesis of <i>Trifolium pannonicum</i> Jacq. under introduction in forest-steppe zone in West Siberia	98
<i>Voronchikhin V.V.</i> Polymorphism of spermoderm cells in <i>Vicia pisiformis</i> L.	103

Landscape and shade gardening

<i>Bulygin N.E., Firsov G.A., Torgersen K.G.</i> Conifers in planting of greenery in North-West Russia and North Sweden	109
<i>Vasilyeva I.V., Gerasimov S.O.</i> Introduction of <i>Gladiolus</i> × hybridus hort. in the Main Botanic Garden RAS for 50 years	115

Physiology, biochemistry

<i>Sokolova S.M., Vyschkova A.P.</i> Biochemical evolution in the genus <i>Triticum</i> L.	121
<i>Arefyeva L.P., Semikhov V.F., Grinasch M.N., Novozhilova O.A., Makhin P.V.</i> Immunochemical study in the genus <i>Pinus</i> (the family Pinaceae) and its relations with the other genera in the family	126
<i>Anulov O.V., Smirnova N.I., Belyaeva E.V.</i> Monosaccharide composition of seed coat structural polysaccharides in some species of legumes (chemotaxonomical aspect)	132

Biotechnology, distant hybridization

<i>Kovaleva I.S., Danilova T.V., Molkanova O.I.</i> Improvement of microclonal propagation method carried out for raspberry-blackberry hybrid Taiberry	136
<i>Koroleva L.I., Dzijuba A.M.</i> Variation with various stability of crop components in varieties of spring 42-chromosome wheatfalse wheat hybrids and soft wheat	144

Obituary

Obituary V.N. Voroschilov	151
---------------------------------	-----

Научное издание

Бюллетень
Главного ботанического сада
Выпуск 179

*Утверждено к печати Ученым советом
Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина
Российской академии наук*

Зав. редакцией *А.М. Гидалевич*
Редактор *Г.П. Панова*
Художественный редактор *В.Ю. Яковлев*
Технический редактор *В.В. Лебедева*
Корректоры *Н.П. Круглова, Р.В. Молоканова, Н.И. Харламова*

Набор и верстка выполнены в издательстве
на компьютерной технике

ЛР № 020297 от 23.06.1997

Подписано к печати 24.05.2000

Формат 70 × 100 ¹/₁₆. Гарнитура Таймс.

Печать офсетная

Усл.печ.л. 13,0. Усл.кр.-отт. 13,5. Уч.-изд.л. 14,6

Тираж 300 экз. Тип. зак. 348

Издательство "Наука"

117864 ГСП-7, Москва В-485, Профсоюзная ул., 90

Санкт-Петербургская типография "Наука"

199034, Санкт-Петербург В-34, 9-я линия, 12

ШУВАЛОВ В.А.

**ПРЕОБРАЗОВАНИЕ СОЛНЕЧНОЙ ЭНЕРГИИ
В ПЕРВИЧНОМ АКТЕ РАЗДЕЛЕНИЯ ЗАРЯДОВ
В РЕАКЦИОННЫХ ЦЕНТРАХ ФОТОСИНТЕЗА**

В книге излагаются современные представления о механизме первичного акта преобразования энергии света в энергию разделенных зарядов в реакционных центрах фотосинтеза, представляющих собой хлорофилл-белковые комплексы мембран. Экспериментально показано, что формирование волновых пакетов при фемтосекундном возбуждении первичного донора электрона, димера бактериохлорофилла Р, приводит к ситуации, когда наблюдается отчетливая зависимость переноса электрона от движения ядерной подсистемы вдоль координаты переноса электрона с P^* на первичный акцептор электрона, бактериохлорофилл B_A . Полученные результаты и их теоретическое обоснование проливают свет на общие закономерности разделения зарядов как в биологических, так и в химических системах.

Для биофизиков и биохимиков растений, а также для специалистов в области химической физики систем, преобразующих световую энергию.

**АДРЕСА КНИГОТОРГОВЫХ ПРЕДПРИЯТИЙ
ТОРГОВОЙ ФИРМЫ "АКАДЕМКНИГА"**

Магазины "Книга—почтой"

121009 Москва, Шубинский пер., 6
197345 Санкт-Петербург, ул. Петрозаводская, 7

Магазины "Академкнига" с указанием отделов "Книга—почтой"

690088 Владивосток, Океанский проспект, 140 ("Книга—почтой")
620151 Екатеринбург, ул. Мамина-Сибиряка, 137 ("Книга—почтой")
664033 Иркутск, ул. Лермонтова, 289 ("Книга—почтой")
660049 Красноярск, ул. Сурикова, 45 ("Книга—почтой")
117312 Москва, ул. Вавилова, 55/7
117192 Москва, Мичуринский проспект, 12
103642 Москва, Б. Черкасский пер., 4
630091 Новосибирск, Красный проспект, 51 ("Книга—почтой")
630090 Новосибирск, Морской проспект, 22 ("Книга—почтой")
142292 Пушкино, Московской обл., МР "В", 1 ("Книга—почтой")
443002 Самара, проспект Ленина, 2 ("Книга—почтой")
199034 Санкт-Петербург, В.О., 9-я линия, 16
191104 Санкт-Петербург, Литейный проспект, 57
199164 Санкт-Петербург, Таможенный пер., 2
194064 Санкт-Петербург, Тихорецкий проспект, 4
634050 Томск, Набережная реки Ушайки, 18 ("Книга—почтой")
450059 Уфа, ул. Р. Зорге, 10 ("Книга—почтой")
450025 Уфа, ул. Коммунистическая, 49

*По вопросам приобретения книг
просим обращаться также
в издательство по адресу:
117864, Москва, ул. Профсоюзная, 90
тел. (095) 334-98-59*
