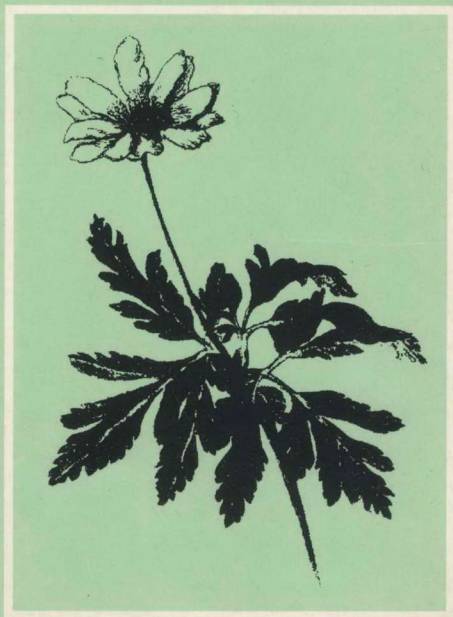




ISSN 0366-502X

# **БЮЛЛЕТЕНЬ ГЛАВНОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА**

Выпуск  
**180**



«НАУКА»

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

**БЮЛЛЕТЕНЬ**  
**ГЛАВНОГО**  
**БОТАНИЧЕСКОГО**  
**САДА**

Выпуск

**180**



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 *Н.В. Трулевич*  
кандидат биологических наук *Л.П. Вавилова*

**Бюллетень** Главного ботанического сада. Вып. 180. – М.: Наука, 2000 – 152 с.; ил.  
ISBN 5-02-004268-4

Представлены материалы по интродукции древесных и земляники в Москве, североамериканских папоротников в Киеве, по кариологии берез России и стран СНГ, распространению протокормов и ювенильных особей орхидных в природе. Сообщается об опыте переселения цикламена Кузнецова в Карадагский заповедник в Крыму, о редких декоративных растениях Башкирии, результатах изучения аминокислотного состава семян злаков, флавоноидов у ивы, активности окислительных ферментов у дактилоризы, пыльцы оранжевых растений. Приводятся сведения о гибридных ивах на Урале, колокольчиках коллекции ГБС, жизнеспособности семян кипариса в Крыму, о вредителях и болезнях аборигенных растений в Якутском ботаническом саду. Помещены также информация и статья памяти М.А. Махалина.

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

ТП 2000-II-№145

Editor-in-Chief

Academichan 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. *N.V. Trulevich*, Cand. Bio. Sci. *L.P. Vavilova*

**Bulletin of the Main Botanical Garden. Is. 180. – Moscow: Nauka, 2000. – 152 p.; il.**  
ISBN 5-02-004268-4

The issue contains the papers on introduction of woody plants and strawberries in Moscow, North-American ferns in Kiev, on karyology of birch in Russia and adjacent countries, on distribution of orchid protocorms and juvenile plants in nature. The information concerning the experimental migration of *Cyclamen kuznetzovii* into Karadag nature reserve in the Crimea, the rare decorative indigenous plants in Bashkiria, the results of seed aminoacid composition study in cereals, flavonoids in willows, activity of oxidizing enzymes in *Dactylorhiza*, green-house plain pollen, hybrid willow trees in the Urals, collection of campanula in the MBG RAS, seed viability of cypress in the Crimea, pests and diseases of indigenous plant species in the Yakut Botanic Garden is given. The special information and the article dedicated to the memory of M.A. Makhalin are presented.

ISBN 5-02-004268-4

© Издательство “Наука”, 2000

© Российская академия наук и издательство “Наука”, продолжающееся издание “Бюллетень Главного ботанического сада”, (разработка, художественное оформление) 1948 (год издания вып. 1), 2000

---

# ИНТРОДУКЦИЯ И АККЛИМАТИЗАЦИЯ

---

УДК 581.16:635.977(47+57–25)

## СЕМЕННОЕ ВОЗОБНОВЛЕНИЕ ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ В МОСКВЕ И МОСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ

*Л.С. Плотникова*

Наличие семенного возобновления у интродуцированных растений свидетельствует о хорошей их приспособленности к новым условиям среды, возможности существовать в этих условиях самостоятельно, без помощи человека. Такой процесс желателен для многих полезных растений, и часто приходится прилагать много усилий, чтобы растения интродуцируемых видов начали плодоносить и давать самосев.

Условия такого мегаполиса, как Москва, с ее сильно развитой промышленностью, значительно изменяющей естественную среду обитания растений, часто отрицательно сказываются не только на растениях интродуцированных видов, но и на местных, приводя иногда даже к их гибели. Наличие в городе интродуцированных растений, возобновляющихся естественным путем, свидетельствует о высокой устойчивости, поэтому их выявление представляет определенный интерес.

Местообитаниями, наименее подверженными влиянию антропогенных факторов в городской черте, являются парки и особенно лесопарки, поэтому в них по сравнению с улицами, бульварами, скверами растения находятся в более благоприятных условиях, приближенных к природной обстановке. Наиболее существенным отрицательным для возобновления фактором в лесных фитоценозах является конкуренция местных видов, в связи с чем большинство находок самовозобновляющихся интродуцированных растений обнаруживается в той или иной степени нарушенных местообитаниях, что отмечается многими исследователями [1–5].

В наши задачи входило выявление интродуцированных растений, возобновляющихся в Москве и Московской области семенным путем, с учетом их количественного и возрастного состава, жизненности, зимостойкости. Проводили подсчет всходов и взрослых растений семенного происхождения, учитывали их метрические показатели. В Москве были обследованы шесть наиболее крупных парков и лесопарков: Филевский, Останкинский, Сокольнический, Измайловский, парк при МГУ, ЦПКиО им. Горького. В качестве особого объекта, обладающего огромным числом интродуцентов – около 2000 наименований – на предмет самовозобновления была обследована территория Главного ботанического сада РАН. В Московской области такие сведения собирали в 179 старинных усадьбах, что частично было отражено в книге “Древесные растения парков Подмосковья” [6]. В табл. 1 показан видовой состав растений, появившихся в результате самосева на территориях обследованных объектов. Всего в них было

Таблица 1

Виды, самовозобновляющиеся в парках Москвы

Вид	ГБС	Фили	Остан- кино	Соко- льни- ки	Из- май- лово	МГУ	ЦПКиО им Горь- кого
<i>Acer ginnala</i> Maxim.	-	-	-	+	-	-	-
<i>A. negundo</i> L.	+	+	+	+	+	+	+
<i>A. tataricum</i> L.	-	+	-	+	+	-	-
<i>Aesculus hippocastanum</i> L.	-	+	-	-	-	-	-
<i>Cerasus avium</i> (L.) Moench	+	-	-	-	-	-	-
<i>C. kurilensis</i> (Miyabe) Czer.	+	-	-	-	-	-	-
<i>Chaenomeles japonica</i> (Thunb.) Lindl.	+	-	-	-	-	-	-
<i>Cornus alba</i> L.	+	+	+	+	+	+	+
<i>Cotoneaster lucidus</i> Schlecht.	+	+	-	+	-	+	+
<i>Crataegus chlorosarca</i> Maxim.	-	-	-	+	-	-	-
<i>C. flabellata</i> (Bosc) C. Koch	-	-	-	-	+	-	-
<i>C. maximowiczii</i> Schneid.	-	-	-	-	-	+	-
<i>C. sanguinea</i> Pall.	-	-	-	-	-	+	-
<i>C. sp.</i>	+	-	-	-	-	-	-
<i>Euonymus europeau</i> L.	-	-	-	-	-	+	-
<i>Juglans ailanthifolia</i> Carr.	+	-	-	-	-	-	-
<i>J. cinerea</i> L.	+	-	-	-	-	-	-
<i>J. mandshurica</i> Maxim.	-	+	-	+	-	+	+
<i>Lonicera tatarica</i> L.	-	-	-	+	-	-	-
<i>Padus maackii</i> (Rupr.) Kom.	-	-	-	+	-	-	-
<i>P. maximowiczii</i> (Rupr.) Sok.	+	-	-	-	-	-	-
<i>Philadelphus coronarius</i> L.	-	+	-	+	-	-	-
<i>Physocarpus opulifolius</i> (L.) Maxim.	-	-	+	-	-	-	-
<i>Prunus divaricata</i> Led	+	-	-	-	-	-	-
<i>Pyrus communis</i> L.	-	+	-	-	-	-	-
<i>Quercus borealis</i> Michx. f.	+	+	-	+	-	+	-
<i>Q. palustris</i> Muenchh.	+	-	-	-	-	-	-
<i>Ribes alpinum</i> L.	-	+	-	-	-	-	-
<i>Rubus caesius</i> L.	+	-	-	-	-	-	-
<i>Sorbaria sorbifolia</i> (L.) F. Br.	-	-	-	+	-	-	-
<i>Sorbus intermedia</i> (Ehrh.) Pers.	+	-	-	-	-	-	-
<i>Spiraea japonica</i> L. f.	-	-	-	+	-	-	-
<i>Symphoricarpos albus</i> (L.) Blake	+	-	+	+	-	+	-
<i>Syringa josikaea</i> Jack.	-	-	-	-	-	+	-
<i>Tilia platyphyllos</i> Scop.	-	-	+	-	-	-	+
<i>Viburnum lantana</i> L.	+	-	-	-	-	+	-
Итого	17	10	5	14	4	11	6

обнаружено 36 видов, относящихся к 24 родам 11 семейств. Половина родов (12) и половина видов (18) принадлежит семейству Rosaceae. Наибольшее число видов, дающих самосев, отмечено в ГБС (17) и Сокольниках (14). Относительно незначительное число самовозобновляющихся интродуцированных видов по сравнению с числом плодоносящих в ГБС (более 1000 видов) можно объяснить проводившимся до последнего времени регулярным газонокосшением, уничтожавшим самосев.

Во всех парках обнаружено возобновление *Cornus alba* и *Acer negundo*. Западная граница ареала *Cornus alba* проходит недалеко от Москвы, поэтому в парках города

он находится почти в пределах своего естественного ареала [8]. Известны также случаи его натурализации в Московской области [9]. Во всех парках дерен представлен разновозрастными экземплярами, в том числе и половозрелыми особями. Массовое возобновление отмечается на рыхлой незадернованной почве. В Филевском парке разновозрастные группы дерена образуют даже густой подлесок. В возрасте 3–4 лет его высота достигает 0,6 м. Среди самосева преобладают растения в возрасте 2–4 лет, имеющие соответственно от 0,25 до 0,6 м высоты.

Возобновление *Acer negundo* отмечено также во всех парках, где он представлен разновозрастными экземплярами. Особенно много сеянцев вблизи маточных растений. В 3–4 года их высота 0,2–0,3 м.

Возобновление *Acer tataricum* отмечено в четырех парках, всюду в непосредственной близости от маточных деревьев и в основном на незадернованной почве. Одно- и двухлетние растения имеют высоту 0,1–0,15 м.

Обильно в парках Москвы возобновляется *Quercus borealis*. При отсутствии газокошения численность одно- и двухлетних сеянцев на 1 м<sup>2</sup> в ГБС непосредственно под кроной маточных растений достигает 50 экземпляров. Правда, с увеличением возраста сеянцев их численность резко сокращается. Почти такого же обилия достигает возобновление дуба северного в парке Сокольники, хотя двухлетние сеянцы там отмечены лишь единично, их высота 0,1–0,15 м, а в Филевском парке и парке при МГУ зарегистрированы только единичные всходы.

В четырех из семи парков обнаружено семенное возобновление *Juglans mandshurica*. Разновозрастный подрост ореха наблюдается в парке Сокольники. Трех- и четырехлетние экземпляры имеют высоту 0,8–1,0 м, 8–9–10-летние – высоту 2,5–3,0 м при диаметре стволиков до 5 см. В Филевском парке самосев в основном отмечен под пологом маточного дерева 8,0 м высоты. Здесь имеется более 30 однолетних растений 0,15 м высоты и всего два четырехлетних экземпляра, достигших высоты 0,7 м. Очень хороший рост ореха отмечен в парке при МГУ, где четыре экземпляра двухлетнего возраста достигают высоты 0,8 м.

Найденный в пяти парках самосев *Cotoneaster lucidus* представлен в них лишь единичными экземплярами и появляется на рыхлой недавно вскопанной почве и по обочинам дорог.

Остальные виды дают самосев только в отдельных парках. Как правило, самосев появляется непосредственно под материнским растением или на небольшом расстоянии от него. Однако некоторые виды, семена которых служат пищей для птиц, могут появляться на значительном расстоянии от источника семян. Таковы, например, виды из семейства *Rosaceae* – *Cerasus avium*, *C. kurilensis*, *Sorbus intermedia*, *Padus maximowiczii*, сеянцы которых обнаружены на территории ГБС вдалеке от маточных насаждений. В ряде случаев при наличии сеянцев материнские растения не были найдены. Таковы, например, *Crataegus flabellata* в парке Измайлово и *Viburnum lantana* в парке при МГУ.

Некоторые виды, несмотря на наличие плодоносящих экземпляров во всех или большинстве обследованных парков, дают самосев лишь в одном из них. Таких видов 26. Так, самосев *Acer ginnala*, *Crataegus chlorosarca*, *Lonicera tatarica*, *Padus maackii*, *Sorbaria sorbifolia*., *Spiraea japonica* обнаружен только в Сокольниках, *Aesculus hippocastanum*, *Ribes alpinum* – лишь в Филях, *Crataegus sanguinea* – в парке МГУ, *Crataegus flabellata* – только в Измайлово.

Проведенное обследование озеленения усадебных парков Московской области позволило установить, что там, как минимум, насчитывается 21 вид, дающий самосев, относящийся к 17 родам 10 семейств. Их перечень указан в табл. 2. Среди них шесть видов общих с Москвой. Это *Acer negundo*, *A. tataricum*, *Cornus alba*, *Euonymus europaeus*, *Quercus borealis* и *Viburnum lantana*. Наиболее часто встречается самосев *Abies sibirica*, *Acer negundo*, *Populus alba*. У остальных видов он отмечен в одном-двух пунктах.

Таблица 2

*Виды, самовозобновляющиеся в усадебных парках и городах  
Московской области*

Вид	Усадьба и город Московской области
<i>Abies sibirica</i> Ledebour	Аксаково (Мытищинский), Михайловское, Остафьево (Подольский), Морозовка (Солнечногорский), Петрово-Вырубное (Истринский)
<i>Acer negundo</i> L.	Быково, Никитское (Раменский), Воскресенки (Чеховский), Зарайск*, Кашира*, Коломна*, Люберцы*, Ляхово (Домодедовский), Марфино (Мытищинский), Озеры*, Северское (Коломенский), Ступино*
<i>A. tataricum</i> L.	Быково (Раменский)
<i>Amelanchier canadensis</i> (L.) Medic.	Ногинск*
<i>Cerasus vulgaris</i> Mill.	Акатьево (Коломенский)
<i>Cornus alba</i> L.	Поливаново (Подольский)
<i>Crataegus oxyacantha</i> L.	Бутово (Ленинский)
<i>Euonymus europaeus</i> L.	Николо-Прозоровское (Мытищинский)
<i>Grossularia reclinata</i> (L.) Mill.	Семеновское—Отрада (Ступинский)
<i>Larix sibirica</i> Ledebour	Глинки (Щелковский)
<i>Padus pensylvanica</i> (L. f.) Sok.	Раменский*, Щелково*
<i>Phellodendron amurense</i> Rupr.	Барвиха (Одинцовский)
<i>Picea engelmannii</i> Engelm.	Троицкое (Мытищинский)
<i>Populus alba</i> L.	Алмазово, Глинки (Щелковский), Балашиха*, Денежниково, Никитское (Раменский), Кузьминское, Лобаново (Домодедовский), Михалево (Воскресенский), Мышецкое (Солнечногорский), Опарино (Сергиев Посадский) Павловский Посад*, Пехра Яковлевская (Балашихинский), Поливаново (Подольский), Удино (Дмитровский), Шатура*
<i>P. balsamifera</i> L.	Воскресенск*, Новлянское (Воскресенский)
<i>P. nigra</i> L.	Зендиково (Каширский)
<i>P. suaveolens</i> Fisch.	Гребнево (Щелковский), Михалево (Воскресенский)
<i>Quercus borealis</i> Michx.	Ногинск*
<i>Rhododendron luteum</i> Sweet	Ногинск*
<i>Rosa glauca</i> Pourret	Ногинск*
<i>Viburnum lantana</i> L.	Опарино(Сергиев Посадский)

\* Районные центры.

Еще у 48 видов, интродуцированных на территории области, также было отмечено возобновление, но его происхождение (семенное или вегетативное) достоверно определить, к сожалению, не удалось. Поэтому в табл. 2 они не включены. Однако по косвенным показателям можно предположить наибольшую вероятность их возобновления самосевом. Достаточно высока достоверность семенного возобновления тех видов, о которых известно, что они дают самосев в лесопарках Москвы. Это, например, *Crataegus sanguinea*, *Lonicera tatarica*, *Padus maackii*, *Philadelphus coronarius*, *Physocarpus opulifolius*, *Sorbaria sorbifolia*, *Syringa josikaea*.

О спонтанном возобновлении растений других видов свидетельствует наличие их в местах, явно не предусмотренных первоначальной планировкой. Кроме того, встречаемость более старых плодоносящих растений наряду с молодыми этих же видов дает основание предположить, что первые послужили источником появления самосева. Таковы, например, *Abies balsamifera* Mill., *Aesculus glabra* Willd., *Acer campestre* L., *Caragana arborescens* Lam., *C. frutex* (L.) C. Koch, *Crataegus nigra* Waldst. et Kit., *C. submollis* Sarg., *Fraxinus pensylvanica* Marsh., *Padus virginiana* (L.) Mill.

Общим условием для успешного самовозобновления экзотов как в парках Москвы, так и в Подмосковье является наличие незадернованных или слабозадернованных участков и отсутствие газонокосшения, а также высокая жизнеспособность семян маточных растений, о чем свидетельствует оценка их качества у видов, дающих самосев. Лабораторная проверка качества семян видов, дающих самосев как в Москве, так и в области, показала высокий процент их всхожести [10, 11]. Так, 100%-ная всхожесть отмечена у *Acer tataricum*, *Aesculus hippocastanum*, *Cerasus avium*, *C. vulgaris*, *Cornus alba*, *Crataegus maximowiczii*, *Lonicera tatarica*, *Padus maackii*, *P. pennsylvanica*, *Prunus divaricata*, *Sorbaria sorbifolia*, *Spiraea japonica*, *Viburnum lantana*. От 90 до 98% отмечена всхожесть семян у *Acer ginnala*, *A. negundo*, *Euonymus europaeus*, *Grossularia reclinata*, *Physocarpus opulifolius*, *Ribes alpinum*, *Rosa glauca*. Виды, всхожесть семян которых менее 90%, дают самосев значительно реже и в меньшем количестве. Это *Cotoneaster lucidus* – 60%, *Crataegus chlorosarca* – 54%, *C. flabellata* – 53%, *Phellodendron amurense* – 82%, *Rhododendron luteum* – 84%, *Sorbus intermedia* – 88%, *Symphoricarpos albus* – 84%.

Проведенная оценка семенного возобновления интродуцентов в парках и лесопарках Москвы и области свидетельствует об отсутствии опасности неуправляемого интродукционного процесса, приводящего к нежелательному вытеснению интродуцентов в естественные ценозы и способствующего вытеснению представителей местной флоры. Видимо, такое явление чаще встречается у травянистых растений и в основном в южных районах [12]. Значительно реже это наблюдается у древесных растений. Обычно в средней полосе России и особенно в городских условиях приходится отмечать практически лишь единичные случаи массового спонтанного возобновления древесных растений (как, например, *Acer negundo*), не приводящего к отрицательному влиянию на местную флору и растительность.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Бочкин В.Д., Беляева Ю.Е. Находки новых заносных видов рода *Crataegus* L. в Московской области // Укр. ботан. журн. 1993. Т. 50, № 3. С. 130–132.
2. Александрова К.И. Одичании эргазиофитов в Липецкой области // Проблема изучения синантропной флоры СССР. М.: Наука, 1989. С. 55–56.
3. Бочкин В.Д. Об особенностях флоры железных дорог Москвы // Тез. докл. Междунар. науч. конф. "Промышленная ботаника: состояние и перспективы развития". Донецк: НАН Украины, 1993. С.13–15.
4. Гордеева М.М. Особенности флоры вырубок Центрально-лесного заповедника // Проблемы изучения синантропной флоры СССР. М.: Наука, 1989. С. 39–40.
5. Ибрагимов К.Г. Сегетальные, рудеральные и природные растения ДагССР // Там же. С. 62–63.
6. Древесные растения парков Подмосковья. М.: Наука, 1979. 236 с.
7. Макридин А.И. Самовозобновление интродуцированных деревьев и кустарников в ряде областей Черноземья // Проблемы изучения синантропной флоры СССР. М.: Наука, 1989. С. 15–17.
8. Соколов С.Я., Связева О.А., Кубли В.А. Ареалы деревьев и кустарников СССР. Л.: Наука, 1986. Т. 3. 180 с.
9. Ворошилов В.Н., Скворцов А.К., Тихомиров В.Н. Определитель растений Московской области. М.: Наука, 1966. 367 с.
10. Некрасов В.И. Основы семеноведения древесных растений при интродукции. М.: Наука, 1973. 279 с.
11. Древесные растения Главного ботанического сада АН СССР. М.: Наука, 1975. 547 с.
12. Лепехина А.А., Тутунова Ш.Ш. Об адаптивной способности экзотов в Дагестане // Проблемы изучения синантропной флоры СССР. М.: Наука, 1989. С. 65–66.



## SUMMARY

### *Plotnikova L.S.* Seed recruitment of introduced woody plants in the area of Moscow and Moscow Province.

The seed recruitment of self-sown origin was found in 36 woody plant species in the area of Moscow and in 21 ones in Moscow Province, with 6 species being common. The frequency of occurrence was established. The natural seed regeneration was recorded everywhere in the parks of Moscow only for *Acer negundo* and *Cornus alba*. The self-sown introduced woody plants were characterized by high germinating power capacity of seeds.

УДК 631.529: 634.75 (47+57–25)

## ЭКСПОЗИЦИЯ ЗЕМЛЯНИКИ В ОТДЕЛЕ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ ГЛАВНОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА РАН: ПЯТИДЕСЯТИЛЕТНИЙ ОПЫТ

*Т.И. Волкова*

Земляника – основная ягодная культура в зоне умеренного климата. Ее удельный вес в производстве ягод в этой зоне постоянно растет. Если 20 лет назад он составлял около 50%, то в настоящее время – уже около 70%. Этому способствуют высокая и регулярная урожайность, а также скороплодность, обеспечивая получение товарного урожая у двухлетних и даже однолетних растений. Высокие вкусовые качества ягод земляники, ее лечебные свойства обусловили постоянно растущий спрос как на свежие ягоды, так и на продукты их переработки.

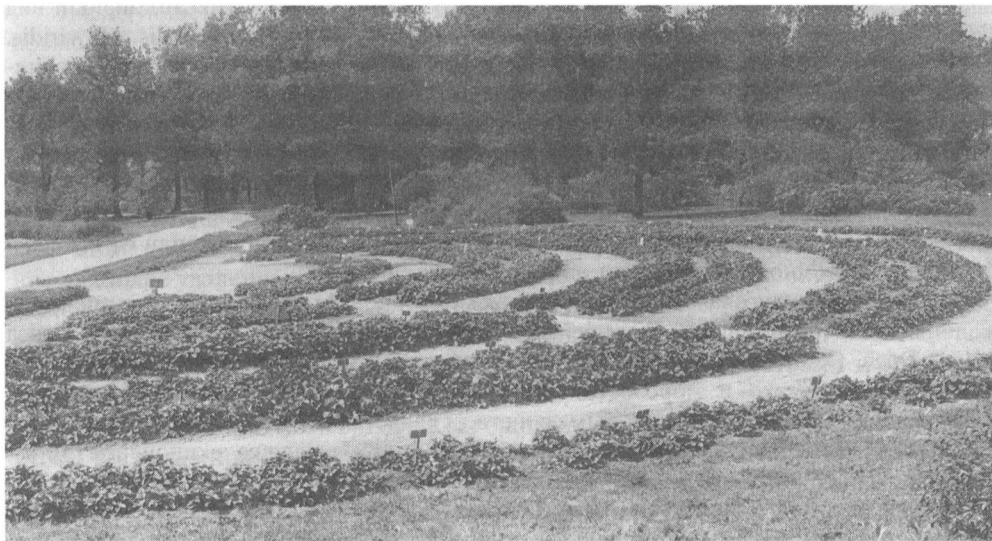
Широкое распространение культуры земляники связано с большой экологической пластичностью, что делает возможным ее промышленное возделывание в различных почвенно-климатических условиях. Землянику выращивают на высоте свыше 300 м в Эквадоре, где температура понижается до  $-45^{\circ}\text{C}$ , во влажных субтропиках Японии, Индии, Колумбии, где количество осадков достигает 2500 мм в год. Культивируется земляника за Полярным кругом и в тропиках.

Успешная селекционная работа обеспечила производство сортами, которые можно возделывать в открытом и защищенном грунте, продукция которых пригодна как для реализации на рынке в свежем виде, так и для промышленной переработки и заморозки.

Постоянное совершенствование агротехники, широкое применение полимерных пленок для мульчирования почвы и устройства укрытий, использование высококачественного посадочного материала способствуют росту урожайности и повышению качества ягод. О большом значении культуры свидетельствуют разработанные во многих странах специальные программы по расширению производства земляники на много лет вперед.

Увеличение сборов земляники почти в 2 раза за последние годы при относительно стабильных площадях обусловлено повышением урожайности насаждений благодаря успехам селекции в получении новых высокопродуктивных сортов, концентрации производства в благоприятных климатических условиях и использованию интенсивных технологий возделывания.

Земляника – одна из довольно молодых культур, история которой насчитывает всего 280 лет, поэтому на ее примере можно подробно проследить эволюцию от диких сородичей до современных сортов.



Общий вид экспозиции земляники в Главном ботаническом саду РАН

Принципы экспозиционной демонстрации происхождения и эволюции земляники в ГБС были разработаны профессором М.А. Розановой [1]. Впервые в 1954 г. показ происхождения садовой земляники на живых растениях сделан Э.Г. Шаксель: в 1954 г. он был усовершенствован А.М. Шабалиной. За 45 лет экспозиция закладывалась 12 раз [2], последняя – создана в 2000 г. В современной экспозиции демонстрируются 97 сортов, 17 гибридов и 20 видов (см. рисунок).

Начинается показ с диких видов, где представлены наиболее древние по происхождению европейские и азиатские виды земляники, отдельно – молодые американские виды. 20 видов и разновидностей рода *Fragaria* L. показаны в экспозиционном плане от примитивного диплоидного вида *F. vesca* L. через тетраплоидные и гексаплоидные виды до более совершенных октоплоидных видов [3]. *F. vesca* L. считается исходным видом всего полиплоидного ряда существующих ныне видов земляники. Ареал ее огромен, он охватывает Европу, Сибирь, Алтай, Тянь-Шань, Малую Азию, Закавказье. Здесь же демонстрируются формы с контрастным проявлением какого-либо из признаков: *F. vesca* sp. *vesca* f. *roseiflora* Boulay. – розовоцветковая, *F. vesca* ssp. *vesca* f. *alba*, a Duch. – белоплодная, *F. vesca* ssp. *vesca* f. *semperflorens* Duch. – ремонтантная. Резко выделяется однолисточковая земляника Cultivar *Monophilla*, поддерживаемая в культуре. Ценные свойства *F. vesca* – зимостойкость, иммунитет к болезням, высокое содержание витаминов и биологически активных веществ селекционеры стремятся передать гибридам при скрещивании с сортами *F. ananassa* Duch.

Из азиатских диплоидных видов представлена *F. yezoensis* Hara. – земляника изская, распространенная в Японии и на юге Курильских островов.

Более высокую ступень в эволюции занимает другой диплоидный вид – *F. viridis* Duch., но в селекции он практически не используется, так как не обладает комплексом признаков, представляющих интерес для селекции.

Центром возникновения молодых полиплоидных видов считается Восточная и Юго-Восточная Азия. К ней относится и тетраплоидный вид *F. orientalis* Los., который является эндемом реликтовой мезофильной флоры северо-восточной части Китая. *F. orientalis* используется как посредник в промежуточных скрещиваниях при гибридизации *F. ananassa* и *F. moschata*, которые не поддаются прямому скрещиванию.

На более высокой ступени полиплоидного ряда находится гексаплоидный вид *F. moschata* Duch., который принято считать гибридом между *F. orientalis* × *F. viridis*. Он оказался лучше приспособленным к новым условиям и расселился в послеледниковый период по всей Европе. *F. moschata* характеризуется высокими вкусовыми качествами, самыми ароматными плодами, хорошей зимостойкостью. Все эти качества стремятся передать гибридам при скрещивании между сортами *F. ananassa* и *F. moschata*.

Октаплоидные виды *F. virginiana* Duch. и *F. chiloensis* (L.) Duch. распространены лишь на Американском континенте. Предположительно они произошли от *F. vesca* – диплоида Восточной Азии и несут два его генома [4].

*F. virginiana* – луговая земляника востока Северной Америки, вид этот очень изменчив. У нас представлены *F. virginiana* ssp. *platypetala* Rudb. и *F. virginiana* ssp. *glauca* (Wats) Duch. Особенно интересны северные экотипы последнего, отличающиеся исключительной засухо- и морозостойкостью, на юге растения адаптированы к коротким фотопериодам. Положительным свойством является почти одновременное созревание ягод. Такие качества представляют большой интерес для селекционеров [5].

Ареал *F. chiloensis* (L.) Duch. тянется узкой полосой вдоль Тихоокеанского побережья Северной и Южной Америки от Аляски до Огненной земли. Отличается засухоустойчивостью, способностью адаптироваться к низким температурам, к длительным и коротким фотопериодам. По данным [6], в середине прошлого века на побережье Тихого океана в районе Калифорнии найдены ремонтантные экотипы, которые были использованы при создании ремонтантных сортов.

Американский вид *F. ovalis* (Kthm.) Rudb. известен своей устойчивостью к засухе, очень высокой зимостойкостью, ранним созреванием и ремонтантностью. Используется для создания ремонтантных сортов и зимостойких гибридов.

В 1623 г. из Америки в Европу завезена *F. virginiana*, в результате отбора был получен ряд сортов (Скарлет). В экспозиции представлен сорт Секретарь Родигас, который унаследовал все признаки *F. virginiana*. Почти через 100 лет в 1714 г. в Европу был завезен *F. chiloensis*. Принято считать, что гибрид между *F. chiloensis* и *F. virginiana* возник спонтанно в 1733 г. во Франции. Появление его сопровождалось гетерозисом – увеличением размера плодов и всего растения по сравнению с обеими родительскими формами. Так возник новый вид земляники – *F. ananassa* Duch. – который в диком виде в природе не встречается. Появление его в Европе послужило основой для создания большого числа сортов земляники в начале XIX в.

В экспозиции демонстрируется английский сорт Люцида Перфекта, выведенный в 1858 г., у которого в качестве отцовского растения использован вид *F. chiloensis*. Морфологическое сходство между ними очевидно: темно-зеленые, глянцеvidные кожистые листья без опушения. Сорт Секретарь Родигас по многим признакам схож с *F. virginiana*. В экспозиции можно видеть близость указанных сортов к исходным видам. На этой же делянке, помимо примитивных сортов, показаны старые иностранные сорта, созданные в середине и конце прошлого века – они резко отличаются от исходных видов и представляют совершенно новые сорта – английские: Коралка, Нобель Лакстона, Ройэл Сувенир, французские: Мадам Муто, Чудо Кетена, немецкие: Саксонка, Поздняя из Леопольдсгалла, Сеянец Кайзера. Хотя родительские формы *F. ananassa* происходят из Американского континента, первые сорта были получены в Европе. До этого в Северной Америке чаще использовали отборные формы *F. virginiana*, а в Южной Америке – *F. chiloensis*. В экспозиции представлены одни из первых американских сортов Кульвер и Маршалл, выведенные в конце прошлого века, они участвовали в создании новых сортов. Премьер, или Говард 17, чаще других сортов использовался селекционерами, с его участием выведено более 40 сортов [7].

Уже в XX в. наблюдалось массовое развитие различных заболеваний земляники: созданные сорта оказались неустойчивыми и перед селекционерами встал вопрос о создании новых иммунных сортов.

В следующем разделе “Методы селекции” показано, как селекционеры, создавая новые гибриды и сорта, стремятся удовлетворить потребности промышленного, фермерского и приусадебного садоводства. Основные требования к сортам остаются общими: высокая урожайность, устойчивость к неблагоприятным условиям и болезням (типа серой гнили, вертициллезного увядания, мучнистой росы, пятнистостям и др.) сравнительно крупные, выровненные ягоды, не мельчающие к концу сборов, хорошая окраска, вкус и аромат, пригодность к транспортировке и хранению.

В этом разделе представлены сорта, созданные самым распространенным методом: межсортовых скрещиваний. При этом наилучшие результаты дает скрещивание наиболее удаленных по своему географическому происхождению сортов. За рубежом в скрещивания вовлекаются десятки сортов и гибридных сеянцев. Отбор ведется из десятков тысяч сеянцев на провокационном фоне. Работу проводят круглогодично, и тем не менее для создания сорта с заданными качествами требуется не менее 10 лет.

Однако зачастую межсортовые скрещивания не дают нужных результатов, поэтому все чаще применяются межвидовые скрещивания. Наибольшее распространение у нас в стране и за рубежом получили скрещивания с октоплоидными видами. Этот метод использован для создания сортов интенсивного типа, устойчивых к вертициллезному увяданию и гнилям плодов, пригодных к механизированной уборке и для возделывания в однолетней культуре.

В ВСТИСП (селекционер И.В. Попова [8]) получены межвидовые гибриды земляники виргинской *F. virginiana glauca*, собранной на Аляске и переданной в ГБС РАН. Нами отобраны наиболее урожайные и дружно созревающие клоны. В  $F_1$  из семьи Пурпуровая  $\times$  *F. virginiana glauca* N 4 выделено 6 форм, отличающихся морозостойкостью ( $-43\text{ }^\circ\text{C}$ ), устойчивостью к поздним заморозкам ( $-10 + -3\text{ }^\circ\text{C}$ ), скороплодностью и раннеспелостью.

Отобранные формы  $F_2$  – скрещены с сортом Фестивальная. Особенно выделился среди гибридов образец N 277-43-10, который более устойчив к гибридным болезням и отличался высокой биологической продуктивностью. Этот гибрид использован в скрещиваниях с Зенгой Тигайгой и Роксаной, так получены  $F_3$ .

В экспозиции показаны гибриды, полученные в ВНИИГСПР (г. Мичуринск, селекционер А.А. Зубов [9]). Чтобы получить гибриды с *F. moschata*, созданы промежуточные гибриды между *F. orientalis* и сортом Ред Коут, так как прямое скрещивание не дает результатов.

Гибриды обладают высокой зимостойкостью, скороспелостью и устойчивостью к мучнистой росе и вертициллезу. Для получения зимостойких гибридов проведены скрещивания *F. ananassa* с *F. ovalis*. Полученные гибриды отличаются высокими комбинационными способностями по главным признакам.

В институте цитологии и генетики СО АН (г. Новосибирск) Н.В. Сухаревой получено  $F_1$  от бекросса *F. ananassa* и *F. orientalis*  $\times$  *F. ananassa*, а также  $F_1$  от скрещивания *F. virginiana glauca* с сортом Зенга Зенгана [10].

Заканчивается раздел показом результатов работ ВСТИСП по скрещиванию сортов *F. ananassa* с *F. moschata*. Первые результаты были получены в 1930 г., когда сорт *F. moschata* – Миланская – скрещивался с сортами *F. ananassa*. Это ‘Успех’ и форма N 3; гибриды унаследовали прекрасные вкусовые качества и аромат клубники, но урожайность их невелика. В 1970-х годах Т.С. Кантор были проведены скрещивания *F. moschata* с сортами *F. ananassa* [11]. В  $F_2$  получены сорта Пенелопа, Рапорт, Клубничная, Мускатная Бирюлевская и др., которые не могут соперничать с сортами земляники по урожайности и размеру плодов, но вкусовые качества их высокие – они несут тест-признак клубничного аромата; выращивают их лишь в приусадебных хозяйствах.

В следующем разделе представлено разнообразие отечественных и зарубежных сортов земляники – как результат современной селекции. Все эти сорта находились

в сортоизучении в течение 5–10 лет. Выделены наиболее перспективные сорта, пригодные для возделывания в промышленных насаждениях, а также в приусадебных и фермерских хозяйствах.

Из отечественных наиболее полно представлены сорта, созданные в ВСТИСП (Бирюлево, селекционер И.В. Попова). Помимо районированных показаны сорта, выделенные в последние годы: Эстафета, Букетная, Бархатная, для которых характерны высокая урожайность (порядка 200 г с 1 растения), крупноплодность, хорошие вкусовые качества, устойчивость к ряду заболеваний.

Демонстрируются сорта, созданные на Павловской экспериментальной станции ВИР Катинской Ю.К. – Фестивальная и Заря. Выведены они были в 1950-х годах; более 20 лет сорт Фестивальная занимал огромные площади от Полярного круга до южных областей, его выращивали в Поволжье, на Урале и даже Сибири. Трудно найти другой сорт с таким огромным ареалом распространения. По своему происхождению сорт Фестивальная – гибрид от скрещивания географически отдаленных сортов: западноевропейских и отечественных с американскими.

В последние годы на Ленинградской плодовоовощной опытной станции (селекционер Г.Д. Александрова) создано большое количество новых сортов. В экспозиции демонстрируются лучшие из них: Сударушка, Царскосельская и Дивная [12].

Представлены также сорта, выведенные в ВНИИГСП (г. Мичуринск, селекционер А.А. Зубов): Рубиновый Кулон, Праздничная, Фейерверк, Лакомая – они сочетают высокую зимостойкость, хорошую урожайность и устойчивость к заболеваниям.

Большая работа по созданию сортов, устойчивых к основным болезням, ведется на Крымской опытной станции ВИР в Краснодарском крае. Созданные там сорта (Луч, Ранняя Плотная) устойчивы к мучнистой росе, пятнистостям листьев и гнилям плодов. Демонстрируются также последние достижения селекционеров: сорта Памятная, Россиянка и Вечная Весна.

В экспозиции показаны сорта ближнего зарубежья: украинские и прибалтийские. Перед селекционерами Украинского НИИ садоводства (К.Н. Копань и В.П. Копань) [13] стояла задача по выведению дружно созревающих сортов. Для этого в скрещивания были включены сорта, имеющие зонтичное строение соцветий, – это в основном канадские сорта: Гардсмен, Гренадер, Ред Коут и сорта США – Ред Глоу и Покахонтас. Так были созданы сорта Источник и Арника. В качестве доноров для получения ранних сортов использованы отечественные Заря и Десна – в результате выведены ранние сорта Фестивальная Романика и Источник.

Довольно продолжительное время в коллекции изучалось более десятка прибалтийских сортов; в экспозиции показаны наиболее перспективные для наших условий сорта, выведенные на Пурской опытной станции: Вента, Виста, Нида.

За рубежом для современного сортимента и селекции земляники характерна тенденция преобладания сорта определенного назначения: для потребления в свежем виде, переработки и заморозки, для машинного сбора и самосбора, возделывания на промышленной основе или приусадебных участках, в защищенном грунте. В производстве ценятся сорта с высоким содержанием витамина С (100–120 мг%). Ценность сорта определяется также содержанием р-активных соединений (сумма катехинов, антоцианов, лекоантоцианов, флаванолов и фенокислот), в зависимости от сорта содержание их колеблется от 0,3 до 0,8%. Ценным защитным соединением в ягодах земляники является фолиевая кислота (витамин В<sub>9</sub>), у хорошо вызревших ягод его содержится 0,5–0,6%.

Из сортов, выведенных в Германии 20 лет назад, в России наибольшее распространение получил сорт Зенга Зенгана. Впоследствии фирмой “Зенга” с участием сеянцев США создано более двух десятков сортов. Наибольшую урожайность в коллекции показали сорта Зенга Дульцита и Зенга Фруктата. В настоящее время в Германии на смену им пришли голландские сорта.

За 40 лет работы Институтом селекции овощных культур (IVT) в Вагенингене (Голландия) созданы перспективные сорта для открытого и защищенного грунта. Продуктивность этих сортов так велика, что они вытеснили местные сорта в Германии, Франции, Италии и других европейских странах. Для придания вновь создаваемым сортам большей устойчивости к болезням в институте используют новые методы селекции, в частности ведут селекцию на клеточном уровне. В экспозиции демонстрируются 5 наиболее перспективных для наших условий сортов: это ранний сорт Эльвира, поздний – Джексо, очень поздний – Богота, средних сроков созревания – Тенира и непревзойденный по урожайности, величине, красоте плодов и вкусовым качествам сорт Корона.

В Англии выведен один из самых распространенных в России зарубежных сортов – Ред Гэнтлет. Из этой же семьи получены сорта Трубадур, Мармион и Танталлон, они отличаются высокими стабильными урожаями в различные по погодным условиям годы.

В Чехии основная задача селекции добиться совершенствования сортов для ручного сбора и получить высокоурожайные сорта для машинной уборки. В экспозиции представлены два чешских сорта Мария и Кармен. 'Мария' входит в первую тройку сортов по урожайности. 'Кармен' уступает по урожайности, но выделяется величиной и красотой плодов.

Демонстрируются два польских сорта Кама и Дукаг. У сорта Кама урожайность высокая, плоды крупные, вкусовые качества хорошие, сорт десертный, но пригоден и для переработки. Сорт Дукаг, помимо высокой урожайности и устойчивости к серой гнили, мучнистой росе и пятнистостям листьев, обладает целым рядом ценных качеств. В НИИ плодоводства в Скерневице (Польша) определено, что благодаря высокой плотности ягод они хранятся в холодильнике до 6 дней, а при оттаивании замороженных ягод (дефростации) хорошо сохраняются форма и плотность ягод.

В США обновлению ассортимента придают большое значение. 70% работ принятой в США специальной селекционной программы по землянике выполняется в Калифорнии. Однако интродукция этих сортов в наших условиях малоперспективна, наиболее урожаен из них сорт Тайога. Лучшие результаты отмечены у сортов, выведенных в северных и северо-восточных штатах: Атлас, Аполло, Ред Чиф, Гардиан и Холидей.

Сорта США не нашли широкого распространения ни в Европе, ни в России, но очень широко используются в селекции, так как для большинства из них характерно сочетание таких качеств, как крупноплодность, дружное созревание, скороплодность, устойчивость к болезням, лучшие европейские и отечественные сорта созданы с их участием.

Заканчивается показ ремонтатными сортами земляники. В последние годы ремонтатная земляника получила широкое распространение в Европе (в основном, в защищенном грунте) и США.

Ремонтатные сорта более пластичны, чем обычные, для заложения соцветий им не требуется столь строгого сочетания длины дня и температуры, поэтому интродукция их в наших условиях более благоприятна.

В США созданы нейтральнотдневные сорта, которые практически закладывают соцветия при любой длине дня. В экспозиции демонстрируются сорта, выведенные в Калифорнии: Сельва и Брайтон. Особенно перспективен в наших условиях сорт Сельва – плоды его крупные, а главное, мельчают очень незначительно до глубокой осени, урожайность высокая. Для получения продукции в августе–ноябре во Франции и Италии нейтральнотдневные сорта выращивают в высоких и низких туннелях. Несомненный интерес представляют два других нейтральнотдневных сорта, выведенных в штате Мэриленд (США), – Тристар и Трибьют, в их происхождении участвовал вид *F. virginiana glauca* N 4. Эти сорта возделывают в северных, центральных и западных штатах США, урожайность очень высокая. В европейских странах их выращивают в основном в защищенном грунте.

В наших условиях открытого грунта второе плодоношение у них начинается на 7–10 дней раньше (в 20-х числах июля), чем у других ремонтантных сортов, что очень важно, так как увеличивается период второго плодоношения, прерываемого заморозками.

Селекционная работа по созданию ремонтантных сортов проводится в Голландии, Англии, Германии, Франции. В Голландии распространение получили сорта Рапелла и Остара. В Германии – ‘Хумми Генто’, отличающийся крупноплодностью и высокой урожайностью. В экспозиции представлен также французский сорт Маунт Эверест – который получил широкое распространение у наших садоводов-любителей, а также сорта Тапирелла и Бордурелла, которые, как и австралийский сорт Свитхарт, наследуют все материнские свойства при семенном размножении.

Лучшие отечественные сорта получены на Крымской плодовой станции (г. Симферополь, селекционер В.И. Копылов) [14]; урожайность сорта Крымская Ремонтантная достаточно высокая – 150–200 г с 1 растения в среднем, ягоды крупные, хороших вкусовых качеств.

Показ заканчивается демонстрацией мелкоплодных ремонтантных сортов, ценность их заключается в том, что они плодоносят с середины июня до заморозков без перерыва и отличаются высокими лечебными свойствами, как и лесная земляника.

Таким образом, мы стремились отразить в экспозиции все многообразие этой интересной и очень пластичной культуры, пути ее происхождения, методы создания новых сортов и как результат современной селекции новые перспективные сорта.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Розанова М.А. Ягодоведение и ягодоводство. М.; Л.: Сельхозгиз, 1935. 295 с.
2. Волкова Т.И. Земляника // Культурные растения. М.: Наука, 1981. С. 142–161.
3. Staudt G. Taxonomic studies in the genus *Fragaria* // *Canad. J. Bot.* 1961. Vol. 40. P. 869–886.
4. Фадеева Т.С. Генетика земляники. Л.: ЛГУ, 1975. 184 с.
5. Лозина-Лозинская А.С. Обзор видов рода *Fragaria* L. // *Изв. Гл. ботан. сада.* 1926. Т. 25, вып. 1. С. 47–88.
6. Wilhelm S., Sagen J.T. A history of the strawberry. Berkeley: Univ. of Calif. press, 1974. 289 p.
7. Darrow G.M. The strawberry: breeding and physiology. N.Y.: Holt, Rinehart and Winston, 1966. 463 p.
8. Попова И.А.В., Зекалашвили А.У., Резник С.М., Константинова А.Ф. Особенности выведения земляники и новые сорта для экологически чистых технологий // Совершенствование технологии выращивания ягодных культур в Нечерноземье: Сб. науч. тр. НИЗИСНП. 1992. С. 26–33.
9. Зубов А.А., Волкова Т.И. Перспективы гибридизации садовой земляники с земляникой овальной // Бюл. Гл. ботан. сада. 1987. Вып. 145. С. 65–70.
10. Сухарева Н.Б., Клико В.П. Результаты гибридизации виргинской земляники с крупноплодной // Генетические основы апомиксиса и селекции растений. Новосибирск: Наука, 1984. С. 126–131.
11. Кантор Т.С. Формообразовательный процесс в потомстве гибридов *Fragaria* L., обработанных мутагенами: Методики быстрого цитоанализа // Сб. научн. тр. НИЗИСНП. 1974. Т. 7. С. 172–193.
12. Александрова Г.Д. Селекционная работа с земляникой на Ленинградской плодово-овощной опытной станции // Каталог мировой коллекции ВИР. СПб.: ВИР, 1994. Вып. 651.
13. Попова И.В., Киртбая Е.К., Копань К.Н., Копань В.П. Селекция земляники в зонах промышленного ягодоводства СССР // Селекция и сортоизучение плодовых и ягодных культур: Сб. научн. тр. НИЗИСНП. 1981. Т.С. 3–15.
14. Рыбалченко Н.И. Новые районированные сорта плодовых и ягодных культур для интенсивных технологий // Садоводство и виноградарство. 1989. № 1. С. 37–40.

## SUMMARY

### *Volkova T.I. Exposition of strawberries in the department of cultivated plants in the Main Botanic Garden RAS: fifty-year experiment*

The history of exposition of strawberries, changes in assortment of demonstrated species and cultivars have been retraced. The modern exposition includes 97 cultivars, 17 hybrids and 20 natural species. The characteristics of the most interesting and resistant cultivars are given.

УДК 631.524:51

## ИНТРОДУКЦИОННЫЙ ПРОГНОЗ И ЕГО КОЛИЧЕСТВЕННАЯ ОЦЕНКА

*П.Е. Булах*

Очевидно, что функция прогноза является неотъемлемой частью каждой науки. Проблема интродукции и акклиматизации растений не является исключением и отражает общую тенденцию повышения интереса к предсказанию событий.

Основным принципом интродукционного прогноза должен являться системный подход. Системный анализ, в нашем понимании, – это широкая стратегия научного поиска, необходимая для выбора оптимального способа прогнозирования.

В основе прогнозов в интродукции растений лежат те методы, которые сопровождают любое научное исследование: анализ и синтез, дедукция и интродукция, наблюдение, эксперимент, систематизация и классификация, интуитивное предвидение и гипноз, аналогия, экстраполяция и моделирование. Прогноз обычно заканчивается определением его достоверности (верификация). Интродукционное прогнозирование можно рассматривать в двух аспектах. Первый – касается проблемы предварительного анализа растений в местах их естественного обитания. Строится прогноз еще не осуществленного события. Второй – рассматривается в районе интродукции и предполагает прогнозирование совершенного события (развитие интродукента на дальнейших этапах). Наши исследования посвящены первому аспекту этой проблемы.

Существуют три основных способа прогнозирования: экстраполирование, интерполирование и моделирование. Все известные методы интродукционного прогноза вполне укладываются в приведенную классификацию. Методологические вопросы прогнозирования в интродукции растений рассматриваются как важнейшее научное направление, которое еще окончательно не сформировалось, но находится на пути к этой неизбежности [1–5]. Научное прогнозирование не только гарантирует большой успех интродукционной работы, но и исключает необходимость множества неизбежных попыток, так или иначе связанных со значительным расходом моральных и материальных ресурсов.

На современном этапе в области интродукционного прогнозирования доминирует качественная сторона процесса. Не отрицая всей положительной стороны описательных методов интродукции, нельзя не отметить необходимости формализации многих явлений. Уже сам термин “прогноз” несет в себе количественный характер и основное требование к нему – достоверность – является предметом математической статистики. Выделяя основные этапы развития теории интродукции растений, Н.А. Базилевская и А.М. Мауринь [6] именуют последний из них, шестой, этап, начавшийся в 1960-х годах, этапом моделирования и автоматизации исследований. И это не случайно. В силу общей закономерности развития науки наблюдается неизбежная смена описательного (идеографического) периода ее становления моногра-



фическим, где факты обобщаются и формируются в теоретические положения. В этом периоде наиболее важное значение приобретает логика и затем, как следствие, математика, которую можно рассматривать как формализованное выражение логики [7]. Отметим, что для моделирования отдаленных последствий каких-либо явлений или процессов необходима общая теоретическая основа. Такой основой в области интродукции растений может явиться теория оптимума, основные принципы которой поддаются строго формализации [7].

Сведения, на которых базируется прогноз, могут быть настолько многогранны, что их учет будет слишком затруднителен. Искусственное их уменьшение приведет к снижению достоверности прогноза. Выход можно найти в использовании специальных математических методов учета совокупности множества факторов. Кроме того, только количественные данные поддаются сравнению. Таким образом, поиск и разработка количественных методов интродукционного прогноза представляют собой актуальную задачу и проводились нами в рамках интродукционного эксперимента по переселению на Украину видов рода *Allium* L. из Западного Тянь-Шаня. В основе предлагаемых методических приемов лежат два широкоиспользуемых в ботанике способа познания: эколого-географический и флористический анализы.

**Эколого-географические предпосылки интродукции растений.** С целью отбора перспективных интродуцентов использован эколого-географический метод, позволяющий оценить приспособительные возможности растений. Он предполагает изучение амплитуды современных требований растений к среде и специфики условий их развития. Чем больше экологическая амплитуда вида, тем больше вероятность его успешного переселения. Эта методическая предпосылка очень распространена в работах в области прогнозирования успешности интродукции растений и в целом справедлива, но степень вероятности прогноза зависит от того, каким путем добывается нужная информация и от множества других “побочных” причин, лежащих вне сферы действия экологических факторов.

В качестве методической основы экологического анализа предполагается использовать давно вошедший в практику ботанических и зоологических исследований метод строгого анализа систематических категорий, разработанный Е.С. Смирновым [8]. Метод, относящийся к разряду биометрических, в нашей интерпретации [9, 10] получил развитие в экологическом направлении. При его использовании не по прямому назначению, т.е. не в целях систематики, в качестве признаков объектов исследования предлагается брать их экологические характеристики, а экологическую амплитуду определять на основании их учета в соответствии с алгоритмами метода. Результат попарного сравнения видов по экологическим признакам получают в виде матрицы их отношений. Положительные ее значения свидетельствуют о сходстве видов по рассматриваемым признакам, отрицательные – о различии, абсолютная величина – о степени схождения или различия. Исходя из этих положений, путем анализа полученной матрицы достигается деление видов на две группы: виды с широкой и узкой экологическими амплитудами. Представители первой группы характеризуются приспособительностью ко многим экологическим факторам, вероятность их успешного переселения выше. Виды второй группы имеют для интродукции ограниченное значение. Для их успешного выращивания необходимо создание в культуре специальных эколого-фитоценологических условий.

Основная особенность метода Е.С. Смирнова заключается в использовании принципа неравноценности признаков, они “взвешиваются” и обрабатываются по соответствующим алгоритмам. Метод автоматизирован (при большом количестве видов и признаков становится невозможным его традиционное “ручное” воплощение), имеет программное обеспечение с необходимыми сервисными функциями, его трансляция на персональных компьютерах устраняет субъективизм в исследованиях и значительно упрощает и ускоряет процедуру определения интродукционной способности растений. Графическая интерпретация предлагаемого подхода [10] значительно облегчает анализ цифрового материала и делает его наглядным.

**Флористические предпосылки интродукции.** Сравнение видового состава различных флор с целью определения степени их сходства или различия является основанием для прогнозирования интродукционной способности растений. Это утверждение подтверждается на практике [11] и не требует доказательств. Использование количественных флористических методов позволяет с большей эффективностью решать задачи интродукционного прогноза. Однако все алгоритмы сравнительной флористики (коэффициент Жаккера, Серенсена–Чекановского, Экмана, Стюгнера–Радулеску; показатели Престона, Василевича и их модификации) имеют один общий недостаток. Их применение предполагает учитывать принцип приближительного равенства территорий (иначе теряется биологический смысл сопоставлений флор). Для разновеликих в видовом отношении флор нивелируется такой важный показатель, как количество специфичных для каждой флоры видов. По нашему мнению, наиболее объективно оценивают степень сходства флор по видовому составу меры включения, предложенные Б.И. Семкиным и Т.А. Комаровой [12]. В данном случае отношения между флорами  $A$  и  $B$  описываются двумя мерами включения:  $K(A, B)$  – мера включения флоры  $B$  во флору  $A$  и  $K(B, A)$  – мера включения флоры  $A$  во флору  $B$ . В наиболее простом случае, когда флоры сравнивают только по присутствию или отсутствию видов без учета других характеристик (обилие, встречаемость, активность и т.д.), формулы мер включения принимают следующий вид:  $K(A, B) = c/b$ ;  $K(B, A) = c/a$ , где  $a$  – число видов во флоре  $A$ ,  $b$  – число видов во флоре  $B$ ,  $c$  – число общих видов двух флор.

Необходимо отметить, что все коэффициенты сходства являются производными от мер включения и дают усредненную оценку двух мер включения. Преимущество последнего показателя отмечает Б.А. Юрцев [13] при анализе флоры Сунтар-Хаята, а в интродукционной работе возможность их использования показана нами [14, 15] при сравнении разновеликих флор Средней Азии (Копетдаг, Западный Памир, Заилийский Алатау, Зеравшанский хребет, Галасский Алатау) и Украины (Крым и Карпаты). Применение мер включения при анализе сходств флор по видовому составу более полно и объективно отражает отношение флор, чем применение коэффициентов сходства. Соответственно и их использование в интродукционной работе позволяет объективней выбирать источник интродукционного материала для конкретного района. Из всех существующих количественных флористических методов им при интродукционном районировании следует отдать предпочтение. Необходимо только иметь в виду, что рассмотрен только самый простой случай сравнения флор по присутствию или отсутствию видов. Их прочие характеристики не принимались во внимание. При наличии дополнительных данных имеется принципиальная возможность введения их в формулы, описывающие меры включения [16].

Географическое отображение отношения между флорами – еще одно несомненное преимущество мер включения. Для этого необходимо ввести некоторую пороговую величину ( $P$ ), значение которой зависит от выбранной точности сравнения флор. Если  $K(A, B) < P$  и  $K(B, A) > P$ , то графически это выразится как  $A \rightarrow B$ , т.е. флора  $A$  включена во флору  $B$ . Если меры включения превышают пороговую величину, наблюдается сходство сравниваемых флор, которое обозначается как  $A \leftrightarrow B$ . Подобное изображение более объективно оценивает отношения между флорами, чем построение дендритов по коэффициентам сходства.

На сегодняшний день многие методологические вопросы даже в общей прогностике находятся на стадии становления, поэтому трудно ожидать от интродукционного прогнозирования на данном этапе окончательного решения возникающих проблем. Интродукционный прогноз как самостоятельное научное направление или раздел интродукции растений еще окончательно не оформился. В связи с этим одной из основных задач данного этапа развития интродукции растения является критический анализ, обобщение и развитие отдельных теоретических и методологических положений научного прогнозирования.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Раузовский С.М. Ботанико-географическое районирование Земли как предпосылка успешной интродукции растений // Интродукция тропических и субтропических растений. М.: Наука, 1980. С. 10–27.
2. Коровин С.Е., Демидов А.С. Интродукционный прогноз и его методические аспекты // Журн. общ. биологии. 1981. Т. 42, № 5. С. 673–679.
3. Гродзинский А.М. Некоторые методологические вопросы интродукции растений // Интродукция и акклиматизация растений. 1984. Вып. 2. С. 3–5.
4. Головкин Б.Н., Демидов А.С., Смирнова Е.С. Актуальные вопросы интродукции растений в закрытом грунте // Бюл. Гл. ботан. сада. 1986. Вып. 140. С. 46–50.
5. Демидов А.С. Методика интродукционного прогнозирования в применении к тропическим и субтропическим растениям // Там же. 1994. Вып. 170. С. 3–10.
6. Базилевская Н.А., Мауринь А.М. Интродукция растений: Теории и практические приемы. Рига: Изд-во Латв. ун-та, 1984. 91 с.
7. Зайцев Г.Н. Оптимум и норма в интродукции растений. М.: Наука, 1983. 269 с.
8. Смирнов Е.С. Таксономический анализ. М.: Изд-во МГУ, 1969. 188 с.
9. Булах П.Е. Экологические предпосылки интродукции растений // Интродукция и акклиматизация растений. 1989. Вып. 11. С. 24–25.
10. Булах П.Е. Луки природной флоры Средней Азии и их культура в Украине. Киев: Наук. думка, 1994. 124 с.
11. Сикура И.И. Переселение растений природной флоры Средней Азии на Украину. Киев: Наук. думка, 1982. 207 с.
12. Семкин Б.И., Комарова Т.А. Анализ флористических описаний с использованием мер включения // Ботан. журн. 1977. Т. 62, № 1. С. 54–63.
13. Юрцев Б.А. Ботанико-географическая характеристика Южной Чукотки // Комаровские чтения. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1978. Вып. 26. С. 3–62.
14. Булах П.Е. Использование методов сравнительной флористики в интродукционном прогнозе // Интродукция и акклиматизация растений. 1994. Вып. 21. С. 13–15.
15. Булах П.Е., Казанская Н.А. Использование мер включения в интродукционном прогнозе // Там же. Вып. 19. С. 7–9.
16. Седельников В.П. К применению мер включения в сравнительной флористике // Нетрадиционные методы в использовании растительности Сибири. Новосибирск: Наука, 1982. С. 32–35.

Центральный ботанический сад им. Н.Н. Гришко  
НАН Украины, Киев

Поступила в редакцию 20.06. 1999 г.

## SUMMARY

### *Bulakh P.E. Introduction prognosis and its estimation*

Introduction prognostication has been considered to be a separate scientific direction. The methodological aspects of the problem were discussed. The importance of quantitative approaches to determination the introduction prospects of plant was emphasized and some new approaches were proposed.

УДК 631.529:582.657.2

## **ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ВНУТРИВИДОВОГО РАЗНООБРАЗИЯ POLYGONUM PERSICARIA L. ПРИ ВВЕДЕНИИ В КУЛЬТУРУ**

*В.Л. Тихонова, И.Ю. Макеева*

Горец почечуйный (*Polygonum persicaria* L., сем. Polygonaceae) – однолетник, цветущие побеги которого издавна используются в медицине [1, 2]. В связи с тем, что в природных условиях горец почечуйный растет вместе с близкими видами, трудно различимыми по морфологическим признакам (*Polygonum scarbum* Moench и *Polygonum nodosum* Pers.), которые не используются в медицине, сборщики сырья

Таблица 1

Соотношение форм *Polygonum persicaria* с разной окраской околоцветника в природных популяциях и в процессе интродукции

№ популя- ции	Место произрастания, № репродукции	Количество растений с бе- лым околоцветником, %	Количество растения с ро- зовым околоцветником, %
1	Природа	100	0
	Культура		
	I репродукция	100	0
	II репродукция	100	0
2	Природа	82	18
	Культура		
	I репродукция	81	19
	II репродукция	100	0
3	Природа	38	62
	Культура		
	I репродукция	43	57
	II репродукция	40	60
4	Природа	15	85
	Культура		
	I репродукция	18	82
	II репродукция	4	96
5	Природа	14	86
	Культура		
	I репродукция	3	97
	II репродукция	10	90

при заготовке часто путают виды и партии сырья бракуются. Единственный способ обеспечения потребности в этом сырье является введение горца почечуйного в культуру.

В 1970–1980-х годах в ВИЛРе (Всесоюзный институт лекарственных растений) мы проводили изучение биологических особенностей горца почечуйного в природных условиях и в культуре. Для интродукционных работ были привлечены семена 9 природных популяций Московской области и 28 образцов из ботанических садов мира (Польша, Франции, Германии, Бельгии и др.). Это позволило оценить размах варьирования морфологических показателей и продуктивности растений в зависимости от географического происхождения [3] и выявило большую изменчивость количественных и качественных признаков надземных органов.

Растения *Polygonum persicaria* сильно варьируют по высоте, степени ветвления побегов и направлению роста пазушных осей, числу соцветий, размеру и форме листьев, степени их опушения и пигментации и др. Описано много разновидностей [4]: var. *elatum* (Wahlenb.) Green et Godr. – крупные растения с прямым стеблем и многочисленными длинными тонкими соцветиями; var. *angustifolium* Beckh – с узколанцетными листьями; var. *tomentellum* Beckh (var. *incanum* Green et Godr.) – с беловато войлочными листьями; var. *agreste* Meisn. – с лежачим или приподнимающимся стеблем и немногочисленными короткими соцветиями; var. *rudemale* Meisn. (var. *prostratum* Beckh) – с лежачим стеблем и опушенными листьями и др. Таксономический ранг этих разновидностей и форм неясен, так как в большинстве случаев они, видимо, не имеют генетической основы [5, 6].

Таблица 2

*Морфологическая характеристика белоцветковых форм Polygonum persicaria и их потомства*

Показатели	№ экземпляров				
	1	2	3	4	5
Материнские растения					
Число междоузлий на главной оси	13	18	16	18	15
Масса надземных органов (сырых), г	62	110	6,5	90	40
Первая репродукция					
Окраска околоцветника, %					
белый	85	85	100	100	80
розовый	15	15	–	–	20
Число междоузлий на главной оси	*12,1±0,2	14,5±0,4	12,0±0,4	13,4±0,4	14,9±0,3
Масса надземных органов (сырых), г	13,0±1,9	19,7±1,9	8,8±2,1	13,7±2,7	16,1±1,8

Показатели	№ экземпляров				
	6	7	8	9	10
Материнские растения					
Число междоузлий на главной оси	15	15	15	15	20
Масса надземных органов (сырых), г	6	6	47	124	233
Первая репродукция					
Окраска околоцветника, %					
белый	95	100	94	80	95
розовый	5	–	6	20	5
Число междоузлий на главной оси	14,6±0,4	13,1±0,6	14,3±0,6	14,1±0,3	16,0±0,3
Масса надземных органов (сырых), г	13,6±2,6	17,7±3,8	11,7±0,2	18,2±1,7	21,8±3,3

\* Показатели характеризуются средним арифметическим с ошибкой ( $n = 20$  экз.).

В данной статье приведены результаты изучения внутривидовой изменчивости растений горца почечуйного по окраске околоцветника. Околоцветник у этого вида простой, глубококорассеченный, пятичленный. Чаще всего встречаются растения с розовой и белой окраской околоцветника, реже с зеленовато-белым, зеленовато-розовым, ярко-розовым околоцветником. Горец почечуйный – самоопылитель, но, вероятно, возможно и частичное перекрестное опыление [5].

При массовом сборе исходного материала для интродукции нами было отмечено, что растения в одной природной популяции чаще имеют одинаковую окраску околоцветника (розовую, иногда белую), реже встречаются популяции, в которых растения имеют разную окраску околоцветника. В образцах из ботанических садов чаще всего была смесь растений с разной окраской околоцветника, реже встречались однотонно окрашенные. В условиях питомника все собранные образцы выращивали рядом. На примере пяти природных популяций мы проследили, как изменяется процентное содержание растений с разной окраской околоцветника (белой и розовой) от природы до второй-третьей репродукции в культуре (табл. 1). При этом оказалось, что в большинстве случаев в питомнике сохраняется исходное соотношение форм с разной окраской (популяции 1, 3, 5). Иногда может исчезать примесь:

Таблица 3

*Морфологические показатели и продуктивность растений  
Polygonum persicaria с разной окраской околоцветника (n = 50)*

Морфологический показатель 1 экз.	Год изучения	Белый околоцветник	t**	Розовый околоцветник	
Высота растения, см	1975	34,3±0,9*	4,9	42,1±1,3	
	1976	70,5±2,1	2,9	77,2±1,0	
	1977	64,3±1,4	8,4	79,3±1,1	
Число узлов на главной оси	1975	8,7±0,4	5,2	12,0±0,5	
	1976	11,9±0,2	12,8	15,5±0,2	
	1977	11,9±0,3	9,4	15,3±0,2	
Число пазушных побегов на главной оси	1975	6,8±0,4	3,7	8,9±0,4	
	1976	10,1±0,5	2,2	11,4±0,3	
	1977	9,6±0,3	5,2	11,8±0,3	
Максимальный порядок ветвления	1975	3,1±0,1	6,4	2,2±0,1	
	1976	18,8±0,1	3,2	1,45±0,05	
	1977	3,8±0,1	4,0	3,4±0,1	
Размеры стеблевого листа на 5 узле, мм	длина	1975	67±3	2,2	75±2
		1977	87,5±2,2	3,6	97,5±1,8
	ширина	1975	13,4±0,3	1,4	14,0±0,3
		1977	13,6±0,4	2,5	15,0±0,4
Диаметр побега, мм	1975	4,3±0,3	0,3	4,2±0,2	
	1977	4,2±0,2	1,4	3,9±0,1	
Масса сырых надземных органов, г	1975	35,6±5,6	0,3	37,3±0,5	
	1976	23,8±2,5	3,0	34,7±2,6	
	1977	29,3±3,2	2,2	39,6±3,2	

\*Показатели характеризуются средним арифметическим с ошибкой; \*\*t – коэффициент достоверности разницы (коэффициент Стьюдента): при n = 50 экз. разница на 95%-м уровне достоверна при t ≥ 2,0; на 99%-м уровне при t ≥ 2,6; на 99,9%-м уровне при t ≥ 3,4.

розовоцветковые формы исчезли во 2-й популяции, а в 4-й популяции исчезли белоцветковые.

Сбор семян с 10 растений белоцветковой формы и выращивание их потомства (табл. 2) показали, что в первой репродукции (число растений в каждой пробе – 20 экз.) у 60% потомства сохраняется (на 95–100%) материнская окраска околоцветника, у 40% растений в потомстве было отмечено появление 15–20% розовоцветковых форм (потомство № 1, 2, 5, 9). Таким образом, окраска околоцветника материнских растений, в основном, сохраняется в потомстве. В процессе интродукции нами было проведено сравнительное изучение растений с белым и розовым околоцветниками в течение 4 лет (табл. 3 и 4). Для этого выкапывали по 50 (табл. 3) – 100 (табл. 4) растений и в камеральных условиях проводили изучение их морфологических показателей, определяли продуктивность (массу сырых надземных органов 1 экз.). Площадь питания у растений разных форм была одинаковой. Результаты экспериментальной работы статистически обработаны [7] и представлены в виде среднего арифметического с ошибкой. Для сравнения показателей растений белоцветковой и розовоцветковой форм использован коэффициент Стьюдента(t), показывающий степень достоверности разницы (см. примечания к таблицам).

Таблица 4

Сравнение морфологических показателей и продуктивности растений  
*Polygonum persicaria* с разной окраской околоцветника

Морфологический показатель 1 экз.	Белый околоцветник*	t**	Розовой околоцветник
Высота растения, см	63,5±1,6	8,0	78,0±0,8
Число узлов на главной оси	11,6±0,3	7,2	14,2±0,2
Число пазушных побегов на главной оси	9,1±0,3	4,2	10,6±0,2
Максимальный порядок ветвления	3,60±0,08	8,7	2,90±0,04
Размеры стеблевого листа на 5 узле, мм			
длина	90,0± 1,9	4,2	98,8±0,9
ширина	17,9±0,4	4,2	20,0±0,3
Диаметр побега, мм	5,3± 0,2	2,1	5,7±0,1
Число соцветий	119,9±7,9	4,3	81,5±4,3
Размеры соцветия, мм			
длина	28,2±0,5	2,4	26,8±0,3
ширина	7,5±0,1	5,0	8,2±0,1
Длина околоцветника, мм	3,03±0,04	0,4	3,05±0,02
Масса сырых надземных органов, г	50,9±2,6	3,8	67,3±3,3
Длина корневой системы, см	9,7±0,3	8,6	12,8±0,2

\*Показатели характеризуются средними арифметическими с ошибкой, \*\*t – коэффициент достоверности разницы (коэффициента Стьюдента): при  $n = 100$  экз. разница на 95%-м уровне достоверна при  $t \geq 1,96$ ; при 99%-м уровне  $t \geq 2,57$ ; на 99,9%-м уровне  $t \geq 3,29$ .

Данные, приведенные в табл. 3, показывают, что растения с розовой окраской околоцветника были достоверно выше, число метамеров главной оси и пазушных побегов всегда больше; продуктивность достоверно более высокая была отмечена в два года из трех. На главной оси растений с белыми цветками пазушных побегов меньше, но они более разветвленные (максимальный порядок ветвления все три года достоверно более высокий). Надо отметить, что разветвленные нижние пазушные побеги у белоцветковой формы часто приводят к полеганию растений.

Более подробное сравнительное изучение морфологических показателей в 1979 г. (см. табл. 4) подтвердило выявленные закономерности: из всех изученных признаков разницы недостоверна только по длине околоцветника. Растения с розовым околоцветником выше, чем с белым, они имеют достоверно большее число узлов и пазушных побегов на главной оси, более крупные листья, меньший порядок ветвления и меньшее число соцветий, более короткие и толстые соцветия, более развитую корневую систему и большую массу надземных органов. Для возделывания в условиях культуры более перспективны формы с розовыми цветками, чем с белыми. Склонность к полеганию, часто обнаруживающаяся у белоцветковых форм с сильно разветвленными нижними пазушными побегами, весьма неудобна для механизированных работ по скашиванию растений на сырье (в фазу массового цветения) и на семена (в фазу массового созревания семян).

## ВЫВОДЫ

Интродукционное изучение исходного материала *Polygonum persicaria* L. из 9 природных популяций и 28 образцов из ботанических садов показало, что окраска околоцветника (белая или розовая) материнских растений в потомстве сохраняется у большинства особей.

Сравнительное изучение растений с белыми и розовыми цветками в течение 4 лет показало, что их морфологические показатели достоверно различаются.

Для выращивания в культуре наиболее перспективны формы с розовым околоцветником: растения этой формы выше, с большим числом узлов и пазушных побегов на главной оси, более крупными листьями и большей продуктивностью.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Душин В.Н. Лечебные свойства почечуйной травы и использование ее для лечения геморроя: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Фрунзе, 1968. 22 с.
2. Турова А.Д. Лекарственные растения СССР их применение. М.: Медицина, 1974. 326 с.
3. Тихонова В.Л., Макеева И.Ю. Морфологическая изменчивость и продуктивность *Polygonum persicaria* L. при интродукции в Подмоскowie // Раст. ресурсы. 1984. Т. 20, вып. 4. С. 510–514.
4. Hegi G. Illustrierte Flora von Mittel Europa. München, 1908. Bd. 3. S. 200–202.
5. Simmonds E.W. *Polygonum persicaria* L. // J. Ecol. 1945. Vol. 33, N 1. P. 121–131.
6. Крылова И.Л., Тихонова В.Л. Горец почечуйный // Биологическая флора Московской области. М.: Изд-во МГУ, 1990. С. 131–142.
7. Зайцев Г.Н. Математика в экспериментальной ботанике. М.: Наука, 1990. 296 с.

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

Поступила в редакцию 23.11.1999 г.

## SUMMARY

### *Tikhonova V.L., Makeeva I.Yu. Application on intraspecific variability in *Polygonum persicaria* L. under cultivation*

The analysis of 9 natural populations and 28 specimens from botanic gardens has shown the conservation of flower colour in descendants of the most of plants. The morphological characteristics of plants with white flowers and with rose ones have been discerned for sure. The plants with rose perianth have been found to be the most prospective for the best indices of productivity.

УДК 631.529:582.394(477.25)

## СЕВЕРОАМЕРИКАНСКИЕ ПАПОРОТНИКИ В КИЕВЕ

*Н.М. Стеценко*

Коллекция папоротников открытого грунта в ботаническом саду Киевского университета ежегодно пополняется новыми таксонами, открывая возможность более широкого ознакомления с удивительным разнообразием этой древней группы растений, которые могут пополнить ассортимент декоративно-лиственных растений в зеленом строительстве.

К таким таксонам можно отнести и папоротники-интродуценты из Северной Америки, выраженные нами из спор (*Adiantum pedatum* L. 'Aleuticum', *A. pedatum* 'Imbricatum', *Diplazium runcocarpon* (Spreng.) M. Drown, *Dryopteris goldiana* (Hooker) A. Gray, *Polystichum acrostichoides* (Michx.) Schott, *P. munitum* (Kaulf.) Presl.) или полученные из других ботанических садов (*Cystopteris bulbifera* (L.) Bernh.).

В экспозиции "Споровые растения" папоротники сем. *Adiantaceae* представлены природными разновидностями *F. pedatum* 'Aleuticum' и *A. pedatum* 'Imbricatum', родиной которых являются леса Канады и США.



Особым изяществом выделяется карликовая разновидность *F. pedatum* 'Imbricatum' с многочисленными компактно расположенными жестковатыми сизовато-зелеными вайями. Сегменты листьев мелкие, образуют своеобразную черепитчатую форму листа.

Первоначально эта разновидность была известна лишь в культуре и только позже она была обнаружена на прибрежных скалах о-ва Ванкувер и в лесах под Вашингтоном [1].

Растения выращены из спор, полученных в Амстердаме (Нидерланды). В экспозиции выращиваются с 1982 г.

Отрастание в зависимости от погодных условий отмечено в первой–второй декаде апреля. Рост вай заканчивается в конце мая и в этот же период растения вступают в фазу спороношения. В условиях Киева растения полностью проходят жизненный цикл, обильно спороносят. Надземная часть отмирает глубокой осенью. При выращивании в теплице спороношение молодых растений отмечено через два года после посева спор, в открытом грунте – на третий год. Вредителями и болезнями не повреждается.

Разновидность *A. pedatum* 'Aleuticum' известна с Западных Кордильер. Морфологически она подобная видовым особям, однако отличается более интенсивным ростом, достигая в благоприятные годы 60–70 см высоты. За счет разрастания корневой системы куртина, хотя и медленно, увеличивается. Споры образуются в конце мая преимущественно на весенних вайях, несмотря на то что появление новых вай наблюдается до середины лета. Начало фазы отрастания вай в разные годы варьирует от конца третьей декады марта (1990 г.) до второй декады апреля (1992, 1997 гг.) Вегетирует *A. pedatum* 'Aleuticum' до октября, сохраняя декоративные качества до сентября. Вредителями и болезнями не повреждается.

Растения выращены из спор, полученных из Потсдама (Германия), а спороносящие растения привезены из ботанического сада БИНа (Россия). В экспозиции представлены соответственно с 1978 и 1987 гг. Обе популяции развиваются хорошо. Размножение спорами и делением корневищ.

Многорядник акростихоидный (*Polystichum acrostichoides* (Michx.) Schott) – эндем лесов Северной Америки. Часто встречается в горах США, Канады, восточной части Северной Америки [1]. Произрастает в перегнойных почвах, предпочитая скалистые склоны. В природных условиях растения достигают 45–80 см высоты, образуя пучок блестящих жестковатых вай двух типов: внешние, окаймляющие пучок, стерильные – короче и шире фертильных. Спороносные вайи размещены в центре, возвышаясь над вегетативными. Сорусы густо покрывают верхнюю треть вай, приобретающую к моменту созревания спор интенсивно коричневую окраску. Корневище толстое, короткое. Как отмечает J. Mitkel [2], *P. acrostichoides*, в отличие от других североамериканских представителей этого рода, образует до 13 дочерних крон, точки роста которых соединены между собой тонкими участками корневища. Эта биологическая особенность вида сохраняется и в условиях культуры, хотя количество дочерних растений при этом уменьшается.

В экспозиции многорядник выращивается с 1979 г. Выращен из спор, полученных из ботанического сада Берлина. Отрастает рано: уже в начале апреля появляются первые улиткообразные, густо опушенные беловатыми мягкими чешуйками вайи. Они зимне-зеленые и остаются после снежной зимы относительно декоративными. Молодые растения вступают в генеративную фазу на четвертый год после посева спор. Спороносят растения регулярно и обильно в конце апреля–начале мая. Повреждений болезнями и вредителями не наблюдается. Размножаются спорами и делением корневищ.

Многорядник защищенный (*Polystichum munitum* (Kaulf.) Presl). Известен из окрестностей Сан-Франциско, где собран в 1816 г. [1]. Произрастает во влажных лесах и на северных склонах гор от Аляски до Калифорнии, и на севере штата Монтана.

На родине это высокорослые, до 65–90 см, растения, в условиях Киева – 50–60 см. Вайи кожистые, темно-зеленые, зимующие. Отрастают растения в апреле. В фазу спороношения *P. tunipum* вступает в мае. Спороносит регулярно. Декоративен. Болезнями и вредителями не повреждается.

Интродуцирован в 1992 г. Выращен из спор, полученных из ботанического сада Галле (Германия). Размножается преимущественно спорами, появление которых отмечается на 4-й год после посева.

Диплазиум густоплодный (*Diplazium ruscocarpon* (Spreng.) M. Brown) – один из красивых среднерослых видов, родиной которого является северная часть Северной Америки и Канада. Обитает в сырых и болотистых лесах [1]. Растения выращены из спор, полученных из ботанического сада Северной Каролины. В экспозиции выращивается с 1991 г. В фазу спороношения растения вступают на 8-й год после посева. В условиях Киева адаптировались хорошо, однако по некоторым морфологическим параметрам, в частности по высоте, растения уступают природным. Отрастают в первой–второй декаде апреля, образуя пучок диморфных вай: с более широкой листовой пластинкой раскидистых вегетативных и прямостоячих ланцетовидной формы спороносных вай, выделяющихся на фоне куста и появляющихся в более поздние сроки. Растения регулярно и обильно спороносят в конце июня. Размножается диплазиум спорами и делением корневищ.

Пузырник луковичноносный (*Cystopteris bulbifera* (L.) Bernh) – эндем лесов восточных районов Северной Америки. В Европу завезен еще в 1698 г. [1]. Это декоративное растение высотой 40–60 см с длинными узколанцетными мягкими вайями на длинных красновато-малиновых черешках. Особенно заметен этот папоротник весной на светло-зеленом фоне молодой листвы кустарников. Интересной биологической особенностью этого вида является развитие на вайях в середине лета выводковых почек, образующихся за счет деления клеток и пролиферации в субэпидермальных слоях [3]. Почки легко отделяются от материнского растения, образуя массовый самосев. Спороносные растения получены из ГБС (Москва) в 1981 г.

В условиях Киева вид устойчив. Отрастает во второй–третьей декаде апреля и вегетирует до октября, сохраняя декоративные качества до сентября. Пузырник луковичноносный в отличие от пузырника ломкого устойчив к вредителям и болезням.

Размножается спорами и делением корневищ, но наиболее эффективен способ вегетативного размножения с помощью вегетативных почек.

Щитовник Гольди (*Dryopteris goldiana* (Hooker) A. Gray) – высокорослое (до 100–110 см) растение с крепким, восходящим корневищем и широкими (25–35 см) вайями на длинных черешках, покрытых беловатыми щетинками, наиболее заметными в момент отрастания вай. Обитает в тенистых скалистых ущельях и влажных лесах Северной Америки (в частности, штате Миннесота, Тенесси, Айова, Вермонт и др.). В экспозиции ботанического сада выращивается с 1978 г. Выращен из спор, полученных из ботанического сада Мюнхен–Нимфербурга (Германия).

В условиях Киева отрастает в первой–третьей декаде апреля и вступает в фазу спороношения в начале мая. Спороношение регулярное. Наблюдения за сезонным развитием показали, что *D. goldiana* сохраняет высокие декоративные качества в течение 15–16 лет, уступая лишь по высоте растениям, достигающих в природных условиях 130 см. В наших условиях их рост не превышает 110 см. К болезням и вредителям устойчив.

Размножение *D. goldiana* предпочтительно споровое. Деление корневищ возможно, однако из-за слабого ветвления корневищ этот способ малоэффективен.

Проведенное интродукционное исследование позволяет заключить, что североамериканские папоротники за пределами ареала проявляют значительную экологическую пластичность, о чем свидетельствует география ботанических садов Европы, выращивающих эти таксоны.

Испытанные папоротники можно использовать в декоративном садоводстве. Так, благодаря образованию плотных куртин *A. pedatum* 'Aleuticum' и *A. p.* 'Imbricatum' рекомендуются для озеленения склонов, посадок у подножия горок, в тени сада камней. Разница в высоте различных видов и разновидностей может быть использована для создания декоративных композиций.

Пригоден для посадок у камней, небольшими группами на альпийских горках *P. acrostichoides*. Растения этого вида остаются декоративными до глубокой осени, а в отдельные годы сохраняют эти качества и в весенний период после таяния снега.

К декоративным видам следует отнести и *P. punitum*. Оставаясь зеленым до наступления заморозков, он может служить украшением каменистых горок.

Очень редкий в коллекции ботанических садов *D. rupestris* может пополнить ассортимент лиственно-декоративных растений как в посадках под пологом деревьев (небольшими группами), так и на каменистых горках. Представлен он и для любителей.

Для посадки между камней и среди вечнозеленых кустарников прекрасен *C. bulbifera*. А биологическая особенность образовывать выводковые почки может быть использована как наглядный объект живородящих растений на икольных участках.

Посадки *D. goldiana* небольшими группами эффектны под пологом деревьев, однако при этом следует помнить, что щитовник страдает от ветров.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Maatsch R. Das Buch der Freilandfarne. В.; Hamburg: Parey, 1980. 196 s.
2. Fiddlehead Forum // Bull. Amer. Fern Soc. 1991. Vol. 18, N 6. P. 31-38.
3. Pierre A.J. Histogenese et tracheogenese des regerations de la bulbille de *Cystopteris bulbifera* // Phytomorphology. 1971. Vol. 21, N 1. P. 77-85.

Ботанический сад им. акад. А.В. Фомина  
Киевский государственный университет, Киев

Поступила в редакцию 20.06.1999 г.

## SUMMARY

### *Stetsenko N.M. North-American taxa of ferns in Kiev*

The results of introduction of several fern species (*Adiantum pedatum* 'Aleuticum', *A. pedatum* 'Imbricatum', *Cystopteris bulbifera* (L.) Bernh., *Dyplazium pycnocarpon* (Spreng.) M. Brown, *Dryopteris goldiana* (Hooker) A. Gray, *Polystichum acrostichoides* (Michx.) Schott, *P. munitum* (Kaulf.) Presl. are presented. All these plants proved to be promising ones for decorative horticulture.

# ЭКСПОЗИЦИЯ ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСОВ КАРПАТ И КАВКАЗА В ЦЕНТРАЛЬНОМ БОТАНИЧЕСКОМ САДУ ИМ. Н.Н. ГРИШКО НАН УКРАИНЫ

*Т.А. Лысенко*

В системе экспозиций Центрального ботанического сада им. Н.Н. Гришко (ЦБС) НАН Украины (Киев), который расположен на границе зон широколиственных лесов и лесостепи, значительная роль принадлежит ботанико-географическим участкам “Карпаты” (2 га) и “Кавказ” (6 га). Работа по созданию этих участков началась в 1946–1949 гг. и проводилась под руководством Н.Н. Гришко, А.И. Соколовского, Г.А. Степунина, Я.К. Гоцыка, А.В. Плетнева и др. Планировалось воспроизвести наиболее типичные растительные группировки Карпат и Кавказа с учетом вертикальной поясности. Насаждения моделировали по принципу флористических комплексов в рамках формаций. Растения привозили из экспедиций. До начала 1970-х годов основные работы по созданию насаждений были закончены. К тому времени в экспозиции “Карпаты” насчитывалось 260 видов [1], а в экспозиции “Кавказ” – более 1000 видов [2].

При отборе растений для интродукции в качестве источника рассматривали фитоценоз, учитывали особенности его организации. Экспозиции создавали, следуя логике и принципам построения коренных фитоценозов: вначале высаживали доминирующие виды, затем – сопутствующие. В лесных насаждениях элементы подчиненных ярусов, кустарникового и травянистого, вводили после завершения формирования главного яруса. По сути был использован метод интродукции, который был позднее теоретически обоснован Р.А. Карписоной [3] как фитоценогический.

В 1950–1960-е годы состав и структуру насаждений на участках поддерживали в основном искусственно, что требовало больших затрат. С.С. Харкевич, который в начале 1970-х годов курировал ботанико-географические участки в ЦБС, учитывая опыт целого ряда ботанических садов и опыт первых десятилетий работы в ЦБС, сделал вывод о невозможности создания ботанико-географических экспозиций по фитоценогическому принципу [2]. Однако в 1980-е годы в литературе появились новые сведения об экспериментах по созданию насыщенных интродуцентами лесных и лугово-стенных фитоценозов в Ставропольском, Центральном сибирском, Главном ботаническом садах, а также в ЦБС НАН Украины на ботанико-географическом участке “Леса равнинной части Украины”. Успех достигался при определенной схожести условий пункта привлечения интродукционного материала и пункта интродукции, особенно в том случае, если эти пункты были расположены в одной природно-климатической зоне [4–10].

Если в первые десятилетия существования участков “Карпаты” и “Кавказ” проводились интенсивные работы по поддержанию экспозиций, то в 1970-х годах возможности ботанического сада по уходу за коллекциями уменьшились. В 1980–1990-е годы уход был сведен лишь к самым необходимым мерам поддержания санитарного порядка (рубкам ухода и выкашиванию травостоя в травянистых группировках, на полянах и опушках).

Обследование участков “Кавказ” и “Карпаты”, проведенное нами в 1990–1995 гг., показало, что травянистые группировки экспозиций флористических комплексов лесных полей, альпийских и субальпийских лугов приобрели зарослевую структуру, изменилось численное соотношение видов, внедрились местные виды. Вследствие коаккурентных отношений большинство интродуцентов выпало,

Так, например, на участке “Карпаты” остались лишь виды, которые являются общими для флоры Карпат и местной флоры остепненных лугов лесостепи Украины. В экспозициях светлых лесов участка “Кавказ”, где древесный полог образован породами с ажурной кроной (*Betula litwinovii* Doluch., *Pinus kochiana* Klotzsch ex C. Koch, *Quercus macranthera* Fisch. et Mey. ex Hohen), развился густой подлесок из *Swida australis* (C.A. Mey) Pojark. ex Grossh. и *Sambucus nigra* L., который вытеснил почти все кустарниковые и травянистые интродуценты.

По сравнению с упомянутыми выше выделами экспозиции темновых широколиственных лесов Карпат и Кавказа отличаются более однородной структурой, отсутствием местных сорных и лугово-степных видов, наличием многочисленных интродуцированных видов. Мы провели более детальное изучение этих насаждений, постарались выяснить причины их устойчивости. Был описан видовой состав и структура насаждений, проведена оценка конкурентноспособности древесных видов по показателям роста, изучены фитоценотически значимые эколого-демографические и биологические особенности травянистых интродуцентов, сформировавшихся интродукционные популяции. Обследование букового насаждения участка “Карпаты” и широколиственных насаждений участка “Кавказ” с преобладанием бука и граба показало, что они имеют ряд общих черт [11–12]. Для них характерны:

сомкнутый древесный ярус (сомкнутость крон 0,9–1,0), сформированный исключительно из интродуцентов, хороший, более или менее равномерный для всех древесных пород прирост по диаметру и высоте, в результате чего они не вытесняют друг друга;

сильное затенение под пологом леса, где освещенность, согласно нашим измерениям, составляет 2–3% от полной;

наличие лесной подстилки;

неравномерный подлесок сомкнутостью до 0,5;

разреженный травянистый ярус, в котором присутствуют как интродуцированные, так и местные виды, характерные для коренного типа растительности на территории ботанического сада – грабовой дубравы. К последним относятся *Corydalis cava* (L.) Schweigg. Et Koerte, *Anemone ranunculoides* L., *Galium odoratum* (L.) Scop., *Gagea lutea* (L.) Ker-Gawl., *Geum urbanum* L., на опушках – *Pulmonaria obscura* Dumort., *Viola odorata* L. и др.

В буковом насаждении участка “Карпаты” преобладает *Fagus sylvatica* L., в небольшом количестве присутствуют *Carpinus betulus* L., *Acer pseudoplatanus* L., *Acer platanoides* L., *Acer campestre* L., *Tilia cordata* Mill., *Fraxinus excelsior* L., *Quercus robur* L., *Ulmus scabra* Mill., *Padus avium*., *Cerasus avium* (L.) Moench. Большинство видов дает самосев. Подлесок образован главным образом *Ligustrum vulgare* L., встречается *Berberis vulgaris*, *Viburnum lantana* L., *Hedera helix* образовал здесь две куртины площадью 10 и 20 м<sup>2</sup>. Особого внимания заслуживает *Euonymus pana* Vieb., занесенный в “Красную книгу УССР”. На 1 м<sup>2</sup> насчитывается 98 вегетативных побегов бересклета, суммарная длина корневищ составляет 18,2 м. В травяном покрове присутствуют интродуценты, которые продолжительное время сохраняются в коллекции, но представлены единичными экземплярами. Это *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott, *Athyrium filix-femina* (L.) Roth, *Phyllitis scolopendrium* (L.) Newm., *Euphorbia amygdaloides* L., *Helleborus purpurascens* Waldst. et Kit. Некоторые интродуцированные виды образовали куртины, которые характеризуются достаточно высокой численностью особей: *Isopyrum thalictroides* L., *Anemone nemorosa* L., *Dentaria glandulosa* Waldst. et Kit., *Scopolia carniolica* Jacq.\*, *Symphytum cordatum* Waldst. et Kit. ex Willd., *Allium urinum* L.\*, *Asarum europaeum* L., *Lunaria rediviva* L.\*.

В насаждениях широколиственных пород Кавказа с преобладанием *Fagus orientalis* Lipsky и *Carpinus caucasica* Grossh. на площади 2 га в небольшом количестве присутствуют *Acer pseudoplatanus* L., *A. campestre* L., *A. platanoides* L., *A. laetum* C.A. Mey., *Fraxinus excelsior* L., *F. oxycarpa* Willd., *Tilia cordata* Mill., *Quercus robur* L., *Q. iberica*

Stev., *Cerasus avium* (L.) Moench, *Pyrus caucasica* Fed., *Corylus colurna* L. и др. Кустарниковый ярус образован главным образом *Sambucus nigra*, *Swida australis*, *Ligustrum vulgare* L., *Phyladelphus caucasicus* Koechne. Есть подрост ясени, клена, бука, граба. Интродукционные виды размещены, в основном, куртинами, состоящими из большого количества особей. Это *Galanthus woronowii* Losinsk., *Galanthus angustifolius* G. Koss\*, *Galanthus caucasicus* (Baker) Grossh.\*, *Erythronium caucasicum* Woronow\*, *Allium paradoxum* (Bieb.), *G. Don fil.*\*, *Fritillaria grandiflora* Grossh.\*, *Ornithogalum arcuatum* Stev.\*, *Dentaria bulbifera* L., *Scilla sibirica* Haw., *Corydalis marshaelliana* Pers., *Corydalis caucasica* DC., *Allium ursinum* L.\*, *Allium victorialis* L., *Lilium caucasicum* (Miscz. ex Grossh.), *Helleborus caucasicus* A. Br.\*, *Convallaria transcaucasica* A. Br., *Asarum intermedium* (C.A. Mey) Grossh., *Paris Bieb.*, *Polygonatum orientale* Desf., *Arum orientale* Bieb., *Pachyphragma macrophyllum* (Hoffm.) Busch, *Oberna multifida* (Adam) Ikonn., *Circea lutetiana* L., *Asperula propinqua* Pobed., *Brunnera macrophylla* (Bieb.) Johnst., *Scopolia carniolica* Jacq.

Особый интерес в изученных насаждениях представляют травянистые интродуцированные виды, которые длительное время самопроизвольно поддерживают высокую численность популяций.

Среди них есть виды, относящиеся к категории редких и исчезающих (в тексте они отмечены звездочками). Кроме того, все они представляют практический интерес как декоративные. Мы более детально изучили их биологические и эколого-демографические особенности с использованием методических подходов ценологического направления популяционной биологии растений [13–15].

Сравнение числа особей этих видов, высаженных в момент интродукции, с нашими подсчетами в 1989–1991 гг. показало, что за период выращивания они увеличили свою численность.

Анализ феноритмотипов интродуцентов позволил отнести их к двум группам: способным ассимилировать в глубокой тени и имеющим короткий период вегетации (эфемериодам), приспособленным к росту в теневых лесах. Большинство из них флорогенетически связаны с буком [16]. Это *Isopyrum thalictroides* L., *Anemone nemorosa* L., *Dentaria glandulosa* Waldst. et Kit., *Scopolia carniolica* Jacq., *Symphytum cordatum* Waldst. et Kit. ex Willd., *Allium ursinum* L., *Lunaria rediviva* L., *Asarum europaeum* L., *Scopolia carniolica*, *Asarum intermedium*, *Brunnera macrophylla*, *Helleborus caucasicus*, *Circea lutetiana*, *Allium ursinum*, *Galanthus angustifolius*, *G. woronowii*, *G. caucasicus*, *Dentaria bulbifera*. Другие являются выходцами из более светолюбивых формаций, которые впоследствии были поглощены широколиственными лесами: *Arum orientale*, *Allium victorialis*, *Scilla sibirica*, *Corydalis marshalliana*.

Анализ биоморфологических особенностей изученных видов свидетельствует о том, что они относятся к различным жизненным формам: коротко- и длиннокорневищным, столонообразующим, луковичным и клубневым растениям. Тии нарастания побегов и побеговых систем может быть как симподиальным, так и моноподиальным. Среди корневищных есть виды с эпи- и гипогегенными корневищами. Годовые приросты побегов могут сохранять жизнеспособность в течение нескольких лет (до 13 лет у *Convallaria transcaucasica*), а могут меняться каждый год, как, например, у *Allium ursinum* и *Fritillaria grandiflora*. Тем не менее вследствие ежегодного неглубокого омоложения особей продолжительность онтогенеза у всех изученных видов, по нашим оценкам, составляет более 10 лет [11–12].

По способу самоподдержания популяций изученные виды можно распределить на 3 группы:

1) возобновляющиеся исключительно семенным путем: *Corydalis marshalliana*, *C. caucasica*, *Lilium caucasicum*, *Arum orientale*;

2) возобновляющиеся исключительно вегетативно глубоко- или неглубокоомоложенными зачатками, или теми и другими одновременно: *Dentaria bulbifera*, *Allium paradoxum*, *Scopolia carniolica*, *Asarum intermedium*, *Circea lutetiana*, *Brunnera macro-*

phylla, *Convallaria transcaucasica*; *Isopyrum thalictroides*, *Anemone nemorosa*, *Dentaria glandulosa*, *Scopolia carniolica*, *Symphytum cordatum*, *Asarum europaeum*;

3) имеющие смешанный тип самоподдержания: *Allium ursinum*, *A. victorialis*, *Fritillaria grandiflora*, *Galanthus angustifolius*, *G. caucasicus*, *G. woronowii*, *Helleborus caucasicus*, *Paris incompleta*, *Polygonatum orientale*, *Pachyphragma macrophyllum*, *Oberna multifida*, *Asperula prorepens*.

Виды с семенным и смешанным типом самоподдержания сформировали интродукционные популяции с разновозрастной структурой. Это свидетельствует о беспрерывном поступлении молодых растений и, следовательно, об устойчивом положении видов в ценозе. Такие ценопопуляции, по классификации Т.А. Работнова, относятся к нормальному типу. Виды, которые размножаются исключительно вегетативно, также успешно обеспечивают воспроизведение интродукционных популяций. Такой тип воспроизведения популяций характерен для большинства лесных видов. Поэтому их ценопопуляции, несмотря на неполный возрастной спектр, также относятся к нормальному типу [17–18]. Вегетативное размножение и разрастание, а также неглубокое ежегодное омоложение особей в ряде поколений позволяет этим видам существовать неопределенно долго на занятой территории. Это справедливо даже в случае небольшой продолжительности жизни годовых приростов побегов.

Сравнение наших данных с литературными свидетельствует о том, что *Scopolia carniolica*, *Ornithogalum arcuatum*, *Allium ursinum*, *Allium victorialis*, *Scilla sibirica*, *Corydalis marshalliana*, *C. caucasica*, *Isopyrum thalictroides*, *Anemone nemorosa*, *Dentaria glandulosa*, *Scopolia carniolica*, *Asarum europaeum* сформировали интродукционные популяции, по структуре схожие с природными [2, 19–22]. Успешно адаптировались на уровне популяций *Pachyphragma macrophyllum* и *Allium paradoxum*, в то время как на открытых мелких делянках в условиях Киева они погибали [2, 23].

Проведенные исследования позволили сделать следующие выводы.

Насаждения, моделирующие широколиственные леса Карпат и Кавказа, представляют собой устойчивые фитоценозы, где на протяжении длительного времени сохраняются постоянные видовой состав и структура. Возможность создания фитоценозов, насыщенных интродуцированными видами, можно объяснить относительной схожестью климатических условий зон широколиственных лесов Европы и Кавказа, а также общностью флоро- и ценогенеза широколиственных лесов Европы и Кавказа, отмеченной в работах Ю.Д. Клеопова и А.А. Гроссгейма [16, 24].

Решающую роль в строении подчиненных ярусов изученных насаждений играет сильное затенение под пологом леса, что препятствует внедрению носторонних видов и ослабляет конкурентные взаимоотношения в травянистом и кустарниковом ярусах. Согласно литературным данным, в этих условиях роль травянистых видов в ценозе определяется их теневыносливостью [21].

Успешная адаптация изученных травянистых видов на уровне популяций обусловлена их способностью к воспроизведению популяций семенным или вегетативным путем и высокой средообразующей способностью эдификаторов.

Выращивание видов, которые относятся к категории редких и исчезающих в искусственных лесных насаждениях, является оптимальным способом сохранения их *ex situ*, так как при этом обеспечиваются наименьшие изменения в генотипическом составе интродукционных популяций.

Это наиболее дешевый способ организации экспозиций, так как он позволяет без специальных затрат содержать коллекционные образцы с высокой численностью, не требует специального ухода за растениями (полива, прополки, размножения и посадки). Процессы саморегуляции обеспечивают постоянство состава и структуры фитоценоза в течение длительного времени.

Способность изученных декоративных травянистых видов формировать устойчивые интродукционные популяции может быть использована при создании покровов в парках и лесопарках.

## ЛИТЕРАТУРА

1. *Стокань В.В.* Интродукція рослин Українських Карпат // Интродукція на Україні корисних рослин природної флори СРСР. Київ: Наук. думка, 1972. С. 69–103.
2. *Харкевич С.С.* Полезные растения природной флоры Кавказа и их интродукция на Украине. Киев: Наук. думка, 1996. 301 с.
3. *Харлисонова Р.А.* Травянистые растения широколиственных лесов: Эколого-флористическая интродукционная характеристика. М.: Наука, 1985. 205 с.
4. *Антонок Н.Э.* Створення лісових фітоценозів в ЦЗБС АН УРСР // Интродукція та акліматизація рослин Україні. Київ: Наук. думка, 1979. Вип. 14. С. 8–11.
5. *Дзыбов Д.С., Скрипчинский В.В.* Лесные формации, интродуцированные в Ставропольском ботаническом саду // Интродукция, акклиматизация и введение в культуру ценных растений. Ставрополь, 1977. С. 77–90. (Тр. СНИИСХ; Т. 43).
6. *Дударь Ю.А., Волошенко З.К.* Сохранение популяций редких и исчезающих видов растений в искусственно сформированных растительных сообществах // Воспроизводство, охрана и рациональное использование природных растительных ресурсов. Ставрополь, 1983. С. 139–150. (Тр. СНИИСХ; Т. 50).
7. *Лубягина Н.П.* Создание искусственных растительных сообществ // Бюл. Гл. ботан. сада. 1989. Вып. 152. С. 3–8.
8. *Лубягина Н.П.* Формирование популяций охраняемых видов растений в искусственных фитоценозах // Там же. 1990. Вып. 155. С. 55–59.
9. *Скрипчинский В.В.* Создание лесных формаций, близких к естественным // Воспроизводство, охрана и рациональное использование природных растительных ресурсов. Ставрополь, 1983. С. 22–38. (Тр. СНИИСХ; Т. 50).
10. *Трулевич Н.В.* О сочетаниях растений природной флоры СССР в экспозициях ГБС АН СССР // Бюл. Гл. ботан. сада. 1984. Вып. 130. С. 7–11.
11. *Лисенко Т.А.* Интродукційні популяції лісових трав'янистих видів флори Кавказу у Центральному ботанічному саду НАН України / Редкол. "Укр. ботан. журн." Київ, 1997. 23 с. Деп. в ДНТБ України 08.12.97, № 604-Ук97.
12. *Лисенко Т.А.* Интродукційні фітоценози експозиції гірських лісів Карпат у Центральному ботанічному саду НАН України / Редкол. "Укр. ботан. журн." Київ, 1997. 19 с. Деп. в ДНТБ України 08.12.97, № 603-Ук97.
13. *Работнов Т.А.* Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии // Пробл. ботаники. 1950. Вып. 1. С. 465–483.
14. *Уранов А.А.* Возрастной спектр фитоценопопуляций как функции времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–34.
15. *Ценопопуляция растений: Основные понятия и структура.* М.: Наука, 1976. 215 с.
16. *Клеопов Ю.Д.* Анализ флоры широколиственных лесов Европейской части СССР. Киев: Наук. думка, 1990. 352 с.
17. *Рысин Л.П., Рысина Г.П.* Опыт популяционного анализа лесных сообществ // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1966. Вып. 1. С. 84–94.
18. *Смирнова О.В.* Численность и возрастной состав популяций некоторых компонентов травянистого покрова дубрав // Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций. М.: Наука, 1968. С. 155–182.
19. *Зиман С.Н.* Морфология и филогения семейства лютиковых. Киев: Наук. думка, 1985. 248 с.
20. *Сидорук В.С., Харкевич С.С.* Особливості монодомінантних угруповань деяких видів трав'янистих рослин природної флори в зв'язку з їх інтродукцією на Українню. Київ: Наук. думка, 1978. С. 6–13.
21. *Смирнова О.В.* Структура травяного покрова широколиственных лесов. М.: Наука, 1987. 207 с.
22. *Скрипчинский В.В.* Сем. Лилейные – Liliaceae, Амариллисовые – Amaryllidaceae // Дикорастущие растения Ставропольского края. Ставрополь, 1979. Ч. 2. С. 8–37.
23. *Булах П.Е.* Луки природной флоры Средней Азии и их культура в Украине. Київ: Наук. думка, 1994. 124 с.
24. *Гроссгейм А.А.* Анализ флоры Кавказа. Баку, 1936. Т. 1. 260 с.

Центральный ботанический сад им. Н.Н. Гришко  
НАН Украины, Киев

Поступила в редакцию 20.05.1999 г.

## SUMMARY

*Lysenko T.A.* Carpathians and the Caucasus deciduous forest expositions in the Central Botanic Garden named after N.N. Grischko of National Academy of Science of the Ukraine

The expositions have established the stable phytocenoses with certain structure. Deep shadow in shrub and herbaceous layers has prevented the distribution of introduced plant species and relaxed the tension of competition. Nevertheless the vegetative and seed recruitment was found in 31 perennial plant species including rare ones.



# ФЛОРИСТИКА И СИСТЕМАТИКА

УДК 576.312.35:582.632.1(47)

## НОВЫЕ ДАННЫЕ О КАРИОЛОГИИ БЕРЕЗ РОССИИ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ СТРАН

*А.К. Скворцов, Н.М. Соловьева*

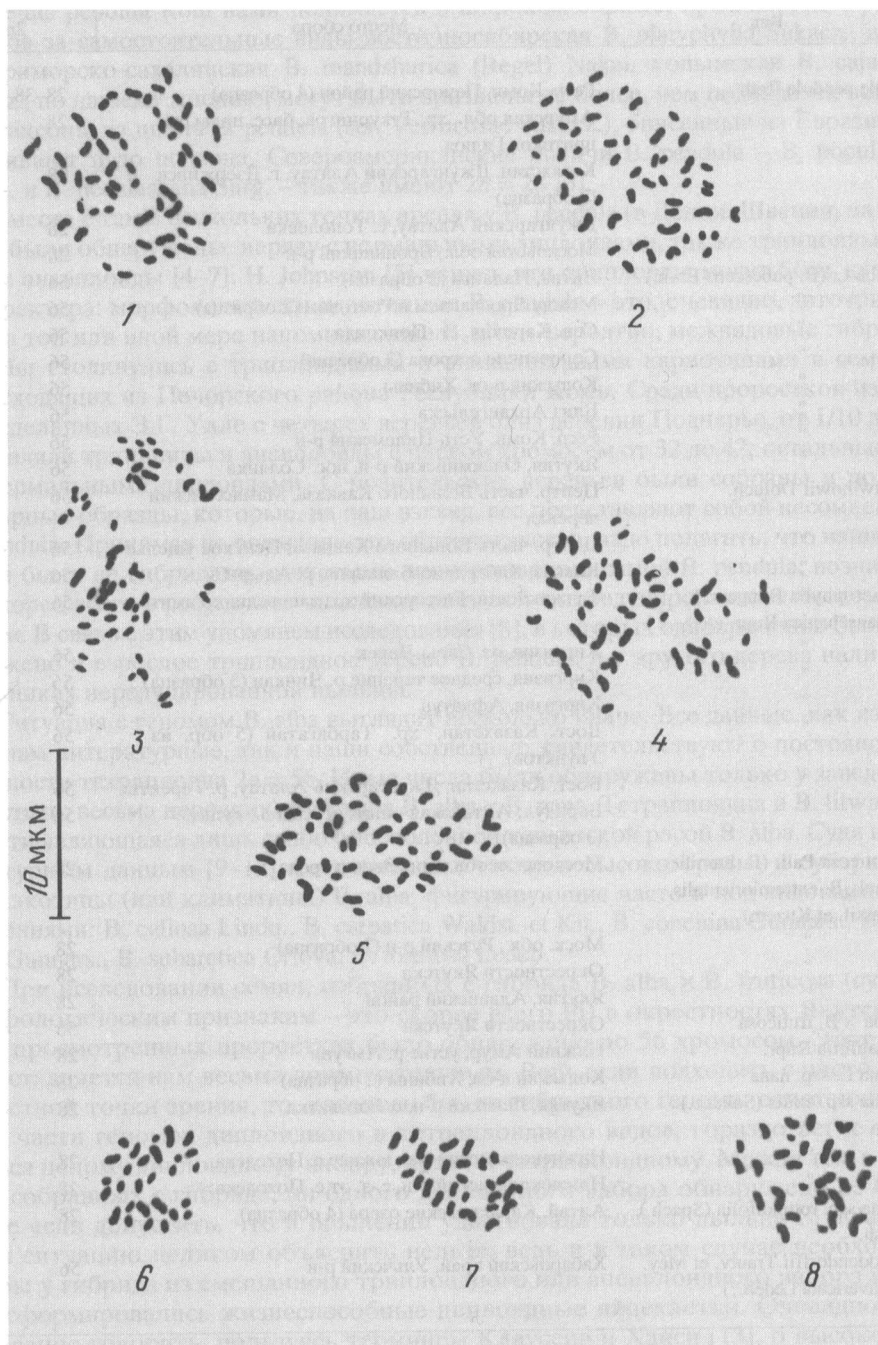
В 1970-х годах мы провели исследование хромосомного набора нескольких видов берез флоры СССР и подготовили, с привлечением и литературных материалов, общий обзор на тему соотношения кариологии с систематикой. В силу некоторых обстоятельств обзор этот остался неопубликованным; была напечатана только небольшая статья, посвященная методике [1]. Но если просмотреть последнюю общую сводку по хромосомным числам нашего региона [2], легко заметить, что кариология берез России и соседних стран и поныне изучена еще очень недостаточно; притом большинство данных, содержащихся в этой сводке, относится к Крайнему Северу и Северо-Востоку России. Полагаем поэтому, что публикация наших данных еще и теперь сохраняет целесообразность. В вопросах систематики мы ограничиваемся лишь краткими комментариями по немногим пунктам, оставляя новый общий обзор для будущего.

Кариотип изучали на метафазных пластинках митозов в корешках проростков. Давленные препараты окрашивали преимущественно железным ацетокармином (подробнее методика изложена: [1]). Семена для проращивания были собраны (за одним исключением) в естественных местообитаниях. Одновременно с семенами с тех же деревьев собирали гербарные образцы или по крайней мере фрагменты, достаточные для определения видовой принадлежности. Сборы были сделаны отчасти нами, отчасти по нашей просьбе З.Р. Алферовой, В.Н. Андреевым, А.А. Бабуриным, Н.Б. Беляниной, Т.Ф. Галактионовой, И.Ю. Коропачинским, А.К. Махневым, В.М. Михалевой, И.И. Русанович, З.Г. Улле, которым мы очень признательны.

У берез очень обычна партенокарпия: даже если цветение было неудачным и семена вовсе не завязались, сережки и плодики обычно продолжают расти, почти не отличаясь внешне от сережек и плодиков с нормальными семенами. Это обстоятельство, неоднократно отмечавшееся и в литературе, нас очень ограничило, из-за него не удалось изучить кариотипы еще нескольких видов, хотя их зрелые сережки были получены.

В итоге число хромосом было подсчитано в 38 образцах семян; некоторые образцы состояли из отдельных сборов с нескольких деревьев, и в общем итоге число хромосом определено в сборах с 58 отдельных экземпляров. В каждом сборе делали подсчеты у 6–10 проростков.

Хромосомы берез мелки и довольно однообразны; даже при удачном дифференциальном окрашивании удастся идентифицировать лишь некоторые из них [1]. Поэтому, подобно предшествующим исследователям, мы в основном ограничились определением их числа. Общее представление о кариотипах исследованных нами видов дает рисунок. Результаты подсчетов чисел хромосом представлены в таблице.



Кариотипы изученных видов березы

1-2 - *Betula microphylla*, 3 - *B. litwinowii*, 4-5 - *B. alba*, 6 - *B. fruticosa*, 7 - *B. nana* ssp. *exilis*, 8 - *B. pendula*

Вид	Место сбора	2n
<i>Betula pendula</i> Roth	Респ. Коми, Печорский район (4 образца)	28–38, 42
"	Амурская обл., хр. Тукурингра, басс. правых притоков Гилюя	28
"	Казахстан, Джунгарский Алатау, г. Дзержинск (2 образца)	28
"	Джунгарский Алатау, с. Тополевка	28
"	Московская обл., Бронницкий р-н	28
<i>B. alba</i> L. ( <i>B. pubescens</i> Ehrh.)	Литва, Паланга (2 образца)	56
"	Между Ярославлем и Ростовом (2 образца)	56
"	Сев. Карелия, ст. Пояконда	56
"	Соловецкие острова (2 образца)	56
"	Кольский п-ов, Хибины	56
"	Близ Архангельска	56
"	Респ. Коми, Усть-Цилемский р-н	56
"	Якутия, Олекминский р-н, пос. Солянка	56
<i>B. litwinowii</i> Doluch.	Центр. часть Большого Кавказа, Мамиссонский перевал	56
"	Центр. часть Большого Кавказа, Цейское ущелье	56
"	Кавказ, Кабардино-Балкария, р. Адыр-Су	56
<i>B. microphylla</i> Bunge s. l. ( <i>B. tianschanica</i> Rupr. etc.)	Таджикистан, Гиссарский хр., заповедник Рамит	56
"	Киргизия, оз. Сары-Челек	56
"	Киргизия, среднее течение р. Чичкан (3 образца)	55
"	Киргизия, Афлатун	56
"	Вост. Казахстан, хр. Тарбагатай (5 обр. из 3 пунктов)	56
"	Вост. Казахстан, Джунгарский Алатау, р. Теректы	56
"	Барнаул, Алтайская опыт. ст. садов., культ. (3 образца)	56
<i>B. fruticosa</i> Pall. ( <i>B. humilis</i> Schrank, <i>B. extremiorientalis</i> V. Vassil. et Kuzen.)	Московская обл. близ Звенигорода	28
"	Моск. обл., Рузский р-н (2 образца)	28
"	Окрестности Якутска	28
"	Якутия, Алданский район	28
<i>B. alba</i> × <i>B. fruticosa</i>	Окрестности Якутска	56
<i>B. ovalifolia</i> Rupr.	Нижний Амур, устье р. Амгуни	28
<i>B. nana</i> L. ssp. <i>nana</i>	Кольский п-ов, Хибины (2 образца)	28
<i>B. nana</i> ssp. <i>exilis</i> (Sukacz.)	Якутия, Ленский р-н, с. Роговатка	28
Hulten		
"	Нижеколымский р-н, южнее с. Походска	28
"	Нижеколымский р-н, с.-з. от с. Походска	28
<i>B. nana</i> ssp. <i>rotundifolia</i> (Spach.) Malysh.	Алтай, Каракольские озера (4 образца)	28
<i>B. middendorffii</i> Trautv. et Mey. (= <i>B. divaricata</i> Ledeb.?)	Хабаровский край, Ульчский р-н	56

Наименьшее известное для берез число хромосом  $2n = 28$ , поэтому принимается  $x = 14$ . Как видно из таблицы, исследованные нами виды четко делятся на диплоиды и тетраплоиды. К первым принадлежат *B. pendula* и кустарниковые березы – циклы *B. nana* и *B. fruticosa*, ко вторым – циклы *B. alba* и *B. microphylla*. Во всех циклах число хромосом выглядит устойчивым и согласуется с литературными данными. Некоторые отмеченные отклонения обсудим ниже.

*Betula pendula* Roth нами понимается в широком смысле; признаваемые рядом авторов за самостоятельные виды восточносибирская *B. platyphylla* Sukacz., амурско-приморско-сахалинская *B. mandshurica* (Regel) Nakai, колымская *B. sajanderi* Sukacz., по нашему мнению, могут быть признаны не более, чем подвидами; остальные таксоны из цикла *B. pendula* (ser. *Verrucosae* Sukacz.), описанные из Евразии, не дотягивают и до подвида. Североамериканские родичи *B. pendula* – *B. populifolia* Marsh. и *B. neoalaskana* Sarg. – также имеют  $2n = 28$  [3].

Вместе с тем в нескольких точках ареала у *B. pendula* (в Дании, Швеции, на Кавказе) были обнаружены, наряду с нормальными диплоидами, также триплоиды  $2n = 42$  и анеуплоиды [4–7]. Н. Johnsson [5] нашел, что триплоиды могут быть двоякого характера: морфологически идентичные *B. pendula* – это, очевидно, автотриплоиды, а той или иной мере напоминающие *B. alba* – вероятно, межвидовые гибриды.

Мы столкнулись с триплоидными и анеуплоидными кариотипами в семенах, происходящих из Печорского района Республики Коми. Среди проростков из сборов, сделанных З.Г. Улле с четырех деревьев близ деревни Подчерье, от 1/10 до 1/5 составляли триплоиды и анеуплоиды с числом хромосом от 32 до 42; остальные были нормальными диплоидами. С родительских деревьев были собраны и полные гербарные образцы, которые, на наш взгляд, все представляют собой несомненную *B. pendula*. Принимая во внимание это обстоятельство, надо полагать, что наипростейшие были не гибридами, а чистыми произведениями самой *B. pendula*, возникшими скорее всего в результате опыления пыльцой с нередуцированным числом хромосом. В связи с этим упомянем исследования [8], в которых одновременно было обнаружено и взрослое триплоидное дерево *B. pendula*, и у другого дерева наличие в пыльниках нередуцированной пыльцы.

Ситуация с геномом *B. alba* выглядит несколько иначе. Все данные, как известные нам литературные, так и наши собственные, свидетельствуют о постоянстве и прочности тетраплоида  $2n = 56$ . Иные числа были обнаружены только у заведомых (и, кстати, весьма нередких) гибридов *B. alba* × *B. pana*. Тетраплоидна и *B. litwinowii*, по сути являющаяся лишь слабо обособленной кавказской расой *B. alba*. Судя по литературным данным [9–12], тетраплоидны также и высокогорные, и субарктические экотипы (или климатипы) *B. alba*, фигурирующие часто и под видовыми обозначениями: *B. callosa* Lindq., *B. carpatica* Waldst. et Kit., *B. concinna* Gunnars., *B. coriacea* Gunnars., *B. subarctica* Orlova, *B. tortuosa* Ledeb.

При исследовании семян, собранных с гибрида *B. alba* × *B. fruticosa* (судя по морфологическим признакам – это скорее всего  $F_1$ ) в окрестностях Якутска, во всех просмотренных проростках было обнаружено по 56 хромосом. Этот факт представляется нам весьма примечательным. Ведь если подходить с чисто вероятностной точки зрения, то, казалось бы, из гибридного генома, сочетающего в себе части геномов диплоидного и тетраплоидного видов, гораздо легче выделиться целому диплоидному набору, нежели тетраплоидному. Между тем в семенах, собранных с гибрида, ни одного диплоидного набора обнаружено не было. Даже если допустить, что в опылении участвовала только пыльца *B. alba*, то и этим ситуацию целиком объяснить нельзя: ведь и в таком случае необходимо, чтобы у гибрида из смешанного триплоидного или анеуплоидного набора в мейозе сформировались жизнеспособные диплоидные яйцеклетки. Очевидно, есть основание говорить, пользуясь термином Клаусена и Хайси [13], о высокой когерентности генома *B. alba*, о высокой способности его к восстановлению после вызванного гибридизацией нарушения. Эти кариологические наблюдения вполне соответствуют тому процессу, который в Якутии можно наблюдать на популяционном уровне и который был описан под названием трансгрессивной гибридизации [14]: после сильных нарушений растительного покрова (пожаров, повторных рубок) на начальных стадиях восстановительной сукцессии значительную роль играют гибриды между *B. alba* и кустарниковыми березами (*B. fruti-*

cosa, *V. middendorffii*); на последующих этапах сукцессии фенотип гибридной популяции все более сдвигается в сторону *V. alba*, пока, наконец, вся популяция не превратится в чистую *V. alba*.

В этом же плане интересны и наблюдения, сделанные в Северо-Восточной Шотландии [15]. Здесь в одной роще было определено (по митозам в молодых разветвляющихся листьях) число хромосом у 174 взрослых берез. Из них 11 оказались триплоидами, 4 – анеуплоидами с числами от 41 до 54; остальные – почти поровну диплоиды и тетраплоиды. Авторы обоснованно полагают, что здесь налицо очаг гибридизации *V. alba* × *V. pendula*. Но в семенном потомстве гибридных деревьев (в корешках проростков) обнаружена тенденция к увеличению числа хромосом, приближение к уровню *V. alba*. Авторы особенно отмечают дерево № 94: при его собственном  $2n = 47$ , в 30% его потомства оказалось  $2n = 56$ . – Опять та же когерентность!

*V. microphylla*, приуроченная к аридным областям Центральной и Средней Азии, отличается от остальных наших берез особенной фрагментарностью, раздробленностью ареала. Эта раздробленность, наряду со значительной индивидуальной и межпопуляционной изменчивостью, привела к тому, что *V. microphylla* стала едва ли не рекордсменом среди берез по числу синонимов. Однако чем больше накапливается материалов, тем более очевидным становится, что вид – только один, который затруднительно даже подразделить на подвиды. Нам удалось исследовать кариотип *V. microphylla* из всех основных районов ее ареала от Гиссара до Алтая (с Алтая, правда, исследованы культурные образцы, но они, несомненно, местного алтайского происхождения). Во всех 15 образцах семян из 9 точек было обнаружено одно и то же число – 56. Ни значительная ксерофилизация структуры *V. microphylla*, ни фрагментация ее ареала не отразились на хромосомном числе.

Кариологически однороден и стабилен и цикл *V. pauciflora*: все 3 основные евразийские расы, входящие в его состав, диплоидны; диплоидна и американская раса *V. glandulosa* Michaux [3]. Похоже, что так же обстоит дело и у цикла *V. fruticosa*.

Но картина у *V. middendorffii* (которую в последнее время именуют *V. divaricata* Ledeb., в правильности чего мы не уверены) еще неясна. Наше определение и несколько более ранних определений [2, 16] показали  $2n = 56$ . Однако есть и серия подсчетов  $2n = 42$ , а с Таймыра и  $2n = 48$  [2]. В чем здесь дело: были ли подсчеты фактически произведены у каких-то гибридов, ошибочно принятых за *V. middendorffii*, или же происходит распад тетраплоидов с элиминацией нескольких хромосом или даже целого набора  $x$ ? Более вероятен, конечно, первый вариант, но ситуация интригующая и требует дальнейшего исследования.

**Хромосомные числа, таксономия и филогения.** Как согласуются хромосомные числа с таксономическими и филогенетическими суждениями, опирающимися на традиционный анализ макроморфологических и эколого-географических характеристик? Остановимся только на трех пунктах, наиболее связанных с нашими результатами.

1. Еще и сейчас некоторые авторы полагают, что между *V. alba* и *V. pendula* существует множество “переходных форм” и потому рационально сохранить вид *V. alba* L. в широком понимании – как его представляли себе К. Линней и первый монограф рода Э. Регель. Мы однако считаем, что среди древовидных “белых” берез (т.е. в секции *Betula* = *Albae* Regel) самый глубокий таксономический раздел (на уровне подсекций или по крайней мере рядов) как раз и следует провести между бородавчатыми березами и *V. alba* s. str. с тяготеющими к ней видами. В пользу этого явно говорят и хромосомные числа.

2. В группе тетраплоидных берез своим географическим характером – приуроченностью к центральным аридным и резко континентальным районам Азии, а равно и своими морфологическими чертами выделяется *V. microphylla*. Но вместе с тем представляются несомненными и достаточно тесные связи между *V. microphylla* и *V. alba*. Последняя – вид вроде бы вполне бореально-таежный. Однако она

(но не *B. pendula*) переносит застойное увлажнение и повышенную минерализацию грунтовых вод, почему не только растет на различных болотах, но и формирует растительные ландшафты Барабинской и Центрально-Якутской лесостепи, а также песчаных территорий степной зоны Восточной Европы и Казахстана. Как *B. alba* в гумидных регионах вырывается на самый верхний предел лесной растительности, так в Средней Азии ведет себя *B. microphylla*. Т.е. при наличии определенного географического викаривания существует и определенное сходство экологии. А в районах частичного перекрытия ареалов *B. alba* и *B. microphylla* существуют смешанные популяции, в которых имеет место гибридизация, иногда настолько значительная, что бывает трудно провести четкое различие между двумя видами. Такие популяции один из авторов настоящего сообщения (А. Скворцов) имел возможность обследовать в Казахстане: в Нурзумском бору, расположенном в Тургайской низине (здесь *B. microphylla* известна под названием *B. kirghisorum* Savicz.-Rycz.) и на Калбинском хребте (Западный Алтай). Гибридизация *B. alba* × *B. microphylla* описана и в литературе [17]. Полагаем, что и хромосомные числа говорят скорее в пользу нашего сближения *B. microphylla* с *B. alba*, нежели против.

3. Цикл *B. papa* s. l. имеет очень определенные морфологические и географические характеристики. В нем четыре расы, которые были описаны в качестве видов: европейско-западносибирская *B. papa* L. s. str., восточносибирские *B. exilis* Sukacz., южносибирская *B. rotundifolia* Spach и североамериканская *B. glandulosa* Michaux. Теперь все они чаще принимаются за подвиды. У всех, по всем известным данным,  $2n = 28$ . Судя по жизненной форме (“карликовые березки”), экологии и, особенно, по ареалу, цикл *B. papa* относительно молодой, если не четвертичный, то позднетретичный; в пользу такой оценки говорит и отсутствие достоверных ископаемых находок третичного возраста.

Очевидно, что произошли кустарниковые березки могли только от каких-то древовидных, путем трансформации жизненной формы и редукции размеров. Если рассматривать морфологию, то самой близкой к *B. papa* группой оказывается групп *B. alba*, а в ней – особенно *B. microphylla*. Отсюда, очевидно, следует, что диплоидность *B. papa* имеет вторичный характер, производный от тетраплоидного состояния.

Теперь достаточно широко признано, что, как правило, эволюция быстрее течет на диплоидном уровне, тогда как полиплоидизация чаще затормаживает, забуферивает эволюцию. Поэтому и переход на диплоидный уровень хорошо согласуется с очень быстрым (в геологическом масштабе времени) возникновением и расселением карликовых березок цикла *B. papa*. Конечно, нельзя утверждать, что *B. papa* – прямой потомок *B. microphylla*, пусть это группы сестринские; но в таком случае у них общим предком окажется секция *Costatae*, у видов которой, опять-таки, известны только числа  $2n = 56$ . В качестве еще одного примера перехода от тетраплоидного состояния к диплоидному, довольно определенно выявляемого на морфолого-географической основе как на уровне видов, так и отдельных локальных популяций, можно привести голубые жимолости [18].

В свете изложенных рассуждений березку Миддендорфа можно рассматривать как сохранившийся промежуточный этап эволюционного пути от более крупных и более соответствующих лесным формациям тетраплоидных берез – к мелким тундровым диплоидам. Может быть, это находит отражение и в той неоднородности данных о хромосомном наборе *B. middendorffii*, о которой упоминалось выше.

Что касается другого цикла диплоидных кустарниковых берез – *B. fruticosa* s. l., то его родственные связи, да и даже состав пока не очень ясны, и в его обсуждение не вдаемся.

Подготовка настоящего сообщения осуществлена при поддержке гранта РФФИ № 99-04-48202.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Соловьева Н.М. К кариологическому изучению берез // Бюл. Гл. ботан. сада. 1977. Вып. 106. С. 100–103.
2. Числа хромосом цветковых растений флоры СССР. Л.: Наука, 1990. Т. 1. 508 с.
3. Furlow J.J. Betulaceae // Flora of North America. N.Y.; Oxford: Univ. press, 1997. Vol. 3. P. 507–538.
4. Helms A., Jorgensen A. Birkinne paa Maglemose // Bot. tidsskr. 1925. Vol. 39, N 2. P. 57–135.
5. Johnsson H. Triploidy in *Betula alba* // Bot. Notis. 1944. N 1. P. 85–96.
6. Löve A.A. New triploid *Betula verrucosa* // Sven. bot. tidskr. 1944. Vol. 38, N 4. P. 381–393.
7. Магулаев А.Ю. Хромосомные числа цветковых растений Северного Кавказа // Флора и растительность Восточного Кавказа. Орджоникидзе, 1974. С. 51–62.
8. Буторина А.К. Цитогенетика хозяйственно ценных форм карельской березы // Генетика. 1985. Т. 21, № 7. С. 92–98.
9. Löve A., Löve D. Cytotaxonomical conspectus of the Icelandic flora // Acta horti Gotoburg. 1956. Vol. 20, N 4. P. 65–291.
10. Skalinska M. et al. Further studies in chromosome numbers of Polish Angiosperms // Acta Soc. bot. pol. 1959. Vol. 28, N 3. P. 487–529.
11. Knaben G., Engelskjön T. Chromosome numbers of Scandinavian arctic-alpine species // Acta boreal. 1967. Vol. 21. P. 1–57.
12. Крогулевич Р.Е. Роль полиплоидии в генезисе флоры Путорана // Флора Путорана. Новосибирск: Наука, 1976. С. 215–235.
13. Clausen J., Hiesey W.M. The balance between coherence and variation in evolution // Proc. Nat. Acad. Sci. US. 1960. Vol. 46, N 4. P. 494–506.
14. Скворцов А.К. Естественная гибридизация берез и ее фитоценогическое значение в Якутии // Биологические проблемы Севера: V симпозиум, секция лесоведения. Петрозаводск, 1976. С. 186–189.
15. Brown J.R., Al-Dawood D.M. Cytotype diversity in a population of *Betula alba* L. // New Phytol. 1977. Vol. 79, N 2. P. 441–453.
16. Пробатова Н.С., Соколовская А.П. Числа хромосом некоторых видов сосудистых растений российского Дальнего Востока // Ботан. журн. 1995. Т. 80, № 3. С. 85–88.
17. Махнев А.К., Пугачев П.Г. Популяционная изменчивость, структура и взаимосвязь березы киргизской с другими березами Тургайской впадины // Экология. 1974. № 6. С. 41–48.
18. Skvortsov A.K. Blue honeysuckles (*Lonicera* subsect. *Caeruleae* Rehd.) of Eurasia: distribution, taxonomy, chromosome numbers, domestication // Sumb. Bot. Uppsala. 1987. Vol. 27, N 2. P. 95–105.

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

Поступила в редакцию 03.01.2000 г.

## SUMMARY

### *Skvortsov A.K., Solovyova N.M. New data on Betula karyology in Russia and adjacent countries*

Mitotic chromosomes were counted in germinating seeds collected from 58 birch specimens attributed to 11 taxa. The tetraploid genome of *B. alba* (*pubescens*) is disputed to be very coherent: it tends to reconstitute itself from aneuploid situations caused by hybridization with diploid taxa. The tetraploid group *B. alba*–*B. microphylla* is considered to be the most probable ancestor of *B. nana* diploid complex. The diploidy of *B. nana* is supposed to be a derivative one.

# ОСОБЕННОСТИ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ПРОТОКОРМОВ И ЮВЕНИЛЬНЫХ ОСОБЕЙ ОРХИДНЫХ В ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ

Т.Н. Виноградова

Для оценки состояния популяций орхидных и разработки рекомендаций по их охране очень важными являются сведения об интенсивности и успешности их семенного воспроизведения. С этой проблемой связан широкий круг вопросов: особенности биологии опыления, семенная продуктивность, особенности рассеивания семян, смертность сеянцев на разных стадиях развития, особенности распространения и экологии протокормов и ювенильных растений. Из всех этих вопросов наилучшее освещение получила биология опыления различных видов орхидных; в несколько меньшей степени – семенная продуктивность и особенности диссеминации.

Пространственное распределение протокормов и подземных ювенильных особей различных видов орхидных изучали лишь немногие авторы; между тем именно здесь лежит ключ к ответу на множество вопросов, таких как особенности биологии и экологии орхидных на самых ранних стадиях развития; оценка численности подземной части популяции и ее колебания; особенности стратегии размножения; оценка устойчивости популяций.

В настоящей работе обобщены наблюдения, сделанные при изучении морфологии протокормов и ювенильных растений некоторых видов орхидных из естественных местообитаний. Материал собирали с 1984 по 1998 гг. в Саранской, Московской и Мурманской областях.

Известно, что семена орхидных могут переноситься ветром на значительные расстояния, однако молодые растения с сохранившимися протокормами у некоторых видов гораздо чаще встречаются в непосредственной близости (на расстоянии 0–15 см) от материнских растений. Так, например, наибольшая плотность семян *Orchis purpurea* зафиксирована на расстоянии 50–150 см от генеративного растения, тогда как большинство всходов этого вида появляется на расстоянии 2–5 см от центра листовой розетки, в зоне распространения корней этого растения [1, 2]. Основная часть протокормов *Guinadenia conopsea* (L.) R.Br., найденных А.Е. Баталовым [3], была сосредоточена в радиусе 10 см от генеративных растений. Причину такого распределения молодых растений В.В. Назаров [2] видит в том, что вблизи материнского растения прорастающие семена чаще заражаются грибами-симбионтами.

Наши наблюдения также показывают, что сеянцы некоторых видов (*Dactylorhiza maculata* (L.) Soo s.l., *Platanthera bifolia* (L.) Rich., *Malaxis monophyllos* (L.) Sw., *Listera cordata* (L.) R.Br.) чаще встречаются вблизи материнских генеративных растений. Следует заметить, что на распределение двух первых видов большое влияние оказывает микрорельеф. Так, и взрослые растения, и протокормы *D. maculata* в Мурманской области близ поселка Беломорской биологической станции МГУ (далее – ББС) на сфагновом болоте занимали нижнюю и среднюю часть сфагновых кочек с разреженным травостоем и не встречались в более сухой верхней части кочек, заросшей кустарничками. Протокормы и молодые экземпляры любки двулистной в елово-сосново-березовом лесу (ББС МГУ) встречались в том числе и вне скоплений взрослых растений, но обязательно в сходных участках микрорельефа данного биотопа (понижения между прикомлевыми возвышениями, заполненные влажным листовым овадом), т.е., в ряде случаев взрослые растения как бы маскируют те условия, которые необходимы для развития сеянцев и жизнедеятельности грибов-симбионтов. У *M. monophyllos* (Саранская область) взрослые растения не только марки-



руют, но и сами создают условия для успешного развития семян, которые часто развиваются между отмершими старыми листьями, окружающими псевдобульбу предыдущего года; эти листья хорошо сохраняют влагу и предохраняют семена от пересыхания и, кроме того, являются субстратом для грибов [4].

Только один протокорм *Calypso bulbosa* (L.) Oakes (окрестности ББС) был найден нами вблизи генеративного растения; как правило, поиск протокормов в радиусе 20 см от генеративного растения оказывается безрезультатным. Сеянцы калипсо мы находили только среди кусков гниющей древесины (даже если это лишь несколько щепок, втоптаных в тропинку). Автотрофные же экземпляры, хотя и тяготеют к лежащим покрытым мхом пням или упавшим стволам, часто обнаруживаются вне видимой связи с гниющей древесиной, и их корни располагаются в толще моховой подушки или в тонком гумусовом слое, подстилаемом песком. В этом случае хорошо заметно влияние микрорельефа (лежащие стволы задерживают летящие семена) и связанной с ним мозаичности распределения пищевых ресурсов для микосимбионта (гниющая древесина) и иных условий (лежащие стволы задерживают снег, хорошо сохраняют влагу, при их гниении выделяется тепло и т.д.). Этот пример показывает, что требования к среде микотрофных проростков орхидных и взрослых фотосинтезирующих растений могут несколько отличаться, иными словами, отличаются реализованные экологические ниши, занимаемые чисто микотрофными ювенильными растениями и взрослыми растениями со смешанным питанием. Помимо дифференциации ниш, снижению конкуренции между взрослыми и ювенильными растениями способствует и пространственное разделение растений, происходящее вследствие постоянных изменений мозаичного микрорельефа биотопа. Но и это еще не все. Многолетние наблюдения показывают, что на некоторых стволах с регулярно цветущими генеративными растениями сеянцы не появляются, т.е. подходящего субстрата недостаточно для прорастания семян этого вида; в других же местах семена калипсо прорастают в течение многих лет подряд и возникают плотные группы разновозрастных растений, т.е. конкуренция между взрослыми и молодыми растениями не является препятствием для развития сеянцев. Здесь уместно вспомнить, что у некоторых орхидных прорастание семян вызывается не теми грибами, которые выделяют из корней взрослых растений того же вида. Возможно, это относится также и к калипсо, поскольку ни один из грибов, выделенных из ее корней, в экспериментах не вызывал прорастания семян этого вида [5–9 и др.]. По-видимому, на распределение сеянцев калипсо влияет также мозаичность распределения тех почвенных грибов, которые наилучшим образом способствуют прорастанию ее семян.

В других случаях (*Corallorhiza trifida* Chatel.) влияние микрорельефа на распределение сеянцев выявить не удастся, однако хорошо заметно проявление конкуренции между генеративными растениями и протокормами. Так, только в двух случаях из шестидесяти сеянцы были найдены в непосредственной близости (в радиусе 10 см) от колышков, которыми были отмечены генеративные растения в предыдущем году. Тогда как вне этих точек до 50% проб содержали сеянцы. Конкуренция между взрослыми растениями и сеянцами *C. trifida* должна быть острой, поскольку у этого чисто микотрофного растения не происходит смены типа питания в онтогенезе. Возможно, что ко времени цветения крупного экземпляра *C. trifida* ресурсы того места, которое он занимает, оказываются в значительной степени истощенными. Микрорельеф же на распределение сеянцев этого вида в наблюдаемой ценопопуляции заметного влияния не оказывал: и молодые (подземные), и генеративные растения с равной вероятностью встречались в нижней, средней или верхней частях пологих сфагновых кочек.

Различия в потребностях взрослых растений и протокормов хорошо заметны и при сукцессионных сменах растительного покрова какого-либо конкретного местобитания. Особенно это заметно, когда взрослые экземпляры оказываются более

устойчивыми к недостатку (избытку) влаги, чем более мелкие и неглубоко залегающие протокормы и ювенильные растения. Так, взрослые растения *Epipactis palustris* (Mill.) Crantz. встречаются на сырых болотистых осоковых лугах, осоковых болотах, среди кустарников, часто вблизи ключей [10, 11]. Поселившись на какой-то подходящей территории, дремлик стойко удерживает ее, и, благодаря ярко выраженной способности к вегетативному размножению, способен сохраниться и в случае, если режим увлажнения, а соответственно, и растительный покров данного места, изменится. Подобную ситуацию мы наблюдали в Мордовии. Дремлик часто встречался на лугу, заливаемом водами ручья. Протокормы и молодые автотрофные растения с сохранившимися протокормами мы не раз обнаруживали в более влажных местах этого луга. На более высоких участках, где верхние слои почвы летом пересыхали, сеянцев дремлика нам обнаружить не удалось. Видимо, здесь семенное возобновление этого вида нерегулярно или же отсутствует.

Прорастание семян в естественных условиях определяется множеством факторов, которые трудно учесть при постановке эксперимента. Часто пишут о том, что некоторые виды орхидных могут положительно реагировать на слабые рекреационные нагрузки (вытаптывание) вследствие того, что эти нагрузки угнетают виды-конкуренты орхидных, а также вызывают некоторое увеличение видового разнообразия почвенных грибов [12, 13]. Нам кажется, однако, что умеренное вытаптывание имеет и другое немаловажное последствие, а именно, способствует попаданию семян внутрь мохового яруса или в травяную ветошь. Молодые экземпляры *Calypso bulbosa*, например, часто встречаются по обочинам тропинок и заселяют при этом не только оголенные места с втоптаннами в грунт щепками, но и моховые подушки на расстоянии 10–20 см от тропинки. Эти подушки внешне не отличаются от тех, что находятся дальше от тропинок, однако возможно, что на них случайно, эпизодически наступают. Плотное скопление *Dactylorhiza maculata* (более 300 экземпляров на площади 27 м<sup>2</sup>) было обнаружено нами на краю морощечника, посещаемого людьми лишь в краткий период созревания морощки, поэтому нарушения растительного покрова здесь незначительны. Достаточно плотная ценопопуляция *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soo была обнаружена на осоково-щучковом влажном лугу на юго-востоке Мордовии в месте скотопрогона, где животные копытами разбивали дернину. Возможны и другие факторы, способствующие попаданию семян орхидных внутрь мохового яруса или верхнего горизонта почвы. Так, у подножия Симкинских холмов (Саранская область) мы находили сеянцы *Epipactis palustris*, причем только в точках, где были заметны следы весенних водотоков; очевидно, семена этой орхидеи попадали в плотную дернину с помощью воды. Ювенильные растения этого вида с сохранившимися протокормами мы находили также и в Московской области на утоптанной обочине тропинки, проходящей по краю железнодорожной насыни. Здесь группы молодых растений были очень плотными (до нескольких десятков на 100 см<sup>2</sup>), но их распределение также было мозаично. Эта мозаичность определялась присутствием слоевищ маршанции, которые мешали семенам орхидеи проникнуть внутрь почвы, а также, возможно, препятствовали и их прорастанию; по крайней мере, под слоевищами располагались только подземные части достаточно крупных экземпляров дремлика. Еще одним агентом, способствующим заносу семян орхидных в ветошь или верхний горизонт почвы, могут быть почвенные беспозвоночные. Так, протокормы *Surgipedium calceolus* мы часто находили в непосредственной близости от поселений живущих в почве муравьев.

Таким образом, наблюдения показывают, что для видов, семена которых прорастают подземно, немаловажным оказывается наличие факторов, обеспечивающих попадание семян внутрь верхнего горизонта почвы. Это еще одна причина, вызывающая мозаичное распределение сеянцев, характерное для многих видов орхидных.

Нельзя исключить и того, что мозаичное распределение сеянцев может быть результатом неравномерного рассеивания семян. Распределяясь на какой-либо территории мозаично, протокормы и ювенильные растения орхидных образуют более или менее плотные группы. Численность протокормов в таких группах, а также плотность распределения этих групп (процент проб, содержащих растения) зависят не только от плотности данной ценопопуляции и погодных особенностей того или иного конкретного года, но и от биологических особенностей вида. Так, у любки двулистной (Московская, Саранская и Мурманская области), пальчатокоренника пятнистого, ладьяна трехнадрезного (Мурманская область) численность протокормов в группах иногда достигает нескольких десятков экземпляров на 25 см<sup>2</sup>, а процент проб, содержащих растения, достигает 40–50. Напротив, у калипсо луковичной в окрестностях ББС в группе обычно насчитывается лишь 2–3 (реже до 6) протокормов и ювенильных растений, практически вплотную примыкающих друг к другу. Проростки *Malaxis monophyllos* в исследованных нами популяциях в Саранской области попадались редко и весьма рассеянно, не более 2–3 в одной пробе. Сеянцы и корневые отпрыски *Listera cordata* (L.) R.Br. в Мурманской области в некоторые годы встречаются в 76,9% проб, но их численность в группах невелика (в среднем, 4,8±1,0).

Такая мозаичность распределения не позволяет оценить даже приблизительно общую численность протокормов и подземных ювенильных растений, а также их долю в общей численности популяций. Подобная оценка невозможна без учета всех тех влияющих на распределение сеянцев факторов, какие только удастся выявить для данного конкретного вида в данном конкретном биотопе. При этом совершенно ясно, что данные нескольких проб или одного небольшого квадрата нельзя экстраполировать на всю ценопопуляцию. Однако мы можем пользоваться косвенными показателями, такими, как процент проб, содержащих группу протокормов и подземных ювенильных растений, и средняя численность протокормов и ювенильных растений в группах.

В таблице сведены данные о средней численности подземных растений в группе и о проценте проб, в которых они присутствовали для трех видов – *Sorallorhiza trifida*, *Dactylorhiza maculata* (две ценопопуляции) и *Listera cordata*. Материал собран в Мурманской области, в окрестностях ББС МГУ. Для того чтобы полученные результаты можно было сравнивать, важно, чтобы пробы были равной площади. Для ладьяна, взрослые побеги которого могут достигать 10 см в длину, и для тайника с его длинными корнями оптимальная площадь пробы 15×15 см<sup>2</sup>; поэтому и для пальчатокоренника мы выбрали ту же площадь пробы. Для выявления влияния микрорельефа на распределение протокормов и ювенильных растений первоначально выбранную площадку покрывали сетью проб, распределенных по площадке случайным образом. Затем, в том случае, если зависимость пространственного распределения от микрорельефа выявлялась, для дальнейших расчетов использовали только пробы, взятые в тех участках микрорельефа, где подземные экземпляры встречались, – это необходимо для того, чтобы иметь возможность сравнения данных, полученных для разных видов или местообитаний с различным характером микрорельефа. Приводимые в таблице цифры являются лишь ориентировочными; доверительные интервалы рассчитаны для доверительной вероятности 68,3% и в некоторых случаях слишком велики. Эти цифры, однако, позволяют рассчитать объем выборки, необходимый для получения доверительного интервала, равного хотя бы единице, при доверительной вероятности 95% [14]. Расчеты показывают, что для получения статистически достоверных данных о численности, например, *Sorallorhiza trifida* в 1998 г. необходимо было разобрать не менее 369 проб, содержащих подземные экземпляры; при том, что подземные экземпляры содержали 44,4% проб, общее число проб должно было достигнуть 830, а общая площадь этих проб – 18,7 м<sup>2</sup>, т.е. она должна превышать площадь, занимаемую данной ценопопуляцией.

*Процент проб, содержащих протокормы и подземные ювенильные особи орхидных, и их среднее число в пробах*

Вид	Год					
	1988	1994	1995	1996	1997	1998
<i>Listera cordata</i> сеянцы	2,8 ± 1,346, 2%	отсутствуют				Нет данных
<i>Listera cordata</i> отпрыски	3,2 ± 0,6 46,2%	2,1 ± 1,4 29,0%				Нет данных
<i>Listera cordata</i> общее	4,8 ± 1,0 76,9%	2,1 ± 1,4 29,0%				Нет данных
<i>Corralorhiza trifida</i>	Нет данных		4,8 ± 2,0 40%	4,7 ± 0,9 47,8%	3,3 ± 0,7 41,2%	13,5 ± 3,0 44,4%
<i>Dactylorhiza maculata</i> 1	Нет данных	16,6 ± 5,0 55,0%	5,7 ± 1,5 32,4%	4,8 ± 1,9 33,3%	5,0 ± 1,2 28,6%	1,8 ± 0,7 20,0%
<i>Dactylorhiza maculata</i> 2	Нет данных	2,2 ± 0,9 11,6%				Нет данных

Очевидно, что, по ряду причин, такая работа невозможна. Однако даже предварительные данные позволяют утверждать, что численность групп протокормов и подземных ювенильных растений и процент проб, в которых они встречаются, сильно колеблется по годам (см. таблицу).

Так, цифры  $1,8 \pm 0,7$  и 20,0% для *Dactylorhiza maculata* в 1998 г. означают, что протокормы и подземные ювенильные растения пальчатокоренника пятнистого встречались единично (фактически от одного до четырех экземпляров в каждой пятой пробе). Цифры  $4,7 \pm 0,9$  и 47,8% для *Corallorhiza trifida* в 1996 г. означают, что почти в половине проб были найдены немногочисленные группы подземных экземпляров ладьяна (от 1 до 11 экземпляров). Цифры же  $13,5 \pm 3,0$  и 44,4% для ладьяна в 1998 г., а также  $16,6 \pm 5,0$  и 55,0% для пальчатокоренника в 1994 г. означают, что подземные экземпляры встречались более чем в половине проб, и численность растений в группе в некоторых случаях достигала 20–35 экземпляров. Среднее число подземных экземпляров *Listera cordata* (включая корневые отпрыски) составляло от  $2,1 \pm 1,4$  до  $4,8 \pm 1,0$ , т.е. мы не встречали группы, насчитывающие более 11 подземных экземпляров. Однако за счет вегетативного размножения процент проб, в которых они присутствовали, в 1988 г. был гораздо выше, чем в годы массового развития сеянцев ладьяна и пальчатокоренника, и достигал 76,9.

Количественный состав протокормов и подземных экземпляров и его изменения в разные годы позволяют косвенно оценивать скорость развития молодых растений и дают представление о влиянии на развитие погодных условий того или иного сезона [15, 16]. Однако пробы, в которых численность проростков намного выше средней, могут содержать гораздо больший, чем в остальных пробах, процент мелких протокормов и подземных растений, развитие которых задерживается, видимо, вследствие конкуренции; эти пробы можно назвать “нетипичными”. Кроме того, наличие в таких пробах большого числа протокормов и ювенильных растений с пятнами некроза также свидетельствует о конкуренции. Для *Corallorhiza trifida*, например, “нетипичными” оказываются пробы, в которых плотность сеянцев достигает  $0,17–0,3$  экз/см<sup>2</sup>. Для *Dactylorhiza maculata*, ювенильные растения которой не достигают размеров крупных сеянцев ладьяна, оказывается допустимой гораздо большая плотность: пробы, содержащие

0,33 экз/см<sup>2</sup>, не отличаются от общей картины по своему составу. Как правило, группы с большой численностью подземных растений, единичны, и, если число растений в них сильно превышает среднее при отчетливом хиатусе, такие группы при подсчете среднего необходимо исключать [14]; так, в 1995 г. при обработке данных по ладьяну мы исключили группу, содержащую 69 экземпляров; следующая по величине (и уже включенная в анализ) группа содержала 17 экземпляров. В 1996 г. из подсчетов была исключена группа, состоящая из 38 экземпляров (предыдущее число – 11); в 1998 г. – группа из 66 экземпляров (предыдущее число – 35).

Основываясь на данных, приведенных в таблице, а также на не включенных в таблицу сведениях о числе завязавшихся плодов, мы можем сделать вывод, что обильное плодоношение не всегда приводит к массовому появлению протокоормов. Так, в 1994 г. проростки и подземные ювенильные растения пальчатокоренника пятнистого встречались в 55% всех проб, взятых на кустарничково-сфагновом болоте в средней и нижней части кочек, заселенных *Rubus chamaemorus* L., *Vaccinium uliginosum* L., *V. myrtillus* L., *Empetrum nigrum* L., *Calluna vulgaris* (L.) Hull. и *Ledum palustre* L., причем отдельные пробы содержали несколько десятков (до 49) подземных экземпляров (в общей сложности – более чем в три раза больше, чем взрослых экземпляров, попавших в пробы). Обильное цветение и плодоношение 1994 г. позволяли предполагать, что в последующие годы численность протокоормов и подземных ювенильных растений также будет высока. В последующие четыре года, однако, лишь 20–33% проб содержали подземные экземпляры пальчатокоренника числом 1–7 (не более 16). Несоответствие между ожидаемыми и фактическими данными по числу подземных растений становится понятным, если учесть погодные условия сезонов, следующих за 1994 г. Так, в 1995 г. лето было необычайно влажным (вода стояла на 3–5 см ниже верхушек побегов сфагнума); подземные части взрослых растений были погружены в воду. В следующем, 1996 г. весна была поздняя и затяжная, лето – сухое, все фазы запаздывали приблизительно на месяц. Оба эти года были неблагоприятны для ценопопуляции в целом: на площадках было мало не только протокоормов и ювенильных растений, но и цветков и плодов, что, в свою очередь, сказалось и на численности подземных растений в последующие два года. Таким образом, численность популяции поддерживается благодаря нерегулярному (раз в несколько лет) массовому развитию протокоормов и ювенильных растений; в промежутках между такими годами протокоормов встречается значительно меньше или же они отсутствуют.

Иной вариант поведения выявлен при исследовании популяции *Listera cordata*. Это растение может размножаться как семенным, так и вегетативным способом. Образование корневых отпрысков для него в Мурманской области довольно обычно и в некоторые годы обильно; корневые отпрыски могут возникать и на корнях подземных растений (других корневых отпрысков, еще не сформировавших зеленых побегов). Благодаря длинным (несколько сантиметров) корням, подземные особи этого вида осваивают относительно большую площадь и поэтому не образуют многочисленных групп (не более 7 экземпляров в пробе), но встречаются довольно часто (в отдельные годы до 77% проб содержит подземные особи). Низкие температуры при слабом снеговом покрове (как, например, зимой 1985/86 гг.) способны вызвать более интенсивное образование корневых отпрысков. Хотя мы располагаем данными о доле проб, содержащих подземные экземпляры тайника, только за два года, однако они регулярно встречались и в другие годы, и это позволяет утверждать, что 1994 г., когда протокоормов и ювенильных растений в пробах было меньше, чем растений с зелеными листьями, был исключением; обычно число подземных экземпляров этого вида примерно вдвое превышает число растений с зелеными листьями.

Еще один вариант – циклические изменения численности и состава популяции – выявляется при исследовании ценопопуляции монокарпического короткоживущего растения *Corallorhiza trifida*. За четыре года наблюдаемая ценопопуляция прошла полный цикл развития. Особи разного возраста во все годы исследования встречались в 40–48% всех проб. При этом количество проб, содержащих растения с сохранившимся в базальной части протокормом, менялось: 35% в 1995 г., 26% в 1996 г., 21% в 1997 г. и 37% в 1998 г. Соответственно менялась и численность растений в группах:  $4,8 \pm 2,0$ ;  $4,7 \pm 0,9$ ;  $3,3 \pm 0,7$  и  $13,5 \pm 3,0$  экз./пробу [15].

Соотношение численности подземных растений различных возрастов и размеров в разных ценопопуляциях, по-видимому, могут определяться не только погодными условиями данного сезона, но и условиями конкретного биотопа. Так, в 1998 г., когда в ценопопуляции *Corallorhiza trifida*, размещающейся на сфагновом болоте, было наибольшее количество молодых семянцев, в другой ценопопуляции, размещающейся на территории поселка ББС на месте старой гати, преобладали генеративные экземпляры, а сеянцы с сохраняющейся базальной частью протокорма найдены не были, т.е. эта ценопопуляция находилась в иной фазе своего цикла.

Исходя из изложенного выше, в целом мы согласны с мнением А.Е. Баталова [3] о том, что “гемипопуляции протокормов-микоризомов – один из механизмов буферности, определяющих устойчивость ценопопуляций орхидных”. Однако здесь очень многое зависит от конкретной ситуации и биологических особенностей вида. В первом из приведенных выше примеров почти полное отсутствие вегетативного размножения, нерегулярность семенного возобновления, относительно короткий период существования, слабая устойчивость к затоплению подземных ювенильных растений пальчатокоренника приводят к тому, что устойчивость его ценопопуляции определяется скорее высокой жизнеспособностью взрослых растений и большой продолжительностью генеративного периода. Во втором случае семенное возобновление также нерегулярно, однако вегетативное размножение происходит регулярно и интенсивно. Устойчивость ценопопуляций *Listera cordata* действительно возрастает благодаря существованию почти постоянного подземного резерва растений, которые более устойчивы к вымерзанию, чем взрослые особи, поскольку почки возобновления последних располагаются в моховом ярусе выше. В третьем случае устойчивость ценопопуляции определяется значительной численностью протокормов (при высокой смертности молодых растений по мере роста) и широкой экологической амплитудой растений в отношении влажности и иных абиотических факторов.

Методика подобных исследований несовершенна и нуждается в дальнейшей разработке. Однако многолетняя работа на постоянных площадках убеждает нас в том, что метод точечных проб при изучении подземной части популяции орхидных в принципе приемлем с природоохранных позиций. Так, в течение всех лет работы популяция *C. trifida* сохраняла значительную плотность (40–48% всех проб содержали подземные экземпляры), и ее состояние представляется стабильным. Однако, учитывая, что большинство орхидных – редкие охраняемые растения, мы можем рекомендовать данный метод только для изучения видов, массовых в районе исследования, и лишь при условии разумного объема выборки.

Пространственное распределение протокормов и ювенильных особей орхидных заслуживает дальнейшего изучения. Как было показано выше, оно зависит от особенностей микрорельефа, нарушений растительного покрова; на него влияют также конкуренция с взрослыми особями того же вида или же с другими видами растений. Процент проб, содержащих протокормы и ювенильные особи, а также численность их групп зависят от биологических особенностей вида, плотности ценопопуляции, погодных условий текущего и предшествующего сезонов и особенностей биотопа. В то же время нам представляется, что эти два показателя важны для оценки состояния ценопопуляции; дальнейшие исследования помогут выявить их значимость.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Назаров В.В. О возникновении дочерних групп у ятрышника пурпурного // Природоохранные исследования экосистем Горного Крыма. Симферополь: СГУ, 1986. С. 23–25.
2. Назаров В.В. Репродуктивная биология орхидных Крыма: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1995. 24 с.
3. Баталов А.Е. Биоморфология, экология популяций и вопросы охраны орхидей Архангельской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1998. 24 с.
4. Ziegenspeck H. Orchidaceae. Stuttgart, 1936. 740 S. (Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas; Bd. 1, Abt. 4).
5. Curtis J.T. The relation of specificity of orchid mycorrhizal fungi to the problems of symbiosis // Amer. J. Bot. 1939. Vol. 26. P. 390–398.
6. Downie D.G. Notes on the germination of some British orchids // Trans. Bot. Soc. Edinburgh. 1941. Vol. 33. P. 94–103.
7. Harvais G., Hadley G. The development of *Orchis purpurella* in asymbiotic and inoculated cultures // New Phytol. 1967. Vol. 66. P. 217–230.
8. Warcup J.H. Symbiotic germination of some Australian terrestrial orchids // Ibid. 1973. Vol. 72. P. 387–392.
9. Smresiu E.A., Currah R.S. Symbiotic germination of seed of terrestrial orchids of North America and Europe // Lindleyana. 1989. Vol. 1. P. 6–15.
10. Вахрамеева М.Г., Денисова Л.С., Никитина С.В., Самсонов С.К. Орхидеи нашей страны. М.: Наука, 1991. 224 с.
11. Иванова Е.В. Семейство Orchidaceae. Новосибирск, 1987. (Флора Сибири; Т. 4).
12. Вахрамеева М.Г. Влияние различных форм антропогенного воздействия на состояние популяций некоторых видов орхидных в Подмоскovie // Экологические исследования в Москве и Московской области: Состояние растительного покрова и охрана природы. М., 1992. С. 92–97.
13. Вахрамеева М.Г., Варлыгина Т.И., Татаренко И.В., Литвинская С.А., Загульский М.Н., Блинова И.В. Виды евразийских наземных орхидных в условиях антропогенного воздействия и некоторые проблемы их охраны // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1997. Т. 102, вып. 4. С. 35–43.
14. Урбах В.Ю. Биометрические методы. М.: Наука, 1964. 416 с.
15. Виноградова Т.Н. Цикл развития и динамика численности *Corallorhiza trifida* Chatel. (Orchidaceae) в Мурманской области // Бюл. Гл. Ботан. сада. 1999. Вып. 177. С. 73–81.  
16. Виноградова Т.Н. Два сценария развития семян в естественной популяции *Dactylorhiza maculata* (L.) Soo s.l. (Orchidaceae) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1999. Т. 104, вып. 4. С. 40–45.
17. Виноградова Т.Н. Цикл развития и динамика численности *Corallorhiza trifida* (Orchidaceae) в Мурманской области // Бюл. Гл. ботан. сада. 1999. Вып. 177. С. 73–81.

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

Поступила в редакцию 12.XII.99

## SUMMARY

### *Vinogradova T.N. Characteristics of spatial distribution of orchid protocorms and juvenile plants in natural populations*

The factors affecting the spatial distribution of protocorms and juvenile plants (characteristics of microrelief, disturbances of vegetation cover, competition with adult specimens etc.) were examined. The numbers of protocorms and juvenile plants depended on biological features of the species, density of cenopopulation, weather conditions in the current and in the previous seasons and sometimes on characteristics of biotope. The stability of populations of various species has been maintained by several ways: 1) irregular seed recruitment in conjunction with long generative period; 2) regular vegetative reproduction; 3) wide ecological range and regular fruiting on condition that the duration of plant life is short. The method of pointwise samples used in the study proved to be suitable for investigation of underground composition of orchid population and can be recommended for other plant species.

## АНАЛИЗ АМПЛИТУДЫ ВНУТРИВИДОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ КОСТРА КРОВЕЛЬНОГО В ЕСТЕСТВЕННОМ И ВТОРИЧНОМ АРЕАЛАХ

*Ю.К. Виноградова*

Естественный ареал костра кровельного – *Anisantha tectorum* (L.) Nevski – южные районы Восточной Европы и Западной Азии, Средняя Азия и Средиземноморье. Формирование вторичного ареала этого вида началось в середине XIX в., когда костер был занесен на североамериканский континент, а также стал проникать в северные районы Европы. По меньшей мере 10 инвазионных популяций *A. tectorum* было отмечено в 1909 г. в Швеции [1]. В Московской области он отмечался еще в 1817 г., но регулярные находки его в Центральной России относятся к 20-м годам XX в.

В настоящее время спонтанные инвазионные популяции *A. tectorum* в Средней России встречаются довольно часто. Отмечены устойчивые крупные популяции этого вида, существующие в течение многих лет. Поскольку *A. tectorum* – однолетник или озимый двулетник, можно считать, что его северные спонтанные популяции в европейской части России существуют не менее 30 поколений [2].

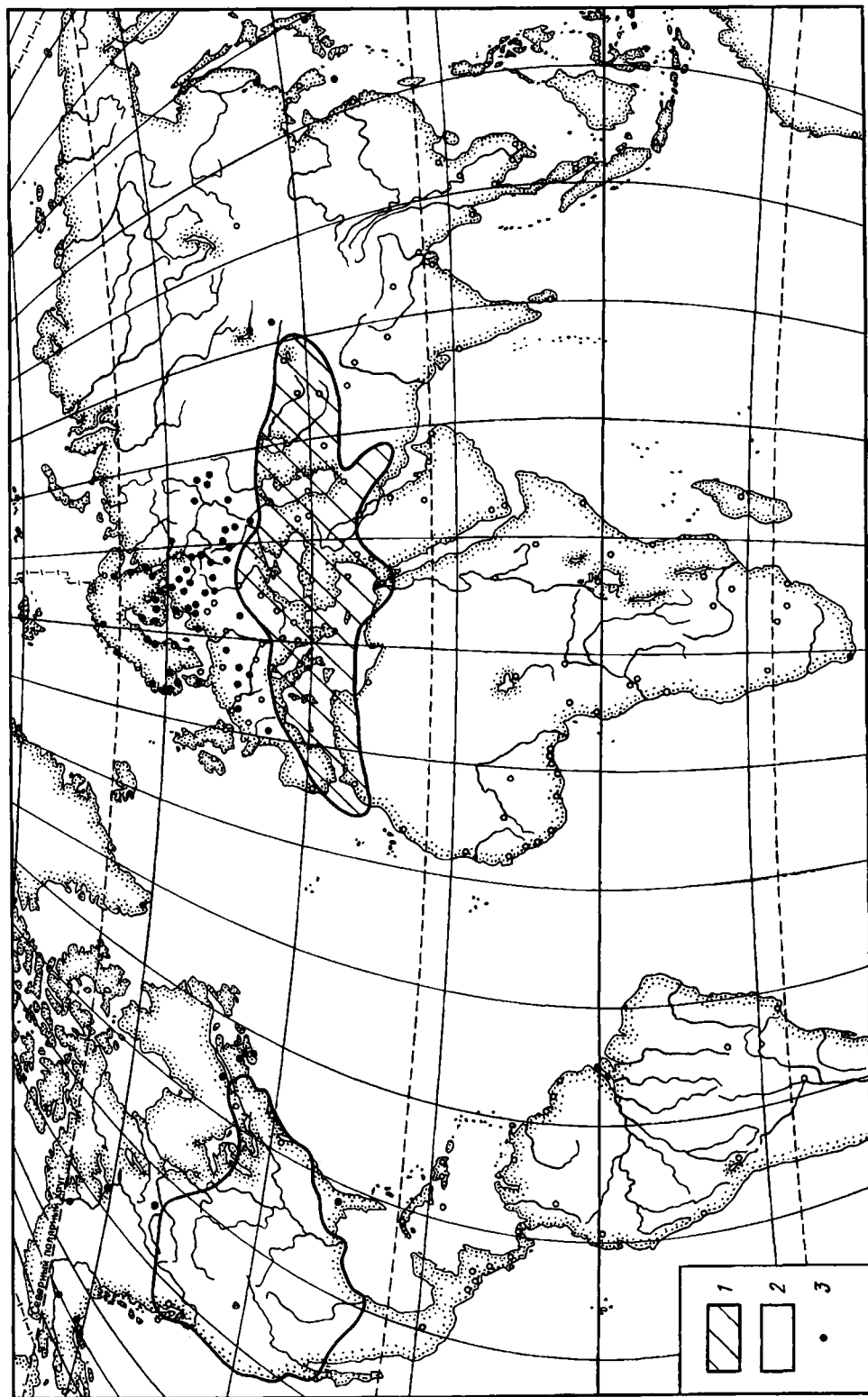
В последнее время костер кровельный распространился в восточном полушарии довольно широко. В качестве заносного этот вид отмечен в Исландии, Гренландии, в Абиссинии, Южной Африке, Японии, на острове Чеджудо (Корея), в Китае, на Гавайских островах, в Австралии и Новой Зеландии (см. рисунок).

Вторичный ареал костра кровельного на североамериканском континенте по площади не уступает естественному ареалу. *A. tectorum* был занесен в штат Пенсильвания в 1861 г., в 1878 г. зафиксирован в Нью-Йорке, а в 1888 г. – в Балтиморе [3]. На тихоокеанское побережье в провинцию Британская Колумбия (Канада) *A. tectorum* попал вместе с зерном в 1889 г., откуда [4] стал распространяться по западным районам Америки. В 1893 г. он был обнаружен в штате Вашингтон, через год – в штате Юта, еще через год – в Колорадо и еще через год – в Чикаго [3]. Вначале он отмечался только на нарушенных местообитаниях, а с 1915 г. начал внедряться в естественные степные фитоценозы [4]. В провинцию Онтарио (Канада) *A. tectorum* был интродуцирован из Средиземноморья еще в 1886 г. [5], но только начиная с 1943 г. он стал распространяться в восточные районы этой провинции [6].

К 30-м годам XX века стремительное расширение ареала *A. tectorum* закончилось: костер распространился практически по всему североамериканскому континенту. Область его распространения охватывала южные районы Канады, США (за исключением штатов Алабама, Джорджия, Южная Каролина и Флорида) и северные районы Мексики [3]. Только спустя 50 лет одно его местонахождение было зафиксировано и во Флориде [7].

Таким образом, процесс натурализации костра кровельного в Северной Америке протекал по обычной схеме. Иммиграционный период (период появления первых особей нового пришельца) начался в восточных штатах в 1861 г., а в западных – в 1889 г. Медленное расширение начальной инвазированной популяции длилось около 15 лет, после чего последовало быстрое, взрывообразное расселение вида. *A. tectorum* сначала прочно поселился на сильно урбанизированных территориях, затем проник в менее урбанизированные биотопы и, наконец (через 25 лет в США и 50 лет в Канаде), освоил совершенно не нарушенные природные биотопы – климаксовые степные сообщества. Затем наступил период стабилизации, который продолжается и в настоящее время и сопровождается медленным проникновением отдельных спон-





Ареал *Anisantha testorum*

1 — естественный ареал, 2 — вторичный ареал, 3 — отдельные инвазионные популяции

танных популяций вида как в новые регионы, так и в новые экологические ниши. Поскольку полный цикл развития *A. tectorum* длится 1–2 года, можно полагать, что современные североамериканские популяции этого вида представляют собой по меньшей мере 50-е поколение.

Костер кровельный типичен для степной зоны западных районов Америки, где выпадает от 150 до 560 мм осадков. В некоторых районах распространен очень широко: в Южном Айдахо, например, он доминирует на 4 млн акров и составляет там до 95% биомассы. В Орегоно доминирует на 10 млн акров [3].

Растет в широком диапазоне переженных условий – от сухих, песчаных щелочных до плодородных перегнойных почв. Очень редко, но встречается и на засоленных почвах. Спорадически произрастает в горных лесах до высоты 2700 м [8].

В Америке костер используется как кормовое растение, которое особенно ценится из-за быстрого весеннего отрастания листьев, когда традиционные многолетние травы еще не вегетируют. Ежедневный прирост биомассы костра составляет 2,9 г/м<sup>2</sup> [9], а при применении азотных удобрений этот показатель может быть увеличен в 4 раза. По содержанию азота и белка зеленая масса костра сравнима с лучшими кормовыми травами, а урожайность составляет 370 г/м<sup>2</sup> сухой массы [3].

Однако костер кровельный более известен как злостный сорняк. При засорении полей костром в количестве до 110 растений/м<sup>2</sup> урожайность пшеницы сокращается на 40%, а при плотности костра до 538 растений/м<sup>2</sup> урожай пшеницы сокращается до 90% [10].

Костер кровельный – самофертильный клейстогамный вид. Гибридизация в природных условиях (если она вообще случается) происходит в исключительных случаях. Гибрид между *A. tectorum* и *Bromus mollis* не дает семян [11]. При скрещивании *A. tectorum* ( $2n = 14$ ) и *B. carinatus* ( $2n = 56$ ) произошла абберрация хромосом, и гибрид содержал  $2n = 35$ . Гибрид *Bromus Laagei* = *A. tectorum* × *B. squarrosus* был получен искусственным путем [12], но и он оказался стерильным. Сообщение [13] о находке гибрида *Bromus sericeus* ssp. *fallax* на Синайском полуострове (*A. tectorum* × *Bromus sericeus* ssp. *sericeus*) представляется нам сомнительным, поскольку эти так называемые гибриды собраны в пункте, значительно удаленном от основного ареала *Bromus sericeus* ssp. *sericeus*. Во всех изученных популяциях в первичном и вторичном ареале  $2n = 14$  [14, 15].

Изменчивость морфологических признаков костра кровельного изучалась нами в 1982 г. в Саратовской области (г. Вольск, ур. Салтовский лес); в 1983 г. в Таджикистане (р. Гунт, г. Анзоб, г. Хорог, г. Калаи-Хумб, г. Рушан), в Туркмении (хр. Кугитанг) и Узбекистане (Самарканд); в 1985 г. в Узбекистане (г. Андижан) и Киргизии (г. Таш-Кумыр, киш. Торкент, киш. Кок-бель, р. Кара-Балта, г. Толук, р. Кызыл-Кол); в 1986 г. в Крыму (Новый Свет), в Донецкой обл. (г. Славяногорск, пос. Первомайский) и в Волгоградской обл. (р. Иловля, д. Давыдовка, г. Урюпинск); в 1987 г. в Закавказье (г. Аштарак, оз. Севан, г. Боржоми). Наиболее полное исследование изменчивости *A. tectorum* проведено в 1989–1990 гг., когда было обследовано [2] 14 популяций костра кровельного: 10 – в естественном ареале в Таджикистане и по 2 спонтанные интродукционные популяции в Волгоградской и Московской областях.

В настоящей работе проводится сравнение внутривидовой изменчивости костра кровельного в естественном ареале, инвазионных популяциях Европейской России и (по литературным данным) во вторичном североамериканском ареале по следующим признакам: окраска побегов, степень опушения, плотность популяций, количественные признаки.

**Окраска побегов.** В естественных популяциях побеги костра кровельного окрашены в зеленый цвет. Только в пяти из исследованных 30 популяций у единичных особей отмечена пурпурная окраска побегов.

Таблица 1

Частоты встречаемости отдельных дискретных вариаций костра кровельного в разных частях ареала

Исследованный признак		Количество растений с данным признаком во всех изученных популяциях, %		
		естественный ареал	вторичный ареал	
			Таджикистан	Россия
Опушение листа	Неопушен	13	0	–
	Короткие волоски	75	24	–
	Короткие и длинные волоски	12	76	–
Основание метелки	Неопушенное	59	0	–
	Опушенное	41	100	–
Верхняя цветковая чешуя	Неопушенная	73	0	0
	Короткие волоски	21	6	25
	Короткие и длинные волоски	6	94	75
Колосковая чешуя	Неопушенная	92	3	–
	Опушенная	8	97	–

В инвазионных популяциях костра в Волгоградской, Саратовской и Московской областях этот признак встречается много чаще, и нередко все растения в популяции имеют побеги пурпурного цвета. Но со всей определенностью утверждать, что пурпурноокрашенные экземпляры – озимые, а зеленые – яровые, все-таки нельзя. При осеннем посеве на экспериментальном участке Главного ботанического сада РАН (Москва) потомство как зеленых, так и пурпурноокрашенных экземпляров оказалось зеленым.

Во вторичном ареале, в Америке, все перезимовавшие растения имеют надземную часть пурпурного цвета. Только те растения (или побеги), которые выросли после весенних дождей, имеют зеленую окраску [3].

**Плотность популяции.** В естественном ареале плотность популяций невысока. Обычно она не превышает 200 растений/м<sup>2</sup>. Самой высокой плотностью отличалась популяция на оз. Искандер-Куль (Таджикистан) – около 2000 растений /м<sup>2</sup>.

Во вторичном ареале в Америке плотность популяций костра намного выше. Средняя плотность обычно составляет от 50 до 2000 растений/м<sup>2</sup>. При этом общая биомасса составляет 400–600 г/м<sup>2</sup>, а семенная продуктивность – 38000 семян/м<sup>2</sup>. Американскими учеными отмечено, что при повышении плотности популяции уменьшается масса растений, масса одного побега, число зерновок на одном побеге и на всем растении и число побегов на растении: при плотности популяции 5382 растения/м<sup>2</sup> все они были с единственным побегом [16].

**Опушение различных органов.** В естественном ареале популяции костра кровельного довольно полиморфны. Степень реализации фенотипа достигает 92%. Здесь встречаются особи с тремя дискретными вариациями опушения листьев и верхних цветковых чешуй и двумя вариациями опущения колосковых чешуй и основания оси метелки. Однако преобладают особи с неопущенными органами (табл. 1).

В Европейской России, наоборот, спонтанно возникшие интродукционные популяции более однородны (степень реализации фенотипа составляет 58%). Здесь совершенно отсутствуют особи: 1) с неопущенными листьями; 2) с неопущенным ос-

нованием метелки и 3) с неопушенной цветковой чешуей. В популяциях существенно преобладают опушенные экземпляры. Растения с признаками, характерными для спонтанных популяций вторичного ареала, встречены нами только в двух популяциях Таджикистана (г. Айни и оз. Варзоб).

Во вторичном ареале в Америке также в основном встречаются опушенные особи. Растения с колосками “скорее голыми, чем опушенными” рассматриваются [17] как *A. tectorum* var. *glabratus* Spenner. Встречается эта разновидность очень редко. Так, в Канаде, например, она найдена лишь в четырех пунктах в Британской Колумбии, в одном пункте в Альберте и 1 экземпляр – в Онтарио.

Хорошо изучена изменчивость опушения только одного органа *A. tectorum* – верхней цветковой чешуи. Исследование было проведено [18] на обширном материале, включающем 119 образцов из 21 пункта сбора в четырех штатах США – Орегон, Вашингтон, Айдахо и Монтана. Ни одного растения с неопушенными цветковыми чешуями отмечено не было. Выделено 5 типов волосков: 1 тип – волоски тонкие, лишь слегка выдающиеся, так что цветковая чешуя выглядит немного шершавой; 2 тип – короткие волоски; 3 тип – волоски средней длины; 4 тип – длинные волоски; 5 тип – очень длинные волоски.

Степень опушения варьирует от редкого до очень густого. Если верхняя цветковая чешуя опушена короткими или длинными волосками, то нижняя цветковая чешуя может иметь, а может не иметь волосков. Если же верхняя цветковая чешуя шершавая (имеются волоски только 1-го типа), то нижняя цветковая чешуя бывает только голой.

Интересно, что в период от начала образования метелки до начала цветения длина волосков на верхней цветковой чешуе может увеличиваться. В отдельных случаях к началу цветения наблюдалось даже появление волосков на тех цветковых чешуях, которые в начале колошения были только шероховатыми, т.е. имеет место переход от опушения волосками 1-го типа к опушению волосками 2–3 типов.

Из 119 образцов 19% имели опушение 1-м типом волосков, 68% – 2–5-м типами и 13% образцов содержали растения со всеми пятью типами волосков.

Таким образом, при формировании вторичного ареала костра кровельного происходит снижение полиморфизма инвазионных популяций по признакам опушения, некоторые аллели исчезают вовсе, а оставшиеся демонстрируют изменение частоты встречаемости (в естественном ареале преобладают особи с неопушенными органами, а во вторичном – с опушенными).

**Количественные признаки.** Нами была изучена изменчивость следующих количественных признаков: длина побега, число листьев, число побегов, ширина листа, длина метелки, число цветков в колоске, число колосков в метелке, число веточек в метелке, длина цветкой чешуи, длина верхней и нижней колосковых чешуй. Поскольку размеры цветковых и колосковых чешуй зависят от положения цветка в колоске и от положения колоска в соцветии [19], для измерения мы выбирали самый нижний цветок у колоска, расположенного в самой нижней мутовке метелки.

Нами установлено [2], что количественные признаки вегетативных органов костра кровельного демонстрируют высокую внутри- и межпопуляционную изменчивость, при этом последняя носит беспорядочный характер. Количественные признаки генеративных органов костра кровельного имеют невысокую амплитуду внутрипопуляционной изменчивости и низкий коэффициент вариации (12–25%). Межпопуляционная изменчивость большинства признаков генеративных органов носит случайный характер. Определенная закономерность отмечена только для одного признака – числа цветков в колоске. В неблагоприятных условиях среды на северном и верхнем высотном пределах ареала колосок состоит из большего числа цветков.

Анализ изменчивости количественных признаков костра кровельного в различных точках североамериканского ареала, к сожалению, до сих пор не проведено. Имеются лишь отрывочные сведения по определению ряда количественных параметров, которые мы и попытались обобщить.

Таблица 2

*Сравнительная характеристика некоторых количественных признаков  
костра кровельного в естественном и вторичном ареалах*

Изученный признак	Средние значения по всем популяциям		
	естественный ареал	вторичный ареал	
	Таджикистан	Россия	Сев. Америка
Число цветков на одном растении	292,5 (135–941)	365,0 (238–531)	327,4 [14]
Число колосков на одном растении	81,3 (31–277)	70,2 (52–91)	108,5 [14]
Число цветков в колоске	3,6 (2–7)	5,2 (4–8)	3,0 [14]
Длина цветковой чешуи	11,53 (10,7–14,4)	12,52 (9,7–13,8)	11,58 [19]
Средняя высота, см	26,3	32,8	70,4 [14]
	(21,4–41,0)	(23,5–52,0)	49,3 (35–65) [18]

Согласно данным американских ученых, *A. tectorum* во вторичном ареале обладает низкой вариабельностью количественных признаков. В 1950 г. Хичкок отметил слабую изменчивость длины метелки, колоска, колосковой чешуи и верхней цветковой чешуи [20], однако конкретные показатели сделанных им измерений в статье не указаны.

Наиболее лабильный признак – высота побегов. При измерении высоты 119 образцов *A. tectorum* из 21 пункта сбора [18] этот параметр колебался от 35 до 65 см, составляя в среднем 49,3 см. В Неваде [3] средняя высота костра – 30–50 см, однако если осень и весна сухие, то высота составляет 8 см, а если осень и весна влажные – 61 см. В Небраске [21] высота побегов варьирует от 15 до 60 см. Наибольшая высота – 70,4 см – приводится [14] для популяции костра в Миннеаполисе (штат Миннесота).

Обобщение показывает (табл. 2), что в Америке костер отличается более крупными размерами и большим числом колосков на одном растении.

**Другие морфологические признаки.** Отмечены еще два различия между образцами костра из естественного и вторичного ареалов. У единственного изученного [18] образца из Израиля (Иерусалим) метелка была более раскидистая, а цветки более узкие и менее уплощенные. Но, по-видимому, эти отличия касаются только этой конкретной израильской популяции.

В последнее время в работах по изучению варьирования морфологических признаков математическими методами оценивается только амплитуда их изменчивости, при этом сами признаки почему-то даже не перечисляются. Так, при исследовании изменчивости четырех популяций *A. tectorum* в восточной части штата Вашингтон [20] математической обработке подвергся 71 признак (в том числе 49 признаков репродуктивной сферы, 18 – вегетативных органов и 4 – экологических). Межпопуляционной изменчивости признаков выявлено не было. Внутри популяции варьирование признаков вегетативных органов коррелирует с неоднородностью экологических условий.

Полученные данные по гетерогенности костра кровельного подтверждаются и другими методами. Так, при исследовании изменчивости 19 польских популяций этого вида и 6 популяций из Португалии, Италии, Чехии, Словакии, Венгрии и Шве-

ции [22] в отношении систем ферментов было установлено, что изученные популяции мономорфны по двум системам ферментов и полиморфны по двум другим системам ферментов – эстеразе и глутамат–оксалаат–трансаминазе.

Сходная работа [23] проводилась с использованием электрофореза в крахмальном геле для определения генетической variability 24 популяций костра кровельного из его естественного ареала. Все популяции были проанализированы на изоферментную variability по 15 ферментам, кодируемым 25 генетическими локусами. Полученные результаты сравнили с данными, приводимыми ранее для североамериканских популяций. Обнаружена очень незначительная дифференциация по уровню полиморфизма внутри популяций костра кровельного и зафиксировано исчезновение некоторых редких аллелей при внедрении этого вида в Северную Америку. В евразийских популяциях 52% локусов были полиморфными, а в североамериканских – только 28%.

Впоследствии по той же методике электрофореза в крахмальном геле был проведен [24] анализ генетической variability по 25 локусам 2141 экземпляра костра кровельного, выращенных из семян, собранных в 60 популяциях в четырех регионах вторичного североамериканского ареала: 1) восточная часть Скалистых гор (14 популяций); 2) Невада и Калифорния (14 популяций); 3) Великая равнина (22 популяции); 4) Канада – Британская Колумбия (10 популяций). Общая генетическая изменчивость *A. tectorum* по сравнению с другими цветковыми растениями оказалась низкой. Полиморфность в пределах одной популяции составила 4,6%, охватывая 1,05 аллели на locus при средней ожидаемой гетерозиготности 0,012. Фактически гетерозиготность не была выявлена ни у одной особи и реально она составила 0,000. Генетическое сходство между популяциями равно 0,980. Авторы сделали вывод, что для *A. tectorum*, как и для других самоопыляющихся видов, характерны низкая генетическая variability и существенная генетическая дифференциация между популяциями. Однако это утверждение кажется нам не совсем точным. Наиболее существенная причина заключается в том, что генофонд первоначальных малочисленных инвазионных популяций *A. tectorum* был значительно обеднен. Именно сочетанием этого фактора с самоопыляемостью вида мы объясняем низкую генетическую variability костра кровельного во вторичном ареале.

## ВЫВОДЫ

Формирование вторичного ареала костра кровельного началось в середине XIX века. Он стал понемногу проникать в северные районы Европы, но регулярно начал встречаться здесь только после первой мировой войны. Поскольку *A. tectorum* – однолетник или озимый двулетник, можно считать, что северные спонтанные популяции этого вида в европейской части России существуют не менее 30 поколений.

Занос костра кровельного в Северную Америку дублировался по меньшей мере двукратно: из Средиземноморья в 1861 г. костер был занесен в Пенсильванию, а в 1886 г. оттуда же – в южные районы Канады. Медленное расширение начальной инвазионной популяции длилось около 15 лет, после чего последовало быстрое, взрывообразное расселение вида, позволившее ему к концу тридцатых годов XX века распространиться почти по всему континенту и внедриться (через 25 лет в США и 50 лет в Канаде) в климаксовые степные сообщества. Можно полагать, что современные североамериканские популяции этого вида представляют собой по меньшей мере 50-е поколение, произрастающее в новом ареале.

В естественном ареале популяции костра кровельного довольно полиморфны. Здесь встречаются особи с тремя дискретными вариациями опушения листьев и цветковых чешуй, с двумя вариациями опушения колосковых чешуй и основания оси метелки и двумя вариациями окраски побегов. Однако преобладают особи с зелеными побегами и неопушенными органами.

Во вторичном ареале как в Европейской России, так и в Северной Америке, наоборот, популяции более однородны, причем преобладают опушенные экземпляры с побегами пурпурного цвета. В Америке костер отличается более крупными размерами и большим числом колосков на одном растении. Плотность его популяций там также значительно выше.

При формировании вторичного ареала костра кровельного через 30–50 поколений полиморфизм инвазионных популяций по признакам опушения существенно снизился. Некоторые аллели исчезли вовсе, а оставшиеся изменили частоту встречаемости. В евразийских популяциях полиморфны 52% локусов, а в североамериканских – только 28%.

Общая генетическая изменчивость *A. tectorum* во вторичном ареале очень низкая: полиморфность в пределах одной популяции составляет 4,6% охватывая 1,05 аллели на локусе. Гетерозиготность равна нулю. Такая низкая генетическая вариабельность объясняется обедненным генофондом первоначальных малочисленных инвазионных популяций в сочетании с самоопыляемостью вида.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Witte H. Nagra bidrag till Kannedomen om vegetationen pa vara ruderatplatser // Sven. bot. tidsk. 1909. Bd. 3, h. 2. S. 174–182.
2. Виноградова Ю.К. Внутривидовая изменчивость костра кровельного в естественных и в спонтанных интродукционных популяциях Евразии // Бюл. Гл. ботан. сада. 2000. Вып. 179. С. 37–45.
3. Klemedson J.O., Smith J.G. Cheatgrass (*Bromus tectorum*) // Bot. Rev. 1964. Vol. 30, N 2. P. 226–262.
4. Mack R.N. Invasion of *Bromus tectorum* into Western North America an ecological chronicle // Agro-Ecosystems. 1981. Vol. 7, N 2. P. 145–165.
5. Groh H. Canadian weed survey: Third Annu. rep. Dep. of Agriculture Science Service. Ottawa, 1944. 70 p.
6. Dore W.G., McNeill J. Grasses of Ontario // Ontario Monograph. 1980. N 26. P. 1–566.
7. Anderson L.C. Noteworthy plants from North Florida // Sida Contrib. Bot. 1984. Vol. 10, N 4. P. 295–297.
8. Pierson E.A., Mack R.N. The population biology of *Bromus tectorum* in forests // Oecologia. 1990. Vol. 84, N 4. P. 519–525.
9. Morrow L., Stahlman Ph. The history and distribution of *Bromus tectorum* in North America // Weed. Sci. 1984. Vol. 32, suppl. 1. P. 2–6.
10. Wicks G. Integrated systems for control and management of *Bromus tectorum* // Ibid. P. 26–31.
11. Knowles P.F. Interspecific hybridization of *Bromus* // Genetics. 1944. Vol. 29. P. 128–140.
12. De Cugnac A., Camus A. Recherches phyletiques sur le genre *Bromus* // Bull. Soc. bot. France. 1944. Vol. 91. P. 172–174.
13. Scholz H. *Bromus sericeus* subsp. *fallax*, eine neue unterart aus dem vorderen grient (Sinai) // Willdenowia. 1989. N 19. S. 133–136.
14. McKone M.J. Reproductive biology of several bromegrass (*Bromus*): breeding system, pattern of fruit maturation, and seed set // Amer. J. Bot. 1985. Vol. 72, N 9. P. 1334–1339.
15. Waganoscka B., Krzakova M. Karyotype analysis of cheatgrass (*Bromus tectorum*) // Bull. Soc. amis. sci. et lett. Poznan. 1984. N 24. S. 105–108.
16. Thill D.C., Beck G., Callihan R.H. The biology of Downy brome (*Bromus tectorum*) // Weed Sci. 1984. Vol. 32, suppl. 1. P. 7–12.
17. Upadhyaya M.K. The biology of Canadian weeds: *Bromus tectorum* // Canad. J. Plant Sci. 1986. Vol. 66, N 3. P. 689–709.
18. Hulbert L.C. Ecological studies of *Bromus tectorum* and other annual bromegrasses // Ecol. Monographs. 1955. Vol. 25, N 2. P. 181–213.
19. McKone M.J. Intraspecific variation in pollen yield in bromegrass (*Bromus*) // Amer. J. Bot. 1989. Vol. 76, N 2. P. 231–237.
20. Bookman P.A. Variation in *Bromus tectorum* in Eastern Washington // Madrono. 1980. Vol. 27, N 1. P. 36–42.
21. Fenster C.R. et al. Know and control downy brome // Lincoln Nebr. College Arg. Extra. Circular. 1970. P. 70–188.
22. Krzakova M., Kraupe A. Isozyme investigation of natural populations of the cheatgrass (*Bromus tectorum* L.) // Bot. Jahrb. Syst. Pflanzengesch. und Pflanzengeogr. 1981. Bd. 102, N 1/4. S. 393–399.
23. Novak S., Mack R. Electrophoretic variation in native range population of *Bromus tectorum*: Evidence for genetic bottlenecks following introduction // Amer. J. Bot. 1989. Vol. 76, N 6, suppl. P. 151.
24. Novak S., Mack R., Soltis D. Genetic variation in *Bromus tectorum*: Population differentiation in its North American range // Ibid. 1991. Vol. 78, N 8. P. 1150–1161.

## SUMMARY

### *Vinogradova Yu.K. Analysis of amplitude of intraspecific variability in Anisantha-tectorum (L.) Nevski within the natural and secondary area*

The history of *A. tectorum* secondary area formation has been described. The formation of the area in Europe and North America has been lasting since the middle of XIX century. The amplitude of intraspecific variability of some morphological characteristics was compared in populations within the limits of natural area, in invasive populations in European Russia and (on the basis of publications) in populations within the secondary North-American area. The populations within the natural area proved to be very polymorphous, the specimens with green shoots and glabrous organs dominating. On the contrary the populations within the secondary area were more uniform, the pubescent specimens with purple shoots dominating. The North-American specimens were characterized by larger dimensions and increased number of spikes per plant. The density of populations was also considerably higher there. The polymorphism of *A. tectorum* has been concluded to be considerably decreased in 30–50 generations of account of impoverished genofond of initial scanty invasive populations in conjunction with autogamia.



# ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

УДК 502.75:582.918(477.91)

## ОПЫТ ПЕРЕСЕЛЕНИЯ *CYCLAMEN KUZNETZOVII* В КАРАДАГСКИЙ ПРИРОДНЫЙ ЗАПОВЕДНИК (КРЫМ)

*В.Г. Шатко, Л.П. Миронова*

Цикламен Кузнецова (*Cyclamen kuznetzovii* Kotov et Czernova) – редкий, эндемичный вид флоры Крыма, известный в природе из единственного местонахождения – урочища Кубалач. Это урочище, расположенное в Белогорском районе, приурочено к отрогам Внешней гряды Крымских гор, с максимальной высотой 738 м. Цикламен Кузнецова занесен в “Красные книги” СССР и Украины, в списки редких растений Европы и, разумеется, Крыма [1–4], а для сохранения его природного местообитания на площади 526 га создан заказник “Кубалач” [5]. В пределах заказника отмечено несколько локальных местонахождений цикламена, общая площадь которых 50 га [6].

В 1986 г. был осуществлен опыт переноса 30 клубнелуковиц цикламена из природного местообитания на территорию Карадагского заповедника. Расстояние по прямой между урочищем Кубалач и Карадагом менее чем 35 км (рис. 1). Опыту

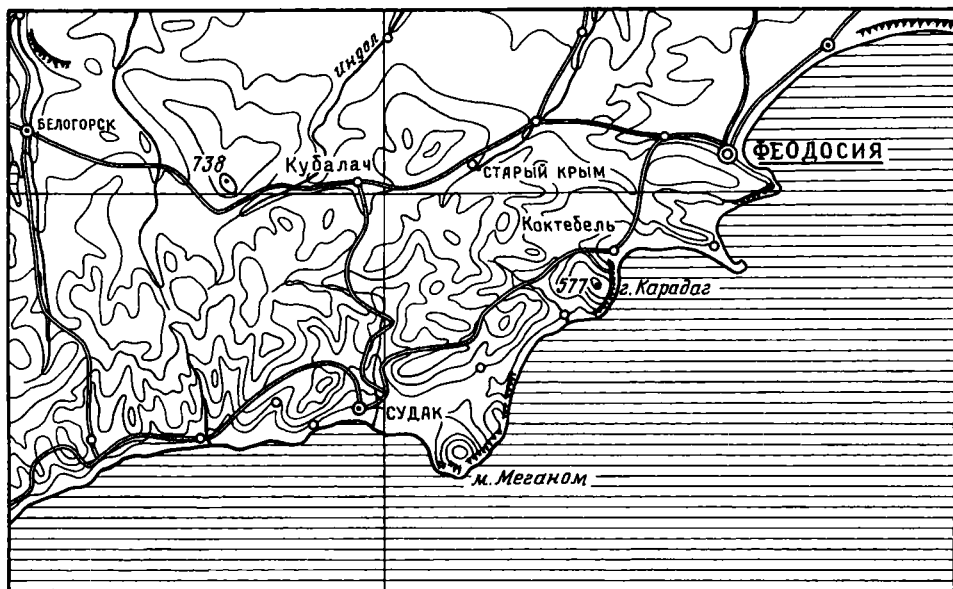


Рис. 1. Карта Восточного Крыма

Таблица 1

Геоботанические описания растительности в местах природной  
и искусственной ценопопуляций цикламена Кузнецова

Кубалач		Карадаг	
Сомкнутость крон			
0,7–1,0		0,8–0,9	
Древесный ярус			
Quercus petraea		Quercus pubescens	
Fraxinus excelsior		Fraxinus excelsior	
Carpinus betulus		Sorbus torminalis	
Acer campestre		Acer campestre	
Carpinus orientalis		Carpinus orientalis	
Sorbus torminalis			
Подлесок			
Cornus australis		Cornus mas	
Cornus mas		Euonymus verrucosa	
Corylus avellana		Rosa jundzillii	
		Cotinus coggygia	
Ligustrum vulgare			
Euonymus verrucosa			
Euonymus latifolia			
Rosa jundzillii			
Prunus spinosa			
Clematis vitalba			
Hedera taurica			
Проективное покрытие травостоя			
40–60%		30–50%	
Mercurialis perennis	cop 3	Mercurialis perennis	cop 3
Convallaria majalis	cop 3	Ficaria verna	cop 2
Dentaria quinquefolia	cop 1	Alliaria petiolata	cop 1
Physospermum cornubiense	cop 1	Physospermum cornubiense	sp
Corydalis paczoskii	cop 1	Corydalis marshalliana	cop 1
Chelidonium majus	sol	Chelidonium majus	sol
Laser trilobum	sp	Laser trilobum	sol
Anthriscus sylvestris	sol	Poa sylvestris	sol
Heracleum stevenii	sol	Dactylis glometara	sol
Brachypodium sylvaticum	sol	Carex divisa	sol
Milium effusum	sol	Arum elongatum	sol
Carex cuspidata	sp	Allium auctum	sol
Arum elongatum	sp	Polygonatum latifolium	sp
Polygonatum latifolium	sp	Ornithogalum fimbriatum	sp
Ornithogalum fimbriatum	sp	Scilla bifolia	sp
Scilla bifolia	sp	Lathyrus rotundifolius	sol
Lathyrus rotundifolius	sp	Paeonia daurica	sol
Lathyrus aureus	sp	Delphinium fissum	sol
Astragalus glycyphyllos	sol	Ajuga orientalis	sol
Clinopodium vulgare	sol	Clinopodium vulgare	sol
Teucrium chamaedrys	sol	Teucrium chamaedrys	sol
Lamium purpureum	sol	Lamium purpureum	sol
Viola alba	sol	Viola alba	sol
Viola mirabilis	sol	Viola odorata	sol

Таблица 1 (окончание)

Кубалач		Карадаг	
<i>Lapsana intermedia</i>	sol	<i>Lapsana intermedia</i>	sol
<i>Pyrethrum corymbosum</i>	sp	<i>Pyrethrum corumbosum</i>	sol
<i>Orchis purpurea</i>	sol	<i>Orchis purpurea</i>	sol
<i>Cephalanthera damasonium</i>	sol	<i>Epipactis helleborine</i>	sol
<i>Epipactis helleborine</i>	sol	<i>Veronica chamaedrys</i>	sol
<i>Neotia nidus-avis</i>	sol	<i>Gallium mollugo</i>	sol
<i>Veronica chamaedrys</i>	sol		
<i>Lithospermum purpureo-caerulea</i>	sol		
<i>Gallium mollugo</i>	sol		
<i>Vincetoxicum scandens</i>	sol		
<i>Primula vulgaris</i>	sol		
<i>P. macrocalyx</i>	sol		
<i>Tamus communis</i>	sol		

предшествовало изучение естественных условий местообитаний цикламена Кузнецова в урочище Кубалач и подбор нового места на территории Карадагского заповедника. Несмотря на довольно незначительные различия в микроклиматических и геоботанических условиях между Кубалачем и Карадагом, подбор места для создания искусственной популяции цикламена в заповеднике представлял известные трудности. Подобразь сходный в геоботаническом отношении экотоп было не сложно, таковых достаточно на Карадаге. Дело осложнялось тем, что за последние годы (с 1985 по 2000) на территории заповедника значительно возросла численность диких кабанов (почти в 15 раз, по данным службы охраны заповедника), которые бук-

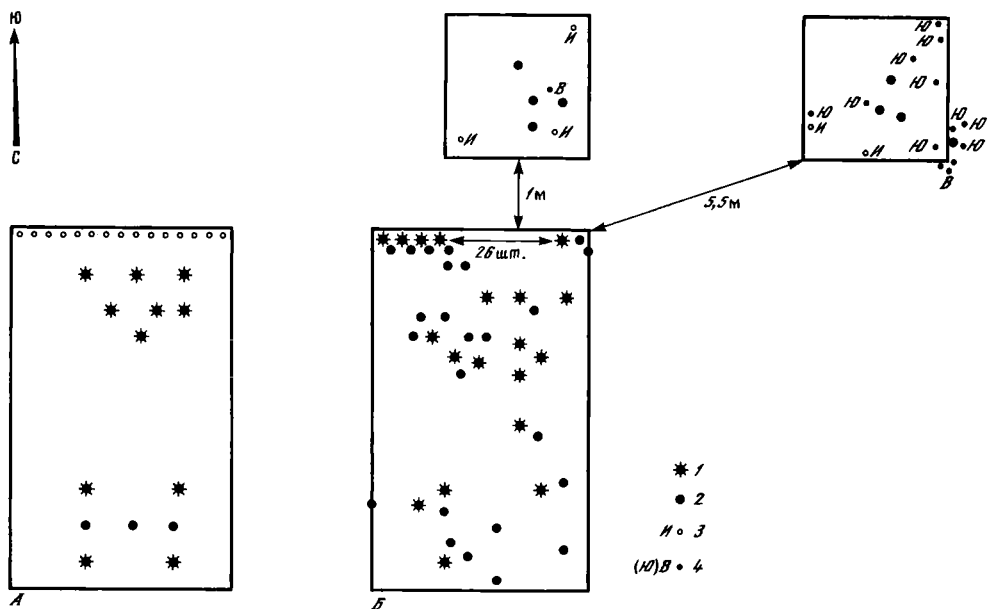


Рис. 2. Схема пространственного размещения особей *Cyclamen kuznetzovii* на учетных площадках в Карадагском заповеднике

А – на момент посадки, май 1986 г.; Б – в апреле 2000 г.; г – генеративные особи, 2 – виргинальные, 3 – имматурные, 4 – всходы, ю – ювенильные особи

Таблица 2

Изменение численности наблюдаемой ценопопуляции *Cyclamen kuznetzovii* по возрастным категориям

Возрастное состояние	Число особей								
Основная площадка									
	1987	1990	1991	1992	1993	1995	1998	1999	2000
Генеративные	8	15	18	19	40	12	66	28	46
Виргинильные	19	15	11	22	13	9	45	22	24
Имматурные	3	6				88	24	14	13
Ювенильные			10	11	31	21	25	15	14
Всходы		81	38	18	9	21	15	20	25
Всего	30	117	77	70	93	147	175	99	122
Площадка № 1									
			1991	1992	1993	1995	1998	1999	2000
Генеративные									
Виргинильные					1	3	4	1	4
Имматурные						12	1	1	2
Ювенильные					10	1	9	7	10
Всходы					4	4	5	2	3
Всего					15	20	19	11	19
Площадка № 2									
			1991	1992	1993	1995	1998	1999	2000
Генеративные									
Виргинильные							9	4	5
Имматурные						4	6	2	2
Ювенильные				2	1			1	
Всходы				17	2	3	11	2	1
Всего				19	3	7	26	9	8

вально “перепыхивают” большие пространства в лесах, уничтожая множество луковичных, клубневых и корневищных травянистых растений, в том числе и редких. Нам неоднократно приходилось наблюдать повреждение ими биотопов таких видов, как *Galanthus plicatus*, *Nectaroscordum meliophilum*, *Orchis picta*, *O. tridentata*, *Paeonia tenuifolia* и др. Вот почему было необходимо подобрать участок, не подверженный воздействию кабанов. Такой участок удалось найти в северо-восточной части заповедника, близ его границы, на горе Лягушка. Северные склоны этой горы, сплошь покрытые дубово-ясеневым лесом, вполне соответствовали (очень близки) условиям природного местообитания цикламена (табл. 1). Здесь не было отмечено следов присутствия кабанов (под самой горой Лягушка, в узкой полосе между горой и шоссе Феодосия–Судак, находится частный жилой дом со всеми атрибутами хозяйства, в том числе и собаками, что, несомненно, отпугивает диких животных). Как показал весь дальнейший опыт, наш расчет оказался верным: за 15 лет наблюдений следов присутствия кабанов здесь не отмечалось.

Сопоставляя геоботанические описания растительности Кубалача и Карадага, нельзя не отметить, что они очень сходны. Это один тип леса с доминированием *Fraxinus excelsior*, с той лишь разницей, что на Карадаге ему сопутствует *Quercus pubescens*, а в Кубалаче – *Q. petraea*. Анализ флористического состава подлеска и травянистого яруса также показывает значительное сходство условий природного

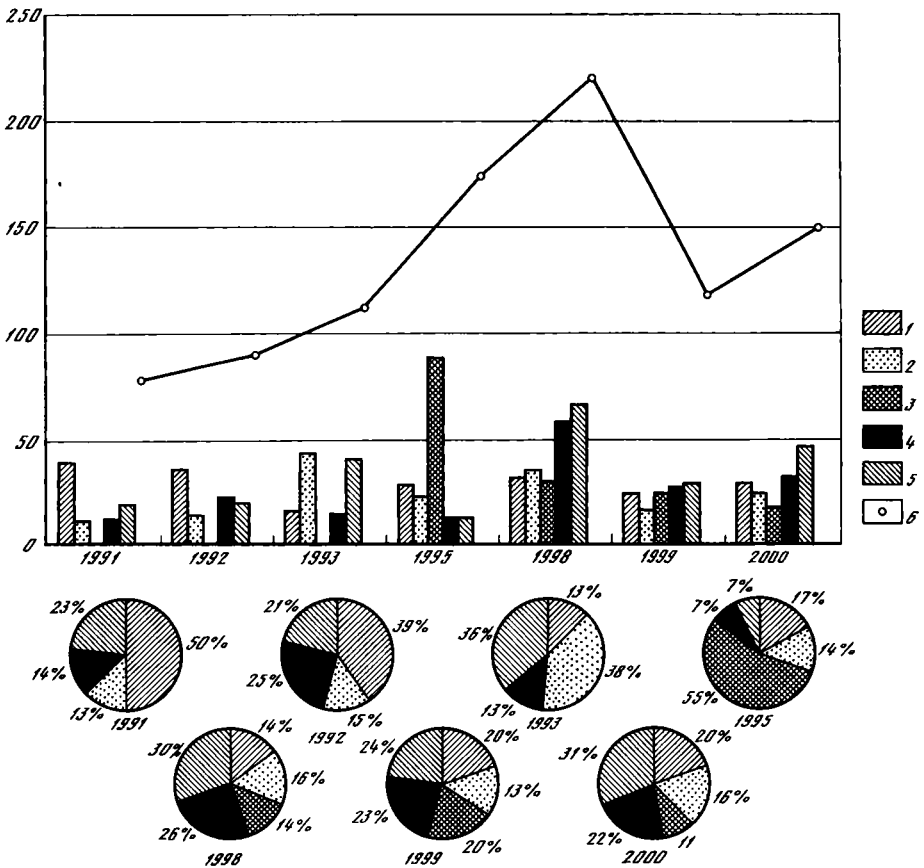


Рис. 3. Динамика численности и возрастной структуры искусственной ценопопуляции *Cyclamen kuznetzovii* в Карадагском заповеднике.

1 – всходы, 2 – ювенильные особи, 3 – иммаатурные, 4 – виргинильные, 5 – генеративные, 6 – общая численность

местообитания цикламена и намеченного участка для переселения цикламена. Однако можно выявить и некоторые отличия, указывающие на большую увлажненность Кубалача по сравнению с Карадагом. Так, в Кубалаче присутствуют *Hedera taurica*, *Tamus communis*, *Primula macrocalyx*, *Anthriscus sylvestris* и некоторые другие достаточно мезофитные виды, отсутствующие на Карадаге.

Таким образом, в мае 1986 г. на заранее подобранный участок леса (размером 2,5×1,5 м) было пересажено 30 клубнелуковиц цикламена Кузнецова разного возраста: 10 клубнелуковиц диаметром 4–5 см (что соответствует взрослым генеративным особям), 5 клубнелуковиц диаметром 3 см (виргинильные особи), 15 клубнелуковиц диаметром 1,5–2 см (молодые виргинильные и иммаатурные особи). Размещение клубнелуковиц на данной площади было закартировано (рис. 2). В последующие годы осуществляли регулярные наблюдения за искусственной популяцией цикламена: фиксировали число растений, их возрастное состояние, отмечали распространение самосева и т.д. (табл. 2). Растения регулярно цвели, завязывали полноценные семена, о чем свидетельствовал довольно многочисленный самосев, который был отмечен как внутри опытной площадки, так и вокруг нее спустя три года после начала опыта. В 1992 г. было зафиксировано появление двух групп особей цикламена (всходы и ювенильные особи) на значительном удалении (до 5,5 м) от основной

опытной площадки, причем располагались они выше по склону (рис. 2), а не ниже, что было бы логичней. Как удалось установить, распространению семян цикламена на столь значительное расстояние (да еще выше по склону) способствовали муравьи. Как видно из приведенных данных (табл. 2, рис. 3), за 15 лет наблюдений общая численность растений цикламена на Карадаге возросла в 5 раз. Искусственная популяция вполне может быть отнесена к нормальному типу; она полночленная, в ее составе отмечается весь спектр возрастных состояний растений от всходов до генеративных особей. Анализируя динамику численного и возрастного состава карадагской ценопопуляции цикламена (см. рис. 3) можно отметить, что в первые годы ее существования значительную долю занимали всходы (до 40%). Первоначально большая их часть выпадала, не переходя в следующую, ювенильную стадию, что можно объяснить нестабильным состоянием ценопопуляции, когда растения еще не адаптировались в новом местообитании. Со временем их доля сократилась, зато возрасла доля ювенильных и иматурных особей, что отражало нормальный естественный ход развития ценопопуляции. За период наблюдений отмечен значительный выпад растений на ранних стадиях развития (всходы и ювенильные особи). Особенно заметный выпад наблюдался после жарких и засушливых летних сезонов, к примеру 1998 г., когда температура воздуха повышалась до 50°, а дожди не выпадали. Тем не менее искусственная ценопопуляция цикламена сохраняет нормальную возрастную структуру, устойчивую тенденцию развития и расширения площади обитания. Таким образом, эксперимент по переселению цикламена в новое местонахождение можно считать удавшимся.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Красная книга СССР. М.: Лесн. пром-сть, 1984. 448 с.
2. Красная книга Украины. Киев: Укр. энциклопедия, 1996. 602 с.
3. List of rare, threatened and endemic plants for the countries of Europe. Kew, 1991. 80 p.
4. Крюкова И.В., Лукс Ю.А., Привалова Л.А. Заповедные растения Крыма. Симферополь: Таврия, 1980. 96 с.
5. Ена В.Г. Заповедные ландшафты Крыма. Симферополь: Таврия, 1989. 136 с.
6. Дидух Я.П., Вакаренко Л.П. Эколого-ценотическая характеристика *Cyclamen kuznetsovii* Kotov et Czern., произрастающего в Горном Крыму // Укр. ботан. журн. 1982. Т. 39, № 1. С. 31–33.

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

Поступила в редакцию 14.01.2000 г.

#### SUMMARY

##### *Shatko V.G., Mironova L.P. Experimental migration of *Cyclamen kuznetsovii* into Karadag nature reserve (the Crimea)*

The paper reports about the experimental migration of rare endemic Crimean plant from the sole natural location into Karadag reserve. The dynamics of artificial cenopopulation has been retraced since 1986. The total quantity of plants has increased in five times. The demography structure of new cenopopulation has been considered to be normal.

## ИЗУЧЕНИЕ НЕКОТОРЫХ РЕДКИХ ДЕКОРАТИВНЫХ ДИКОРАСТУЩИХ РАСТЕНИЙ БАШКОРТОСТАНА

*Н.Н. Минина*

Природная флора Башкортостана является богатым источником декоративных растений. Однако из-за все увеличивающейся антропогенной нагрузки численность и распространение многих из них в природе сократились. Наряду с выделением особо охраняемых природных территорий создание коллекций редких видов в ботанических садах (и разработка методов их выращивания) является одним из эффективных способов их охраны. В связи с этим в 1996 г. нами начата работа по интродукции некоторых редких декоративных растений в ботанический сад-институт УНЦ РАН (г. Уфа). Наряду с разработкой методов их выращивания мы наблюдали за изменениями растений при переносе их из природы в условия культуры.

В настоящем сообщении приводятся результаты наблюдений за видами в природных условиях и в культуре.

*Dianthus andrzejowskianus* (Zapal.) Kulcz. – гвоздика Анджеевского. Поликарпическое травянистое растение или полукустарничек. Листья линейные, узкие. Соцветие плотноголовчатое, многоцветковое. Околоцветник темно-розовый. Плод – коробочка. Включена в “Красную книгу Башкирской АССР” [1]. Охраняется на берегах оз. Асликуль и Кандрыкуль, которые объявлены памятниками природы [2, 3]. Используются как декоративные растения [4].

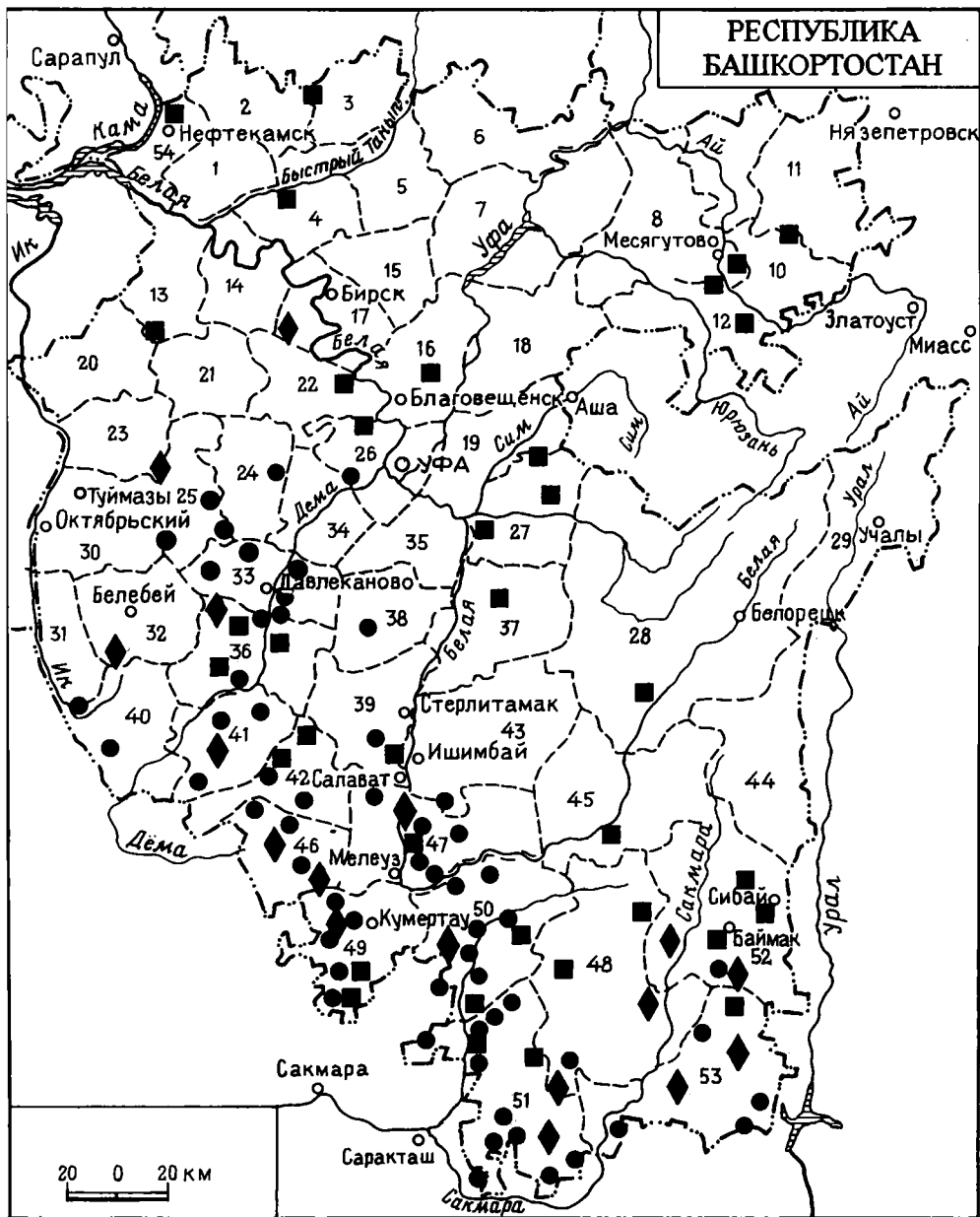
Гвоздика Анджеевского растет по степям, травянистым и каменистым склонам [5]. В Республике Башкортостан встречается в лесостепи Башкирского Предуралья (Альшеевский, Давлекановский, Миякинский, Туймазинский районы), на Южном Урале (Кугарчинский, Зианчуринский, Зилаирский, Хайбуллинский (хребет Шайтантау) районы) и в степных районах Башкирского Зауралья (Хайбуллинский, Баймакский) (см. рисунок, 1).

В 1996 г. в естественных условиях произрастания (Зианчуринский район, 3 км от с. Лукьяновка 26.07.96) нами была изучена популяция гвоздики Анджеевского (сделано геоботаническое описание, проведены морфометрические измерения некоторых показателей, имеющих декоративное значение).

В условиях ботанического сада растения были выращены из семян, привезенных из природных мест обитания вида. В первый год отмечалось цветение 41% растений, но цветков было мало, а плоды вследствие позднего цветения не вызрели. К регулярному цветению растение приступило со второго года жизни; цветение продолжалось в течение 1 мес. (с 15 июня до 15 июля).

В условиях культуры растения образуют репродуктивные побеги выше и в большем числе, чем в природных условиях (табл. 1). В культуре увеличиваются и размеры соцветий, в 2 раза увеличивается число цветков и на 15% увеличивается диаметр цветка.

*Lychnis chalconica* L. – лихнис халцедонский. Многолетник с многочисленными прямостоящими, облиственными стеблями. Листья супротивные, овальные или яйцевидно-ланцетные. Цветки до 1 см в диаметре, собраны в щитковидные соцветия. Плод – яйцевидная коробочка. Можно использовать как поздноцветущее растение для клумб, рабаток, для посадки группами на лужайках, газона, в миксбордерах как на достаточно увлажненных, так и на открытых солнечных местах, а также для срезки [6–10]. В Башкортостане встречается повсеместно, но всегда в небольшом количестве (см. рисунок, 2). Уничтожается при вынасе скота, сенокошении и



Распространение изученных видов в Башкортостане

1 – гвоздика Андржевского, 2 – лихнис халцедонский, 3 – шпажник тонкий, 4 – шток-роза морщинистая

при сборах на букеты. Охраняется в Башкирском государственном заповеднике и на территории памятников природы (оз. Кандрыкуль, урочище Кухтур). Требуется контроль за природными популяциями [5]. Занесен в “Красную книгу Башкирской АССР” [1].

Лихнис халцедонский был изучен нами в 1996 г. в естественных условиях произрастания (Бурзянский район, Башгосзаповедник, 1,5 км к северо-востоку от д. Саргая, 12.07.96) откуда в ботанический сад были привезены взрослые растения, при-



Таблица 1

*Изменение показателей Dianthus andrzejowskianus*  
(фаза цветения, 28 июня 1996, 1998 гг.)

Показатель	Природные условия, 1996 г.	Ботанический сад, 1998 г.
Высота репродуктивных побегов, мм	58,69±4,51	61,51±3,96
Число репродуктивных побегов, шт.	2,13±0,52	3,18±0,12
Диаметр соцветия, см	2,56±0,31	4,21±0,27
Длина соцветия, см	2,72±0,18	3,16±0,05
Число цветков в соцветии, шт.	11,81±0,43	22,33±0,27
Диаметр цветка, см	1,64±0,17	1,92±0,02

Таблица 2

*Изменение показателей Lychnis chalconica*  
(фаза цветения, июль 1996–1998 гг.)

Показатель	Природные условия, 1996 г.	Ботанический сад	
		1997 г.	1998 г.
Высота растения, см	102,51±8,52	66,52±4,13	66,21±3,29
Число репродуктивных побегов, шт.	3,12±0,84	5,21±0,87	6,15±0,38
Длина листа, см	3,72±0,25	3,23±0,25	3,21±0,12
Ширина листа, см	8,11±0,18	7,12±0,33	7,09±0,18
Длина соцветия, см	3,81±0,43	3,85±0,31	3,86±0,14
Диаметр соцветия, см	6,69±0,84	6,81±0,12	7,72±0,03
Число цветков в соцветии, шт.	31,11±1,12	32,21±0,42	43,81±0,19
Диаметр цветка, см	2,09±0,11	2,31±0,09	2,47±0,11

жило 95% растений, все из них на следующий год зацвели; цветение продолжалось с 13 июня до 20 июля.

На основании данных морфометрических измерений можно отметить, что за 2 года культуры в условиях ботанического сада по сравнению с естественными условиями уменьшается высота растений и размеры листьев (табл. 2). Однако при этом значительно увеличивается число репродуктивных побегов на особь, диаметр соцветия, число цветков в соцветии и диаметр цветка. Таким образом, можно видеть, что в условиях культуры декоративность растений повышается.

*Gladiolus tenuis* Vieb. – шпажник тонкий. Многолетнее клубнелуковичное травянистое растение с тонким прямым стеблем и мечевидными листьями, расставленными вдоль стебля. Цветки зигоморфные, с согнутой трубкой, собранные в одностронний колос. Околоцветник венчиковидный, ярко окрашенный (пурпурно-фиолетовый). Плод – локулицидная коробочка. Редкий вид, нуждается в охране [11]. Занесен в “Красную книгу Башкирской АССР” [1]. Произрастает на пойменных лугах, на лесных и заболоченных местах, среди кустарников, в дубовых, еловых и смешанных лесах [6]. Дикорастущие виды гладиолуса постепенно исчезают в результате хищнического сбора на букеты. Интродукция дикорастущих видов и выращивание в культуре обеспечивает их сохранность. Шпажник тонкий – ценное декоративное растение [4, 5, 12], хорошо чувствует себя в условиях интродукции [13]. Имеет важное преимущество перед садовыми формами – зимует в грунте. Его можно применять для посадок группами на фоне газонов и на срез; срезанные цветы долго сохраняются [6, 14].

Таблица 3

*Изменение показателей Gladiolus tenuis*  
(фаза цветения, 10 июня 1996–1998 гг.)

Показатель	Природные условия, 1996 г.	Ботанический сад	
		1997 г.	1998 г.
Высота растения, см	80,93±9,07	67,06±0,74	49,24±0,41
Длина листа, см	35,46±0,21	30,31±0,36	24,99±0,29
Ширина листа, см	1,55±0,19	1,47±0,04	1,21±0,03
Число побегов, шт.	1,12±0,11	1,33±0,11	3,91±0,39
Длина соцветия, см	9,44±1,82	9,48±0,19	9,54±0,12
Число цветков, шт.	6,20±1,21	6,64±0,15	6,68±0,11
Диаметр цветка, см	–	2,59±0,02	2,84±0,03
Длина цветка, см	–	4,18±0,03	3,94±0,03

В Республике Башкортостан *Gladiolus tenuis* Vieb. встречается в Башкирском Предуралье [15] (Кармаскалинский, Бижбулякский, Стерлибашевский, Миякинский, Белебеевский, Альшеевский, Ишимбайский районы), на Южном Урале (Зианчурский, Хайбуллинский район) (см. рисунок, 3).

В 1996 г. в естественных условиях произрастания (Зианчурский район, 0,2 км к востоку от с. Н. Акбердино, 20.07.96) нами была изучена популяция шпажника тонкого в фазе окончания цветения–начала плодоношения.

В ботанический сад были привезены клубнелуковицы из изученной популяции. Прижилось 100% растений, которые в дальнейшем ежегодно цвели, цветение продолжалось с 6–7 по 16–17 июня.

Отмечено, что высота растений в условиях культуры за 2 года уменьшилась (табл. 3). Это объясняется тем, что в природе шпажник тонкий растет на сырых лугах, а в условиях ботанического сада – на открытых солнечных местах с недостаточным увлажнением. В условиях культуры увеличивается число цветков и длина соцветия.

*Alesea rugosa* Alef. – шток-роза морщинистая. Многолетнее стержнекорневое травянистое растение. Листья пальчато-пяти-семилопастные. Стебли прямостоячие. Цветки крупные ширококолокольчатые простые, желтые (при сушке зеленеющие), собранные в разветвленную кисть. Плод – коробочка. В естественных условиях цветет с конца июня до начала августа [4, 5].

Очень редкий вид для Башкортостана, занесен в “Красную книгу Башкирской АССР” [1]. Шток-роза морщинистая – ценное декоративное растение [5, 16]. Применяется для смешанных солитерных или групповых посадок на фоне деревьев и кустарников.

Шток-роза морщинистая – лугово-степное растение, произрастает на известковых обнаженных сухих каменистых и щебнистых склонах гор, в степях, суходольных лугах. В республике Башкортостан известно только одно местообитание шток-розы морщинистой: Зианчурский район, в пойме р. Малая Сурень, около дер. Верхняя Бикберда. Ранее ее находили в пойме этой же реки в пределах Залаирского района (см. рисунок, 4).

Шток-роза морщинистая была изучена нами в естественных условиях произрастания в 1996 г.

Из этого пункта в том же году были привезены и высажены в ботанический сад виргинильные растения. Прижилось 73% растений. В 1997 г. вступили в генеративную фазу 70% особей. Шток-роза морщинистая имеет длительный период цветения: с середины июня (13–15 июля) до середины сентября (9–14 сентября).

Таблица 4  
Изменение показателей *Alcea rugosa*  
(июль–август, фаза цветения, 1996–1998 гг.)

Показатель	Природные условия, 1996 г.	Ботанический сад	
		1997 г.	1998 г.
Высота растения, см	143,72±24,52	155,36±19,73	173,67±6,62
Число репродуктивных побегов, шт.	3,51±0,18	3,81±0,32	4,01±0,36
Число боковых побегов, шт.	1,63±0,21	1,84±0,37	5,83±0,31
Число цветков на главном побеге, шт.	30,94±13,34	42,81±11,31	68,01±5,31
Число цветков на боковых побегах, шт.	6,58±0,33	9,36±0,55	13,17±0,48
Общее число цветков на растении, шт.	92,15±1,16	111,09±8,21	125,67±22,54
Число распустившихся цветков на растении, шт.	11,85±0,31	13,12±0,08	16,67±0,58
Длина соцветия, см	50,09±0,41	88,95±2,18	93,52±6,11
Диаметр цветка, см	6,35±0,89	8,51±0,93	8,87±0,04

Данные морфологических измерений, проведенные в естественных условиях и в условиях ботанического сада, приведены в табл. 4. На основании анализа этих данных можно отметить увеличение всех показателей шток-розы морщинистой за 2 года культуры.

Таким образом, наши исследования показали, что в условиях культуры у всех изученных видов значительно повышаются все декоративные показатели по сравнению с таковыми в природных условиях. Изученные растения можно с успехом применять для озеленения пунктов, так как они не требовательны к условиям произрастания, отличаются высокими декоративными качествами и длительным периодом цветения.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Красная книга Башкирской АССР. Уфа: Башкирское издательство, 1987. 210 с.
2. Смирнова Е.С. Степная растительность окрестностей озера Асликуль и проблема ее сохранения // Охрана природы Южного Урала и Приуралья. Уфа: БГУ, 1979. С. 35–45.
3. Кучеров Е.В., Галева А.Х. Об организации заказника по охране степной флоры и фауны в Башкирском Зауралье // Проблемы комплексного изучения, освоения и охраны ландшафтов Урала. Уфа: БФ АН СССР, 1980. С. 79–80.
4. Интродукция растений природной флоры СССР. М.: Наука, 1979. 431 с.
5. Кучеров Е.В., Мулдашев А.А., Галева А.Х. Охрана редких видов растений на Южном Урале. М.: Наука, 1987. 208 с.
6. Клобукова-Алисова Е.Н. Дикорастущие полезные и вредные растения Башкирии. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. Т. 2. 247 с.
7. Головкин Б.Н., Китаева Л.А., Немченко Э.П. Декоративные растения СССР. М.: Мысль, 1986. 320 с.
8. Справочник цветовода. М.: Колос, 1971. 325 с.
9. Справочник цветовода: (Цветочно-декоративные растения открытого грунта). Минск: Ураджай, 1985. 208 с.
10. Положий А.В., Горкина В.П. Эколого-географический анализ некоторых дикорастущих декоративных видов растений, взятых для зонального испытания // Растения природной флоры Сибири для зеленого строительства. Новосибирск: Наука, 1972. С. 21–26.
11. Кучеров Е.В. Редкие виды полезных растений Башкирии и методы их охраны // Охрана природы и рациональное использование природных ресурсов Урала. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1987. С. 16–20.
12. Новикова Л.С. Многолетние декоративные растения природной флоры Башкирии для озеленения // Интродукция и селекция декоративных растений в Башкирии. Уфа: БФ АН СССР, 1978. С. 90–115.
13. Глотова В.Т. Интродукция некоторых редких, эндемичных и реликтовых растений // Охрана растений в Поволжье и на Урале. Куйбышев, 1984. С. 22–30.

14. Новикова Л.С. Интродукция декоративных дикорастущих многолетников из флоры Башкирии // Ресурсы и интродукция растений в Башкирии. Уфа: БФ АН СССР, 1983. С. 54–62.
15. Определитель высших растений Башкирской АССР. М.: Наука, 1988. 316 с.
16. Бгажба М.Т. Растительные ресурсы Абхазии и их использование. Сухуми, 1964. 579 с.

Ботанический сад-институт УНЦ РАН, Уфа

Поступила в редакцию 20.06.1999 г.

## SUMMARY

### *Minina N.N.* Study of some rare decorative indigenous plants in Bashkiria

The study was carried out both in nature and in the Botanic Garden-Institute in Ufa. The main natural localities and associations were ascertained. The decorative characteristics of plants were compared under natural conditions and in culture. The display of these features proved to be more intensive in culture. All the plants were recommended for horticulture.

УДК 581.19:581.48:582.542

## АМИНОКИСЛОТНЫЙ СОСТАВ СЕМЯН ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ТРИБЫ TRITICEAE DUM. (POACEAE)

*В.Ф. Семихов, А.С. Тимощенко, Л.П. Арефьева,  
О.А. Новожилова, А.Н. Прусаков*

В предшествующей работе [1] были представлены данные по аминокислотному составу семян 57 образцов (видов, подвидов) из 15 родов трибы Triticeae по системе A. Löve [2, 3] и проведена оценка внутривидовой вариабельности (V%) аминокислотного состава семян. Проанализированные роды (*Leymus*, *Hordeum*, *Taeniatherum*, *Crithodium*, *Gigachilon*, *Triticum*, *Gastropurum*, *Aegilemma*, *Secale*, *Eremopyrum*), представленные двумя и более образцами, демонстрировали очень низкую вариабельность (коэффициент вариации в большинстве случаев не превышал 10%) аминокислотного состава семян. Полученные результаты показали, что в пределах рода аминокислотный состав семян остается маловариабельным, что совпадает с выводами, сделанными ранее на основании изучения как других триб семейства Poaceae [4, 5], так и других семейств однодольных [6] и двудольных [7]. Это позволяет сделать вывод о том, что в большинстве случаев по одному или нескольким исследованным видам можно достаточно точно судить об аминокислотном составе рода, понимаемого в узком смысле. В системе трибы Triticeae A. Löve [2, 3], разработанной с использованием геномных формул, роды понимаются в более узком объеме, чем в системе Н.Н. Цвелева [8]. В системе Н.Н. Цвелева триба Triticeae представлена 24 родами, а в системе A. Löve – 39. В настоящей работе мы продолжили исследования аминокислотного состава семян родов трибы Triticeae, взяв за основу систему A. Löve (по 40 видам из 25 родов трибы). Подробно методы подготовки образцов к анализу, проведения гидролиза и исследования аминокислотного состава изложены ранее [1, 9].

Проанализированный материал получен из следующих источников:

Вид	Источник получения
<i>Festucopsis sancta</i> (Janka) Meld.	Бонн, ботан. сад университета, делектус
<i>Pseudoroegneria stipifolia</i> (Czern ex Nevski)	Новосибирск, ЦСБС СО РАН,
A. Löve	О.В. Агафонова
<i>Psammopyrum pungens</i> (Pers.) A. Löve	С.-Петербург, БИН РАН
<i>Thinopyrum junceum</i> (L.) A. Löve	Крым, В.Г. Шатко
<i>Trichopyrum intermedium</i> (Host) A. Löve	ГБС РАН, отдел отдаленной гибридизации
<i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski	То же
<i>Pascopyrum smithii</i> (Rydb.) A. Löve	Utah университет, США, М. Barkworth
<i>Elymus confusus</i> (Roshev.) Tzvelev	Новосибирск, ЦСБС СО РАН,
	О.В. Агафонова
<i>E. glaucus</i> Buckl.	Utah университет, США, М. Barkworth
<i>E. dahuricus</i> Turcz. ex Griseb.	Новосибирск, ЦСБС СО РАН,
	О.В. Агафонова

<i>E. jacutensis</i> (Drob.) Tzvel.	Новосибирск, ЦСБС СО РАН, О.В. Агафонова
<i>E. alaskanus</i> (Scibner et Merz.) A. Löve	Рейкьявик, ботан. сад, делектус
<i>E. macrourus</i> (Turcz.) Tzvel.	Новосибирск, ЦСБС СО РАН, О.В. Агафонова
<i>E. ciliaris</i> (Trin) Tzvel.	То же
<i>E. gmalinii</i> (Ledeb.) Tzvel.	"
<i>E. trachycaulus</i> (Link) Gould et Shinners	Utah университет, США, M. Barkworth
<i>E. hystrix</i> L.	То же
<i>E. californicus</i> (Bolander) Gould	"
<i>E. glaucissimus</i> (M. Dop.) Tzvel.	Новосибирск, ЦСБС СО РАН, О.В. Агафонова
<i>E. tschimganicus</i> (Drob.) Tzvel.	То же
<i>E. alatavicus</i> (Drob.) Tzvel.	"
<i>E. batalinii</i> (Krasn.) A. Löve	"
<i>Psathyrostachys juncea</i> (Fisch.) Nevski	Ставропольский ботан. сад, В.Г. Танфильев
<i>Hordelymus europaeus</i> (L.) Harz.	Франция, Гюйанкур, делектус
<i>Triticum tetraurartu</i>	Ереван, П.А. Гандилян
<i>Sitopsis longissima</i> (Schwenf, et Muschl.) A. Löve	Тель-Авив, ботан. сад университета, делектус
<i>Orthopygium caudatum</i> (L.) A. Löve	ГБС РАН, отдел отдаленной гибридизации
<i>Patropyrum tauschii</i> (Coss.) A. Löve	С.-Петербург, ВНИИ растениеводства, А.Г. Хакимова
<i>Cylindropyrum cylindricum</i> (Host.) A. Löve	С.-Петербург, ВНИИ растениеводства, отдел. молек. биологии
<i>Comopyrum comosum</i> (Sibth. et Smith) A. Löve	ГБС РАН, отдел отдаленной гибридизации
<i>Amblyopyrum muticum</i> (Boiss.) Eig	Ереван, П.А. Гандилян
<i>Chennapyrum uniaristatum</i> (Vis.) A. Löve	С.-Петербург, ВНИИ растениеводства, А.Г. Хакимова
<i>Aegilonearum juvenale</i> (Thell.) A. Löve	С.-Петербург, ВНИИ растениеводства, А.Г. Хакимова
<i>Aegilopodes triuncialis</i> (L.) A. Löve	С.-Петербург, ВНИИ растениеводства, А.Г. Хакимова
<i>Kiharapyrum umbellulatum</i> (Zhuk.) A. Löve	ГБС РАН, отдел отдаленной гибридизации
<i>Dasypyrum villosum</i> (L.) Candargy	ГБС РАН, экспедиция
<i>Australopyrum calcis</i> ssp. <i>optatum</i> Connor et Molloy	Новая Зеландия, университет Canterbury, N.E. Connor
<i>Heteranthelium piliferum</i> (Banks et Soland.) Hochst	ГБС РАН, экспедиция
<i>Crithopsis delileana</i> (Schult.) Roshev.	Копенгаген, университет, Frederiksen
<i>Henrardia persica</i> (Boiss.) C.E. Hubb.	То же

Авторы выражают глубокую благодарность коллегам, предоставившим материал для исследования. С тем, чтобы оценить, насколько исследованные таксоны близки или отличны друг от друга по аминокислотному составу семян, было проведено попарное сравнение аминокислотного состава каждого таксона со всеми остальными и по специальной формуле рассчитан показатель степени различия (Ср), как это сделано, например, при сравнении таксонов однодольных растений [6]. Оценка исследованных таксонов по степени различия (Ср) (интегральная оценка) и на основе различий по содержанию отдельных аминокислот, рассматриваемых нами как значимые для родов, показывает, что лишь некоторые роды четко отличаются от других (см. таблицу). Это роды *Festucopsis*, *Pascopyrum*, *Hendrardia* и *Dasypyrum*, имеющие показатель степени различия выше 2,00. Большинство же родов, в основном моно- и олиготипных, выделенных А. Löve на основе геномного критерия, например из родов *Elytrigia* (*Pseudoroegneria*, *Thinopyrum*, *Trichopyrum*) и *Aegilops* (*Sitopsis*, *Orrhopygium*, *Cylindropyrum*, *Comopyrum*, *Aegilonearum*, *Aegilopodes*, *Kiharopyrum*), по аминокислотному составу семян совсем не различаются или очень слабо различаются между собой и от родов, принятых в системе трибы на основе традиционных анатомо-морфологических признаков. Так, род *Sitopsis* очень близок к *Amblyopyrum* (Ср 1,42), *Orrhopygium* – к *Cylindropyrum* (Ср 1,75), *Patropyrum* – к *Aegilonearum* (Ср 1,33), *Comopyrum* – к *Kiharopyrum* (Ср 1,14) и т.д.

*Аминокислотный состав семян некоторых представителей трибы Triticeae*  
(в % от суммы аминокислот)

Таксон	Лиз*	Гис	Арг	Асп	Тре	Сер	Глу
<b>Подтриба Hordeinae</b>							
<i>Festucopsis sancta</i>	3,7	2,3	5,5	6,5	2,9	4,3	26,0
<i>Pseudoroegneria stipifolia</i>	2,4	2,0	5,4	4,4	3,0	4,8	31,4
<i>Thinopyrum junceum</i>	2,9	2,3	4,3	4,6	3,6	4,7	30,9
<i>Psammopyrum pungens</i>	2,9	2,9	5,0	4,3	2,8	4,7	29,8
<i>Trichopyrum intermedium</i>	3,1	2,3	4,8	5,2	3,3	4,7	29,6
<b>Elytrigia сек. Elytrigia</b>							
<i>Elytrigia repens</i>	3,2	2,3	5,8	4,9	3,2	4,1	28,3
<i>Pascopyrum smithii</i>	3,1	2,3	6,7	5,8	3,4	5,0	23,9
<b>Elymus, сек. Elymus</b>							
<i>Elymus confusus</i>	3,0	2,7	5,1	4,9	3,2	4,8	28,1
<i>E. glaucus</i>	2,6	2,2	5,6	4,9	3,2	4,7	28,1
<b>сек. Turczaninova</b>							
<i>E. dahuricus</i>	2,5	2,3	4,9	5,1	3,0	4,8	29,7
<b>сек. Goulardia</b>							
<i>E. jacutensis</i>	3,1	2,3	5,1	5,3	3,2	4,5	29,3
<i>E. alaskanus</i>	3,1	2,0	5,4	6,1	2,9	4,7	28,3
<i>E. macrourus</i>	3,3	1,9	5,4	5,9	3,3	4,6	27,1
<i>E. ciliaris</i>	3,2	2,2	5,6	5,7	3,5	4,7	26,3
<i>E. gmelinii</i>	3,5	2,4	5,6	5,7	3,4	4,7	26,6
<i>E. trachycaulus</i>	2,5	2,2	5,1	4,5	2,8	4,5	28,8
<b>сек. Hystrix</b>							
<i>E. hystrix</i>	2,3	2,2	5,1	4,7	2,8	4,8	29,9
<i>E. californicus</i>	2,8	2,2	5,6	4,9	3,2	4,7	28,1
<b>сек. Anthosachne</b>							
** <i>E. glaucissimus</i>	2,7	2,8	5,2	5,0	3,2	4,6	30,0
<i>E. tschimganicus</i>	2,7	2,7	4,9	4,6	2,9	4,5	30,4
<b>сек. Hyalolepis</b>							
<i>E. alatavicus</i>	2,8	2,4	4,9	4,9	3,0	4,7	30,1
<i>E. batalinii</i>	3,8	2,7	5,8	5,3	3,0	4,6	27,2
<i>Psatyrostachys juncea</i>	3,2	2,3	4,8	4,7	3,5	4,4	30,3
<i>Hordelymus europaeus</i>	2,2	1,8	4,6	4,1	3,2	5,0	31,7
<b>Подтриба Triticeinae</b>							
** <i>Triticum tetraurartu</i>	2,8	2,6	4,8	5,1	2,6	4,6	29,7
<i>Sitopsis longissima</i>	2,3	2,2	4,2	4,2	2,8	4,6	32,9
<i>Orrhopygium caudatum</i>	2,5	2,3	4,7	4,8	3,0	4,6	30,9
<i>Patropyrum tauschii</i>	2,2	2,3	4,6	4,5	2,6	4,5	32,4
<i>Cylindropyrum cylindricum</i>	2,5	2,3	5,2	5,1	2,6	4,3	30,3
<i>Comopyrum oomosum</i>	2,8	1,9	4,1	4,7	2,9	4,4	32,7
<i>Amblyopyrum muticum</i>	2,5	2,4	4,2	4,4	2,6	4,7	33,2
<i>Chenapyrum oniaristatum</i>	2,9	2,3	5,0	5,7	3,0	4,5	29,8
<i>Aegilonearum juvenale</i>	2,5	2,4	4,5	4,4	2,6	4,6	32,1
<i>Aegilopodes triuncialis</i>	2,8	2,3	5,7	4,8	2,9	4,2	31,4
<i>Kiharapyrum umbellulatum</i>	2,6	2,1	4,3	5,1	2,9	4,4	32,5
<i>Dasyphyrum villosum</i>	3,0	2,4	4,6	5,8	3,6	5,0	29,2
<b>Подтриба Agropyrinae</b>							
<i>Australopyrum calcis</i>	3,0	2,0	4,7	5,5	2,9	4,9	29,4
<i>Heteranthelium piliferum</i>	2,9	2,3	4,7	5,3	2,7	4,5	30,4
<i>Crithopsis delileana</i>	2,6	2,3	5,1	5,2	2,9	4,6	29,2
<b>Подтриба Henrardiinae</b>							
<i>Henrardia persica</i>	2,3	2,2	4,0	4,2	2,5	4,5	33,5

\* Лиз – лизин, Гис – гистидин, Арг – аргинин, Асп – аспарагиновая кислота, Тре – треонин, Сер – серин, Глу – глютаминовая кислота, Про – пролин, Глин – глицин, Ала – аланин, Цис – цистин, Вал – валин, Мет – метионин, Иле – изолейцин, Лей – лейцин, Тир – тирозин, Фен – фенилаланин.  
\*\* По Н.Н. Цвелеву [10].

Про	Гли	Ала	Цис	Вал	Мет	Иле	Лей	Тир	Фен
8,3	5,5	4,2	2,2	4,1	1,6	3,5	7,6	2,7	6,6
11,8	3,7	3,1	2,3	4,3	2,0	3,3	5,7	3,2	4,7
10,9	4,9	3,5	1,9	4,1	1,5	3,5	6,5	3,4	5,1
10,2	4,2	3,2	2,5	5,0	2,0	3,3	6,2	3,3	5,3
9,7	4,1	3,5	2,2	4,4	2,9	3,6	6,6	3,2	5,0
9,7	4,2	3,4	3,3	4,6	2,2	3,4	6,1	3,5	4,9
8,0	5,0	4,3	4,3	5,1	2,6	3,7	6,4	3,5	4,5
10,8	4,0	3,3	2,3	5,5	2,1	3,7	6,5	3,4	4,5
9,9	4,7	3,7	3,5	4,5	2,6	3,4	5,8	3,5	4,7
12,0	3,6	3,4	2,3	4,8	1,7	3,9	6,5	2,8	4,2
11,5	3,9	3,2	1,9	4,7	1,9	3,5	6,4	3,0	4,7
9,4	4,3	4,1	1,6	4,7	1,2	3,3	7,7	3,4	5,2
9,7	4,3	4,2	1,7	4,8	1,4	3,6	7,5	3,5	5,3
9,3	4,5	3,5	3,1	5,1	2,2	3,4	6,2	3,8	4,9
9,2	4,3	3,3	2,7	5,0	2,2	3,7	6,6	3,7	4,9
10,2	4,1	3,7	3,7	5,0	2,4	3,7	6,3	3,3	5,0
9,9	4,4	3,7	3,1	4,6	2,0	3,4	6,5	3,4	5,0
9,9	4,7	3,7	3,5	4,5	2,6	3,4	5,8	3,5	4,7
10,7	3,8	3,1	2,1	4,9	1,8	3,7	6,1	3,5	4,5
10,7	3,6	3,0	2,6	4,7	2,1	3,7	5,9	3,3	4,9
11,9	3,9	3,1	2,0	4,6	1,8	3,5	6,4	3,1	4,3
9,6	4,1	3,0	2,6	5,8	2,3	3,5	6,1	3,3	4,6
11,6	4,3	3,5	1,9	4,0	1,2	3,6	6,6	3,4	5,1
11,8	4,2	3,0	2,7	4,0	1,7	3,2	6,2	3,2	4,9
9,2	3,7	4,1	2,5	4,9	2,0	3,9	6,7	3,0	5,2
11,6	3,7	3,2	1,9	4,3	1,8	3,7	6,8	2,6	5,6
10,5	4,0	2,9	2,5	5,4	1,9	3,9	6,6	2,8	4,1
11,0	4,1	3,2	2,1	4,8	1,6	3,7	6,8	2,9	4,3
10,4	3,7	3,6	1,6	5,0	2,0	3,7	7,3	2,6	5,0
10,1	4,1	2,9	2,7	3,9	1,7	3,4	6,9	3,0	5,1
10,4	3,8	3,1	2,2	4,3	1,7	3,4	6,6	2,7	5,2
9,2	4,4	3,8	2,7	4,6	2,0	3,7	6,7	2,8	4,2
10,0	4,0	3,1	2,9	4,3	2,2	3,6	7,2	2,6	4,2
9,9	4,1	3,4	2,3	4,5	2,0	3,6	6,7	2,8	4,9
9,6	4,2	3,2	2,2	4,5	1,8	3,5	6,5	3,3	5,2
9,8	4,3	3,9	2,2	4,6	1,8	3,7	7,1	3,3	5,4
10,7	4,7	3,8	2,0	4,2	1,3	3,2	6,5	4,0	4,8
11,7	3,7	3,4	1,9	4,7	1,8	3,3	6,3	2,4	5,3
10,8	4,4	3,5	2,5	4,5	2,0	3,7	6,8	2,9	4,5
13,0	3,4	2,8	2,5	4,9	1,9	3,3	6,2	2,0	4,3



Следует также отметить, что *Heteranthelium piliferum* очень близок по аминокислотному составу к *Elymus dahuricus* (Ср 1,26), а *Crithopsis delileana* – к *Elymus hustrix* (Ср 1,47). Вместе с тем род *Elymus*, особенно с учетом уже опубликованных данных [1], сложный в систематическом отношении, содержащий 11 секций по А. Löve [2], является очень гетерогенным по аминокислотному составу семян. Так, внутри секции *Hyalolepis* виды *E. alatavicus* и *E. batalinii* резко различаются по аминокислотному составу; как и в секции *Gouldardia* резко отличаются *E. jacutensis*, с одной стороны, и *E. macrogus*, *E. ciliaris* и *E. gmelinii* – с другой. В целом же в аминокислотном составе семян проанализированных таксонов наиболее значительная изменчивость отмечена для таких аминокислот, как глютаминовая (от 23,9% до 33,5%) и пролин (от 8,0% до 13,0%), соответственно у *Pascopyrum smithii* и *Henrardia persica*. Такое различие вероятно прежде всего связано с разным накоплением проламинов, поскольку у фестукоидных злаков в проламиновой фракции накапливается максимальное содержание глютаминовой кислоты и пролина, что можно видеть на примере исследования аминокислотного состава фракции белка семян *Secale cereale* [11]. Содержание аргинина (очень варибельной аминокислоты), что было показано на примере однодольных [6], колеблется от 4,0% (*Henrardia persica*) до 6,5% (*Festucopsis sancta*). Содержание других аминокислот варьирует существенно меньше.

Полученные данные, с учетом опубликованных ранее [1], по изучению аминокислотного состава семян представителей трибы *Triticeae* свидетельствуют о том, что в аминокислотном составе семян исследованных видов, относящихся к разным родам, во многих случаях не обнаружено существенных различий. Это обстоятельство во многих случаях не дает возможности характеризовать роды в системе трибы (особенно выделенные А. Löve на основе геномного критерия) на основе такого показателя, как аминокислотный состав семян. Установленные факты хорошо согласуются с представлениями о “сетчатом” характере эволюции в пределах трибы пшеницевых, многие роды которой сформировались путем межродовой гибридизации [10].

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Семихов В.Ф., Тимошенко А.С., Новожилова О.А., Арефьева Л.П. Варибельность аминокислотного состава семян представителей трибы *Triticeae* (Poaceae) // Бюл. Гл. ботан. сада. 1998. Вып. 176. С. 132–140.
2. Löve A. *Conspectus of the Triticeae* // Feddes Rep. 1984. Bd. 95, N. 7/8. S. 425–521.
3. Löve A. Some taxonomical adjustments in eurasiatic wheatgrasses // Veröff. Geobot. Inst. Eth. Stiftung Rübel. Zürich. 1986. N 87. P. 43–52.
4. Семихов В.Ф., Новожилова О.А. Таксономическая ценность аминокислотного состава семян // Ботан. журн. 1982. Т. 67, № 9. С. 1207–1215.
5. Семихов В.Ф. Исследование аминокислотного и фракционного состава белков семян трибы *Panicaceae* R. Вг. в связи с систематикой и филогенией // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1984. Т. 89, вып. 2. С. 105–114.
6. Семихов В.Ф., Новожилова О.А., Арефьева Л.П. Основные направления изменений в аминокислотном составе однодольных в процессе эволюции // Изв. РАН. Сер. биол. 1998. № 5. С. 566–579.
7. Созонова Л.И., Семихов В.Ф., Елисеев И.П. Аминокислотный состав семян представителей сем. лоховых // Бюл. Гл. ботан. сада. 1985. Вып. 135. С. 44–47.
8. Цвелев Н.Н. Система злаков (Poaceae) и их эволюция. Л.: Наука, 1987. 76 с.
9. Семихов В.Ф., Новожилова О.А., Арефьева Л.П. Варибельность аминокислотного состава семян и проламиновой фракции белка в связи с использованием этих признаков в систематике растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1982. Т. 87, вып. 1. С. 68–78.
10. Цвелев Н.Н. О геномном критерии родов у высших растений // Ботан. журн. 1991. Т. 76, № 5. С. 669–676.
11. Семихов В.Ф., Новожилова О.А., Арефьева Л.П., Прусаков А.Н. Изменение биохимических показателей семян злаков в процессе эволюции и возможность их использования при отдаленной гибридизации и интродукции // Бюл. Гл. ботан. сада. 1999. Вып. 178. С. 132–137.

## SUMMARY

*Semikhov V.F., Timoshchenko A.S., Arefyeva L.P., Novozhilova O.A., Prusakov A.N.*  
**Amino acid composition of seeds in the tribe Triticeae Dum. (Poaceae)**

The amino acid composition of seeds was investigated in 40 grass species attributed to 26 genera (sensu A. Löve). This characteristics was considered to be the genus criterion. The amino acid composition in the most of genera determined by A. Löve on the basis of genome criterion and the amino acid composition in the genera determined earlier on the basis of traditional traits proved to be similar.

581.192:582.623(571.14)

## ФЛАВОНОИДЫ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ИВЫ, ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ В ЦЕНТРАЛЬНОМ СИБИРСКОМ БОТАНИЧЕСКОМ САДУ СО РАН

*Г.И. Высочина, Т.Н. Встовская*

Род *Salix* L. один из наиболее многочисленных и полиморфных древесных растений. В Сибири произрастает 65 видов [1] этого рода, которые принимают заметное участие в сложении растительного покрова многих районов, в особенности, характеризующихся повышенным увлажнением [2].

Почти все ивы являются медоносами, кормовыми растениями, широко используются в мелиоративных целях и в зеленом строительстве. Многие виды – источники дешевой древесины и материала для изготовления плетеных изделий.

Целебные свойства ивы [3, 4] во многом объясняются наличием фенолгликозидов и флавоноидов. Последние обладают биологической активностью, однако изучены они совершенно недостаточно. Виды рода ивы могут рассматриваться как потенциальные источники этих соединений, в частности, лютеолин-7-глюкозида, флавонового гликозида, о котором известно, что он снижает содержание холестерина и триглицеридов в крови [5]. Целенаправленные поиски этого соединения позволили

Таблица 1

*Содержание флавоноидов в листьях некоторых видов ивы (в %)*

Вид	Индивидуальное растение									$\bar{M}$	V	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9			
<i>Salix purpurea</i>	0,21	0,61	0,39								0,40	50,0
<i>S. tenuijulis</i>	0,87	0,82	1,36								1,02	29,2
<i>S. ledebouriana</i>	1,23	1,90	1,44	1,54							1,53	18,3
<i>S. kochiana</i>	1,81	2,57	2,05	1,97	2,27	1,92	2,92	1,87	1,48		2,10	20,5
<i>S. integra</i>	1,32	1,58									1,45	12,7
<i>S. cinerea</i>	0,20	0,62	0,49	0,24	0,40						0,39	44,7
<i>S. caprea</i>	0,63	0,76	0,74	0,86	0,67	0,74					0,73	10,8
<i>S. acutifolia</i>	1,09	2,17	1,78								1,68	32,5
<i>S. fragilis</i>	1,07	0,99	1,08								1,05	4,6
<i>S. viminalis</i>	1,05	1,63	1,07	1,50	1,31						1,31	19,6
<i>S. schwerinii</i>	1,31	1,20	1,32	0,76	1,18	1,04					1,12	17,6
<i>S. dasyclados</i>	1,85	2,10	1,15	1,78	1,74						1,72	20,3
<i>S. pentandra</i>	0,94	1,17	0,83	0,81							0,94	17,6
<i>S. gracilistyla</i>	0,64	0,57	0,64	0,82							0,67	13,8

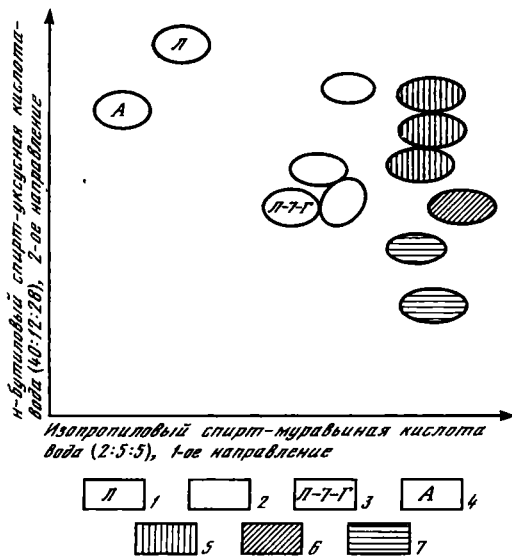


Схема хроматограммы этанольного экстракта листьев *Salix viminialis*

1 – лютеолин, 2 – гликозиды лютеолина, 3 – лютеолин-7-гликозид, 4 – апигенин, 5 – гликозиды апигенина, 6 – гликозиды кверцетина, 7 – гликозиды мирицетина

установить, что среди видов, характеризующихся высоким содержанием лютеолин-7-гликозида, представляют особый интерес *Salix acutifolia*, *S. alba*, *S. caprea*, *S. daphnoides*, *S. elbursensis*, *S. ledebouriana*, *S. purpurea*, *S. viminialis* [6–10]. В.Л. Шелюто и др. [11] обследовали листья 85 видов ивы и в 42 из них обнаружили лютеолин-7-гликозид, добавив к приведенному выше списку *S. kochiana*, *S. caucasica*, *S. хахатилис*, *S. glauca* и *S. brachypoda* и определив самое вы-

сокое содержание этого гликозида (4,39%). В другой работе А.В. Шелюто и др. [12] приводят материалы о наличии свободных агликонов флавоноидов в гербарном материале (в листьях) 71 вида ивы. У видов, послуживших предметом нашего исследования мы обнаружили флавоны апигенин, лютеолин и флавонол кверцетин. Однако в растениях флавоноиды находятся, в основном, в форме гликозидов; в свободном виде (в форме агликонов) их количества незначительны. Поэтому другие авторы выявили наличие таких агликонов, как флавонолы кемпферол, мирицетин, изорамнетин в результате кислотного гидролиза спиртовых экстрактов, а также их гликозидов [13–21].

Целью настоящего исследования было изучение общего содержания флавоноидов и агликонового состава в листьях 14 видов ивы, произрастающих в дендрарии Центрального сибирского ботанического сада СО РАН, и, кроме того, выявление среди них перспективных источников лютеолин-7-гликозида. Исследовали расте-

Таблица 2

Наличие агликонов флавоноидных соединений в листьях некоторых видов ив

Агликон в этаноле, нм	<i>S. purpurea</i>	<i>S. tenuijulis</i>	<i>S. ledebouriana</i>	<i>S. kochiana</i>	<i>S. integra</i>	<i>S. cinerea</i>
Апигенин 269, 336	+	+	+	+	-	+
Лютеолин 255, 350	+	+	+	+	+	+
Кемпферол 268, 368	-	-	-	-	-	-
Кверцетин 255, 374	-	-	+	-	+	+
Мирицетин 256, 374	-	-	-	-	-	-

ния, которые к настоящему времени достигли возраста 8–30 лет. Пробы отбирали в августе 1993 г. в фазе вегетации (после плодоношения).

Исследованные виды принадлежат к 7 секциям:

Сек. *Helix* (*Salix purpurea*, *S. tenuijulis*, *S. ledebouriana*, *S. kochiana*, *S. integra*);

Сек. *Vetrix* (*S. cinerea*, *S. caprea*);

Сек. *Daphnella* (*S. acutifolia*);

Сек. *Vimen* (*S. viminalis*, *S. schwerinii*, *S. dasyclados*);

Сек. *Pentandrae* (*S. pentandra*);

Сек. *Subviminalis* (*S. gracilistyla*);

Сек. *Salix* (*S. fragilis*).

Содержание флавоноидов определяли по методике Г.И. Высочиной и др. [22], основанной на предварительном разделении этих веществ двухмерной хроматографией на бумаге FN 14 в системах растворителей: изопропиловый спирт–муравьиная кислота–вода (2:5:5) (первое направление) и *n*-бутиловый спирт–уксусная кислота–вода (40:12:28) (второе направление) и последующим спектрофотометрированием элюатов на СФ-26 (табл. 1).

Определив положение достоверного образца лютеолин-7-глюкозида на двухмерной хроматограмме, уточнили его наличие в исследуемых видах следующим образом: вырезали хроматографическую бумагу, содержащую предполагаемый гликозид, с 3–5 хроматограмм, измельчали ее и элюировали вещество 40%-ным этиловым спиртом в небольших колонках. Элюат сгущали, очищали хроматографированием в дистиллированной воде, после чего идентифицировали лютеолин-7-глюкозид по УФ-спектру и результатам гидролиза. Полученное нами вещество имеет полосы поглощения в области 255 и 353 нм, дает при гидролизе лютеолин и глюкозу, совпадает на двухмерной хроматограмме с достоверным образцом лютеолин-7-глюкозида при совместном нанесении.

Гидролиз гликозидов проводили 10%-ной серной кислотой в течение 2 ч на кипящей водяной бане при соотношении этанольного экстракта и кислоты 1:1. Извлекали агликоны диэтиловым эфиром трехкратно. Эфир удаляли в вытяжном шкафу и получали для каждого вида сумму агликонов. Агликоновый состав флавоноидов исследовали хроматографией на бумаге FN 14 в системах растворителей: 1) уксусная кислота–соляная кислота–вода (30:3:10); 2) 60%-ная уксусная кислота; 3) уксусная кислота–муравьиная кислота–вода (10:2:3). Проявители: 5%-ный раствор хлористого алюминия, пары аммиака. В качестве “свидетелей” использовали чистые ве-

<i>S. caprea</i>	<i>S. acutifolia</i>	<i>S. fragilis</i>	<i>S. viminalis</i>	<i>S. schwerinii</i>	<i>S. dasyclados</i>	<i>S. pentandra</i>	<i>S. gracilistyla</i>
+	+	-	+	+	+	-	+
+	+	-	+	-	+	-	+
-	-	+	-	+	-	+	-
+	-	+	+	+	+	+	-
-	-	-	+	+	-	-	-

щества: флавоны, апигенин, лютеолин, флавонолы кемпферол, кверцетин и мирицетин. Достоверность хроматографической идентификации подтверждали спектрально. Индивидуальные агликоны после хроматографического разделения и очистки от кислот элюировали с бумаги 96%-ным этиловым спиртом, после чего снимали УФ-спектры на спектрофотометре "Specord" (см. рисунок).

Наиболее высоким содержанием флавоноидов (более 1%) отличались следующие виды: *Salix kochiana*, *S. dasyclados*, *S. acutifolia*, *S. ledebouriana*, *S. integra*, *S. viminalis*, *S. schwerinii*, *S. tenuijulis*. Они представляют интерес для дальнейших исследований. Наименьшим содержанием – *S. purpurea* и *S. sarrea*.

Несмотря на разницу в содержании флавоноидов, листья растений одного вида имели одинаковый качественный состав флавоноидов, т.е. каждый вид характеризуется свойственным ему набором гликозидов. На рисунке представлена схема хроматограммы этанольного спектра листьев *S. viminalis*, на которой видно расположение апигенина и лютеолина в свободном состоянии и гликозидов апигенина, лютеолина, кверцетина и мирицетина.

В листьях *S. viminalis* содержится 0,54% лютеолин-7-глюкозида, *S. tenuijulis* – 0,75%, *S. acutifolia* – 0,95%, *S. ledebouriana* – 1,32%, *S. kochiana* – 1,61%, *S. purpurea* и *S. sarrea* – незначительные количества. Дальнейшие поиски лютеолин-7-глюкозида следует проводить среди видов секций *Helix*, *Vimen*, *Daphnella*.

При исследовании агликонового состава флавоноидов были обнаружены разнообразные сочетания двух флавонов – апигенина и лютеолина и трех флавонолов – кемпферола, кверцетина и мирицетина (табл. 2). У пяти видов присутствуют одни флавоны, у двух – одни флавонолы, у семи видов – те, и другие. Наиболее распространенными агликонами являются апигенин и лютеолин (каждый обнаружен в 11 видах) и кверцетин (в 9 видах). Кемпферол найден только у трех видов, а мирицетин – у двух.

## ЛИТЕРАТУРА

1. *Коропочинский И.Ю.* Древесные растения Сибири. Новосибирск: Наука, 1983. 384 с.
2. *Скворцов А.К.* Ивы СССР. М.: Медицина, 1968. 262 с.
3. *Шретер А.И.* Лекарственная флора советского Дальнего Востока. М.: Медицина, 1975. 328 с.
4. Растительные ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав, использование; Семейства Раеониaceae–Thymelaеaceae. Л.: Наука, 1985. 336 с.
5. *Лисевичкая Л.Н., Шинкаренко А.Л., Земцова Г.Н., Компанцев В.А.* Влияние лютеолина а и лютеалин-7-глюкозида на липидный обмен при экспериментальном атеросклерозе // Актуальные вопросы фармации. Пятигорск, 1968. Вып. 1. С. 178–179.
6. *Компанцев В.А., Шинкаренко А.Л.* Флавоноиды *Salix purpurea* // Химия природ. соединений. 1968. (№ 6. С. 380–381.
7. *Земцова Г.Н., Геращенко Г.И., Компанцев В.А., Шинкаренко А.Л.* Источники получения лютеолина и его 7-глюкозида // Фармация. 1972. Т. 21, № 3. С. 37–39.
8. *Насудари А.А., Компанцев В.А., Оганесян Э.Т., Шинкаренко А.Л.* Лютеолин-7-глюкозид из листьев *Salix purpurea* L. // Химия природ. соединений. 1972. № 3. С. 392–393.
9. *Бондаренко В.Г.* Исследование биологически активных соединений некоторых представителей семейства Asteraceae и Salicaceae: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1980. 20 с.
10. *Стецков В.В., Шелюто В.Л.* Лютеолин-7-глюкозид из *Salix daphnoides* Vill. и *Salix viminalis* L. // Химия природ. соединений. 1982. № 4. С. 552.
11. *Шелюто В.Л., Шретер А.И., Устюжанин А.А., Глызин В.И., Смирнова Л.П.* Поиски лютеолин-7-гликозида в листьях видов *Salix* L. // Раст. ресурсы. 1984. Вып. 2. С. 236–244.
12. *Шелюто В.А., Шретер А.И., Устюжанин А.А., Кузьмичева Н.А.* Флавоноиды эфирных фракций листьев видов *Salix* L. // Там же. 1987. Вып. 4. С. 590–597.
13. *Алиев Р.К., Аллахвердибеков Г.Б.* К характеристике химического состава мужских соцветий ивы козьей и влияние их препаратов на сердечно-сосудистую систему // Изв. АН АзССР. 1954. № 11. С. 69–86.
14. *Дамиров И.А., Шукуров Д.З.* Некоторые успехи в области изучения лекарственных растений Азербайджана // Докл. АН АзССР. 1968. Т. 24, № 8. С. 89–93.
15. *Насудари А.А.* Изучение химического состава ивы козьей из флоры Азербайджана и действие ее препаратов на сердечно-сосудистую систему в эксперименте // Растительное сырье Азербайджана. Баку, 1971. С. 123–132.

16. Шинкаренко А.Л., Оганесян Э.Т., Компанцев В.А., Рошин Ю.В. Изучение флавоноидных соединений некоторых представителей флоры Дальнего Востока // Биологически активные вещества флоры и фауны Дальнего Востока и Тихого океана. Владивосток, 1971. С. 14.
17. Binns W.W., Blunden G., Woods D.L. Distribution of leucoanthocyanidins, phenolic glycosides and amino-acids in leaves of *Salix* species // *Phytochemistry*. 1968. Vol. 7, N 9. P. 1577–1581.
18. Jaggi J., Haslam E. Phenols in *Salix* species // *Ibid*. 1969. Vol. 8, N 3. P. 635–636.
19. Karl C., Pedersen P.A., Schwarz C. Ein neues flavolacetylglucosid aus *Salix viminalis* // *Ibid*. 1977. Vol. 16, N 7. P. 1117.
20. Rabate J. Contribution a l'étude biochimique des Salicacees: Répartition de quelques hétérosides chez les Salicacees // *Bull. Soc. chim. biol.* 1935. T. 17, N 3. P. 439–446.
21. Thieme H. Über die Flavonoide der *Salix*-Rinden und -Blätter // *Pharmazie*. 1969. Jg. 24, N. 1. S. 56.
22. Высочина Г.И., Кульпина Т.Г., Березовская Т.П. Содержание флавоноидов в некоторых видах *Polygonum* L. секции *Persicaria* (Mill.) DC. флоры Сибири // *Раст. ресурсы*. 1987. Вып. 2. С. 229–234.
23. Зайцев Г.Н. Математика в экспериментальной ботанике. М.: Наука, 1990. 295.
24. Черепанова С.П. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб.: Мир и семья-95, 1995. 990 с.

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,  
Новосибирск

Поступила в редакцию 29.05.1998 г.

## SUMMARY

### *Vysochina G.L., Vstovskaya T.N. Flavonoids of some species in the genus *Salix* L. introduced in dendrarium of the Central Siberian Botanic Garden*

The data on total content of flavonoids and luteolin-7-glucoside in the leaves of 14 willow species are presented. The flavonoid aglycons (apigenin, luteolin, kaempferol, quercetin and myricetin) were identified by acid hydrolysis of alcohol extracts.

УДК 581.12:581.557.24

## **АКТИВНОСТЬ ОКИСЛИТЕЛЬНЫХ ФЕРМЕНТОВ И ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ МИКОРИЗЫ В ПОДЗЕМНЫХ ОРГАНАХ *DACTYLORHIZA MACULATA* (L.) SOO НА РАЗНЫХ ЭТАПАХ ОНТОГЕНЕЗА**

*О.А. Маракеев, О.В. Тумова*

Своеобразие консортивных связей представителей семейства *Orchidaceae*, в частности специфика их отношений с микоризными грибами давно является предметом внимания исследователей. К настоящему времени достаточно подробно изучены лишь некоторые аспекты микотрофии орхидных [1, 2]. Найдены подходы к установлению взаимосвязей между жизненными формами, возрастными состояниями орхидей, экологическими условиями их произрастания и особенностями развития микоризы [3–7]. Выявлены некоторые физиологические характеристики грибов-симбионтов, их потребности в питании [2, 8, 9]. Однако исследования по микотрофии орхидных ограничиваются в основном количественными показателями, не раскрывающими функциональных особенностей взаимоотношений симбионтов. Многие ученые неоднократно подчеркивали важное значение микоризообразующих грибов в регуляции различных процессов жизнедеятельности растений [10–12].

При исследовании вопросов микотрофии особый интерес представляет изучение окислительного метаболизма в подземных органах орхидных, в том числе активности ферментных систем дыхания. Интерес к процессам дыхания обусловлен доставкой ими энергии в сложной цепи физиологических изменений на разных этапах развития растений. На тесную взаимосвязь между процессами дыхания и развитием грибной инфекции неоднократно указывается в литературе [13–17]. Выявлено, что при вторжении грибов в ткани растения-хозяина наблюдается значительное усиление дыхательной активности, материальным фундаментом которого служит синтез дополнительных количеств ферментативного белка [13, 14]. Наряду с интенсификацией дыхания отмечаются существенные качественные сдвиги в системе окислительных ферментов: усиливается активирование деятельности одних ферментов, ослабляется других, полностью инактивируется третьих [12, 14–16].

Медьсодержащие ферменты оказываются более устойчивыми к действию токсических выделений патогенов по сравнению с железосодержащими протеидами. Однако дифенолоксидаза значительно более устойчива, чем аскорбинатоксидаза. Последняя часто ингибируется токсином патогена. Фермент пероксидазы способен при инфекции не только сохранять активность, свойственную ткани до заражения, но и значительно ее увеличивать [14]. Наиболее отчетливые изменения активности при грибной инфекции свойственны ферментам пероксидазы и полифенолоксидазы, играющим основную роль в окислительном обмене растительной клетки и обеспечивающим устойчивость растений к патогенам [13].

В исследованиях особенностей окислительного метаболизма получены доказательства сопряженности обменных процессов патогенных грибов и растения-хозяина. Высокая активность пероксидазы обнаружена как в гаусториях мучнистой росы флокса, так и клетках растения, содержащих гаустории [16]. Повышение активности пероксидазы и полифенолоксидазы установлено также на раннем этапе ржавчинной инфекции пшеницы. Повышение активности пероксидазы в начале инфекции связано с легкоподвижными изоферментами пероксидазы гриба и вызывает в растении синхронное усиление процессов, катализируемых активными среднетодвижными изоферментами. Указанные сдвиги снижают сбалансированность обмена веществ растения и гриба, приводя к ослаблению и ингибированию патогена [18]. Отмечено, что характер вызываемых инфекцией изменений тесно связан со степенью устойчивости растения-хозяина [14]. Выявленные взаимосвязи между активностью терминальных оксидаз отмечены в тканях инфицированных патогенными, а не симбиотическими грибами.

В то же время активирование дыхания наблюдается не только при поражении инфекцией, сопровождающейся гибелью отдельных участков ткани, органа или организма в целом, но и в случае успешной борьбы хозяина с паразитом, завершающейся полным подавлением инфекции и гибелью возбудителя [14]. Это явление имеет место в корнях орхидных в случае периодического переваривания мицелия гриба, функционирующего в клетках хозяина [3, 10]. Однако иногда проведение четкой грани между взаимовыгодным сожительством и угнетением партнеров в микоризах орхидных бывает невозможно [19–21]. Отклонение от нормы может вызывать серьезным поражением растений симбиотическими грибами при ослаблении защитных свойств орхидеи. Наоборот, полное разрушение мицелия в тканях корней приводит к резкому замедлению развития и даже гибели растения [7]. Особенно сложные отношения симбионтов свойственны начальным этапам прорастания семян орхидных и при формировании протокормов, подвергающихся сильной микоризной инфекции [22]. В них обнаружена также высокая активность окислительных ферментов – полифенолоксидазы, аскорбатоксидазы, пероксидазы и каталазы [15]. Проникновение микоризных грибов в ткани растений может, следовательно, сказываться на активности в них терминальных окислительных ферментов.

Таблица 1

Динамика активности каталазы в подземных органах *Dactylorhiza maculata* на разных этапах онтогенеза (мл O<sub>2</sub> за 5 мин на 1 г сырой массы)

*Этап онтогенеза	**Подземный орган растения		Срок вегетации (декада, месяц)				
			II, 05	III, 06	II, 07	III, 07	II, 08
j	Придаточные корни	Старые	11,2	11,2	7,6	15,2	15,2
		Молодые	–	–	–	–	14,0
	Окончания тубероидов	Старые	22,8	11,2	6,0	15,2	12,8
		Молодые	–	–	6,8	17,6	14,4
im	Придаточные корни	Старые	20,0	12,4	8,0	16,4	17,2
		Молодые	–	–	–	–	11,6
	Окончания тубероидов	Старые	20,8	12,4	7,2	14,8	13,6
		Молодые	–	–	7,2	18,0	14,0
g	Придаточные корни	Старые	16,4	10,8	7,2	18,4	11,2
		Молодые	–	–	–	–	8,8
	Окончания тубероидов	Старые	18,8	12,4	9,2	16,4	9,6
		Молодые	–	–	9,6	15,6	12,4

\*Этап онтогенеза: j – ювенильный, im – иматурный, g – генеративный.

\*\* Придаточные корни: старые – корни, образовавшиеся летом прошлого года; молодые – корни, образующиеся в текущем сезоне вегетации.

Окончания тубероидов: старые – не утолщенные корневые части стеблекорневого тубероида, образовавшегося летом прошлого года; молодые – не утолщенные корневые части стеблекорневого тубероида, образующегося в текущем сезоне вегетации.

Имеющиеся литературные данные касаются тропических видов орхидей [22–25]. Особенности окислительных процессов с участием терминальных оксида во взаимосвязи с развитием микоризной инфекции у орхидных, произрастающих в природных условиях умеренного климата, практически не исследованы.

В связи с этим целью работы было определение динамики активности терминальных окислительных ферментов – каталазы, пероксидазы, полифенолоксидазы, аскорбатоксидазы и интенсивности развития микоризы в различных частях подземных органов – придаточных корнях и корневых окончаниях стеблекорневых тубероидов *Dactylorhiza maculata* (пальчатокоренник пятнистый) на разных этапах онтогенеза.

Объектом исследования являлся *D. maculata*, произрастающий на территории Ярославской области в осоковом ивняке, на суглинистых почвах с кислотностью корнеобитаемого слоя 6,3. Работа проводилась по схеме, включающей основные этапы онтогенеза *D. maculata* – ювенильный, иматурный и генеративный. Выделение возрастных состояний проводили по общепринятым методикам [26, 27], используя имеющиеся разработки для орхидных [28]. Подземные органы и корни собирали с учетом фаз фенологического развития растений в течение вегетации с мая по август 1999 г. [7, 29]. Степень микотрофности определяли по методике, описанной И.А. Селивановым [30]. Проявления микоризной инфекции выражали через интенсивность микоризной инфекции (С, %) – показатель, отражающий как распределение зараженных грибом участков корня, так и обилие гриба в нем. Определение активности ферментов пероксидазы, аскорбатоксидазы и полифенолоксидазы проводили спектрофотометрическим [31], каталазы – газометрическим методом [31].



Таблица 2

Динамика активности полифенолоксидазы в подземных органах  
*Dactylorhiza maculata* на разных этапах онтогенеза  
(относительные единицы, за 5 мин на 1 г сырой массы)

*Этап онтогенеза	**Подземный орган растения		Срок вегетации (декада, месяц)				
			II, 05	III, 06	II, 07	III, 07	II, 08
j	Придаточные корни	Старые	5,5	5,1	3,6	1,6	6,0
		Молодые	—	—	—	4,8	9,6
	Окончания тубероидов	Старые	4,3	3,1	1,8	2,0	4,2
		Молодые	—	—	10,8	1,6	10,8
im	Придаточные корни	Старые	4,8	3,9	5,4	3,6	12,0
		Молодые	—	—	—	7,2	9,6
	Окончания тубероидов	Старые	9,0	7,9	4,2	1,5	3,2
		Молодые	—	—	8,4	4,8	9,6
g	Придаточные корни	Старые	2,2	4,6	2,4	4,8	6,0
		Молодые	—	—	—	8,4	10,8
	Окончания тубероидов	Старые	4,2	3,2	5,4	1,8	6,0
		Молодые	—	—	3,6	4,8	9,6

\* и \*\* см. табл. 1.

Сопоставление полученных результатов исследований свидетельствует, что каждому ферменту свойственна различная активность в подземных органах *D. maculata*. Наиболее высокая деятельность характерна для фермента каталазы в придаточных корнях и корневых окончаниях тубероидов независимо от возрастного состояния растений (табл. 1).

Активность фермента, участвующего в дыхательном обмене растений, проявляет более выраженную зависимость от фазы вегетации, нежели от части подземных органов и этапа онтогенеза растений. Деятельность каталазы активно проявляется в начале вегетации (май–июнь) в придаточных корнях и корневых окончаниях тубероидов независимо от возрастного состояния *D. maculata*. Причем активность данного фермента совпадает с хорошо выраженной инфекцией этих частей подземных органов микоризными грибами (табл. 5).

По мере вегетации *D. maculata* к середине июля наблюдается снижение активности каталазы в изучаемых частях подземных органов. Возможно, это связано с наступлением жаркой и засушливой погоды в этот период. Известно, что деятельность данного фермента, как и других терминальных оксидаз, зависит от различных факторов внешней среды, в том числе и высокой температуры [14]. Во второй половине вегетации (конец июля–начало августа) наблюдается значительное увеличение активности каталазы в придаточных корнях и корневых окончаниях тубероидов, причем в большей степени у вновь формирующихся органов. В то же время деятельность фермента каталазы несколько снижается к концу вегетации, что наиболее характерно для имматурных и генеративных растений. Эти сдвиги можно рассматривать как свидетельство ослабления участия каталазы в окислительных процессах подземных органов, что, возможно, связано с их подготовкой к состоянию покоя.

Проявление активности фермента каталазы в подземных органах, как старых, так и вновь формирующихся, совпадает с возрастанием интенсивности их микоризной инфекции у растений на разных этапах онтогенеза. Эти факты свидетельствуют о возможной сопряженности участия фермента каталазы в окислительных процессах с интенсивностью заражения придаточных корней и окончаний стеблекорневых тубероидов микоризными грибами.

Таблица 3

Динамика активности пероксидазы в подземных органах  
*Dactylorhiza maculata* на разных этапах онтогенеза  
(относительные единицы, за 5 мин на 1 г сырой массы)

*Этап онтогенеза	**Подземный орган растения		Срок вегетации (декада, месяц)				
			II, 05	III, 06	II, 07	III, 07	II, 08
j	Придаточные корни	Старые	1,2	1,5	3,3	2,8	2,6
		Молодые	–	–	–	2,3	4,5
	Окончания тубероидов	Старые	0,6	1,4	2,3	1,1	4,8
		Молодые	–	–	2,3	4,5	6,0
im	Придаточные корни	Старые	1,8	2,8	1,5	3,2	2,6
		Молодые	–	–	–	4,5	2,7
	Окончания тубероидов	Старые	0,5	1,3	2,1	1,7	1,8
		Молодые	–	–	3,3	4,9	2,3
g	Придаточные корни	Старые	1,2	1,3	1,5	5,3	2,4
		Молодые	–	–	–	6,8	4,9
	Окончания тубероидов	Старые	1,1	0,8	1,0	2,4	1,8
		Молодые	–	–	1,8	7,2	3,5

\* и \*\* см. табл. 1.

В исследуемых частях подземных органов *D. maculata* наряду с каталазой обнаружен фермент полифенолоксидаза, участвующий в дыхательном обмене растений и катализирующий перенос электронов и протонов от ряда фенолов на молекулярный кислород. Выявлено, что полифенолоксидаза по степени активности в подземных органах *D. maculata* занимает среди изученных терминальных оксидаз второе место после каталазы (табл. 2).

Деятельность полифенолоксидазы проявляется в придаточных корнях и окончаниях стеблекорневых тубероидов на всех этапах онтогенеза растений. При этом проявление активности полифенолоксидазы в подземных органах совпадает с интенсивным развитием микоризной инфекции (см. табл. 5). Выявлено, что во второй половине вегетации (август) в старых придаточных корнях активность полифенолоксидазы у имматурных и генеративных растений возрастает более чем в два раза по сравнению с начальным ее периодом. Данная закономерность дает возможность полагать, что фермент полифенолоксидаза принимает активное участие в процессах дыхания старых придаточных корней в начале вегетации, но в большей степени при ее завершении. При этом степень инфицирования старых придаточных корней микоризными грибами у растений на всех этапах онтогенеза не проявляет ярко выраженной зависимости от активности фермента полифенолоксидазы.

Что касается вновь формирующихся придаточных корней и окончаний тубероидов, то им свойственно проявление активности полифенолоксидазы с началом их образования – в конце июля. При этом в большей степени возрастание активности полифенолоксидазы наблюдается в придаточных корнях по сравнению с корневыми окончаниями тубероидов. Активность данного фермента наиболее выражена у ювенильных, имматурных и генеративных растений в конце их вегетации – августе. Завершение вегетации *D. maculata* сопровождалось одновременно существенным увеличением интенсивности микоризной инфекции молодых придаточных корней и окончаний тубероидов (см. табл. 5). Исходя из этого, можно полагать, что возрастание активности окислительных процессов с участием полифенолоксидазы в конце вегетации растений может быть обусловлено высокой степенью микотрофности придаточных корней и окончаний стеблекорневых тубероидов.

Таблица 4

Динамика активности аскорбатоксидазы в подземных органах  
*Dactylorhiza maculata* на разных этапах онтогенеза  
(относительные единицы, за 5 мин на 1 г сырой массы)

*Этап онтогенеза	**Подземный орган растения		Срок вегетации (декада, месяц)				
			II, 05	III, 06	II, 07	III, 07	II, 08
j	Придаточные корни	Старые	1,6	1,0	2,6	2,4	2,0
		Молодые	–	–	–	0,8	1,3
	Окончания тубероидов	Старые	2,6	3,7	2,5	0,8	0,7
		Молодые	–	–	6,3	1,8	1,1
im	Придаточные корни	Старые	2,2	4,9	2,2	0,7	0,8
		Молодые	–	–	–	1,0	2,2
	Окончания тубероидов	Старые	1,7	4,5	3,4	0,9	0,6
		Молодые	–	–	3,8	2,4	3,0
g	Придаточные корни	Старые	2,1	2,3	0,8	2,5	1,8
		Молодые	–	–	–	1,0	1,0
	Окончания тубероидов	Старые	1,2	2,1	1,2	1,2	1,2
		Молодые	–	–	3,0	2,5	4,5

\* и \*\* см. табл. 1.

Таблица 5

Динамика развития интенсивности микоризной инфекции в подземных органах  
*Dactylorhiza maculata* на разных этапах онтогенеза (%)

*Этап онтогенеза	**Подземный орган растения		Срок вегетации (декада, месяц)				
			II, 05	III, 06	II, 07	III, 07	II, 08
j	Придаточные корни	Старые	72	62	75	89	91
		Молодые	–	–	–	73	89
	Окончания тубероидов	Старые	46	46	63	87	81
		Молодые	–	50	31	66	88
im	Придаточные корни	Старые	86	95	93	75	76
		Молодые	–	–	–	83	76
	Окончания тубероидов	Старые	66	52	87	48	60
		Молодые	–	51	50	73	80
g	Придаточные корни	Старые	77	96	97	96	94
		Молодые	–	–	–	81	85
	Окончания тубероидов	Старые	50	27	96	86	97
		Молодые	–	21	60	83	74

\* и \*\* см. табл. 1.

Важным терминальным окислительным ферментом, участвующим в дыхании растений, является также фермент пероксидаза. Ему свойственна способность обеспечивать ткани растений атомарным кислородом и принимать участие в торможении ростовых процессов [14]. Активность данного фермента в начальный период вегетации *D. maculata* в придаточных корнях и окончаниях тубероидов оказалась слабо выраженной на всех этапах онтогенеза растений (табл. 3).

Во вторую половину вегетации *D. maculata* наблюдалось проявление активности пероксидазы как в придаточных корнях, так и корневых окончаниях тубероидов.

Однако она в два-три раза уступала в этот период вегетации активности полифенолоксидазы и еще в большей мере активности каталазы. Проявление этой закономерности отмечалось у *D. maculata* на разных этапах онтогенеза и на фоне высокой интенсивности микоризной инфекции придаточных корней и окончаний тубероидов (см. табл. 5). Возможно, что фермент пероксидаза не принимает участия в дыхании придаточных корней и окончаний тубероидов, в связи с этим не сказывается на энергетических процессах, с ним связанных.

Выявлено также, что окислительный фермент аскорбатоксидаза в дыхательном метаболизме подземных органов *D. maculata* не принимает участия (табл. 4).

Активность данного фермента была ниже, чем у пероксидазы. При этом аскорбатоксидаза проявляла низкую активность в отличие от пероксидазы и на поздних фазах вегетации изученных возрастных групп растений. Слабовыраженная аскорбатоксидазная активность, возможно, обусловлена интенсивным проникновением микоризных грибов в ткани (см. табл. 5) и их влиянием на процессы метаболизма [15, 12].

## ВЫВОДЫ

Развитие подземных органов *D. maculata* на разных этапах онтогенеза, произрастающего в природных условиях в Ярославской области, характеризуется высокой интенсивностью окислительных процессов с участием терминальных оксидаз – каталазы и полифенолоксидазы.

Подземным органам *D. maculata* свойственно повышение активности каталазы и полифенолоксидазы во второй половине вегетации на изученных этапах онтогенеза. Их активность наиболее выражена во вновь формирующихся придаточных корнях и окончаниях тубероидов.

Другие представители окислительных ферментов – пероксидаза и аскорбатоксидаза – не принимают участия в дыхании подземных органах *D. maculata* на разных этапах онтогенеза растений.

Развитие *D. maculata* сопровождается инфицированием старых придаточных корней и корневых окончаний стеблекорневых тубероидов микоризными грибами на протяжении вегетации и в наибольшей степени к периоду ее завершения. Вновь формирующимся придаточным корням и окончаниям тубероидов свойственно во второй половине вегетации возрастание микоризной инфекции.

Выявленная активность терминальных окислительных ферментов – каталазы и полифенолоксидазы – в придаточных корнях и корневых окончаниях тубероидов позволяет считать их индикаторами уровня окислительных процессов и степени зараженности микоризными грибами подземных органов *D. maculata* на разных этапах онтогенеза.

Авторы выражают глубокую благодарность за консультации М.Н. Талиевой, Г.Л. Коломейцевой (ГБС РАН) и М.Г. Вахрамеевой (МГУ).

## ЛИТЕРАТУРА

1. *Burgett H.* Mycorrhiza of Orchids // *The orchids – a scientific survey.* N.Y., 1959. P. 361–395.
2. *Харли Дж.* Биология микоризы // *Микориза растений.* М.: Сельхозгиз, 1963. С. 157–191.
3. *Крюгер Л.В., Шардакова О.Н.* Микосимбиотрофизм орхидных и некоторые вопросы их биологии // *Микориза и другие формы консортивных связей в природе.* Пермь: ПГПИ, 1980. С. 20–28.
4. *Сизова Т.П., Вахрамеева М.Г.* Некоторые особенности микоризообразования любки двулистной и ятрышника Фукса в зависимости от их возрастного состояния // *Вестн. МГУ.* 1984. № 2. С. 27–31.
5. *Татаренко И.В.* Микориза орхидных (Orchidaceae) Приморского края // *Ботан. журн.* 1995. Т. 80, № 8. С. 64–72.
6. *Татаренко И.В.* Орхидные России: Жизненные формы, биология, вопросы охраны. М.: Агрус, 1996. 206 с.

7. *Перебора Е.А.* Орхидные Северо-Западного Кавказа. Краснодар: КГУ, 1998. 114 с.
8. *Alexander C.E., Hadley G.* Variation in symbiotic activity in Rhizoctonia isolates from *Goodyera repens* mycorrhizas // *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 1983. Vol. 80, № 1. P. 99–106.
9. *Currah R.S., Zelser C.D., Hambleton S., Richardson K.A.* Fungr from orchid mycorrhizas // *Orchid Biol. Rev. and Perspect.* 1997. Vol. 7. P. 117–170.
10. *Буреевф Х.* Проблематика микоризы // *Микориза растений.* М.: Сельхозгиз, 1963. С. 333–354.
11. *Winter A.G., Peuss A.* Zur Bedeutung der endotrophen Mykorrhiza fur die Entwicklung von Kulturpflanzen // *Mykorrhiza.* Weimar, 1966. S. 367–375.
12. *Гельцер Ф.Ю.* Симбиоз с микроорганизмами – основа жизни растений. М.: МСХА, 1990. С. 78–115.
13. *Рубин Б.А.* Физиолого-биохимические основы иммунитета растений // *Вестн. с.-х. науки.* 1971. № 9. С. 46–57.
14. *Рубин Б.А., Ладыгина М.Е.* Физиология и биохимия дыхания растений. М.: Изд-во МГУ, 1974. С. 426–462.
15. *Arditti J.* Aspect of orchid physiology // *Adv. Bot. Res.* 1979. Vol. 7. P. 421–665.
16. *Мишина Г.Н., Талиева М.Н.* Изучение особенностей окислительного метаболизма возбудителя мучнистой росы флокса при взаимоотношениях с растением-хозяином // *Облигатный паразитизм.* М.: Наука, 1991. С. 73–78.
17. *Андреев Л.Н., Талиева М.Н.* Физиологические аспекты иммунитета растений // *Там же.* С. 5–12.
18. *Андреев Л.Н., Верзилова Т.В.* Активность и изoenзимный состав пероксидазы листьев пшеницы, пораженной ржавичной // *Изв. АН СССР. Сер. биол.* 1973. № 4. С. 481–487.
19. *Магрус Ж.* Симбиоз у орхидей и картофеля. М.: Изд-во иностр. лит., 1949. 138 с.
20. *Келли А.* Микотрофия у растений. М.: Изд-во иностр. лит., 1952. 239 с.
21. *Вахрамеева М.Г., Денисова Л.В., Никитина С.В., Самсонов С.К.* Орхидеи нашей страны. М.: Наука, 1991. С. 41–46.
22. *Черевченко Т.М., Кушнир Г.П.* Орхидеи в культуре. Киев: Наук. думка, 1986. С. 90–94.
23. *Neales T.F., Hew C.S.* Two types of carbon fixation in tropical orchids // *Planta.* 1975. Vol. 123. P. 303.
24. *Avadhani P.N., Goh A.N., Arditti J.* Carbon fixation oin orchids // *Orchid biology, reviews and perspectives.* Ithaca (N.Y.): Cornell Univ. press, 1982. Vol. 2. P. 173.
25. *Кириченко Е.Б., Чернядьев И.И., Воронкова Т.В., Соколова Р.С., Доман Н.Г.* Активность фотосинтетического аппарата орхидей в фазе цветения // *Физиология растений* 1989. Т. 36, № 4. С. 710–716.
26. *Уранов А.А.* Вопросы изучения структуры фитоценозов и видовых ценопопуляций // *Ценопопуляции растений: Развитие и взаимоотношение.* М., 1977. С. 8–20.
27. *Работнов Т.А.* Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии // *Проблемы ботаники.* Л., 1950. Т. 1. С. 465–483.
28. *Вахрамеева М.Г., Денисова Л.В.* Ятрышник пятнистый (*Dactylorhiza maculata* Soo). Ятрышник Фука (*D. fuchsii* Soo). Любка двулистная (*Platanthera bifolia* (L.) Rich.) // *Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений.* М., 1983. Ч. 2. С. 12–23.
29. *Методы фенологических наблюдений при ботанических исследованиях.* М.; Л.: Наука, 1966. С. 45–55.
30. *Селиванов И.А.* Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза. М.: Наука, 1981. С. 16–28.
31. *Гавериленко В.Ф., Ладыгина М.Е., Хандобина Л.М.* Большой практикум по физиологии растений. М.: Вышш. шк. 1975. С. 274–311.

Ярославский государственный университет  
имени П.Г. Демидова

Поступила в редакцию 19.11.1999 г.

## SUMMARY

**Marakaev O.A., Titova O.V. Activity of oxidizing enzymes and characteristics of mycorrhiza development in underground organs of *Dactylorhiza maculata* (L.) Soo at the various stages of ontogenesis**

The high activity of catalase and polyphenoloxidase was found in the underground organs irrespective of the stage of development. The activity of these enzymes has been supposed to be an indicator of the degree of mycorrhizal infection in adventitious roots and tuberoid terminals irrespective of the stage of development. At the same time the activity of peroxidase and ascorbatoxidase was very low under intensive mycorrhizal infection.

## ИЗМЕНЕНИЕ БИОХИМИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ПЛОДОВ У МЕЖВИДОВЫХ ГИБРИДОВ НЕКТАРИНА С ПЕРСИКОМ ДАВИДА

*А.А. Рухтер*

В последние годы в различных странах возрос интерес к культуре нектарина. Это связано с выведением новых крупноплодных сортов с яркой, гладкой, блестящей кожицей и отличным вкусом плодов. Однако серьезным недостатком нектарина является поражаемость его мучнистой росой. В связи с этим целью селекционной программы в Никитском ботаническом саду было создание гибридов нектарина, устойчивых к заболеванию мучнистой росой и курчавости листьев. Известно, что все дикорастущие виды персика являются источниками устойчивости к мучнистой росе [1]. Кроме того, *Persica davidiana* Carr. характеризуется повышенной жаро- и морозостойчивостью (от  $-40$  до  $40^{\circ}$ ), что обуславливает его перспективность для межвидовой гибридизации [2].

Направленный отбор по требуемым селектируемым признакам обычно ведут при достаточном генотипическом разнообразии гибридных растений. Так, для нектарина изучена наследуемость ряда биохимических признаков плодов при межсортовой гибридизации [3, 4]. Изменение же помологических и биохимических признаков плодов при межвидовом скрещивании ранее не изучалось. В связи с этим было интересно выяснить, в каком поколении гибридов можно ожидать получение межвидовых форм, по химическому составу плодов сопоставимых с существующими сортами нектарина.

Цель настоящей работы – на примере гибридизации *Persica davidiana* Carr. с сортами нектарина, различающимися по биохимическим признакам плодов, рассмотреть тенденцию изменения их плодов у F1–F7-гибридов.

Исследования проводили на образцах плодов межвидовых гибридов, представляющих интерес в научном и практическом отношении. Все растения выращены в условиях Южного берега Крыма. Подготовку образцов к анализу, определение содержания сухих веществ, титруемых кислот, сахаров и лейкоантоцианов проводили известными методами [5, 6]. Содержание аскорбиновой кислоты определяли иодометрически [7], а пектиновых веществ – колориметрическим карбазольным методом [8]. Данные статистически обрабатывали по [9].

В табл. 1 представлены данные по межвидовым F1–F7-гибридам, полученным с участием *P. davidiana* и различных сортов нектарина (Ишуньский, Фобос, Нектаред-4, Виола, Флаус и др.). Ввиду того, что *P. davidiana* в большинстве случаев опыляли смесью пыльцы разнообразных сортов нектарина, то химический состав плодов гибридов нескольких поколений сопоставили с таковым материнской формы. Сведения об отцовской форме отображены в виде средних данных для 10 перспективных сортов нектарина.

Для плодов F1–F2-гибридов характерно высокое содержание сахаров, превосходящее исходную форму в 2–3 раза, тогда как титруемая кислотность плодов несколько снизилась. Содержание лейкоантоцианов и пектинов приближалось к показателям, типичным для дикого вида персика, что делало их плоды жесткими и горьковатыми (см. табл. 1).

Содержание химических компонентов в плодах F4–F7-гибридов в большинстве случаев было сопоставимо с таковым плодов современных сортов нектарина и персика обыкновенного. В табл. 2 представлены коэффициенты корреляции между вкусом плодов и рядом химических показателей, обуславливающих вкусовые оттенки

Таблица 1

Химический состав плодов межвидовых гибридов персика и нектарина  
(в % от сырого вещества) (1990–1994 гг.)

Вид, гибрид	Сухое вещество, %	Моноза, %	Сахароза, %	Аскорбиновая кислота, мг/100 г	Титруемая кислота, %	Лейкоантоцианы, мг/100 г	Водорастворимый пектин, %	Протопектин, %	Масса плода, г	Вкус плода
<i>P. davidiana</i> × <i>P. vulgaris</i> var. <i>nectarina</i>										
<i>P. davidiana</i>	22,0	3,3	4,5	20,1	1,19	1973	0,73	1,09	10	2,0
F1 22–72	17,9	4,1	11,6	10,8	0,77	1560	0,82	1,32	30	2,0
F2 26–76*	22,6	6,9	15,7	28,6	0,78	1160	0,82	1,32	34	3,0
F3 133–81	21,6	4,4	11,7	20,8	0,70	680	–	–	69	4,3
F3 925–88*	19,3	6,2	12,9	7,9	0,84	376	0,39	1,19	65	4,5
F4 18–86	10,8	3,7	8,8	19,0	0,62	156	0,50	0,49	95	4,5
F4 109–88*	14,8	6,6	12,5	12,9	0,74	264	0,51	0,55	91	4,8
F4 110–86*	14,3	5,5	11,6	22,8	1,60	616	0,78	1,02	42	4,5
F4 120–89	13,8	4,6	12,5	16,5	0,60	800	0,34	0,64	110	3,0
F4 126–89*	15,4	5,5	11,3	7,4	0,62	104	0,63	0,42	104	4,5
F4 132–89	14,1	5,5	11,3	6,9	0,60	68	0,22	0,48	118	4,5
F4 145–89	13,6	5,0	12,5	7,2	0,81	108	0,43	0,43	115	3,8
F4 137–89	15,6	4,2	13,4	6,4	0,68	28	0,40	0,46	102	4,0
F4 161–89	12,6	4,1	10,7	18,1	0,74	160	0,38	0,63	105	4,5
F4 241–90	11,5	3,4	8,2	8,1	1,25	288	0,52	1,01	117	4,0
F4 287–87*	20,2	5,1	13,2	6,4	0,53	528	0,57	0,78	22	4,5
F4 369–85	14,4	3,2	12,8	14,8	0,48	92	0,35	0,56	73	5,0
F4 371–85	15,6	3,4	14,7	13,9	0,34	140	0,36	0,43	92	4,8
F4 387–80*	21,8	4,1	14,1	29,6	0,94	576	0,94	0,75	65	4,0
F4 404–89*	13,3	5,3	11,6	10,6	0,66	32	0,52	0,48	78	4,5
F4 438–89	13,1	4,2	12,5	5,6	0,44	168	0,46	0,53	64	3,0
F4 617–89*	16,9	3,1	15,7	22,9	0,60	188	0,51	0,45	71	4,0
F4 1195–89	14,3	3,7	10,1	4,3	0,80	560	0,51	0,68	111	4,0
F5 457–88	17,9	5,3	11,7	5,0	0,44	720	0,39	0,82	66	3,0
F5 603–89	19,9	4,9	13,5	8,9	0,73	245	0,26	0,90	33	4,0
F5 610–89	18,8	3,2	11,1	11,4	0,76	73	0,56	0,88	49	4,0
F5 619–89	15,5	2,3	9,1	5,5	0,83	135	0,45	0,84	44	4,0
F6 450–85	16,8	5,3	15,7	10,4	0,68	368	0,36	0,59	106	4,5
F7 99–89	18,3	4,2	15,4	19,9	0,92	180	0,36	0,72	78	3,8
<i>P. vulgaris</i> var. <i>nectarina</i> **	17,8	4,1	13,7	14,3	0,67	145	0,76	0,59	72	4,5

\* Голоплодные формы, остальные формы – опушенные; \*\* приведены средние данные для 10 перспективных сортов нектарина.

плодов персика или нектарина. Анализируя эти данные, можно заключить, что вкус плодов связан с содержанием лейкоантоцианов обратно пропорциональной зависимостью  $r = 0,41$ ;  $P > 0,95$ ,  $n = 28$ . Отношение сухое вещество: титруемые кислоты и отношение сахара:титруемые кислоты, с одной стороны, и вкус плодов, с другой, достоверных корреляционных зависимостей не имели ( $r = -0,17$  и  $r = -0,02$ ;  $P > 0,95$ ,  $n = 28$ ). Следовательно, при оценке вкуса плодов не всегда можно полагаться на соотношение содержания сахаров и кислот в них (чем меньше содержание лейкоантоциа-

нов, тем выше дегустационная оценка плодов). Эта зависимость подтверждается и данными других авторов, изучавших культуры персика обыкновенного [10], а также выявлена нами при изучении гибридов семечковых культур [11].

При сопоставлении вкусовых оценок с различными биохимическими признаками, ответственными за формирование вкуса плодов, наблюдалась прямая связь между отношением содержания сухих веществ к титруемым кислотам и сахаро-кислотным индексом  $r = 0,43$ ,  $P > 0,99$ ,  $n = 28$ . Таким образом, эти показатели могут заменять друг друга при оценке качества плодов персика или нектарина. Однако их взаимосвязь со вкусом плодов слаба и недостоверна. Отношение сахароза:монозы прямо связано с сахаро-кислотным индексом  $r = 0,43$ ,  $P > 0,95$ ,  $n = 28$ , но взаимосвязь этого показателя с отношением сухие вещества:титруемые кислоты с дегустационной оценкой плодов низкая и, очевидно, не может использоваться при характеристике вкусовых качеств плодов нектарина.

Анализ полученных результатов позволяет заключить, что уже в четвертом поколении гибридов выделяется широкий спектр форм с неопушенными и опушенными плодами (масса плода 105–118 г содержание сахаров 10,7–14,7%, титруемых кислот 0,34–0,94%, лейкоантоцианов 28–528 мг/100 г и пектинов 0,70–1,05% от сырого вещества), перспективными для дальнейшей гибридизации. Однако в большинстве случаев крупноплодные гибриды имели, как правило, опушенные плоды, типичные для сортов персика обыкновенного.

Ранее нами было показано, что в плодах персика (сорт столового назначения) содержание сухих веществ прямо связано с суммарным количеством сахаров  $r = 0,46$ ;  $P > 0,95$ , аскорбиновой кислоты  $r = 0,56$ ;  $P > 0,99$ , лейкоантоцианами  $r = 0,64$ ;  $P > 0,99$ , водорастворимым пектином  $r = 0,49$ ;  $P > 0,95$  и суммой пектиновых веществ  $r = 0,50$ ;  $P > 0,50$ ,  $n = 21$  [12]. Выявленные закономерности свидетельствуют о том, что изменение одного биохимического признака плода ведет к изменению другого или нескольких сопряженных признаков, а установленные зависимости между ними позволяют прогнозировать химический состав плодов в результате селекции. При сопоставлении данных химического состава плодов F4-гибридов интересно отметить, что среди них существуют образцы (№ 110-86, 161-89, 369-85, 387-890, 617-89 и др.), в плодах которых повышенное содержание сухих веществ сопровождалось увеличением количества сахаров, аскорбиновой кислоты и пектинов (см. табл. 1, 2). Таким образом, выявленные зависимости подтверждают закономерности, ранее рассчитанные для плодов современных сортов персика [12]. Наряду с этим содержание 3 активных лейкоантоцианов остается достаточно высоким (до 450 мг/100 г), что позволяет оценить их как поливитаминные формы. Следовательно, наблюдаемый уровень различий в химическом составе плодов персика Давида и сортов нектарина позволил расширить возможности их селекции на повышенное содержание сухих веществ, аскорбиновой кислоты, пектинов и лейкоантоцианов.

Среди F5-гибридов с опушенными плодами персикового типа выделялась форма № 610-89 с повышенным содержанием сахаров (11,1%), аскорбиновой кислоты (11,4 мг/100 г) и довольно низким уровнем лейкоантоцианов (73 мг/100 г сырого вещества). Однако плоды этого гибрида были жесткими (содержание пектинов 1,44%) и мелкими (масса плода 49,7 г) (см. табл. 2).

В шестом поколении гибридов, полученных в ходе насыщающих скрещиваний *P. davidiana* с лучшими сортами нектарина и персиком F4-66-904, выделялся образец № 450-85 с опушенными крупными плодами (средняя масса 105,8 г, максимальная – 195,2 г) (см. табл. 1). Интересно отметить, что эта форма, как и ряд других гибридов (26-76, 925-88, 18-86, 110-86, 161-89, 387-80, 404-89, 457-88), полученных в ходе данной работы, характеризовалась устойчивостью к заболеванию мучнистой росой, унаследованной от дикого вида *P. davidiana*.

При сравнении химического состава плодов F6-450-85 с таковыми первоначальной материнской формы *P. davidiana* видно снижение в них содержания сухих веществ



*Взаимосвязь между показателями плодов и их вкусом  
у межвидовых гибридов персика и нектарина*

Признак		г	Признак		г
LEANT	DS/TA	0,24	SUG/TA	SACH/MONO	0,43*
	ΣSUG/TA	-0,05		TAS	-0,02
	SACH/MONO	-0,28	SACH/MONO	TAS	0,0*
	TAS	-0,41*	n		28
DS/TA	ΣSUG/TA	0,86*			
	SACH/MONO	0,28			
	TAS	-0,17			

\* –  $P > 0,95$ ; \*\* –  $P > 0,99$ . DS – сухое вещество, TA – титруемая кислота, MONO – монозы, ΣSUG – сумма сахаров, SACH – сахароза, TAS – вкус плода, LELANT – лейкоантоцианы.

(1,3), аскорбиновой кислоты (1,9), титруемых кислот (1,8), лейкоантоцианов (5,4), водорастворимого пектина (2,0) и протопектина (в 1,8 раза). Тогда как сахаристость, масса и вкус плодов возросли в 4,5; 10,6 и 2,3 раза. Содержание сухих веществ, моноз, суммы сахаров, титруемых кислот, протопектина и вкус плодов у этого гибрида были сопоставимы со средними данными для плодов лучших сортов нектарина (см. табл. 1).

В седьмом поколении гибридов у формы F7-99-89 содержание большинства химических компонентов плодов было также близко к таковым у перспективных сортов нектарина. Основные различия заключались в преобладании протопектина над водорастворимым пектином (в 2 раза), в сумме пектиновых веществ, что, очевидно, и обусловило снижение дегустационной оценки их плодов в 1,2 раза (см. табл. 1).

Результаты, приведенные в данной работе, позволяют заключить, что вкус плодов F1–F7-гибридов между *P. davidiana* и современными сортами нектарина отрицательно коррелируют с содержанием лейкоантоцианов  $r = -0,41$ ;  $P > 0,95$ ;  $n = 28$ , тогда как взаимосвязь этого признака с сахарокислотным коэффициентом ( $r = -0,02$ ) и отношением сухое вещество:титруемые кислоты ( $r = -0,17$ ) слабая. Показано, что уже в 4–7-м поколениях гибридов выделился широкий набор форм по химическому составу и массе плодов, сопоставимый с перспективными сортами нектарина, но превосходящий их по устойчивости к мучнистой росе.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Еремин Г.В. Отдаленная гибридизация косточковых плодовых растений. М.: Агропромиздат, 1985. 280 с.
2. Рябов И.Н., Гуф З.В. Гибриды персика обыкновенного с персиком мира и персиком Давида // Тр. Гос. Никит. ботан. сада. 1978. Т. 76. С. 70–110.
3. Ангелов А.С., Тхем Тхи Ло. Наследование на съдържанието на растворимото сухо вещество в плодвия сок при хибридизацията на някои прасковени сортове // Градин. и лазор. наука. 1977. Т. 14, № 3. С. 10–14.
4. Пихут Ю.М., Соловьева Н.А. Химический состав и вкусовые качества нектаринов в Молдавии // Перспективы интенсификации производства и переработки плодов в Молдавской ССР. Кишинев: Штиинца, 1988. С. 7–8.
5. Ермаков А.И., Арасимович В.В., Ярош Н.П. и др. Методы биохимического исследования растений. Л.: Агропромиздат, 1987. 430 с.
6. Кривенцов В.И. Методические рекомендации по анализу плодов на биохимический состав. Ялта: ГНБС, 1982. 21 с.
7. Сапожникова Е.В., Дорофеева С.С. Определение содержания аскорбиновой кислоты в окрашенных растительных экстрактах иодометрическим методом // Консерв. и овощесушил. пром-сть. 1966. №: 5. С. 29–31.

8. Сапожникова Е.В., Семочкина Л.Г., Барнашова Г.С. Калориметрическое определение пектиновых веществ и активность полигалактуроназы // Прикл. биохимия и микробиология. 1967. Т. 3, вып. 1. С. 113–120.
9. Масюкова О.В. Математический анализ в селекции и частной генетике плодовых пород. Кишинев: Штиинца, 1979. 187 с.
10. Robertson J.A., Meredith F.I., Scozza R. Characteristics of fruit from high- and low-quality peach cultivars // Hortscience. 1988. Vol. 23, N 6. P. 1032–1034.
11. Руденко И.С., Рихтер А.А. Биохимический состав плодов гибридов между айвой, яблоней и грушей: Интродукция, отдаленная гибридизация растений и озеленение // Ботан. исслед. 1992. Вып. 11. С. 52–63.
12. Рихтер А.А., Перфильева З.Н. Взаимосвязь биохимических признаков плодов у сортов персика столового и консервного назначения // Прикл. биохимия и микробиология. 1991. Т. 27, вып. 6. С. 898–904.

Государственный Никитский ботанический сад,  
Ялта

Поступила в редакцию 11.05.1999 г.

## SUMMARY

### **Rikhter A.A. Biochemical changes in fruits of interspecific hybrids of nectar in and *Persica davidiana* Carr**

The appropriateness of changes of fruit biochemical characteristics (content of dry matters, sugars, ascorbic and titrated acids, leucoanthocyanins and pectins) has been examined in  $F_1$ – $F_7$  hybrid generations. The forms with fruit chemical composition comparable to the cultivates sorts of nectarin have been found already among the  $F_4$ -hybrids. The taste of fruits in various interspecific hybrids has correlated negatively with content of leucoanthocyanins ( $r = -0,41$ ;  $P > 0,95$ ).

---

---

# АНАТОМИЯ, ОТДАЛЕННАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ

---

---

УДК 581.33:582.852\*582.572.4

## МИКРОАНАЛИЗ ПЫЛЬЦЫ ОРАНЖЕРЕЙНЫХ РАСТЕНИЙ

*В.В. Рощина, Б.Н. Головкин, Е.В. Мельникова,  
В.И. Новоселов, Р.Я. Гордон*

Подходы к анализу микроколичеств пыльцы единичных экземпляров цветущих оранжерейных растений могут представлять особый интерес для исследований, проводимых в ботанических садах [1]. Среди новых микрометодов возможно использование: 1) микроспектрофлуориметрии, недавно примененной для регистрации спектров флуоресценции одиночных секретирующих клеток растений [2–8]), что позволяет определить *in vivo* изменения в составе некоторых пигментов, 2) гистохимическое прижизненное окрашивание на неспецифические и специфическую (холинэстеразу) эстеразы [9], 3) обработка клеток флуоресцентными красителями этидиум бромидом для оценки проницаемости плазмалеммы или Hoechst-33342 для исследования состояния ядра клетки [7], 4) использование природных стимуляторов прорастания пыльцы для определения ее жизненной потенции [7].

В задачу настоящей работы входило исследование пыльцы некоторых оранжерейных растений из семейств *Cactaceae* и *Amaryllidaceae* с помощью указанных выше методов.

Объектами исследования служила пыльца 9 видов из семейства *Cactaceae*: *Lobivia jajoiana* Backb., *Mammillaria dioica* K. Brand., *Mammillaria sheldoni* Bod., *Echinocereus pentalophus* Rumpf., *Turbinicarpus lophophoroides* (Werd) Buxb. et Backb., *Gymnocalycium castellanosi* Brekby., *Gymnocalycium zegarra* Card., *Epiphyllum hybridum*, а также гиппеаструма гибридного *Hippeastrum hybridum*, собранных с цветущих экземпляров растений в теплице.

**Прорастание и флуоресценция пыльцы.** В качестве адекватной модели на прорастание использовали крупную (55 мкм) в диаметре пыльцу *Hippeastrum hybridum* (*Amaryllidaceae*), которая быстро, в течение 2–3 ч, прорастает в 10%-ном растворе сахарозы или даже просто в воде при комнатной температуре. На выбранной модели измеряли следующие параметры: автофлуоресценцию пыльцы, индекс прорастания пыльцы (отношение числа проросших пыльцевых зерен к общему числу зерен) через 2 ч и 24 ч без стимуляторов роста и в их присутствии; индекс свечения пыльцевых зерен в присутствии этидиум бромидом (отношение числа светящихся пыльцевых зерен к общему числу анализируемых зерен) и интенсивность флуоресценции клеток, обработанных флуоресцентным красителем Hoechst 33342. Спектры флуоресценции интактной пыльцы регистрировали с помощью оригинального микроспектрофлуориметра [11], как описано ранее [5, 10]. Пыльцу *Hippeastrum hybridum* проращивали в 10%-ном растворе сахарозы на предметных стеклах в чашках Петри в течение 24 ч. В случае использования летучих веществ монотерпенов цитрали, цимола и линалоола в чашку Петри помещали маленький открытый сосуд с исследуемым монотерпеном, таким обра-

Таблица 1

Максимумы в спектрах флуоресценции интактной пыльцы кактусов  
и содержание каротиноидов

Вид	Максимум флуоресценции, нм		Содержание каротиноидов, мкг/мг сырой массы
	пыльничек	пыльца	
<i>Lobivia jajoiana</i>	485	550	Следы
<i>Mammillaria dioica</i>	530	555–560	1,00
<i>Mammillaria sheldoni</i>	480, 545	560	0,7
<i>Echinocereus pentalophus</i>	475	550	Следы
<i>Turbincarpus lophophoroides</i>	–	565	18,0
<i>Gymnocalycium zegarrae</i>	–	525	нет
<i>Gymnocalycium castellanosii</i>	–	525	нет
<i>Epiphyllum hybridum</i>	520	470, 540–550	0,6

зом, его воздействие изучали через воздушную среду на расстоянии. Повторность каждого из вариантов пыльцы была девятикратной. Появление пыльцевой трубки наблюдали с помощью микроскопа “Fluoval” Karl Zeiss (Йена, Германия). Общее число зерен в пяти полях зрения при подсчетах проросших зерен составляло не менее 50. Повторность экспериментов была шестикратной. Спустя 2 ч после смачивания пыльцы питательной средой опытные варианты обрабатывали флуоресцирующими красителями этидиум бромидом или Hoechst-33342 фирмы “Sigma” (США) в оптимальной концентрации  $10^{-5}$  М. Этидиум бромид применяли для оценки сохранения барьерной функции плазмалеммы пыльцы, а Hoechst-33342 – для определения изменений состояния хроматина пыльцевого ядра [7]. Число светящихся (поврежденных) зерен при флуорохромировании этидиум бромидом (краситель связывается с нуклеиновыми кислотами) определяли аналогично индексу прорастания (см. выше) в свете флуоресценции в красной области спектра (610 нм). Общее число зерен в поле зрения подсчитывали при освещении обычным светом снизу. Проникающий в клетку флуоресцентный краситель Hoechst-33342 образует флуоресцентный комплекс преимущественно с аденин-тимидиновыми парами ДНК. Исследование связывания Hoechst-3332 с ДНК пыльцевых зерен проводили с помощью двухволнового микрофлуориметра ДМФ-2 (компьютерная модификация) при длинах волн 430–460 нм при увеличении 60-240 [12]. Анализировали обычно 3 области в каждом препарате: две крайние и одну в центре. В каждой области исследовали 100 и более пыльцевых зерен.

**Холинэстеразная активность.** Холинэстеразную активность пыльцы определяли биохимическим методом с использованием реактива Элмана и гистохимическим методом с применением красного аналога реактива Элмана, как описано в работе [9]. Микроэлектрофорез 10-минутного водного экстракта из 2 мг пыльцы проводили в пластинках 7%-ного полиакриламидного геля при 10 мА в течение 40 мин на приборе, разработанном в Институте биофизики АН СССР [13]. Окраску гелей на белок осуществляли Кумасси-250 (Sigma, США) в 7%-ной уксусной кислоте после предварительной фиксации 10%-ной трихлоруксусной кислотой или на холинэстеразную активность без предварительной фиксации с помощью красного аналога реактива Элмана после 30 мин экспозиции в  $10^{-3}$  М растворе ацетилтиохолина.

**Химические сигнализаторы и стимуляторы роста.** В качестве химических сигнализаторов испытывали монотерпены-регуляторы прорастания семян, подобно ранее найденным стимуляторам прорастания семян [14] и пыльцы биогенным ами-

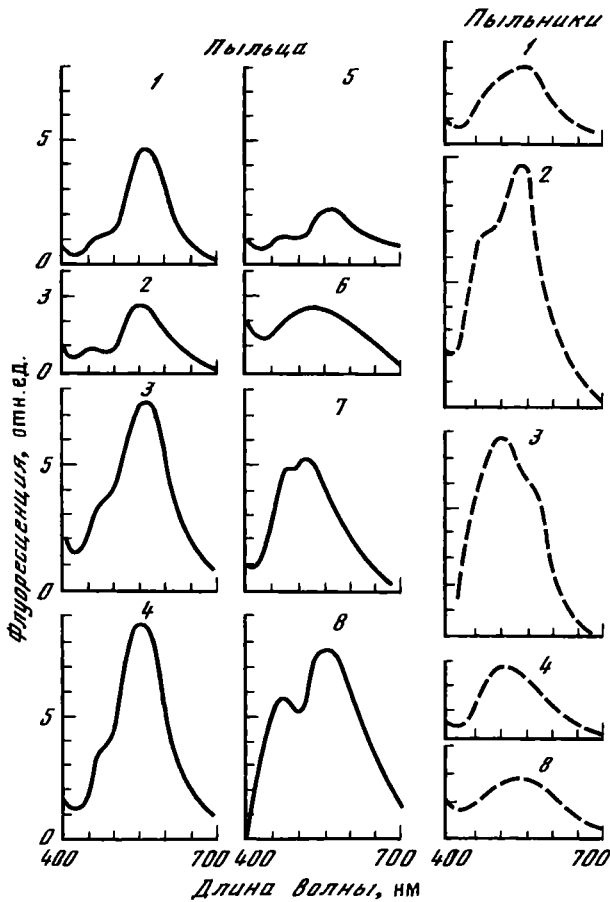


Рис. 1. Спектры флуоресценции intactных пыльников и пыльцы кактусов

1 – *Mammillaria dioica*, 2 – *M. sheldoni*, 3 – *Lobivia jajoiana*, 4 – *Echinocereus pentalophus*, 5 – *Turbincarpus lophophoroides*, 6 – *Gymnocalycium castellanosii*, 7 – *G. zegarra*, 8 – *Epiphyllum hybridum*

нам серотонину, дофамину и регуляторам системы цАМФ – стимулятору аденилатциклазы форскалин, ингибиторам фосфодиэстеразы изобутилметилксантину и теофиллину, стимулятору внутриклеточного синтеза цАМФ – дибутирил цАМФ [7]. Монотерпены линалоол, цитраль, цимол фирмы “Sigma” (США) в открытом сосуде объемом 0,2 мл помещали в чашку Петри рядом с предметным стеклом, где прорастивалась пыльца.

Мы провели исследование 1) автофлуоресценции intactной пыльцы, регистрируя ее спектры флуоресценции, что позволяет определить *in vivo* изменения в составе некоторых пигментов, 2) присутствия в пыльцевых зернах специфической (холинэстеразы) эстеразы, 3) состояния плазмалеммы и состояния ядра клеток с помощью флуоресцентных красителей, 4) природных стимуляторов прорастания пыльцы для определения ее жизненной потенции.

**Автофлуоресценция intactной пыльцы.** Как показали наши опыты (табл. 1, рис. 1), спектры флуоресценции intactной пыльцы и пыльников различных видов кактусов обнаруживают два типа основных максимумов в голубой (470–490 нм) и оранжевой (520–560 нм) областях. Известно, что флуоресценция в оранжевой области часто связывается с содержанием каротиноидов [5, 10]. Сравнение

Таблица 2

Холинэстеразная активность пыльцы различных видов кактусов  
( $M \text{ c}^{-1} \cdot \text{кг}^{-1}$  сырой массы),  $n = 3-4$ . Ошибка опыта 1-1,5%

Вид	Гистологическая окраска пыльцы аналогом реактива Элмана		Гидролиз ацетилтихолина ( $10^{-3}$ М)		
	без ингибитора	+ неостигмин $10^{-5}$ М	без ингибитора	+ физостигмин $10^{-5}$ М	+ неостигмин $10^{-5}$ М
Lobivia jajoiana	Синяя	Синяя	0,022	0,020 (5% инг)	0,020 (5% инг)
Mammillaria dioica	Красная	Красная	0,00106	0,00123 (0 инг)	0,0012 (0 инг)
Mammillaria sheldoni	"	"	0,000424	(0 инг)	(0 инг)
Echinocereus pentalophus	Сине-зеленая	Сине-зеленая	0,00704	0,000732 (0 инг)	0,000368 (48% инг)
Gymnocalycium zegarrae	Красная	Красная	0,0016	0,0016 (0 инг)	0,001418 (12% ингиб)
Gymnocalycium castellanosii	"	"	0,0016	0,00157 (2% инг)	0,001530 (4,5% инг)
Eriphyllum hybridum	Синяя	"	0,0112	0 (100% инг)	0 (100% инг)

положения максимумов в спектрах флуоресценции с содержанием этих пигментов (см. табл. 1) показало, что для Mammillaria dioica и Mammillaria sheldoni, а также Turbinicarpus lophophoroides и Eriphyllum hybridum существует определенная корреляция между этими параметрами. Если содержание каротиноидов значительно, то максимум 550-560 нм в спектре флуоресценции хорошо выражен. Максимумы 50-530 нм в отсутствие каротиноидов в образцах принадлежат, по-видимому, фенолам [10]. По спектрам флуоресценции, таким образом, можно судить о составе пигментов, не выделяя экстракты, что требует большого количества материала для анализа, а также это не всегда удобно, когда имеется единственный цветущий экземпляр растения. Более того, анализ спектров флуоресценции интактной пыльцы дает возможность оценить зрелость пыльцы, так как известно, что многие каротиноиды накапливаются в значительных количествах именно при готовности пыльцы к оплодотворению [5].

**Холинэстеразная активность пыльцы.** Оценка присутствия холинэстеразы в различных образцах пыльцы была проведена гистохимическим и биохимическим методами, чтобы выявить возможность прижизненного окрашивания интактной пыльцы для тестирования этого фермента (табл. 2). Из исследованных образцов только у пыльцы кактусов Echinocereus pentalophus и Eriphyllum обнаружено изменение красной окраски аналога реактива Элмана на синюю (что указывает на гидролиз ацетилтихолина). Но синяя окраска не появляется, если предварительно пыльца обработана ингибиторами холинэстераз физостигмином и неостигмином, что доказывает присутствие именно холинэстеразы. У других видов кактусов практически нет холинэстеразной активности, что подтверждается биохимическим методом по скорости гидролиза ацетилтихолина (см. табл. 2). На рис. 2, А хорошо видно синее (темное) окрашивание пыльцы Hippeastrum hybridum и Eriphyllum hybridum на внешней оболочке пыльцевого зерна – экзине, а для второго вида и в капле секрета. Параллельно с гистохимическим окрашиванием для пыльцы

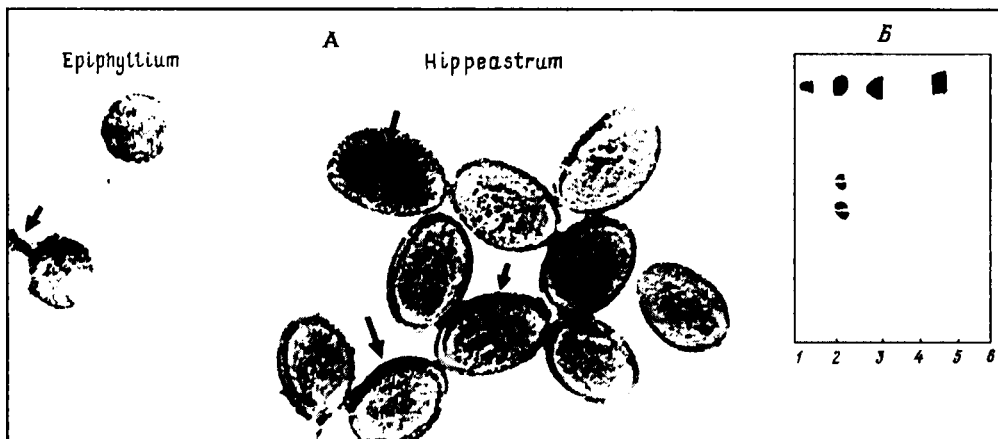


Рис. 2. Холинэстеразная активность пыльцы

А – гистохимическое окрашивание на холинэстеразу (отмечено стрелками) с помощью красного аналога реактива Эллмана пыльцы *Epiphyllum hybridum* и *Hippeastrum hybridum*, Б – микроэлектрофорез белков из водного экстракта пыльцы *Hippeastrum hybridum*

1, 3, 4 – маркер белки ацетилхолинэстеразы из животного *Electrophorus electricus*; 2, 5, 6 – экстракты из пыльцы; 1–2 – гели, окрашенные Кумасси, остальные гели окрашивали аналогом реактива Эллмана, 3 и 5 без ингибитора холинэстераз прозерина или 4 и 6 – после предварительной обработки прозеринном  $10^{-5}$  М в течение 30 мин

*Hippeastrum hybridum* был проведен микроэлектрофорез белкового экстракта, вымываемого 10 мл воды из 2 мг пыльцевых зерен экстрагированием в течение 10 мин (рис. 2.Б). Отсутствие в геле синей окраски на холинэстеразу красным аналогом реактива Эллмана после предварительной обработки ингибитором прозеринном (неостигмином) указывает на полосу белка с холинэстеразной активностью.

Таким образом, присутствие фермента холинэстеразы, участвующего во взаимодействии пыльца–пестик и связанного с мужской стерильностью [9, 15], вполне возможно определять в микропробах интактной пыльцы без экстракции фермента.

**Оценка проницаемости плазмалеммы с этидиум бромидом.** Оценка состояния барьерной функции плазмалеммы пыльцы гиппеаструма разных сроков хранения после сбора использованием этидиум бромидом была основана на том, что этот флуорохром за время анализа не проникает в неповрежденные пыльцевые зерна *Hippeastrum hybridum* и не окрашивает их в контроле [7]. Индекс свечения пыльцевых зерен гиппеаструма, флуорохромированных этидиум бромидом, измерялся на пыльце гиппеаструма разного периода хранения от 3 лет до свежесобранной пыльцы (рис. 3). Краситель окрашивает пыльцевые зерна лишь в случае их 2–3-летнего хранения (до 100% от контроля у 2–3-годичной пыльцы) и повреждения, что указывает повреждение стареющих клеток, что коррелирует с их способностью к прорастанию. Таким образом, нарушение прорастания пыльцы при старении связано с нарушением барьерной функции плазмалеммы. Это свойство может быть использовано при оценке жизнеспособности хранящейся пыльцы.

**Оценка состояния ядра с Hoechst-33342.** По флуоресценции красителя Hoechst-33342 можно оценить состояние ядра (а именно ДНК) у интактной пыльцы, чтобы выяснить ее способность к образованию пыльцевой трубки [7]. Флуоресценция развивающихся зерен пыльцы *Hippeastrum hybridum*, окрашенных Hoechst-33342, показана на рис. 4, где отслеживалось одновременно и развитие пыльцевой трубки. Уже через первые 15 мин после смачивания пыльцы питательной средой вдвое увеличивается интенсивность свечения комплекса краситель-ДНК, что, по-видимому, объясняется делением ядра пыльцевой клетки и

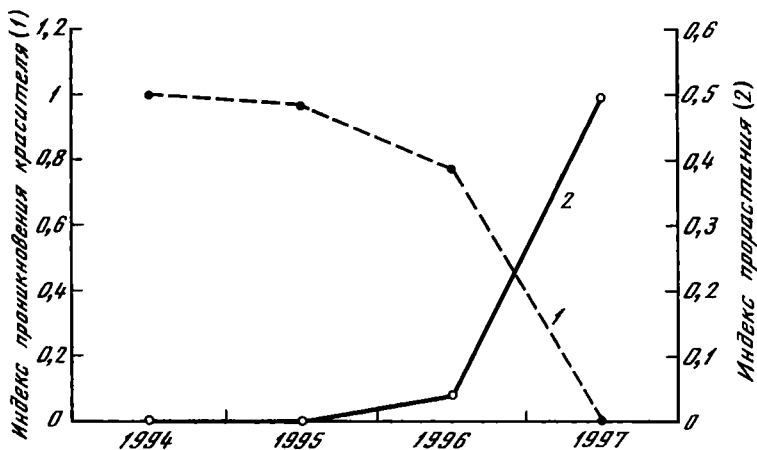


Рис. 3. Зависимость проникновения этидиума бромида в пыльцу *Hippeastrum hybridum* и ее способность к прорастанию в зависимости от времени сбора и хранения

1 – индекс проникновения этидиума бромида, 2 – индекс прорастания пыльцевых зерен

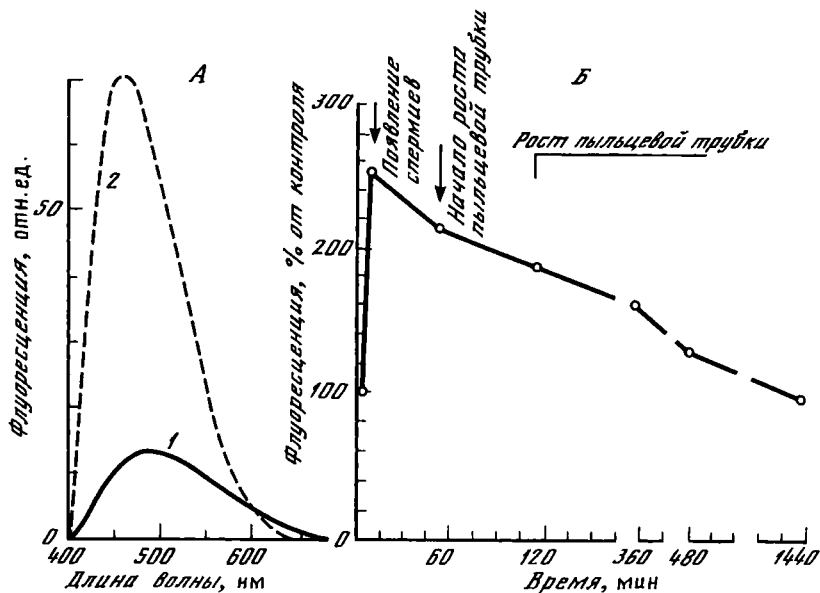


Рис. 4. Флуоресценция красителя Hoescht-33342 с пыльцой *Hippeastrum hybridum*

А – спектры флуоресценции интактной пыльцы; 1 – без красителя, 2 – с красителем. Б – динамика изменения свечения красителя при прорастании пыльцы

появлением спермиев, как у всех *Amaryllidaceae*. Затем по мере образования пыльцевой трубки это свечение медленно снижается в течение нескольких часов, достигая исходного уровня только после 24 ч развития. Анализ пыльцевых зерен *Hippeastrum hybridum* с использованием Hoescht-33342 (после 2 ч развития) показал активацию белоксинтезирующей системы в этот период. Таким образом, микропробы пыльцы вполне пригодны для экспресс-анализа с помощью



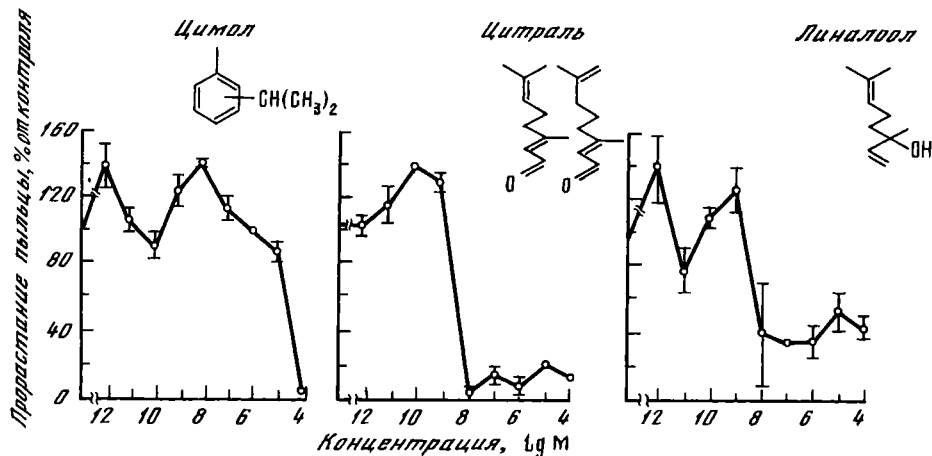


Рис. 5. Влияние летучих монотерпенов на прорастание пыльцы *Hippeastrum hybridum*

Hoechst-33342 (жизнеспособности пыльцы по состоянию его ядра уже через 15 мин после смачивания водой, когда уже можно наблюдать деление ядра, что является начальным этапом прорастания).

**Применение стимуляторов прорастания пыльцы.** Гидрофильные регуляторы роста серотонин и дофамин, а также стимуляторы системы цАМФ вызывали стимуляцию прорастания пыльцевых зерен по сравнению с контролем, что видно по возрастному индексу прорастания [7]. Серотонин и дофамин в концентрации  $10^{-5}$  М сильнее всего стимулировали прорастание пыльцевых трубок, особенно в тех случаях, когда контроль низок. Таким образом их применяют как стимуляторы, когда очень мало жизнеспособных пыльцевых зерен. Нам представлялось возможным сделать это же и с применением летучих веществ. Тем более, что имеются преимущества перед серотонином и дофамином, которые добавляют непосредственно в жидкую питательную среду для прорастания пыльцы. Возможно менее резкое вмешательство, а именно применение летучих соединений, которые действуют лишь через воздушную среду. Летучие монотерпены были изучены на прорастание пыльцы (рис. 5). Линалоол стимулировал процесс на 15–20% при концентрациях  $10^{-12}$ – $10^{-9}$  М. В более высоких концентрациях он угнетал прорастание на 30–40%. Цимол показал две концентрационные точки стимуляции  $10^{-12}$  и  $10^{-8}$  М и сильное ингибирование при более высоких концентрациях, вплоть до блокирования при  $10^{-4}$  М. В концентрациях  $10^{-11}$ – $10^{-9}$  М цитраль на 25–35% стимулировал прорастание пыльцы и резкое угнетение процесса наблюдалось в более высоких концентрациях. Следовательно монотерпены, найденные в составе цветочных запахов, в низких концентрациях могут использоваться как стимуляторы прорастания пыльцы оранжевых растений.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Микроскопический анализ пыльцы, ее ферментов и жизнеспособности у единичных или редко цветущих экземпляров оранжевых растений, например различных видов кактусов и амариллиевых, может быть осуществлен с применением микроспектрофлуориметрии и гистохимических методов. Это позволяет использовать небольшие количества микроспор (не более 0,5 мг) для регистрации спектров флуоресценции интактной пыльцы (без и в присутствии красителей), чтобы оце-

нить в ней содержание каротиноидов, степень созревания пыльцевых зерен, фертильность, активность некоторых ферментов, жизнеспособность пыльцы в целом. Для стимуляции прорастания пыльцы и повышения ее потенции возможно применение летучих стимуляторов – монотерпенов.

Работа поддержана грантом Российского фонда фундаментальных исследований № 96-04-48091.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Тропические и субтропические растения. М.: Наука, 1976. 156 с.
2. *Roshchina V.V., Melnikova E.V.* Spectral analysis of intact secretory cells and excretions of plants // *Allelopathy J.* 1995. Vol. 2. N 2. P. 179–188.
3. *Roshchina V.V., Melnikova E.V.* Microspectrofluorimetry: A new technique to study pollen allelopathy // *Ibid.* 1996. Vol. 3, N 1. P. 51–58.
4. *Рощина В.В., Мельникова Е.В., Ковалева Л.В.* Автофлуоресценция в системе пыльца–пестик у *Hirpeastrum hybridum* // Докл. РАН. 1996. Т. 349, № 1. С. 118–120.
5. *Рощина В.В., Мельникова Е.В., Ковалева Л.В.* Изменения флуоресценции в процессе развития мужского гаметофита // Физиология растений. 1997. Т. 44, № 1. С. 45–53.
6. *Рощина В.В., Мельникова Е.В., Спиридонов Н.А., Ковалева Л.В.* Азулены – синие пигменты пыльцы // Докл. РАН. 1995. Т. 340, № 1. С. 93–96.
7. *Рощина В.В., Попов В.И., Новоселов В.И., Мельникова Е.В., Гордон Р.Я., Пешенко И.В., Фесенко Е.Е.* Трансдукция хемосигнала у пыльцы // Цитология. 1998. Т. 40, № 11. С. 964–971.
8. *Мельникова Е.В., Рощина В.В., Карнаухов В.Н.* Микроспектрофлуориметрия интактной пыльцы растений // Биофизика. 1997. Т. 42, № 1. С. 226–233.
9. *Рощина В.В., Мельникова Е.В., Ковалева Л.В., Спиридонов Н.А.* Холинэстераза в пыльцевых зернах растений // Докл. РАН. 1994. Т. 337, № 3. С. 424–427.
10. *Roshchina V.V., Melnikova E.V., Mit'kovskaya L.I., Karnaukhov V.N.* Microspectrofluorimetry for the study of intact plant secretory cells // Журн. общ. биологии. 1998. Т. 59, № 4. С. 400–423.
11. *Карнаухов В.Н.* Люминесцентный спектральный анализ клетки. М.: Наука, 1978. 210 с.
12. *Карнаухов В.Н., Яшин В.А., Казанцев А.П., Карнаухова Н.А., Кулаков В.И.* Двухволновой микрофлуорометр-фотометр на базе стандартных блоков и узлов // Цитология. 1987. Т. 29, № 1. С. 113–119.
13. *Ларин В.Т., Санталов Б.Ф., Хохлов А.М.* Устройство для электрофореза микроколичеств белков. А. с. 1029064 СССР // Бюл. изобрет. 1983. № 26. С. 144.
14. *Рощина В.В.* Действие нейромедиаторов на прорастание семян // Биол. науки. 1992. № 9. С. 124–129.
15. *Kovaleva L.V., Roshchina V.V.* Does cholinesterase participates in the intercellular interactions pollen-pistil systems? // *Biol. Plant.* 1997. Vol. 39, N 2. P. 207–213.

Институт биофизики клетки РАН, Пушкино  
Главный ботанический сад РАН, Москва

Поступила в редакцию 6.10.1999 г.

## SUMMARY

*Roschina V.V., Golovkin B.N., Melnikova E.V., Novoselov V.I., Gordon R.Ya.* **Greenhouse plant pollen microanalysis**

Pollen microanalysis, enzymes and viability were studied in single plant specimen or rare flowering plants (various species of Cactaceae and Amarillidaceae) on the basis of microspectral fluorometry and histochemical methods. These approaches provided an opportunity to use small quantity of intact pollen (not more than 0,5 mg) and to determine the content of carotenoids, maturity of pollen grains, fertility, activity of some enzymes. The monoterpenes were found to stimulate pollen germination and potency. The research has been supported by the Russian Fund of fundamental investigations (grant N 96-04-48091).

# **СВЯЗЬ ПРОДУКТИВНОСТИ РАСТЕНИЯ И ЕЕ КОМПОНЕНТОВ У СОРТОВ ЯРОВЫХ 42-ХРОМОСОМНЫХ ПШЕНИЧНО-ПЫРЕЙНЫХ ГИБРИДОВ И МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ С РАЗНОЙ СТАБИЛЬНОСТЬЮ УРОЖАЯ**

*Л.И. Королева, А.М. Дзюба*

В связи с возрастающей ролью селекции в стабилизации урожая возникает необходимость изучения ее механизмов. Стабильность урожая может быть связана с широкой изменчивостью некоторых морфологических и физиологических признаков [1]. Более того, не только стабильные и нестабильные, но и стабильные по урожаю сорта различаются между собой типами варьирования количественных признаков – компонентов урожая [2].

Не менее вероятно, что между стабильными и нестабильными сортами существуют и различия по сопряженности данных компонентов.

Для установления характера этой сопряженности нами были рассчитаны коэффициенты корреляции между продуктивностью растения (масса зерна с 1 растения) и следующими показателями: масса зерна с 1 колоса, масса 100 зерен, число зерен с 1 колоса и число зерен с 1 растения. Коэффициенты корреляции между указанными признаками вычисляли для каждого сорта отдельно ( $n = 30$ ).

Материалом для исследований послужили 7 сортов яровых 42-хромосомных пшенично-пырейных гибридов (ППГ) и пшеницы со статистически равным урожаем, но разной его стабильностью. Методика проведения опыта и ранжирования сортов по стабильности урожая подробно приведена в предыдущих публикациях [2, 3]. К стабильным сортам отнесены ППГ 2714, Скала, ППГ 2430, ППГ 2727, ППГ 910, к нестабильным – Ботаническая 2 и ППГ 15. Здесь и далее в таблицах они расположены в порядке, соответствующем убыванию стабильности урожая.

У всех сортов, независимо от их стабильности, отмечены положительные связи продуктивности растения с ее компонентами (табл. 1). Связи эти различны по степени тесноты. Наиболее тесно с продуктивностью растения сопряжено число зерен с 1 растения. Несколько слабее корреляция с числом зерен в колосе. Установлены отсутствие или средняя по силе связь продуктивности растения с массой 100 зерен. Связь продуктивности растения с массой зерна в 1 колосе либо слабее, чем с числом зерен с 1 растения, либо приблизительно равна ей. В первом случае это характерно для стабильных сортов Скалы и ППГ 910, во втором – для нестабильных Ботанической 2 и ППГ 15. У других стабильных сортов (ППГ 2714 и ППГ 2727) в целом наблюдается тенденция к меньшей сопряженности продуктивности растения с массой зерна с 1 колоса, чем с числом зерен с 1 растения.

При сравнении сортов друг с другом установлено, что у самого нестабильного по урожаю сорта ППГ 15 существует более тесная корреляция всех компонентов с продуктивностью растения, чем у остальных сортов набора. У нестабильного сорта Ботаническая 2 обнаружена тенденция к усилению относительно большинства стабильных сортов связи продуктивности растения с массой зерна в колосе, массой 100 зерен, числом зерен в колосе, но к ослаблению – с числом зерен с 1 растения.

Стабильные сорта также различаются между собой по степени тесноты связей и их постоянства. У ППГ 2714 величина коэффициентов корреляции по сравнению с другими сортами может изменяться в разные годы от минимальных до максимальных (с массой зерна с колоса, числом зерен с колоса и 1 растения) или от средних до максимальных (с массой 100 зерен), о нем свидетельствуют ранги сортов. При этом

Таблица 1

Корреляция между продуктивностью растения и ее компонентами у сортов яровой пшеницы и 42-хромосомных пшенично-пырейных гибридов (1991–1993 гг.)

Сорт	Коэффициенты корреляции между признаками					
	масса зерна с 1 раст. – масса зерна с 1 кол.			масса зерна с 1 раст. – масса 100 зерен		
	1991 г.	1992 г.	1993 г.	1991 г.	1992 г.	1993 г.
ППГ 2714	<u>0,99</u> 1	<u>0,71</u> 7	<u>0,83</u> 7	<u>0,39</u> 3–4	<u>0,22</u> 5	<u>0,49</u> 1
Скала	<u>0,69</u> 6	<u>0,86</u> 4	<u>0,84</u> 6	<u>0,36</u> 5	<u>0,51</u> 2	<u>0,33</u> 7
ППГ 2430	<u>0,90</u> 4	<u>0,80</u> 6	<u>0,86</u> 5	<u>0,32</u> 6–7	<u>-0,05</u> 7	<u>0,45</u> 2–3
ППГ 2727	<u>0,93</u> 3	<u>0,84</u> 5	<u>0,88</u> 3–4	<u>0,67</u> 1–2	<u>0,48</u> 3	<u>0,39</u> 5
ППГ 910	<u>0,62</u> 7	<u>0,88</u> 3	<u>0,94</u> 1	<u>0,32</u> 6–7	<u>0,02</u> 6	<u>0,37</u> 6
Ботаничес- кая 2	<u>0,83</u> 5	<u>0,98</u> 2	<u>0,89</u> 2	<u>0,39</u> 3–4	<u>0,42</u> 4	<u>0,45</u> 2–3
ППГ 15	<u>0,97</u> 2	<u>1,00</u> 1	<u>0,88</u> 3–4	<u>0,67</u> 1–2	<u>0,57</u> 1	<u>0,41</u> 4

Сорт	Коэффициенты корреляции между признаками					
	масса зерна с 1 раст. – число зерен с 1 колоса			масса зерна с 1 раст. – число зерен с 1 раст.		
	1991 г.	1992 г.	1993 г.	1991 г.	1992 г.	1993 г.
ППГ 2714	<u>0,79</u> 2	<u>0,82</u> 6–7	<u>0,67</u> 7	<u>0,93</u> 2	<u>0,93</u> 5–6	<u>0,98</u> 1
Скала	<u>0,49</u> 6	<u>0,82</u> 6–7	<u>0,79</u> 6	<u>0,86</u> 5	<u>0,95</u> 4	<u>0,95</u> 4–5
ППГ 2430	<u>0,77</u> 3	<u>0,84</u> 3–4	<u>0,82</u> 5	<u>0,89</u> 3	<u>0,93</u> 5–6	<u>0,78</u> 7
ППГ 2727	<u>0,66</u> 4	<u>0,83</u> 5	<u>0,84</u> 3–4	<u>0,78</u> 7	<u>0,97</u> 1–2	<u>0,97</u> 2–3
ППГ 910	<u>0,53</u> 5	<u>0,84</u> 3–4	<u>0,89</u> 1	<u>0,88</u> 4	<u>0,97</u> 1–2	<u>0,97</u> 2–3
Ботаничес- кая 2	<u>0,39</u> 7	<u>0,91</u> 2	<u>0,85</u> 2	<u>0,82</u> 6	<u>0,91</u> 7	<u>0,87</u> 6
ППГ 15	<u>0,99</u> 1	<u>0,96</u> 1	<u>0,84</u> 3–4	<u>0,96</u> 1	<u>0,96</u> 3	<u>0,95</u> 4–5

Примечание. В знаменателе – ранг сорта по величине коэффициента корреляции. При  $P_{05}$   $r = 0,36$ ; при  $P_{01}$   $r = 0,46$ ; при  $P_{001}$   $r = 0,56$ ./

корреляция остается тесной, исключая связь с массой 100 зерен, и постоянной по годам – с числом зерен с 1 растения.

Сорт Скала стремится к среднему положению в ряду сравниваемых сортов набора по степени тесноты корреляции продуктивности растения с числом зерен с 1 растения, либо к нижнему – с числом зерен в колосе, либо меняет места от среднего до нижнего (с массой зерна в колосе) и даже от верхнего до нижнего (с массой 100 зерен).

Происходит смена рангов (мест) и у других стабильных сортов набора, что можно проследить по расположению сортов в табл. 2. Так, ППГ 2430 стремится занять места в средней и нижней частях таблицы по всем коррелируемым парам признаков. ППГ 2727 также находится в середине таблицы по оценке корреляций продук-

Таблица 2

*Положение сорта в ряду сравниваемых по величине коэффициента корреляции сортов яровых ППГ и пшеницы с разной стабильностью урожая*

Место сорта, определяемое величиной коэффициента корреляции между коррелируемыми парами признаков					
масса зерна с 1 раст. – масса зерна с 1 кол.			масса зерна с 1 раст. – масса 100 зерен		
1991 г.	1992 г.	1993 г.	1991 г.	1992 г.	1993 г.
ППГ 2714	ППГ 15	ППГ 910	ППГ 15 ППГ 2727	ППГ 15	ППГ 2714
ППГ 15	Бот. 2	Бот. 2	ППГ 15 ППГ 2727	Скала	ППГ 2430 Бот. 2
ППГ 2727	ППГ 910	ППГ 15 ППГ 2727	Бот. 2 ППГ 2714	ППГ 2727	ППГ 2430 Бот. 2
ППГ 2430	Скала	ППГ 15 ППГ 2727	Бот. 2 ППГ 2714	Бот. 2	ППГ 15
Ботаническая 2	ППГ 2727	ППГ 2430	Скала	ППГ 2714	ППГ 2727
Скала	ППГ 2430	Скала	ППГ 2430 ППГ 910	ППГ 910	ППГ 910
ППГ 910	ППГ 2714	ППГ 2714	ППГ 2430 ППГ 910	ППГ 2430	Скала

тивности растения с массой зерна в колосе, массой 100 зерен и числом зерен в колосе, но меняет ранги от минимального до максимального по оценке связи с числом зерен в колосе. ППГ 910 занимает верхнюю и среднюю части по оценке сопряженности с числом зерен в колосе и растении, нижнюю – с массой 100 зерен и меняет места от верхнего до нижнего – с массой зерна в колосе.

Таким образом, по результатам исследований установлено, что для нестабильных сортов характерна или более тесная, чем у стабильных, корреляция продуктивности растения со всеми изученными ее компонентами (ППГ 15), или тенденция к ее усилению с рядом компонентов (Ботаническая 2).

Для стабильных сортов более присущи перемена рангов или стремление к среднему и даже нижнему положению внутри изученного набора сортов по оценке величины коэффициентов корреляции.

На основании изложенного выше можно заключить, что высокая стабильность урожая обусловлена разными типами сортоспецифичности изученных связей. Для первого типа характерно сохранение всех изученных связей на уровне средних или низких относительно других сортов набора (ППГ 2430). Для второго – сохранение отдельных связей на уровне относительно средних или даже слабых по тесноте при изменении других, в зависимости от условий, от относительно слабых до относительно сильных (Скала, ППГ 2727). Для третьего – устойчивость отдельных связей на уровне относительно слабых, средних, сильных при изменении других от относительно слабых до относительно сильных в зависимости от условий (ППГ 910). Для четвертого – изменение всех изученных связей под влиянием условий от наиболее слабых до наиболее тесных (ППГ 2714) по сравнению с другими сортами.

Поскольку четвертый тип характерен для самого стабильного и урожайного сорта в наборе (ППГ 2714), то, вероятно, именно он наиболее эффективен для реализации высокого и стабильного урожая.

Место сорта, определяемое величиной коэффициента корреляции между коррелируемыми парами признаков

масса зерна с 1 раст. – число зерен с 1 кол.			масса зерна с 1 раст. – число зерен с 1 раст.		
1991 г.	1992 г.	1993 г.	1991 г.	1992 г.	1993 г.
ППГ 15	ППГ 15	ППГ 910	ППГ 15	ППГ 910 ППГ 2727	ППГ 2714
ППГ 2714	Бот. 2	Бот. 2	ППГ 2714	ППГ 910 ППГ 2727	ППГ 2727 ППГ 910
ППГ 2430	ППГ 2430 ППГ 910	ППГ 15 ППГ 2727	ППГ 2430	ППГ 15	ППГ 2727 ППГ 910
ППГ 2727	ППГ 2430 ППГ 910	ППГ 15 ППГ 2727	ППГ 910	Скала	ППГ 15 Скала
ППГ 910	ППГ 2727	ППГ 2430	Скала	ППГ 2714 ППГ 2430	ППГ 15 Скала
Скала	ППГ 2714 Скала	Скала	Бот. 2	ППГ 2714 ППГ 2430	Бот. 2
Бот. 2	ППГ 2714 Скала	ППГ 2714	ППГ 2727	Бот. 2	ППГ 2430

Если рассматривать сорт как систему, то на основании изложенного выше можно предположить, что по мере повышения уровня стабильности урожая эта система из жесткой должна становиться все более гибкой, чутко реагирующей изменением различных связей на меняющиеся условия среды.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Кильчевский А.А., Хотылева Л.В. Генотип и среда в селекции растений. Минск: Наука и техника, 1989. 191 с.
2. Королева Л.И., Дзюба А.М. Варьирование компонентов урожая у сортов яровых 42-хромосомных пшенично-пырейных гибридов и мягкой пшеницы // Бюл. Гл. ботан. сада. 2000. Вып. 179. С. 144–150.
3. Королева Л.И., Дзюба А.М. Сравнительная характеристика сортов яровых 42-хромосомных пшенично-пырейных гибридов и мягкой пшеницы с различной стабильностью урожая // Там же. 1999. Вып. 177. С. 142–147.

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

Поступила в редакцию  
10.08.1999 г.

#### SUMMARY

**Koroleva L.I., Dzyuba A.M. Relationship between plant productivity and its components in sorts of spring corn 42-chromosomes wheat-couch-grass hybrids and in sorts of soft wheat with various yield stability**

The intrasort correlation between plant productivity and its components (weight of grains per ear, weight of 100 grains, number of grains per ear and per plant) were studied in 7 sorts of spring corn 42-chromosomes wheat-couch-grass hybrids and soft wheat. A positive closed relationship was found between the plant productivity and all studied components, except the weight of 100 grains. The relationship was significant in all studied sorts irrespective of yield stability.

# ЦВЕТОВОДСТВО, ОЗЕЛЕНЕНИЕ

УДК 635.974.426.: 582.623.2 (470.51/54)

## ГИБРИДНЫЕ ИВЫ В ДЕКОРАТИВНОМ САДОВОДСТВЕ НА СРЕДНЕМ УРАЛЕ

*И.В. Беляева, В.И. Шабурова, А.А. Дьяченко*

В настоящее время использование быстрорастущих декоративных форм древесных растений в озеленении крупных промышленных городов весьма актуально. В результате многолетних селекционных работ с ивами в ботаническом саду УрО РАН получен ряд гибридных культиваров, нашедших широкое применение в декоративном садоводстве на Среднем Урале и за его пределами. Гибридные комбинации, из которых были отобраны декоративные культивары, следующие:

1) *Salix blanda* Anderss. (Дендропарк "Веселые Боковеньки", Кировоградская область, Украина) и *S. alba*. (с. Крылово, Свердловская область). Отобраны культивары: 'Валентина Терешкова', 'Фантазия';

### *Основные биологические характеристики гибридных ив*

Название гибрида	Параметры				
	Пол растения	Высота, м	Форма кроны	Плотность кроны	Цвет побегов
Шверина Улучшенная	Женский	15	Узкопирамидальная	Ажурная	Желтовато-бурый
Рекорд	"	18	Раскидистая	Средняя	Оливково-зеленый
Свердловская Блестящая	Мужской	16	"	Густая	Желтовато-бурый
Свердловская Блестящая-1	"	2,5	Овальная	Средняя	Красновато-бурый
Уралочка	Женский	10	Раскидистая	"	Светло-бурый
Валентина Терешкова	"	7	Раскидистоповислая	Ажурная	"
Фантазия	Мужской и женский	9	Раскидистая	"	Желтовато-бурый
Свердловская Извилистая-2	Мужской	12	Узкопирамидальная	Средняя	Красно-бурый
Свердловская Извилистая-3	Мужской и женский	5	Широкопирамидальная	"	"

\* В числителе – верхняя сторона листа; в знаменателе – нижняя.

2) *S. babylonica* var. *tortuosa* (г. Киев, Украина) и *S. pentandra* L. (Свердловская область). Отобран культивар 'Свердловская Извилистая 2';

3) *S. babylonica* var. *tortuosa* (г. Киев, Украина) и *S. pentandra* L. (Свердловская область). Отобран культивар 'Свердловская Извилистая 3';

4) *S. pentandra* (Свердловская область) и *S. fragilis* L. (Латвия). Отобран культивар 'Свердловская блестящая';

5) *S. pentandra* (Свердловская область) и *S. triandra* L. (Свердловская область). Отобран культивар 'Свердловская Блестящая 1';

6) *S. schwerinii* E. Wolf. (Амурская область, пос. Норск) опылена смесью пыльцы *S. schwerinii* и *S. undesis* Trautv and C.A. Mey. (ГБС РАН, г. Москва). Отобран культивар 'Шверина Улучшенная';

7) *S. schwerinii* (Амурская область, пос. Норск) и *S. dasyclados* Wimm. (Тюменская область, г. Тобольск). Отобран культивар 'Рекорд';

8) *S. pierotii* Miq. (ГБС РАН, Москва) и *S. schwerinii* (Амурская область, пос. Норск). Отобран культивар 'Уралочка'.

Все описываемые в данной работе ивы одноствольные или многоствольные деревья высотой от 2,5 до 18 м. По форме кроны и другим декоративным качествам их можно разделить на две группы.

К первой группе мы отнесли ивы, имеющие пирамидальную крону. Это культивары 'Шверина Улучшенная', 'Свердловская Извилистая 2' и 'Свердловская Извилистая 3'. Биологические характеристики гибридных ив приведены в таблице и на рис. 1–3, сведения о типах даны в текстовой части соответственно с "Международным кодексом номенклатуры культурных растений" [1].

Ива 'Шверина Улучшенная' сочетает пирамидальность ажурной кроны с длинными узкими листьями, создающими иллюзию повислых побегов и отличается от родительских видов промежуточными значениями признаков.

Параметры

Степень опущения побегов	Число пар железок у основания черешка листа	Степень опущения листьев	Цвет листьев	Укореняемость черенков, %	Степень поражения вредителями и болезнями
–	–	<u>Слабая*</u> Умеренная	<u>Зеленый*</u> Сизоватый	100	Слабая
Слабая	–	<u>Слабая</u> Умеренная	<u>Светло-зеленый</u> Сизоватый	100	Умеренная
–	1–2	<u>–</u>	<u>Темно-зеленый</u> Сизоватый	100	Слабая
–	1	<u>–</u>	<u>Зеленый</u> Сизоватый	100	"
–	1–2	<u>–</u>	<u>Темно-зеленый</u> Сизоватый	100	Умеренная
–	1	<u>–</u> Слабая	<u>Светло-зеленый</u> Сизоватый	20	Слабая
Слабая	1	<u>–</u>	"	70	Умеренная
–	1	<u>Слабая</u> Слабая	"	100	Слабая
–	–	<u>–</u>	"	100	Умеренная



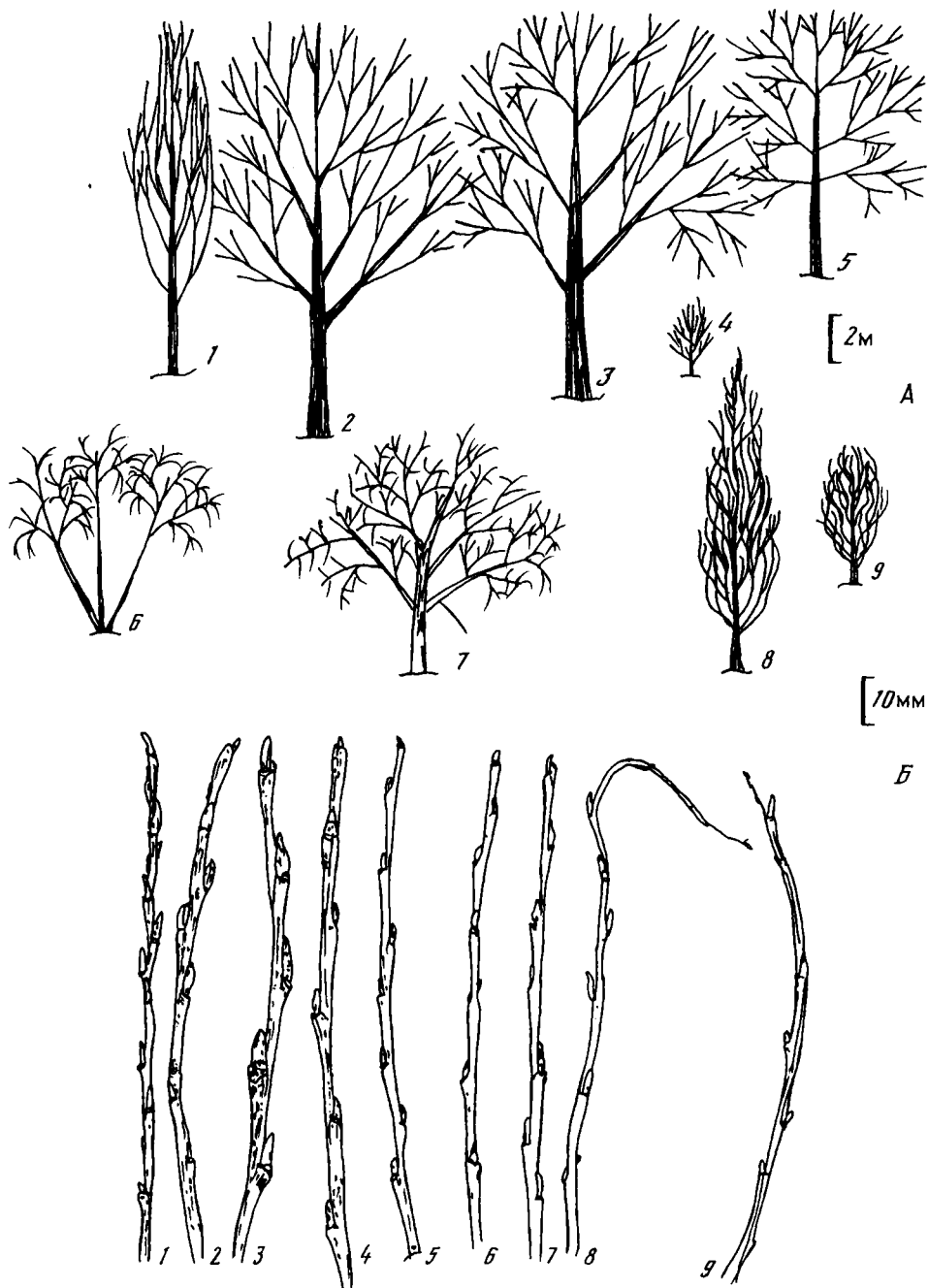


Рис. 1. Силуэты (А) гибридных древовидных ив и их однолетние побеги (Б)

1 – Шверина Улучшенная, 2 – Рекорд, 3 – Свердловская Блестящая, 4 – Свердловская Блестящая-1, 5 – Уралочка, 6 – Валентина Терешкова, 7 – Фантазия, 8 – Свердловская Извилистая-2, 9 – Свердловская Извилистая-3



Рис. 2. Листья (А), прилистники (Б) и прицветные чешуи и цветки (В) гибридных ив  
Условные обозначения те же, что на рис. 1

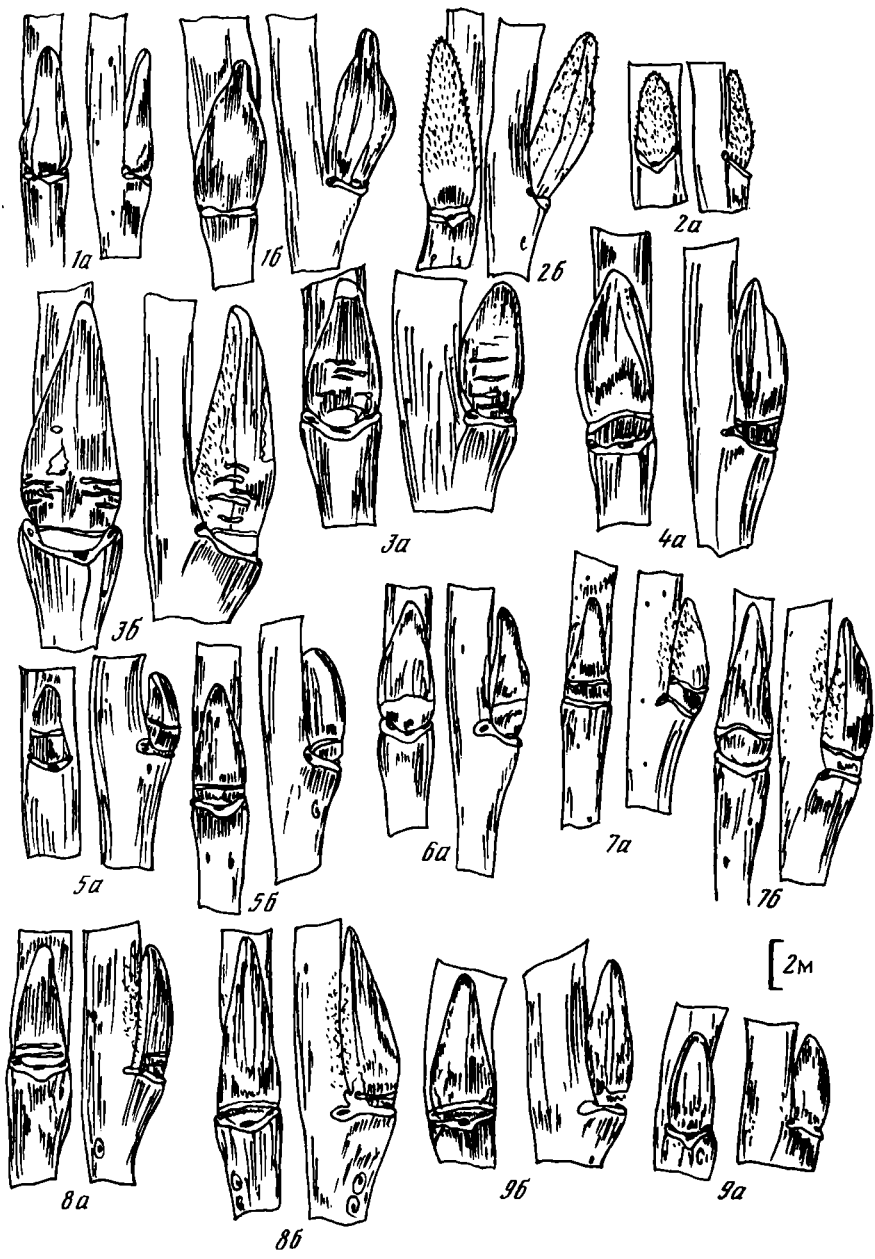


Рис. 3. Вегетативные (А) и генеративные почки (Б) гибридных ив  
 Условные обозначения те же, что и на рис. 1

Тип: “*Salix [schwerinii × (schwerinii + udensis)] = S. × ‘Schwerina Ulutschennaja’* V. Schaburov et I. Beljaeva, г. Екатеринбург, Ботанический сад УрО РАН, в культуре: участок систематики, инвентарный номер 763. Выращен из черенков, взятых с маточного семенного экземпляра, полученного в результате межвидовой гибридизации, проведенной В.И. Шабуровым в 1963 г. на срезанных ветвях. Женское растение. Цветет ежегодно и образует семена. Собрано 16.09.97 И.И. Беляевой. Тип в Гербарии ГБС РАН (МНА), паратипы (paratypi): г. Екатеринбург, Ботанический сад УрО РАН. Собрано 13.03.97, 21.04.97, 29.04.97 И.В. Беляевой” (МНА, iso-SVER).

Ива ‘Свердловская Извилистая 2’ сочетает пирамидальность кроны с извилистостью побегов и листьев, отличается от обоих родительских видов узкопирамидальной кроной, а от *S. alba* – извилистостью побегов и листьев.

Тип: “*Salix babylonica var. tortuosa × S. alba var. reticulata = S. × ‘Sverdlovskaja Isvilistaja 2’* V. Schaburov et I. Beljaeva, г. Екатеринбург, Ботанический сад УрО РАН, в культуре: участок систематики, инвентарный номер 276Ю. Выращен из черенков, взятых с маточного семенного экземпляра, полученного в результате межвидовой гибридизации, проведенной В.И. Шабуровым в 1976 г. на срезанных ветвях. Мужское растение. Собрано 17.08.98 И.В. Беляевой” Тип в Гербарии ГБС РАН (МНА) б паратипы (paratypi): “г. Екатеринбург, Ботанический сад УрО РАН. Собрано 15.05.97 И.В. Беляевой” (МНА, iso-SVER).

Ива ‘Свердловская Извилистая 3’ от обоих родительских видов отличается широкопирамидальной кроной и наличием андрогинных сережек, от *S. pentandra* отличается извилистыми побегами и листьями.

Тип: “*Salix babylonica var. tortuosa × S. pentandra = S. × ‘Sverdlovskaja Isvilistaja 3’* V. Schaburov et Beljaeva, г. Екатеринбург, Ботанический сад УрО РАН, в культуре: участок систематики, инвентарный номер 376. Выращен из черенков, взятых с маточного семенного экземпляра, полученного в результате межвидовой гибридизации, проведенной В.И. Шабуровым в 1976 г. на срезанных ветвях. Андрогинное растение. Семян не образует. Собрано 17.08.98 И.В. Беляевой”. Тип в Гербарии ГБС РАН (МНА), паратипы (paratypi): “г. Екатеринбург, Ботанический сад УрО РАН. Собрано 9.04.97, 11.05.97 И.В. Беляевой” (МНА, iso-SVER).

Укореняемость черенков этих гибридов почти всегда равна 100%. Пирамидальные формы мы рекомендуем для одиночных, групповых и аллейных посадок.

Вторая группа декоративных гибридов – ивы, имеющие раскидистую крону. Это культивары ‘Фантазия’, ‘Валентина Терешкова’, ‘Свердловская Блестящая’, ‘Свердловская Блестящая 1’, ‘Уралочка’, ‘Рекорд’.

Ива ‘Фантазия’ сочетает ажурность кроны, хаотичность ветвления с мелкими серповидными листьями, отличается от родительских видов промежуточными значениями признаков и отличием андрогинии.

Тип: “*Salix blanda × S. alba = S. × ‘Fantasia’* V. Schaburov et I. Beljaeva, г. Екатеринбург, Ботанический сад УрО РАН, в культуре: дендрарий, возле пруда, инвентарный номер 1160. Выращен из черенков, взятых с маточного семенного экземпляра, полученного в результате межвидовой гибридизации, осуществленной в 1960 г. В.И. Шабуровым на срезанных ветвях. Андрогинное растение, цветет ежегодно, образует семена. Собран 17.07.98 И.В. Беляевой”. Тип в Гербарии ГБС РАН (МНА), паратип (paratypi): “г. Екатеринбург, Ботанический сад УрО РАН. Собран 21.04.97, 15.05.97 И.В. Беляевой” (МНА, iso-SVER).

Ива ‘Валентина Терешкова’ отличается зонтиковидной кроной в сочетании с многоствольностью и слабовислыми побегами.

Тип: “*Salix blanda × S. alba = S. × ‘Valentina Tereschkova’* V. Schaburov et I. Beljaeva, г. Екатеринбург, Исторический сквер, в культуре: возле искусственного водоема. Выращен из черенков, взятых с маточного семенного экземпляра, полученного в результате межвидовой гибридизации, осуществленной в 1960 г. В.И. Шабуровым на срезанных ветвях и культивирующегося в школьно-маточном отделении коллек-

ции ив в Ботаническом саду УрО РАН под номером 1560. Не цветет. Собран 2.07.97 И.В. Беляевой”. Тип в Гербарии ГБС РАН (МНА), паратипы (paratypi): “г. Екатеринбург, Исторический сквер. Собран 17.04.97 И.В. Беляевой” (МНА, iso-SVER).

Ива ‘Свердловская Блестящая’ отличается от *S. fragilis* широкими блестящими листьями, строением цветков и промежуточными значениями других признаков; от *S. pentandra* ее отличает форма роста, размеры, способность побегов легко обламываться у основания. Эту иву характеризует хорошая устойчивость к различного рода заболеваниям и повреждениям, а также – к промышленным загрязнениям.

Тип: “*Salix pentandra* × *S. fragilis* = ‘Sverdlovskaja Blestjaszczaja’ V. Schaburov et I. Beljaeva, г. Екатеринбург, Ботанический сад УрО РАН, в культуре: участок систематики, инвентарный номер 1460. Выращен из черенков, взятых с маточного семенного экземпляра, полученного в результате межвидовой гибридизации, проведенной В.И. Шабуровым в 1960 г. на срезанных ветвях. Мужское растение. Собрано 17.08.98 В.И. Беляевой”. Тип в Гербарии ГБС РАН (МНА), паратипы (paratypi): “г. Екатеринбург, Ботанический сад УрО РАН. Собрано 9.04.97, 11.05.97 И.В. Беляевой” (МНА, iso-SVER).

Ива ‘Свердловская Блестящая 1’ от обоих родительских видов отличается низкорослостью в сочетании со стерильностью и промежуточными значениями признаков. Имеет декоративную овальную крону, блестящие листья, устойчива к промышленным загрязнениям.

Тип: “*Salix pentandra* × *S. triandra* = *S.* × ‘Sverdlovskaja Blestjaszczaja 1’ V. Schaburov et I. Beljaeva, г. Екатеринбург, Ботанический сад УрО РАН, в культуре: участок систематики, инвентарный номер 678. Выращен из черенков, взятых с маточного семенного экземпляра, полученного в результате межвидовой гибридизации, проведенной В.И. Шабуровым на срезанных ветвях. Не цветет. Собрано 7.07.97 И.В. Беляевой”. Тип в Гербарии ГБС РАН (МНА), паратипы (paratypi): “г. Екатеринбург, Ботанический сад УрО РАН. Собрано 17.04.97 И.В. Беляевой” (МНА, iso-SVER).

Ива ‘Уралочка’ отличается от *S. schwerinii* строением почек, цветков, формой и размерами листьев; от *S. pierotii* ее отличает форма роста, промежуточные значения признаков цветков, листьев. Особенно декоративна благодаря изящным сережкам.

Тип: “*Salix pierotii* × *S. schwerinii* = *S.* × ‘Uralotscka’ V. Schaburov et I. Beljaeva, г. Екатеринбург, Ботанический сад УрО РАН, в культуре: участок систематики, инвентарный номер 1976. Выращен из черенков, взятых с маточного семенного экземпляра, полученного в результате межвидовой гибридизации, осуществленной в 1976 г. В.И. Шабуровым на срезанных ветвях. Женское растение, цветет, ежегодно образует семена. Собрано 17.08.98 И.В. Беляевой”. Тип в Гербарии ГБС РАН (МНА), паратипы (paratypi): “г. Екатеринбург, Ботанический сад УрО РАН. Собрано 9.04.97, 29.04.97, 11.05.97 И.В. Беляевой” (МНА, iso-SVER).

Ива ‘Рекорд’ от родительских видов отличается промежуточными значениями признаков, исключительно быстрым ростом и размерами. Устойчива к промышленным загрязнениям и нетребовательна к субстрату.

Тип: “*Salix schwerinii* × *S. dasyclados* = *S.* × ‘Rekord’ V. Schaburov et I. Beljaeva, г. Екатеринбург, Ботанический сад УрО РАН, в культуре: участок систематики, инвентарный номер 2176. Выращен из черенков, взятых с маточного семенного экземпляра, полученного в результате межвидовой гибридизации, проведенной В.И. Шабуровым в 1976 г. на срезанных ветвях. Мужское растение. Собрано 17.08.98 И.В. Беляевой”. Тип в Гербарии ГБС РАН (МНА), паратипы (paratypi): “г. Екатеринбург, Ботанический сад УрО РАН. Собрано 1.05.97, 13.03.98 И.В. Беляевой” (МНА, iso-SVER).

Укореняемость черенков большинства описанных выше культиваров высокая – от 70 до 100, исключение составляет гибрид ‘Валентина Терешкова’ (см. таблицу). Эти ивы мы рекомендуем использовать в одиночных и парковых посадках.

1. Международный кодекс номенклатуры культурных растений. Л.: Наука, 1974. 32 с.

Ботанический сад-институт УрО РАН,  
Екатеринбург

Поступила в редакцию 21.12.1999 г.

## SUMMARY

*Belyaeva I.V., Shaburov V.I., D'yachenko A.A.* **Hybrid willow trees in decorative horticulture in the Central Urals**

The biological features of decorative hybrid willow trees are characterized. The recommendations on their application in horticulture are given. The descriptions of nine new willow cultivars obtained as a result of selection studies in the Botanic Garden of the Urals Branch of RAS are presented.

УДК 581.14+581.4:582.992(47+57-25)

## БИОМОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ И РИТМ РАЗВИТИЯ КОЛОКОЛЬЧИКОВ КОЛЛЕКЦИИ ГБС РАН

*Г.И. Халипова*

Интродукционное изучение колокольчиков отечественной и мировой флоры ведется в отделе декоративных растений ГБС седьмой год. За это время интродукционное испытание прошло около 150 видов.

Метод родовых комплексов, предложенный Русановым Ф.Н. [1], предполагает возможность при сборе максимально возможного видового разнообразия рода уточнить систематическое положение видов, особенности их жизненных форм, онтогенеза и биоморфологических особенностей.

Целью работы было на основе изучения биоразнообразия коллекции попытаться установить систематические связи между видами, выявить особенности онтогенеза, жизненных форм, сезонного роста и развития растений в условиях интродукции. В данной статье мы остановимся на описании жизненных форм и сезонного ритма роста и развития опытных растений.

Основным источником формирования коллекции служили семена, полученные из отечественных и зарубежных ботанических садов, реже коллекция пополнялась растениями и семенами из природных местообитаний. В настоящее время коллекция включает 117 видов и 22 садовые формы. Основу коллекции составляют виды Восточной Европы (38) и Кавказа (35 видов, из них 10 – эндемики). Есть виды из Средней Европы (11); Балкан и Малой Азии (26), Юго-Восточной Азии (6); Северной Америки. В систематическом отношении коллекция представлена видами из обеих секций, на которые подразделяется род *Campanula*: *Medium* DC. *Rapunculus* (Tourt.) Boiss. Наиболее полно представлены подсекции *Eucodon* (A.DC.) Fed. (6 видов); *Involucrata* (Fo.) Fed. (6 видов); *Symphianthiformes* (Fom.) Fed. (6 видов); *Heterophilla* Fed. (5 видов) и *Campanulastrum* (Small) Fed. (8 видов).

В коллекции преобладают травянистые многолетники, двулетники и однолетники довольно малочисленны (11 видов).

**Жизненная форма** растений определяется структурой его вегетативных органов, т.е. побеговой и корневой системами.

При описании жизненных форм за основу приняты выделяемые И.Г. Серебряковым подклассы и группы [2]. Большинство колокольчиков нашей коллекции согласно этой системы поли- или монокарпические травянистые растения с ассимилирующими побегами несуккулентного типа:

### *Травянистые поликарпики*

Класс I. Травянистые поликарпики с ассимилирующими побегами несуккулентного типа.

1 п/кл. Стержнекорневые (*C. tridentata* Schreb., *C. ciliata* Stev., *C. glomerata* L., *C. sarmatica* Ker.-Gawl., *C. garganica* Ten).

2 п/кл. Кистекоорневые и короткокорневищные (*C. latifolia* L., *C. alliariifolia* Willd., *C. lactiflora* Bieb., *C. trachelium* L., *C. persicifolia* L. и др.).

3 п/кл. Дерновые (*C. collina* Sims).

4 п/кл. Столонообразующие и ползучие (*C. takesimana* Nakai, *C. punctata* Lam., *C. kemulariae* Fomin).

7 п/кл. Корнеотпрысковые (*C. rapunculoides* L.).

### *Монокарпические травы*

Класс I. Монокарпические травы с ассимилирующими побегами несуккулентного типа.

п/кл. 1 Многолетние и двулетние (*C. divergens* Willd., *C. lyrata* Lam. *C. barbata* L., *C. baumgartenii* Becker, *C. patula* L., *C. sibirica* L., *C. thyrsoides* L., *C. cervicaria* L., *C. abietina* Griseb. et Schenk, *C. macrostachya* Waldst. et Kit., *C. sartorii* Boiss. et Heldr., *C. incurva* Aucher ex DC., *C. pyramidalis* L.).

п/кл 2. Однолетние (*C. erinus* L., *C. dichotoma* L., *C. cashmiriana* Royle).

На основе наблюдений в культуре, сравнения с гербарными образцами, собранными в природе, и литературных источников [1–5] большинство видов коллекции отнесено к семи жизненным формам. Многообразие жизненных форм колокольчиков объясняется тем, что они произрастают в разнообразных местобитаниях: в лесах, на лугах, в степях, горах в альпийском и субальпийском поясах.

Спектр жизненных форм нашей коллекции полностью отражает соотношение жизненных форм рода *Samolus*, где выявляется значительное преобладание многолетних травянистых растений, а однолетники имеют небольшой удельный вес [3]. Из 117 видов нашей коллекции 86,3% составляют многолетники, 11,1% – двулетники, 2,6% – однолетники.

В географическом распределении разных жизненных форм наблюдается определенная закономерность: многолетники встречаются по всему ареалу, двулетники – достаточно широко, но не заходят в северные районы, однолетники чаще встречаются у южных границ ареалов [3].

Однолетники приурочены обычно к сухим местам, песчаным и каменистым почвам и встречаются на Кавказе, а также в Средиземноморье, на юге Балканского полуострова, Малой Азии (*C. erinus* L., *C. dichotoma* L.).

Ареал двулетников значительно шире: Европа (Средняя, Западная, Восточная), Западная и Восточная Сибирь, Кавказ, Балканы, Малая Азия. Они растут на каменистых склонах, лугах, в лесах и среди кустарников (*C. divergens* Willd., *C. lyrata*, *C. thyrsoides*, *C. abietina*, *C. macrostachya*, *C. cervicaria* и др.).

Многолетники распространены почти повсеместно в пределах ареала, т.е. в умеренной зоне Северного полушария (Голарктическое флористическое царство), чаще всего в лесах и на лугах: *C. latifolia*, *C. trachelium*, *C. cordifolia* K. Koch, *C. rapunculoides*, *C. glomerata*, *C. oblongifolia* (C. Koch) Charadze, *C. cephalotes* Nakai и др. В ле-

сах, среди кустарников, на лугах, где колокольчики являются компонентом разнотравья, преобладают жизненные формы с монокарпическими удлинненными, симподиально возобновляющимися побегами [5].

В горах особенно на Кавказе, наблюдается большее разнообразие жизненных форм колокольчиков. Так, петрофиты альпийского пояса (*C. ciliata*, *C. aucheri* A. DC., *C. bellidifolia* Adams, *C. saxifraga* Bieb., *C. tridentata*) – моноподиально нарастающие розеточные стержнекорневые многолетники.

В субальпийском поясе обычны полурозеточные типы побегов и кистекарневая система (*C. kladniana* (Schur) Witasek, *C. polymorpha* Witasek), а также корневищные жизненные формы (*C. autraniana* Albov *C. collina*).

Характер жизненной формы растения определяет и способ его размножения. По способности к вегетативному размножению среди колокольчиков можно выделить:

вегетативно-подвижные (длиннокорневищные, ползучие, столонообразующие, корнеотпрысковые) – *C. punctata*, *C. takesimana*, *C. rotundifolia*;

вегетативно-малоподвижные (кистекарневые, короткокорневищные, рыхлокустовые) – *C. glomerata*, *C. oblongifolia*;

вегетативно-неподвижные (стержнекарневые, плотнокустовые, одно-двулетники) – *C. tridentata*, *C. barbata*, *C. medium*.

Нередко жизненная форма значительно меняется в различных фитоценозах. Так, по данным В.П. Викторова [4], *C. persicifolia* в березовых и осиновых лесах формирует длинокорневищную жизненную форму. На лугах, при большой сомкнутости травянистого покрова, образуется короткокорневищная жизненная форма. В питомнике жизненная форма колокольчика персиколистного становится кистекарневой.

У многих видов жизненная форма меняется в процессе онтогенеза: например, от стержнекарневой к стержне-кистекарневой у *C. trachelium*, *C. latifolia*, *C. alliariifolia* или к корневищной стержне-кистекарневой у *C. carpatica* Jacq., *C. poscharskyana* Degen, *C. cochleariifolia* Lam. и др.

Растения коллекции имеют надземные побеги разных типов: у *C. latifolia*, *C. trachelium*, *C. bononiensis*, *C. rotundifolia* L., *C. polymorpha*, *C. kemulariae*, *C. raddeana* Trautv. – полурозеточные, а у *C. tridentata*, *C. ciliata*, *C. bellidifolia*, *C. saxifraga* – розеточные и удлинненные (генеративные).

Развиваются монокарпические побеги по моноциклическому (*C. carpatica*, *C. eripus*), дициклическому и полициклическому типу (*C. lyrata*, *C. sibirica*, *C. glomerata*, *C. oblongifolia* (C. Koch) Charadze, *C. trautvetteri* Grossh. et Fed. Нападение может быть моноподиальным (*C. sarmatica*, *C. poscharskiana*, *C. cochleariifolia*) или симподиальным (*C. darialica*, *C. rapunculoides*, *C. grossheimii*, *C. alliariifolia*, *C. lactiflora* и др.).

Тип подземных органов также разнообразен: у одних видов формируется одноли или многоглавый каудекс (*C. trachelium*, *C. glomerata*), короткое (*C. sarmatica*, *C. cephalotes* Nakai, *C. oblongifolia* и др.) или длинное (*C. rotundifolia*, *C. lyrata*, *C. tridentata*) корневище.

У таких видов, как *C. alpina* Jacq., *C. gargarica*, *C. sarmatica*, *C. pyramidalis*, *C. lyrata*, *C. tridentata*, корневая система – стержневая. У многих видов главный корень сохраняется только на ранних стадиях онтогенеза, а затем заменяется развитой системой придаточных корней (*C. medium*, *C. barbata*, *C. sibirica*).

**Сезонный ритм роста и развития.** Все многолетние виды коллекции могут быть отнесены к двум феноритмотипам. Летнезеленые виды начинают вегетацию в начале апреля–мае, а заканчивают, как правило, с наступлением первых заморозков, некоторые уходят под снег зелеными, но их листья отмирают в течение зимы. Это такие виды, как *C. latifolia*, *C. trachelium*, *C. cordifolia*, *C. grossheimii*, *C. cephalotes*, *C. alliariifolia* и др.



Другая группа видов, у которой растения вегетируют в течение всего года (зимнезеленые), сохраняет ассимилирующие зеленые органы в течение всего года: *C. medium*, *C. tridentata*, *C. aucheri*, *C. bellidifolia*, *C. saxifraga*, *C. ciliata* и др.

Вегетация взрослых растений начинается весной в различные сроки. В конце апреля–начале мая наблюдается отрастание новых листьев у большинства видов: *C. medium*, *C. lyrata*, *C. punctata*, *C. tridentata*, *C. rotundifolia*, *C. cephalotes*, *C. trachelium*, *C. latifolia* и др.). Отдельные виды начинают вегетировать очень поздно и только при установлении устойчивых положительных температур (*C. formanekiana* Degen et Dorfl., *C. incurva* Aucher ex DC., *C. pyramidalis* и др.). Это относится в основном к растениям южного происхождения. Все виды коллекции можно разделить на три группы: с ранним, средним и поздним началом вегетации. Календарные сроки могут меняться в зависимости от погодных условий конкретного года, но принципиальная разница между отмеченными группами всегда сохраняется.

Цветение колокольчиков также происходит в разные сроки. По срокам зацветания все виды коллекции (за редким исключением) относятся к группе весенне-летних, однако эту группу можно подразделить на две: раннецветущие растения (зацветающие со второй декады мая до первой декады июня) и самую многочисленную группу, которую составляют растения, зацветающие с середины июня до второй декады июля.

Первыми зацветают моноподиально нарастающие растения, у которых главный побег укороченный вегетативный, а репродуктивные – боковые. У этих растений репродуктивные органы формируются в конце апреля–начале мая, рост репродуктивного побега продолжается 2–3 нед. Цветение в мае–июне в течение 2–3 нед.: *C. tridentata*, *C. aucheri*, *C. cochlearifolia*, *C. bellidifolia*, *C. altaica* Ledeb., *C. patula* и др.

Виды, имеющие удлиненные равномерно облиственные побеги, характеризуются более поздним цветением. Зацветающих во второй половине лета (июле–августе) видов немного: *C. isophylla* Moretti, *C. incurva*, *C. formanekiana*, *C. pyramidalis* и др. Как правило, это средиземноморские виды и сумма температур к моменту их цветения должна быть достаточно высокой. Репродуктивные органы у них начинают формироваться в июне, цветение – июль–август.

Большинство видов нашей коллекции плодоносит. Однако есть виды, в основном средиземноморские, зацветающие во второй декаде июля–августе, семена которых не всегда успевают созреть: *C. formanekiana*, *C. incurva*, *C. pyramidalis* и др.

Результаты наших исследований позволяют судить о многообразии жизненных форм колокольчиков, которое сохраняется в условиях культуры.

Виды коллекции отнесены нами к двум феногруппам, отличающимся по срокам начала и конца вегетации: летнезеленым и зимнезеленым.

По срокам цветения большинство испытанных колокольчиков (за редким исключением) – весенне-летние. Часть видов зацветает со второй декады мая, но подавляющее большинство – с середины июня.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Русанов Ф.Н. Теория и опыт переселения растений в условиях Узбекистана. Ташкент: Фан, 1974. 109 с.
2. Серебряков И.Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. М.; Л.: Наука, 1964. Т. 3. С. 146–202.
3. Шулькина Т.В. Географическое распространение жизненных форм колокольчиков секции *Campanula* флоры СССР // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1980. Т. 85, вып. 1. С. 73–87.
4. Викторов В.П. Биоморфология рода *Campanula* L. // Тр. VI Междунар. конф. по морфологии растений памяти И.Г. и Т.И. Серебряковых. М., 1999. С. 51–53.
5. Шулькина Т.В. Жизненные формы колокольчиковых / ВИНТИ. Л., 1986. С. 45–52.

## SUMMARY

### *Khalipova G.I.* **Biomorphological characteristics and rhythm of development in campanula species in the Main Botanic Garden RAS**

The collection of the genus *Campanula* in the department of decorative plants MBG RAS includes 117 plant species of various geographic origin. The biodiversity of the genus is presented sufficiently complete. The study of biomorphological characteristics, seasonal growth and development has been conducting.

УДК 581.21: 582.47.477.2

## ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ЖИЗНИ ЗРЕЛЫХ ШИШЕК И ЖИЗНЕСПОСОБНОСТЬ СЕМЯН У *CUPRESSUS SEMPERVIRENS* L.

*Г.С. Захаренко*

У кипариса вечнозеленого (*Cupressus sempervirens* L.), как и у других видов этого рода, семена созревают через 18–20 мес после опыления [1]. При изучении диссеминации у этого вида в культуре, а также в естественных насаждениях на о-ве Кипр мы обнаружили, что у части деревьев шишки в год созревания не раскрываются и в течение нескольких лет остаются живыми в кроне дерева. Рассеивание семян из шишек урожая одного года у таких деревьев начинается на (седьмой) восьмой-девятый (и более) год после созревания. У деревьев, рассеивающих семена в год созревания шишек, этот процесс обычно идет во второй половине января–февраля, а у растений с многолетними живыми шишками он растянут почти на весь сезон.

Такая особенность диссеминации присуща современным североамериканским видам *Cupressus* L. [2]. В природных условиях по мере старения живых зрелых шишек жизнеспособность содержащихся в них семян снижается, поэтому при заготовке семян американские исследователи рекомендуют собирать лишь шишки урожая последних 4 лет [3]. В связи с широким распространением в роде *Cupressus* явления длительной жизни зрелых нераскрытых шишек в кроне дерева предлагается называть его “запаздывание диссеминации” и рассматривать как видовой или индивидуальный признак. Изучение семян из шишек разного возраста у кипариса арizonского (*C. arizonica* var. *glabra* (Sudw.) Little) в условиях культуры на Южном берегу Крыма показало, что в живых шишках на четвертый–шестой год после созревания жизнеспособность семян начинает заметно снижаться. На десятый–двенадцатый год она составляет менее 10–15%. При проращивании семян из шишек разного возраста на дифференцирующих средах обнаружено, что в пессимальных условиях жизнеспособные семена из шишек старших возрастов показывают относительно лучшую всхожесть и более высокую энергию прорастания [4].

Продолжительность жизни зрелых шишек кипариса вечнозеленого не изучена. В связи с этим целью наших исследований было изучение частоты встречаемости признака “запаздывание диссеминации” в разных возрастных группах и в пределах крымско-южнобережной интродукционной популяции этого вида в целом, а также выяснение таких вопросов, как зависит ли продолжительность жизни зрелых шишек от условий произрастания и влияет ли запаздывание диссеминации на жизнеспособность содержащихся в шишках семян.

Объектом исследования были разновозрастные деревья кипариса вечнозеленого в четырех парковых насаждениях в западной части Алуштинской курортной зоны от мыса Плака до горы Аюдаг, а именно: санаториев “Утес”, “Карасан”, “Крым”

и дома отдыха “Айвазовское”. На наличие признака “запаздывание диссеминации” в 1994 г. было визуально проверено 6883 деревьев в возрасте от 12–15 до 100 лет и более. Возраст дерева определяли с точностью до одного класса возраста глазомерно на основе оценки морфологических признаков и условий произрастания растений, а также с использованием доступных сведений о времени закладки и последующих реконструкциях парковых насаждений. Класс возраста принят равным двадцати годам.

Для определения влияния продолжительности жизни зрелых шишек на всхожесть содержащихся в них семян были изучены динамика произрастания и жизнеспособность семян из шишек разных возрастов у 15 сорокалетних деревьев, растущих в поселке Партенит. В связи с периодичностью закладки женских шишек на осевом побеге отдельно взятой ветви в кроне дерева, кратной двум годам, возрастные различия между смежными урожаями на одной ветви также равны двум годам, т.е. по каждому дереву проращивали семена из шишек урожая текущего года и из шишек с двух-, четырех-, шести-, восьмилетней задержками диссеминации. Жизнеспособность семян определяли проращиванием 400 семян урожая каждого года в течение 120 сут в чашках Петри на фильтровальной бумаге, увлажненной отстоявшейся водопроводной водой в лабораторных условиях при температуре 17–22°C. Перед проращиванием семена стратифицировали в течение одного месяца в холодильнике при температуре 4–5°C. В первый месяц наблюдений учет проросших семян проводили ежедневно, а в последующий период – через 2 сут.

Данные учета распространения признака “задержка диссеминации” среди деревьев кипариса вечнозеленого разных классов возраста, растущих на отличающихся по влагообеспеченности и мощности почвенного покрова участках, приведены в табл. 1. Анализ распространения рассматриваемого признака в связи с возрастом растений показывает, что независимо от условий произрастания прослеживается четкая картина повышения доли растений с задержкой диссеминации в сторону младших возрастных групп. Если среди деревьев старше 80 лет задержка диссеминации наблюдается в среднем у 73% особей, то среди растений моложе 20 лет их доля возрастает до 95%. Имеющиеся отклонения внутри выделенных по условиям произрастания групп не меняют выявленной закономерности.

Явление запаздывания диссеминации присуще не только отдельным видам кипариса, но многим видам других голосеменных растений. В естественных условиях в течение длительного периода остаются в кроне дерева нераскрытыми шишки у *Sequoiadendron giganteum* (Lindl.) Buchholz [5]. Длительная задержка диссеминации характерна для видов, отдельных форм и популяций сосны калабрийской (*P. brutia* Ten.), сосны скрученной (*P. contorta* Dougl. var. *bolanderi*, var. *latifolia*), сосны остроcheшуйчатой (*P. muricata* D. Don.), сосны поникшей (*P. patula* Schlecht. et Cham. var. *patula*), сосны жесткой (*P. rigida* Mill.) и др. У сосны Банка (*P. banksiae* Lamb.) задержка диссеминации характерна для северных популяций, у сосны колючей (*P. pungens* Lamb), из южной части ареала, а у сосны поздней (*P. serotina* Michx.) чаще встречается среди деревьев южной и прибрежных популяций [6]. У некоторых видов и форм сосны (*P. rigida*, *P. muricata*, *P. contorta* var. *latifolia*) расхождение чешуй шишки и рассеивание семян происходит только после воздействия на шишки повышенной температуры при лесных пожарах [6, 7].

Анализ географического распространения хвойных, у которых имеет место многолетнее запаздывание диссеминации после созревания шишек, показывает, что ареалы большинства таксонов, как и кипариса вечнозеленого, приурочены к засушливым районам с выраженным дефицитом влаги в период вегетации. Задержку диссеминации, вероятно, следует рассматривать как приспособительный наследуемый признак, позволяющий таксону избегать избыточной внутривидовой конкуренции из-за перенаселенности, а также обеспечивающий постоянный запас гетерогенных семян, достаточный для самовозобновления и удержания занимаемой им террито-

Таблица 1

Доля деревьев (в %) кипариса вечнозеленого с запаздыванием диссеминации в разных возрастных группах растений в отличающихся эдафических условиях

Возраст деревьев, лет	Условия произрастания			В целом по изученной группе деревьев, %
	Поливные участки парков, %	Неполивные участки парков, %	Сухие склоны со смытой почвой, %	
До 20	90,6	95,9	94,6	95,0
20-40	83,9	95,0	91,3	89,2
40-60	88,5	93,7	90,6	90,7
60-80	66,7	81,8	89,2	75,4
80-100	61,1	76,4	77,0	74,4
100 и более	65,6	81,5	69,7	73,2

рии. Многолетние живые нераскрывающиеся шишки представляют собой банк семян как отдельного дерева, так и популяции (насаждения) в целом. Этот банк семян реализуется частично при раскрытии наиболее старых живых шишек или полностью при гибели отдельных растений и насаждений.

Представляется интересным рассмотрение результатов изучения частоты встречаемости запаздывания диссеминации у кипариса вечнозеленого на ЮБК как наследуемого признака. В связи с тем, что этот вид интродуцирован в Крым более 200 лет назад [8] и представлен здесь рядом (до 25) перекрывающихся поколений местной семенной репродукции, изменчивость частоты встречаемости данного признака у деревьев разных классов возраста отражает динамику формирования интродукционной популяции данного вида в этом районе. Большая доля деревьев с данным признаком в классе возраста до 20 лет (90,6–95,9%) по сравнению с возрастной группой старше ста лет (65,6–81,5%) показывает, что отбор направлен в сторону быстрого замещения растений, у которых шишки раскрываются в год созревания, на растения с признаком запаздывания диссеминации.

Многолетние наблюдения за выращиванием посадочного материала кипариса вечнозеленого и ведущем питомнике Южного берега Крыма – опытном хозяйстве “Приморское” Государственного Никитского ботанического сада показывают, что быстрое закрепление в интродукционной популяции признака запаздывания диссеминации непосредственно связано с деятельностью человека во время заготовки семян. Первыми в поле зрения сборщиков шишек попадают деревья с большим количеством шишек, т.е. особи с признаками “запаздывания диссеминации”. Использование главным образом семян деревьев с рассматриваемым признаком обеспечивает его преобладание и закрепление в формирующейся интродукционной популяции. Таким образом, возрастание доли растений с запаздыванием диссеминации у кипариса вечнозеленого в Крыму можно считать результатом направленного отбора.

Сравнение выборок растений в связи с различием условий произрастания позволяют заключить, что на поливных участках доля деревьев с запаздыванием диссеминации во всех классах возраста на 5–15% ниже, чем на неполивных. Особенно заметны эти различия между группами растений старших возрастных классов от 60 до 100 лет.

Различия между выборками деревьев, растущих на неполивных выделенных участках и на склонах с маломощной смытой почвой, по частоте встречаемости рассматриваемого признака выражены нечетко. Всплеск численности деревьев с запаз-

диванием диссеминации в классе возраста более 100 лет на относительно ровных участках имел место только в насаждениях парка “Карасан” – 89,4%. В парке “Утеc” доля деревьев с таким признаком в данной возрастной группе составила 62,1%. В связи с большей численностью растений этого класса возраста в парке “Карасан” средний показатель оказался более высоким, чем в аналогичной возрастной группе деревьев, растущих на эродированных склонах.

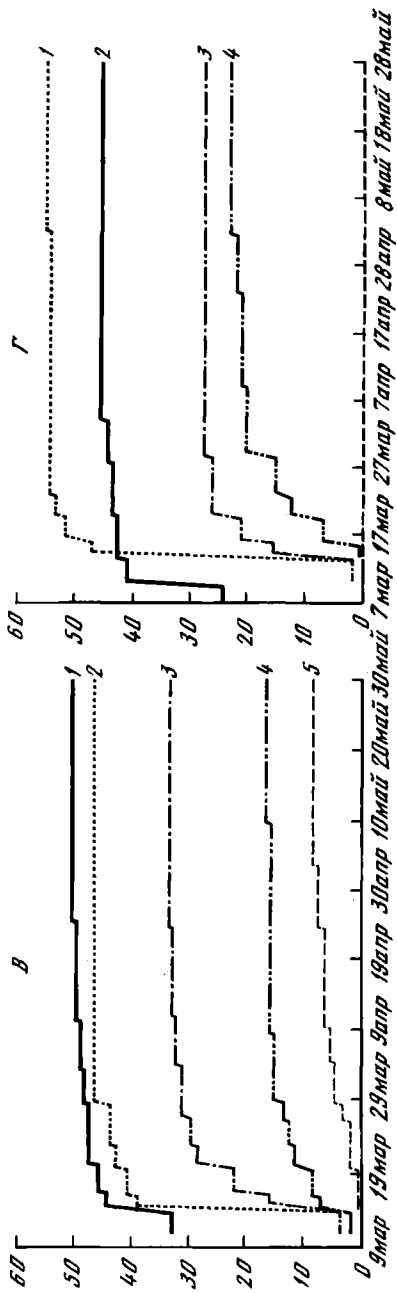
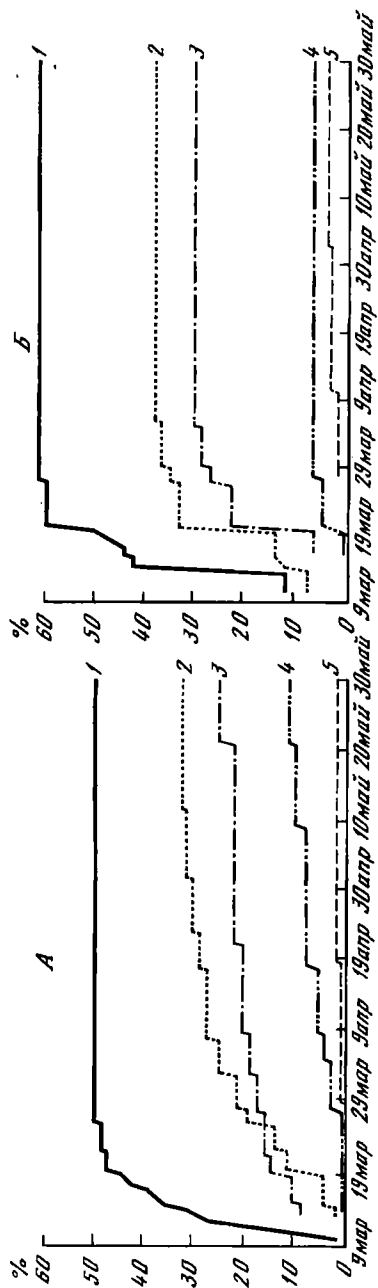
Заметное (на 5–15%) возрастание частоты встречаемости признака запаздывания диссеминации во всех возрастных группах деревьев кипариса вечнозеленого, растущих на наименее обеспеченных влагой участках, по-видимому, указывает на полигенную природу этого признака, наиболее полно проявляющегося в более сухих условиях произрастания.

Проращивание семян из живых шишек разных сроков созревания пятнадцати деревьев показало, что в шишках кипариса вечнозеленого двух последних смежных урожаев, сформировавшихся на одной скелетной ветви с интервалом в два года (т.е. созревших в год сбора шишек и двумя годами раньше), семена имеют близкие средние и абсолютные показатели всхожести (табл. 2, см. рисунок 1, В). У трех же деревьев из пятнадцати в живых шишках через два года после созревания семена имели даже более высокую всхожесть, чем в самом молодом урожае (см. рисунок 1, Г). В шишках с четырехлетней задержкой диссеминации примерно у 75% деревьев всхожесть семян снижается в 1,5–2 раза, а у остальных она сохраняется на прежнем уровне или снижается незначительно. Через шесть лет после созревания лабораторная всхожесть семян, извлеченных из живых шишек, у большинства (85–90%) деревьев уменьшается в 2–7 раз, а у остальных остается на том же уровне, как и в более молодых урожаях того же дерева. В шишках с восьмилетней и более задержкой диссеминации наблюдается 3–10-кратное снижение всхожести по сравнению с самым молодым урожаем материнского дерева, и лишь у единичных деревьев семена сохраняют всхожесть на уровне 20%.

Вызревание семян, не проросших в течение 4 мес, показало, что во всех образцах, независимо от длительности задержки диссеминации, часть нормально развитых семян с живыми зародышами не прорастает в течение этого периода. Количество таких семян в пределах выборок, одновозрастных по времени созревания шишек (см. табл. 2), примерно одинаково как по средним показателям (5,56–8,06%), так и по абсолютным значениям (2,5–23%). Сопоставление же количества проросших и живых не проросших семян свидетельствует, что по мере увеличения возраста зрелых шишек доля семян, прорастающих в течение 4 мес, снижается. Если среди семян, извлеченных из шишек в год созревания и через два года после созревания, соотношение числа проросших и живых не проросших семян в среднем составляет 8:1–9:1, то в живых шишках к восьмому году после созревания оно постепенно падает до 1:1 и менее. При этом в шишках разного возраста доля семян, не прорастающих в течение 5 мес, находится почти на одном уровне – от 5,6 до 8,1%. У разных деревьев их количество колеблется от 2,5–3 до 15–23% от общего числа семян.

Нормально развитые семена, не проросшие в лабораторных условиях, при посеве в открытый грунт способны в течение одного-двух сезонов прорасти и давать нормальные всходы, поэтому такие семена мы относим к жизнеспособным.

Запаздывание диссеминации приводит не только к снижению жизнеспособности и всхожести семян (см. табл. 2), но и существенно влияет на энергию их произрастания (см. рисунок ). Различия наблюдаются уже между семенами, созревшими в год сбора, и извлеченными из шишек, созревших двумя годами раньше. Если в образцах семян, собранных в год созревания, в течение первой декады со дня появления первых проросших семян прорастает в среднем 80,4% (Lim 40,8–94,8%) от общего числа проросших по каждому образцу семян, то при двухлетнем запаздывании диссеминации – 59,4% (Lim 6,9–96,4%). По мере увеличения возраста живых зрелых шишек этот показатель энергии проращивания снижается и составляет при четырех-



Динамика прорастания семян кипариса вечнозеленого из многолетних живых шишек разных лет созревания

А-Г – разные деревья кипариса. 1 – семена из шишек, созревших в год сбора семян, 2 – через 2 года, 3 – через 4 года, 4 – через 6 лет, 5 – через 8 лет

Таблица 2

*Жизнеспособность семян кипариса вечнозеленого в живых шишках разных лет созревания у деревьев с задержкой диссеминации*

Вид зрелых шишек, лет	Проросло семян, %		Не проросло живых семян, %		Жизнеспособность семян, %	
	в среднем	min-max	в среднем	min-max	в среднем	min-max
0*	47,75	31,0–60,0	5,56	3,0– 8,5	53,31	34,0–65,5
2	46,53	31,2–59,0	6,66	2,5–15,5	53,19	40,0–65,0
4	28,75	1,0–50,5	7,25	3,0–15,5	36,0	13,0–55,5
6	19,13	6,5–51,0	8,06	3,0–23,0	27,19	9,5–55,5
8	6,57	0–22,0	6,64	3,0–15,0	13,21	4,5–27,5

\* Год созревания семян.

летнем запаздывании 55,9 (Lim 3,6–99%), при шестилетнем – 39,2% (Lim 0–92,2%) и при восьмилетнем – 10,8% (Lim 0–38,6) от общего числа проросших в каждом образце семян. Если прорастание семян из шишек шестилетнего возраста и моложе в нашем опыте длилось в течение 2 мес, то в образцах из шишек старших возрастов этот процесс был растянут более чем на 3 мес.

Таким образом, опыт проращивания семян показал, что по мере старения зрелых шишек происходит не только снижение жизнеспособности содержащихся в них семян, но и у части семян снижается энергия прорастания.

Наличие в зрелых живых шишках разного возраста значительного количества жизнеспособных семян, не произрастающих после холодной стратификации в течение 4 мес, но способных при высеве в открытый грунт дать всходы на следующий год, указывает на большую неоднородность семян по глубине покоя, проявляющуюся уже в год их созревания. По классификации типов покоя семян, разработанной М.Г. Николаевой [9, 10], семена кипариса вечнозеленого имеют промежуточный тип покоя (В<sub>2</sub>) и для прорастания требуют холодной стратификации в течение 1 мес. Варьирование семян по глубине покоя значительно расширяет возможности семенного возобновления в условиях со средиземноморским типом климата, для которого характерно большое непостоянство гидротермического режима в зимне-весенний период. Растянутый период диссеминации у части деревьев популяции и наличия в урожае каждого дерева семян, отличающихся глубиной покоя, позволяет кипарису вечнозеленому иметь и постоянно поддерживать в насаждении краткосрочный почвенный банк семян.

## ВЫВОДЫ

Большая продолжительность жизни зрелых шишек у основной части деревьев в крымско-южнобережной интродукционной популяции кипариса вечнозеленого наследственно обусловлена полигенным признаком “запаздывания диссеминации”.

Возрастание частоты встречаемости признака “запаздывание диссеминации” среди деревьев младших классов возраста является следствием неосознанного направленного отбора при заготовке семян рабочими питомников.

Живые многолетние шишки в кронах деревьев с признаком “запаздывание диссеминации” являются банком семян как отдельного дерева, так и популяции в целом.



Элиминация части урожая семян в результате снижения их жизнеспособности и энергии прорастания по мере старения шишек является своеобразным биологическим компромиссом, так как наличие постоянного банка семян в живых многолетних шишках значительно повышает репродуктивные возможности популяции кипариса вечнозеленого в целом.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Род *Copressus* (Tournef.) L. – Кипарис // Деревья и кустарники СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. Т. 1. С. 318–331.
2. Wolf C.B., Wagener W.W. The New World cypresses. El Aliso: Rancho Santa Anna Botanic Garden, 1948. Vol. 1. 444 p.
3. Goggans J.F., Posey C.E. Variation in seeds and ovulate cones of some species and varieties of *Cupressus* // Auburn Univ. Agr. Experim. Station Circ. 1968. N 160. P. 1–23.
4. Захаренко Г.С., Холов А.А. Особенности диссеминации и качество семян у кипариса аризонского в Крыму // Бюл. Гос. Никит. ботан. сада. 1988. Вып. 67. С. 31–37.
5. Buchholz J.T. Cone formation in *Sequoia Gigantea*. 1. The relation of stem size and tissue development to cone formation. 2. The history of the seed cone // Amer. J. Bot. 1938. Vol. 25. P. 296–305.
6. Krigman S.L., Jenkinson J.L. *Pinus* L. pine // Seeds of woody plants in the United States: Handbook. Wash. (D.C), 1974. N 450. P. 598–638.
7. Кузнецов С.И., Чуприна П.Я., Подгорный Ю.К., Захаренко Г.С., Логинов В.Б., Матяш В.В., Балабушка В.К. Деревья и кустарники, культивируемые в Украинской ССР: Голосеменные. Справ. пособие. Киев: Наук. думка, 1985. 200 с.
8. Кондарак В.Х. Универсальное описание Крыма. Николаев: Типография В.М. Краевского, 1873. Ч. 1. V. 253 с.
9. Николаева М.Г. Физиология глубокого покоя семян. Л.: Наука, 1967. 297 с.
10. Николаева М.Г., Разумова М.В., Гладкова Н.В. Справочник по проращиванию покоящихся семян. Л.: Наука, 1985. 346 с.

Государственный Никитский ботанический сад,  
Ялта

Поступила в редакцию 23.06.1999 г.

## SUMMARY

### **Zakharenko G.S. Duration of ripe cone existence and seed viability in *Cupressus sempervirens* L.**

The study of 6883 trees of uneven age was conducted on the South Coast of the Crimea. The ripe undehisced cones have existed in the crowns for ten years and longer. This phenomenon was proposed to call "a delay of dessimination". It was supposed to be of polygenous origin in the most of trees. All the ripe cones in total present the seed bank in the tree crowns. The decrease of seed viability and germination energy in the process of ageing is considered to be a biological compromise and it is quite possible that the existence of constant seed bank increases the stability of population.

# ЗАЩИТА РАСТЕНИЙ

УДК 632 (571.56)

## ВРЕДИТЕЛИ И БОЛЕЗНИ РАСТЕНИЙ МЕСТНОЙ ФЛОРЫ В ЯКУТСКОМ БОТАНИЧЕСКОМ САДУ

Н.С. Данилова, М.А. Одегова

Сосредоточение в ботаническом саду на ограниченной площади большого видового разнообразия и высокая численность растений создают определенные предпосылки для возникновения и распространения различных болезней и размножения вредной энтомофауны.

Коллекция травянистых растений местной флоры в Якутском ботаническом саду существует свыше 30 лет. Расположена коллекция на второй надпойменной террасе с однородной по составу лугово-черноземной супесчаной почвой. Опытные деланки размером 1×1 м<sup>2</sup> объединены в кварталы по 16 в каждом, на которых произрастают свыше 300 видов и около 500 популяций. В целом, площадь, занимаемая коллекцией, составляет около 0,2 га.

Ежегодно в коллекции природной флоры Якутии в той или иной мере отмечаются повреждения растений вредителями и болезнями (см. таблицу). Но вместе с тем из испытанных в культуре 355 видов более половины устойчивы к вредителям и болезням, среди которых не было зафиксировано ни единого случая повреждения вредителями или инфекционными заболеваниями. Третья часть всех видов иногда, в особо неблагоприятные годы поражается вредителями и болезнями. Остальные виды (14,6%) в большей или меньшей степени поражаются регулярно, часто это виды, устойчивые в культуре.

Наиболее распространены вредители в коллекции – различные виды тли. На видах рода *Pulsatilla* в неблагоприятные годы зафиксирована тля *Aphis montanicola* H.R., виды рода *Astragalus* повреждаются *Aphis craccivora* Koch, виды *Oxytropis* – *Aphis cracciae* L. Ежегодно на *Rhodiola borealis* Boriss., *Rh. rosea* L. отмечен *Nyctelephium trifillum* (Haw.) Holub., а в отдельные годы на видах рода *Orastachys* – *Aphis sedi* Kalt. Представители сем. Asteraceae, особенно *Solidago vigeurea* L., реж *Tanacetum vulgare* L., повреждаются *Metatetranychus fuscoviridis* Stray. Род *Rumex* сильно повреждается *Aphis rumicis* L. Зафиксирована в коллекции оранжерейная, или персиковая, тля *Mezodes persicae* Sulz., которая повреждает многие виды местной флоры. Появление тли на растениях влечет за собой скопление большого количества муравьев. Их многочисленные подземные ходы образуют в почве вокруг корневой воздушные полости, что и ведет к гибели растений.

В сухие годы наблюдается массовое размножение клеща обыкновенного (*Tetranychus urticae* Koch.). В коллекции он обычен на представителях Asteraceae и Rosaceae.

Занесена на территорию сада луковая муха *Dalia antiqua* Mg., личинки которой повреждают луковицы *Allium prostratum* Trev., *A. schoenoprasum* L., *A. spendens* Willd. ex Schult. and Schult. fil. Вместе с тем ни разу не был зафиксирован этот вредитель

Повреждаемость интродуцентов вредителями и болезнями

Тип растительности	Число видов		
	с ежегодными повреждениями	с редкими повреждениями	устойчивых к болезням и вредителям
Степи	6	40	70
Луга	8	30	50
Леса	13	16	36
Тундры	16	19	15
Болота	7	5	4
Скально-россыпная	1	–	3
Сорная	1	–	15
Всего	52	110	193

на *A. gamosum* L. и *A. senescens* L., хотя они произрастают в коллекции в непосредственной близости от первых двух видов.

Гусениц большой земляной совки (*Eurotis occulta* L.), совки С-черной (*Amathes C-nigrum* L.), исландской (*Euxoa islandica* Stgr.), авгур (*Rpyacia augur* F.) в неблагоприятные годы можно отметить на представителях *Ranunculaceae*, особенно на видах *Delphinium*.

Виды семейства *Brassicaceae*, особенно их молодые особи, повреждаются бабанохой, или капустным листоедом (*Phaedon cochleariae* F.), а также блошками светлоногой (*Phyllotreta nemorum* L.) или синей (*Ph. nigripes* F.). Особенно страдают от них всходы *Redowskia sophiifolia* Cham. and Schlecht и *Cardamine pratensis* L.

Основное заболевание интродуцентов – мучнистая роса. На территории Якутского ботанического сада зафиксирован 31 вид мучнисторосяных грибов из 7 родов [1–4]. Наиболее поражаются этими грибами растения семейств *Apiceae*, *Asteraceae*, *Ranunculaceae*. На видах сем. *Apiaceae* отмечено два вида: *Erysiphe umbelliferarum* D. By – на *Carum carvi* L., *Kitagawia baicalensis* (Redow. ex Willd.) M. Pimen. и *Erysiphe labiatarum* Chev. – на *Heracleum dissectum* Ledeb. Последний типичен и для представителей сем. *Lamiaceae*, он обнаружен на *Leonurus glaucescens* Bunge, *Phlomis tuberosa* (L.) Moench. На видах *Asteraceae* паразитирует *Erysiphe cichorocearum* DC., который зафиксирован на *Artemisia dracunculus* L., *Art. monogolica* (Bess.) Fisch. ex Nakai, *Art. tanacetifolia* L., *Saussurea amara* (L.) DC.; на *Taraxacum dissectum* (Ledeb.) Ledeb. паразитирует *Sphaerotheca fuliginea* Pollacci. На представителях *Ranunculaceae* в основном паразитирует *Erysiphe communis* (Wallr.) Link. Этот вид отмечен на *Fconitum barbatum* Pers., *A. kusnezoffii* Reichenb., *Aquilegia sibirica* Lam., *Anemone sylvestris* L., *Delphinium elatum* L., *Trollius asiaticus* L., *Thalictrum foetidum* L., *Th. minus* L., *Th. simplex* L. *Sphaerotheca macularis* Magnus обитает, главным образом, на видах семейства *Rosaceae*: *Potentilla longifolia* Willd. ex Schleht., *Sanguisorba officinalis* L.; кроме того, он обнаружен на *Geranium pseudosibiricum* J. Mayer. Ежегодно *Melilotus albus* Medik., *Galium verum* L. Очень сильно поражаются *Erysiphe cichorocearum* DC., реже этот гриб поражает *Valeriana capitata* Pall. ex Link. На *Lupinaster pentaphyllus* Moench и *Lathyrus pilosus* Cham. паразитирует *Erysiphe communis*.

Зафиксированы в коллекции ржавчинные грибы: наиболее подвержены этому заболеванию *Euphorbia discolor* Ledeb., которая поражается *Nelanospora* sp., и виды семейства *Gentianaceae*, на которых отмечена *Puccinia* sp.

Как известно, вспышки заболеваний связаны с засушливыми годами, особенно неблагоприятными для роста и развития растений.

Анализ повреждаемости растений местной флоры в зависимости от их принадлежности к тому или иному типу растительности показал, что менее всего поража-

ются болезнями и вредителями степные, луговые и сорные растения. Устойчивость растений к болезням и вредителям тесно связана с интродукционной устойчивостью растений вообще [4]. Устойчивость к болезням и вредителям испытанных нами сорных видов составляет 93,1%; из 16 видов только один вид (*Melilotus albus*) регулярно поражался мучнистой росой. Одновременно в природных ценозах почти ежегодно можно было наблюдать массовое поражение мучнистой росой *Leonurus glaucescens*, *Polygonum aviculare* L. и других видов. Что касается степных и луговых видов, то во многом высокие интродукционные возможности этих видов объясняются их широкой экологической амплитудой, следствием которой является способность успешно произрастать в широком диапазоне условий. И условия культуры являются одной из оптимальных обстановок, где растения могут максимально реализовать свои возможности, а в данном случае максимально противостоять болезням и вредителям. И соответственно есть малоустойчивые в интродукционном отношении тундровые и болотные виды, перенос которых в культуру вызывает отрицательную реакцию: растения становятся угнетенными, ослабленными и поэтому легче подвергаются болезням и повреждаются вредителями.

## ЛИТЕРАТУРА

1. *Одегова М.А.* Виды мучнисторосяных грибов на территории Якутского ботанического сада // Защита растений от вредителей, болезней и сорняков. Новосибирск, 1979. С. 35–39. (Науч. тр. Новосиб. с.-х. ин-та; Т. 121).
2. *Бенуа К.А., Карпова-Бенуа Е.И.* Паразитные грибы Якутии. Новосибирск: Наука, 1973. 336 с.
3. *Одегова М.А.* Динамика развития мучнисторосяных грибов // Вопросы теории и практики защиты интродуцированных растений от вредителей, болезней и сорняков: Тез. докл. 14 рабочего совещ. руководителей службы защиты растений ботан. садов СССР, Киев, 10–13 сент. 1991 г. Киев, 1991. С. 37–38.
4. *Данилова Н.С.* Биологическое разнообразие флоры Якутии – источник интродукции: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1996. 35 с.

Якутский государственный университет  
им. М.К. Аммосова, Якутск  
Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН,  
Якутск

Поступила в редакцию 28.01.1998 г.

## SUMMARY

*Danilova N.S., Odegova M.A. Pests and diseases of indigenous plants in the Yakut Botanic Garden*

The indigenous plants in the YBG have been injured by pests and diseases annually. The various species of aphid are the most common pests and the various fungi (the species of *Erysiphe* and *Sphaerotheca*) are the most common source of diseases. The resistance of 335 plant species to pathogens and pests was investigated. Only 54% of plants were found to be resistant, 30,9% were injured at times and 14,5% – annually.

УДК 58.002

## **ИНФОРМАЦИОННО-ПОИСКОВАЯ СИСТЕМА “БОТАНИЧЕСКИЕ КОЛЛЕКЦИИ РОССИИ В ИНТЕРНЕТЕ”**

*А.А. Прохоров, М.И. Нестеренко*

В настоящее время на сервере Петрозаводского университета [http://www.ptz.karelia.ru/hortus/drr/main\\_a.htm](http://www.ptz.karelia.ru/hortus/drr/main_a.htm) создана информационно-поисковая система (ИПС) фондов интродуцированных растений в ботанических садах России, которая делает общедоступной информацию о богатейших коллекциях ботанических садов России. В рамках проекта “Ботанические коллекции России в Интернете” решались три основные задачи: создание доступной через Интернет ИПС, содержащей данные о коллекционных фондах; распространение в системе ботанических садов России стандартной системы управления записями о растениях, находящихся в коллекциях ботанических садов; организация информационного центра, управляющего введением стандартизованных данных, поступающих из ботанических садов в информационно-поисковую систему. Сочетание ИПС и локальных систем регистрации дает возможность провести инвентаризацию и унифицированный учет коллекций растений ботанических садов России. Источниками информации являются ботанические сады России и стран СНГ, другие научные учреждения ботанического профиля, ботаники и садоводы. Пользователями ИПС будут более 1700 ботанических садов всего мира, а также ботаники, садоводы и любители растений всего мира.

### **СОЗДАНИЕ ДОСТУПНОЙ ЧЕРЕЗ ИНТЕРНЕТ ИНФОРМАЦИОННО-ПОИСКОВОЙ СИСТЕМЫ (ИПС), СОДЕРЖАЩЕЙ ДАННЫЕ О КОЛЛЕКЦИОННЫХ ФОНДАХ БОТАНИЧЕСКИХ САДОВ РОССИИ**

В 1979 г. были начаты подготовительные работы по созданию ИПС и разосланы методические указания по учету коллекционных растений [1]. Однако быстрое внедрение персональных компьютеров способствовало созданию локальных систем регистрации коллекций, в то время как компьютерные сети не получили нужного развития. В то же время “Стратегия ботанических садов по охране растений” [2] рекомендует обмениваться информацией между ботаническими садами с помощью совместимого программного обеспечения, поддерживающего международный переводной формат (ITF). Полагаем, что созданию системы информационного обмена между садами будет способствовать распространение систем регистрации коллекций – VG-recorder [3] и “Калипсо” [4], поддерживающих ITF.

На начальном этапе функционирования ИПС “Ботанические коллекции России в Интернете” [5] в ее основу была положена уже собранная информация по дендро-

логическим коллекциям России, так как ИПС создавалась параллельно подготовке “Каталога культивируемых древесных растений России” [6]. Позже была завершена предварительная обработка списков видов и культиваров декоративных травянистых растений [7], который также подключен к ИПС. *В ИПС приведены ссылки на авторов Каталогов и других использованных источников информации.* Источником информации о растениях являются ботанические сады, приславшие в наш адрес заполненные опросные таксономические списки, а также сады, данные о коллекциях которых включены в “Каталог цветочно-декоративных травянистых растений ботанических садов СНГ и стран Балтии” [7].

Обновление и пополнение ИПС предполагается осуществлять за счет регулярной передачи информации из ботанических садов в виде файлов “Калипсо”, ITF или текстовых файлов. Разумеется, частое обновление ИПС маловероятно, но распространение программных средств в ботанических садах и обучение персонала на специальных семинарах, аналогичных уже проведенным Московским отделением МСБСОР в Петрозаводске, Киеве и Алматы, будет способствовать развитию ИПС.

### Характеристики ИПС

Основная идея ИПС заключается в том, что пользователь, используя дружественный интерфейс ИПС, может произвести поиск нужного таксона по известному ему латинскому названию. Поиск позволяет определить, в каких ботанических садах представлены данные растения. В настоящее время ИПС содержит только два параметра: таксономическое описание растения и его наличие в конкретных ботанических садах. Мы намеренно не усложняли систему обилием информации, что предполагалось в проекте ИПС 1979 г. [1], так как развитие собственных баз данных в каждом саду позволит в перспективе выйти с ИПС на локальную базу, где и будет дана развернутая характеристика таксона. Такую схему предполагается реализовать в Ботаническом саду ПетрГУ в 2000 г.

Для разработки проекта был выбран язык Perl, включенный в HTTPD-сервер под управлением системы UNIX. Такая схема была выбрана по нескольким причинам, они приведены ниже в порядке убывающего (на наш взгляд) приоритета.

- Во-первых, стоимость сервера и программного обеспечения для него (типа Oracle) намного бы превысило финансирование данного проекта. На данном этапе такие расходы были бы неоправданны, так как степень популярности и объем данных нашей поисковой системы было трудно оценить заранее и путь от меньшего к большему, на наш взгляд, вполне оправдан.
- Во-вторых, распространенность этого языка обеспечивает быстрый перенос базы с сервера на сервер, что бывает иногда необходимо по техническим причинам.
- В-третьих, текстовая ориентация языка Perl, а также наличие в нем библиотек, облегчающих создание html-страниц, позволяет быстро работать с данными текстового типа, а именно такая специфика у баз данных, представленных нами, а также делает ненужными специальные программы-клиенты к базе данных, пользователю достаточно любого html-браузера для доступа к базе. Для примера, в случае применения ява-скрипта или ява-апплетов многие обладатели старых версий браузеров не имели бы возможности посещать нашу поисковую систему.

Базы данных представлены в виде текстовых файлов особого формата, находящихся на html-сервере. Была разработана методика кодирования таксономической информации, несколько программ на языке Perl, позволяющие быстро создавать необходимые файлы из предоставленного в определенном формате материала. Формат файлов, их количество и содержание подобрано таким образом, чтобы максимально ускорить поиск запрошенных таксонов в базе. При размере базы до 100000 таксонов время поиска будет сопоставимо со временем передачи информации в сети Интернет.

Интерфейс ИПС разрабатывался на двух языках: на английском и русском. Это коснулось всех уровней ИПС:

- два набора html-страниц,
- два набора Perl-программ,
- два набора данных.
- Адреса в Интернете:

1. Русская поисковая система: [http://www.ptz.karelia.ru/hortus/drr/main\\_a.htm](http://www.ptz.karelia.ru/hortus/drr/main_a.htm)

2. Английская поисковая система: [http://www.ptz.karelia.ru/hortus/drr/main\\_e.htm](http://www.ptz.karelia.ru/hortus/drr/main_e.htm)

Html-интерфейс ИПС максимально доступен для неподготовленных пользователей. Поиск ведется по ключевому слову, но оно может стоять в произвольных местах названия растения. Кроме того, планируется подключить приблизительный поиск (поиск с учетом незначительных погрешностей при вводе ключевого слова). Если от пользователей ИПС будут поступать пожелания усложнить интерфейс и сделать более мощный запрос (с одновременным усложнением интерфейса), то эти пожелания будут, безусловно, удовлетворены.

В ходе дальнейшего развития ИПС html-интерфейс будет создаваться свой для каждой новой базы данных, это связано со спецификой баз. В ходе дальнейшей работы, когда количество баз станет трудно обозримым, возникнет необходимость создать общий поисковый интерфейс по всем базам.

Русские названия культурваров транслитерированы латинскими буквами специальной программой, проведена работа по правильной транслитерации русских названий. В этом вопросе есть надежда на помощь пользователей ИПС.

## **РАСПРОСТРАНЕНИЕ СТАНДАРТНОЙ СИСТЕМЫ УПРАВЛЕНИЯ ЗАПИСЯМИ О РАСТЕНИЯХ, НАХОДЯЩИХСЯ В КОЛЛЕКЦИЯХ БОТАНИЧЕСКИХ САДОВ**

В 1998 г. предлагаемая нами к распространению в системе ботанических садов России система управления базами данных (СУБД) – регистратор коллекций “Калипсо” – была представлена на Международном совещании по цветоводству в Главном ботаническом саду РАН (Москва), а английская версия на 5-м Международном конгрессе ботанических садов по охране растений в Кейптауне (Южная Африка). В настоящее время четвертая русская версия “Калипсо” эксплуатируется в нескольких ботанических садах России и Украины, продолжается рассылка в адреса ботанических садов России и стран СНГ. Пользователи Интернета могут свободно получить копию “Калипсо” непосредственно с сервера [http://www.ptz.karelia.ru/hortus/pbg/soft\\_st.htm](http://www.ptz.karelia.ru/hortus/pbg/soft_st.htm).

В целях увеличения привлекательности программы для пользователей в каждый экземпляр “Калипсо” включается базовый файл, содержащий списки коллекций древесных растений России, а также другая необходимая пользователю ботаническая информация. В настоящее время мы располагаем возможностью подготовить для ботанических садов, коллекции которых представлены в ИПС, версию “Калипсо”, содержащую данные об их собственных коллекциях, что значительно упрощает начальный период эксплуатации СУБД.

### **Описание СУБД “Калипсо”**

Первоочередной задачей проекта являлось “Калипсо” – стандартной системы управления записями о растениях, находящихся в коллекциях ботанических садов. В основу нашего подхода к созданию Базы данных коллекционных фондов положены следующие принципы: простота ввода данных, соответствие ИТФ – международному стандарту записей для ботанических садов, наличие стандартных функций отбора

данных и создания каталогов, списка семян и др. выходных форм. Огромным преимуществом является возможность адаптации содержимого большинства полей к индивидуальным потребностям ботаника, занятого вводом информации. Предоставлена возможность разделения базы данных на фрагменты и их последующего слияния. "Калипсо" воспринимает специально отформатированные текстовые файлы с таксономической информацией. Введенные таксономические сведения могут быть проверены в целях устранения дублирования таксонов, ошибочного приписания рода к разным семействам. При этом также выводится информация о недостаточности полных записях. При слиянии баз данных одинаковые таксоны сливаются с сохранением информации о добавленных образцах. Проверка баз данных, наряду с противоречиями таксономического характера, анализирует все нарушения структуры баз, вызванные, например, аварийным завершением программы. В данной программе система выборок позволяет выбирать интересующую вас совокупность растений и работать только с ней. Сортировки и просмотр позволяют быстро просматривать базу в любом порядке, быстро находить нужные растения. Имеется 6 выходных форм: список семян и списки выбранных таксонов и образцов, гербарные этикетки и паспорта таксонов и образцов. Структура данных в нашей системе довольно развита и отличается от ITF формата местами довольно существенно, но тем не менее в системе обеспечен ввод и вывод в ITF формате. На данный момент программа реально позволяет работать с базами нескольких садов и организовать обмен данными в ITF формате по электронной почте. Для передачи базы на другие компьютеры предусмотрены функции копирования и перемещения выбранных таксонов и образцов в отдельный каталог. Затем этот каталог может быть заархивирован и переслан по электронной почте или может быть выложен в Интернет. Также предусмотрена функция подключения внешней базы из отдельного каталога. Эти функции могут позволить раздельно редактировать базу кураторами отделов и затем сливать базу воедино.

Наша система имеет некоторые настройки на конкретного пользователя. В экране параметров можно задать 2 пароля для разных уровней доступа, задать название и международный код БС. Можно задать порядок автоматического сохранения измененных данных в ITF формате.

"Калипсо" создана на FoxPro 2.6(Windows). Учитывая прогресс в области компьютерных технологий планируется ее перенос на более современные системы.

## **ОРГАНИЗАЦИЯ ИНФОРМАЦИОННОГО ЦЕНТРА, УПРАВЛЯЮЩЕГО ВВЕДЕНИЕМ СТАНДАРТИЗОВАННЫХ ДАННЫХ, ПОСТУПАЮЩИХ ИЗ БОТАНИЧЕСКИХ САДОВ В ИНФОРМАЦИОННО-ПОИСКОВУЮ СИСТЕМУ**

В Ботаническом саду ПетрГУ создана лаборатория компьютерной ботаники, основной задачей которой является создание программных средств и информационных систем для нужд ботанических садов.

Для координации работы по применению и разработке программного обеспечения и информационных ресурсов в ботанических садах и дендрологических парках Российской Федерации и для улучшения условий сбора информации о коллекциях ботанических садов при Совете Ботанических садов России образована Комиссия по применению новых информационных технологий в ботанических садах. Таким образом, созданы оптимальные условия для дальнейшего развития деятельности в области распространения компьютерных технологий и современных информационных систем в ботанических садах.

Выражаем огромную и искреннюю благодарность Институту Открытое Общество (грант IEA70Lu/w) за оказанную нам финансовую поддержку, сделавшую возможным выполнение данного проекта, который, как мы надеемся, будет полезен многим ботаникам и садоводам всего мира.



Мы также благодарны Питеру Вайс-Джексону – генеральному секретарю Международного Совета ботанических садов по охране растений за дополнительную финансовую помощь и проявленный интерес к нашей работе и И.А. Смирнову – председателю Московского отделения МСБСОР.

Сбор и подготовка информации были бы невозможны без добровольной помощи Ю.Н. Карпуна (Субтропический ботанический сад Кубани, Сочи), Н.Н. Арнаутова (Ботанический сад БИН РАН, Санкт-Петербург), Л.С. Плотниковой, И.А. Маркидина, Р.А. Карпионовой (Главный ботанический сад РАН, Москва), а также многих других ботанических садов России.

Огромную помощь нам оказали Н.С. Рузанова и Н.Г. Корпусенко (Петрозаводский гос. университет).

Выполнить данный проект нам помогали И. Дмитриева, С. Елькин, А. Колосова, О. Красильникова, В. Фролов.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Методические указания по учету коллекционных растений ботанических садов СССР с помощью ЭВМ / Сост. З.Е. Кузьмин, Г.Н. Зайцев, С.В. Сорокин. М.: ГБС АН СССР, 1979. 50 с.
2. Стратегия ботанических садов по охране растений. М.: ВФОР, МСОП, 1994. 62 с.
3. Смирнов И.А., Работнова М.В. Регистратор коллекций для ботанических садов // Совет ботан. садов России, отд-ние Междунар. совета ботан. садов по охране растений. Информ. бюл. 1997. Вып. 6. С. 48–50.
4. Нестеренко М.И., Прохоров А.А., Груздева Е.А., Холодкова Е.Ю. “Калипсо” – база данных коллекционных фондов для ботанических садов // Там же. С. 53–57.
5. Прохоров А.А., Нестеренко М.И. Коллекции ботанических садов и дендрологических парков России в Интернете // Материалы совещания по проблемам интродукции хвойных растений в России. Сочи, 1999. С. 62–63.
6. Каталог культивируемых древесных растений России. Сочи, 1999.
7. Каталог цветочно-декоративных травянистых растений ботанических садов СНГ и стран Балтии. Минск: Гальперин, 1997. 476 с.

Ботанический сад  
Петрозаводского государственного университета

Поступила в редакцию 8.09.1999 г.

## SUMMARY

### *Prokhorov A.A., Nesterenko M.I. Information retrieval system “Russian botanical collections in Internet”*

The information retrieval system (IRS) has been created on the server of Botanic Garden of the Petrozavodsk State University [http://www.ptz.karelia.ru/hortus/drr/main\\_a.htm](http://www.ptz.karelia.ru/hortus/drr/main_a.htm). The available IRS has been established within the framework of the project “Russian botanical collections in Internet”. The data base management system ‘Calipso’ ([http://www.ptz.karelia.ru/hortus/pbg/soft\\_st.htm](http://www.ptz.karelia.ru/hortus/pbg/soft_st.htm)) contains the data on collection plants in botanic gardens and is distributed all over the botanic gardens in Russia. The combination of IRS and local registration systems provides an opportunity to make an unified inventory of botanic collections. The project was supported by the Open Society Institute (grant IEA70Lu) in 1998.

## ДЕНДРАРИЙ БОТАНИЧЕСКОГО САДА МОРДОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

*Н.С. Ерофеев*

Ботанический сад Мордовского государственного университета основан 1 марта 1960 г. по инициативе кафедры ботаники под руководством профессора Н.В. Ржавитина. Он расположен в 4 км к юго-востоку от г. Саранска на правом берегу р. Иноар. Его площадь 31,9 га, из них 14 га занимает дендрарий (рис. 1).

Дендрарий построен по систематическому принципу; в плане он имеет квадратную форму и разделен на 6 треугольников аллеями из деревьев: *Tilla cordata*, *Fraxinus excelsior*, *Betula pendula*, *B. pubescens*, *Larix decidua*, *L. sibirica*, *Ulmus pumila* (рис. 2).

В середине дендрария, в месте соединения аллей в круге диаметром 20 м высажены *Juniperus communis* в сочетании с *Berberis vulgaris* f. *artropurpurea*, *Spiraea japonica* и *Chaenomeles japonica*. В 5 м от периметра круга между аллеями высажены *Hippophae rhamnoides*, *Ribes aureum*, *Ligustrum vulgare*, *Symphoricarpos albus*.

С южной стороны дендрария посажен *Acer platanoides*, а с северной стороны – *Ulmus glabra*. В первые годы посадочный материал для ботанического сада приобретали в лесничестве и питомниках Мордовии; в последующие годы – в Главном ботаническом саду РАН, ботаническом саду МГУ, Российской сельскохозяйственной академии имени К.А. Тимирязева, а также в ботаническом саду Воронежского государственного университета и на Липецкой лесостепной опытной селекционной станции (ЛОСС).

С 1964 г. видовой состав дендрария пополнился саженцами, выращенными из семян, полученных по обмену.

На 1 октября 1993 г. во всех отделах ботанического сада Мордовского госуниверситета зарегистрировано 610 видов, гибридов, форм и сортов древесных растений, относящихся к 48 семействам, 110 родам. Латинские названия растений выверены по [1–10]. Деревья и кустарники в дендрарии расположили по системе А.Л. Тахтаджяна.

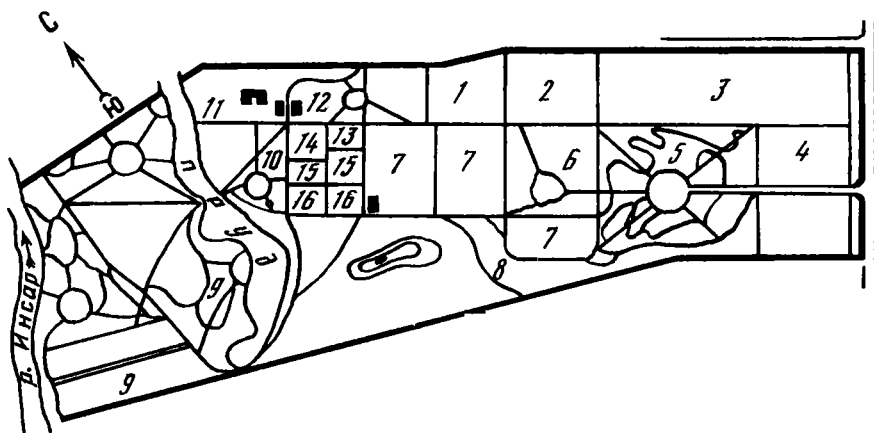


Рис. 1. План ботанического сада Мордовского университета

1 – хозяйственные постройки, 2 – участок полезных растений, 3 – экспериментальный участок, 4 – партер и коллекция тополя, 5 – дендрарий, 6 – участок декоративных древесных плодовых, 7 – питомник древесных растений, 8 – участок региональной дендрофлоры, 9 – дендропарковая зона, 10 – фруктицетум и туалеты, 11 – лаборатория охраны растительных ресурсов, 12 – Мичуринский сквер, 13 – участок систематики, 14 – розарий, 15 – коллекция декоративных однолетников, 16 – коллекция декоративных многолетников

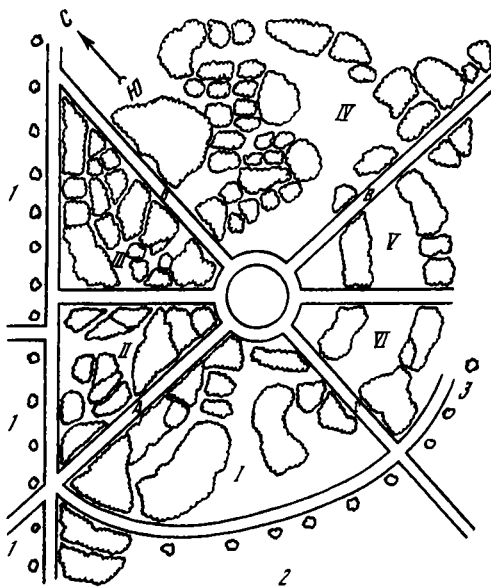


Рис. 2. Схематический план посадок деревьев и кустарников в дендрарии

Аллеи из: А – *Larix decidua*, L. *sibirica*, Б – *Fraxinus excelsior*, В – *Tilia cordata*, Г – *Betula pendula*, В. *pubescens*, I–VI – посадки древесных по подклассам, 1 – посадки *Ulmus glabra* и *U. pumila*, 2 – *Lonicera tatarica*, 3 – *Corylus avellana*

В юго-восточной части систематического дендрария экспонируются представители отдела *Gymnospermae* (название определены по [4, 5]). На этом участке высажен *Ginkgo biloba*. Растет он в условиях Мордовии очень плохо. Рядом расположена роща *Taxus baccata*, по соседству с которой произрастают виды рода *Pinus*: *P. korainsis*, *P. scopulorum* и *P. sylvestris*. Здесь же собрана коллекция видов рода *Picea*: *P. glauca*, *P. koraiensis*, *P. pungens*, *P. ajanensis*,

*P. abies*; рода *Abies*: *A. birica* и *A. veitohii*. Большой интерес для нашей местности представляют три вида рода *Pseudotsuga*: *P. caesia*, *P. glauca*, *P. taxifolia*. Рядом с ними произрастает *Tsuga canadensis*.

Наибольшее значение для озеленения территории Мордовии имеют разновидности туи западной – *Thuja occidentalis*. Эти вечнозеленые засухо- и газоустойчивые растения прекрасно зимуют в условиях Мордовии. На участке произрастает 15 форм туи западной. Сажены этих форм были приобретены в ГБС РАН и ЛОСС в 1973–1974 гг.

В саду собрана коллекция из 6 видов рода *Juniperus*: *J. lavsoniana*, *J. lycea*, *J. virginiana*, *J. communis*, и его 8 форм: f. *cracovica*, f. *compressa*, f. *olepressa*, f. *prostrata*, f. *stricta*, f. *sucica*, f. *hemisphaerica*, f. *weckii*; *J. sabina* и его форм; f. *erecta*, f. *fastigiata*, f. *pumila*, f. *tamariscifolia*.

К северо-западу от участка голосеменных расположен отдел покрытосеменных. В ботаническом саду хорошо растет и плодоносит *Schizandra chinensis*. Рядом представлены виды рода *Berberis*: *B. vulgaris* и его темно-пурпурная форма f. *atropurpurea*, *B. heteropoda*, *B. aggregata*, *B. bretschneideri*, *B. julianae*, *B. lycium*, всего 18 видов.

На втором участке произрастают представители следующих семейств: *Ulmaceae*, представленные 5 видами рода *Ulmus*: *U. glabra*, *U. laevis*, *U. macrocarpa*, *U. pumila*, *U. foliacea*; *Moraceae*, представлен *Morus alba*; *Fagaceae*, род *Quercus*: *Q. denta*, *Q. mongolica*, *Q. petraea*, *Q. pubescens*, *Q. robur*, *Q. rubra*.

Род *Betula* представлен 11 видами: *B. fusca*, *B. oycoviensis*, *B. papyrifera*, *B. raddeana*, *B. ulmifolia* и др. Род ольха *Alnus* – 3 видами: *A. incana* и ее форма f. *pinnatifida* Wahlenk., *A. glutinosa*, *A. hirsuta*. Род лещина *Corylus* представлен тремя видами и одной формой – *Corylus avellana* f. *atropurpurea*, *C. columa*, *C. mandshurica*.

Семейство *Juglandaceae* представлено семью видами рода *Juglans*, *J. regia*, на территории сада ежегодно очень сильно подмерзает, весной отрастает, но не плодоносит. Остальные виды хорошо растут и плодоносят – это *J. ailanthifolia*, *J. cinerea*, *J. cordiformis*, *J. mandshurica*, *J. siedoldiana*, *J. nigra*.

В следующем треугольнике размещены растения подкласса *Dilleniidae*. Семейство *Raeoniaceae* представлено одним родом – *P. arborea* и *P. suffruticosa*. Рядом растет представитель семейства *Tamaricaceae* – *Tamarix tetrandra*.

В дендрарии ботанического сада Мордовского госуниверситета собрана большая коллекция рода *Salix*. Ивы приобрели черенками из различных ботанических садов России. Кроме видов местной флоры, а их у нас насчитывается 14 [3], среди которых есть серебристые и плакучие формы, такие как *Salix alba* f. *sericea*, *S. alba* f. *tristis* Goud., разновидности ивы козьей (*S. caprea* f. *elliptica*, *S. caprea* f. *orbiculata*, *S. caprea* f. *rotundata*), следует отметить *S. daphnoides*, *S. pierotii*, *S. phylicifolia*. Есть гибриды ивы корзиночной с козьей (*S. × smithiana*). Всего зарегистрировано 43 вида *Salix*. Из рода *populus* в естественных условиях Мордовии произрастает только пять видов. Из Санкт-Петербургской лесной академии получены черенки 20 видов и гибридов тополя, из которых сохранились лишь 8 гибридов.

Семейство *Tiliaceae* в дендрарии представлено тремя видами: *Tilia cordata*, *T. japonica*, *T. platyphyllos*.

Семейство *Thymelaeaceae* представляет род *Daphne* с двумя видами – *D. jezoensis* и *D. mesereum*.

Наиболее полно представлены древесные растения местной и инородной флор подкласса *Rosidae*. Особое место занимают представители семейства *Hydrangeaceae*. Здесь собрано 6 видов рода *Hydrangea*: *H. bretsohneidri*, *H. cinerea*, *H. macrophylla*, *H. paniculata*, *H. pecinensis* и *H. sterilis*.

В этом же треугольнике расположено несколько видов рода *Philadelphus*: *Ph. saucasicus*, *Ph. mexicanus*, *Ph. coronarius*, *Ph. magdalenae*, *Ph. microphyllus* и *Ph. pubescens*. Рядом с чубушниками произрастает *Deutzia scabra*.

Плодово-ягодные растения различных семейств выращивают на участке плодово-ягодных растений собрано 13 видов рода *Ribes* и 3 вида рода *Glossularia* (названия приведены по [6,7]).

На 1 января 1993 г. нами зарегистрировано 178 видов, разновидностей и гибридов древесных растений семейства *Rosaceae*, которые цветут и плодоносят.

В треугольнике размещены представители подсемейства *Spiraeoideae*, род *Spiraea* (19 видов). Следует отметить наиболее интересные и редко встречающиеся в парках и садах – *S. betulifolia* Pall., (гибрид спиреи японской с белоцветковой) *S. × bumalda*, *S. chinensis*, *S. douglassii* и три вида *Physocarpus* – это *Ph. amurensis*, *Ph. ribesifolius* и *Ph. Opulifolius*.

27 видов *Rosa* приобретены в частных коллекциях садоводов-любителей Мордовии, а также ботанических садах России. Два вида были найдены как одичавшие – *Rosa foetida*, *R. galliza* на опушке леса около села Старое Акшино, Старошайговского района Мордовии 1969 г. А в 1978 г. около села Редкодубье Ардатовского района мы обнаружили – *R. ecae* и *R. fedtshenkoana*. Розы гибридного происхождения высажены в розарии. В этом же треугольнике произрастают растения подсемейства *Maloideae* (13 видов рода *Malus*). Из них следует отметить *V. cerasifera*, *M. floribunda*, *M. orientalis*.

Род *Pyrus* представлен 4 видами: *P. communis*, *P. elaeagrifolia*. Два вида посажены на участке региональных флор. Имеется 14 видов рода *Cotoneaster*, среди них много североамериканских. Из природной флоры России произрастают *C. adpressa*, *C. integrima*, *C. lucida*, *C. multiflora*.

В дендрарии собрана коллекция из 27 видов рода *Crataegus*. Наиболее интересные для нашей местности *Crataegus × almaatensis*, гибрид алтайского с кроваво-красным, *C. schroederi*, *C. korolkowii* и др. Подсемейство *Prunoideae* представлено в разных отделах, только *Padus maaki* произрастает в систематическом дендрарии.

На участке бобовых с 1974 г. произрастают *Symplocadus dioicis* и гледичия трехколючковая *Gleditschia traicanthos*, посаженная в 1983 г., правда, она ежегодно подмерзает. Наиболее полно представлен род *Caragana*: *C. arborescens*, *C. boisii*, *C. frutex*, *C. fruticosa*, *C. turcestanica* и др. Здесь же растут два вида рода *Genista* – *G. tinctoria*, *G. germanica* и четыре вида рода *Chamaecytisus*: *Ch. ruthenicus*, *Ch. aurtriacus*, *Ch. zingeri*, *Ch. supinus*.

Представители семейства Rutaceae размещены во фрутицетуме и на участке региональных флор, это *Ruta graveolens* и *Phellodendron amurense*. 14 видов рода *Acer* произрастают только в систематическом дендрарии. По периметру дендрария высажены *F. plataboides* и его краснолистная форма *Acer platanoides f. rubra*, *A. pseudoplatanus* и его форма *A. pseudoplatanus f. variegata*, а также *A. rubrum*, *A. saccharum*. Рядом с кленами произрастают два вида *Aesculus glabra* и *A. hippocastanum*.

В нашей местности хорошо растут и плодоносят представители семейства Comaceae. В разных отделах ботанического сада высажено 10 видов рода *Comus* (среди них *C. alba* и *C. bretscheideri*) и два представителя семейства аралиевых: *Eleutherococcus senticosus* и *Aralia mandshurica*.

Семейство Vitaceae представлено двумя родами *Vitis*: *V. amurensis*, *V. riparia*, *V. vinifera* и *Parthenocissus quisquefolia*. Виды родов: *Elaeagnus*, *Shepherdia* и *Hippophae* выращивают во фрутицетуме ботанического сада.

Представители семейства Oleaceae размещены в отделе региональной флоры и во фрутицетуме, а *Fraxinus excelsior* – в аллеиной посадке. Всего в различных отделах произрастает 12 видов *Syringa*, 3 гибрида и 15 сортов *S. vulgaris*. Хорошо чувствует себя в ботаническом саду *Forsythia ovata*.

Успешно произрастают в саду растения родов *Lonicera*, *Weigela*, *Sambucus*, *Symphoricarpos*. В дендрарии собрана крупная коллекция видов *Lonicera*: здесь произрастают 30 видов и 3 гибрида. Из наиболее красивоцветущих видов следует отметить *L. pallasij* и *L. syringantha*.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Деревья и кустарники. М.: Наука, 1966. 637 с.
2. Галактионов И.И., Иу А.В., Осин В.А. Декоративная дендрология. М., 1967. 320 с.
3. Флора Мордовской АССР. Саранск, 1968. 138 с. (Учен. зап. Мордов. гос. ун-та; № 66).
4. Колесникова А.И. Декоративная дендрология. М., 1974. 704 с.
5. Рычин Ю.В. Древесно-кустарниковая флора: Определитель. М., 1972. 264 с.
6. Бахметьева Ф.Х. Важнейшие плодовые растения. М., 1970. 351 с.
7. Черепанов С.К. Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 509 с.

Ботанический сад Мордовского государственного университета,  
Саранск

Поступила в редакцию 2.12.1999 г.

#### SUMMARY

##### *Erofeev N.S. Arboretum in the Botanic Garden of the University of Mordovia.*

The information on woody plant collection is presented. The collection includes 610 species, hybrids, forms and cultivars attributed to 48 families and 110 genera. The plant expositions are arranged in order according to the system of A.L. Takhtadzhyan.

## ДОСТИЖЕНИЯ И ЗАДАЧИ БОТАНИЧЕСКОГО САДА АН РЕСПУБЛИКИ УЗБЕКИСТАН В ЗЕЛЕНОМ СТРОИТЕЛЬСТВЕ

*О.А. Ашурметов, В.П. Печеницын, Н.И. Штонда*

Проблема разработки научных основ декоративного садоводства и озеленения весьма актуальна для любого региона. Ботанический сад АН Республики Узбекистан на протяжении более чем полувека своего существования проводит обширные исследования по изучению, культивированию и охране деревьев и кустарников с целью обогащения растительных ресурсов республики. В зеленое строительство передано свыше 230 видов и форм интродуцентов. В то же время переданные виды и формы составляют менее 15% от общего видового разнообразия коллекций Сада.

Разработка научных основ интродукционного прогнозирования по формированию культурфитоценозов в зеленом строительстве базируется на изучении всех этапов онтогенеза растения и определяется комплексом критериев – соответствие феноритма интродуцента климатическому пункту интродукции; зимо-, морозо- и жароустойчивость; биоморфологические особенности; биоэкологическая, фитоценотическая и таксономическая приуроченность; способность к активному самовозобновлению; отношение к вредителям и болезням.

За 5%-летний период существования в Ботаническом саду прошло интродукционное испытание около 5000 видов, форм и разновидностей растений из различных флористических регионов, в том числе более 2000 видов деревьев и кустарников.

С учетом комплекса перечисленных выше критериев определена перспективность интродуцентов для использования их в зеленом строительстве Узбекистана. Наиболее перспективными оказались представители Атлантическо-Североамериканской, Восточноазиатской, Ирано-Туранской (в пределах Гирканской провинции) флористических областей; из Циркумбореальной – представители шести провинций: Атлантическо-Европейской, Центральноевропейской, Балканской, Кавказской, Восточноевропейской и Западносибирской.

Широкому использованию представителей Атлантическо-Североамериканской области (виды родов *Fraxinus*, *Carya*, *Gleditsia*, *Catalpa*, *Acer*, *Platanus occidentalis*, *Liriodendron tulipifera*, *Diospyros virginiana*, *Tilia americana*, *Cercis canadensis* и др.) во многом способствует то, что они практически не провоцируются зимними оттепелями, столь характерными для климата Узбекистана.

Восточноазиатская флористическая область (особенно Японо-Корейская и Центрально-Китайская провинции) дала для озеленения значительное количество высокодекоративных экзотов ранневесеннего цветения – виды *Chaenomeles*, *Forsytsia*, *Spiraea* и листопадные виды *Magnolia*.

В целом из данной флористической области наиболее перспективными оказались ксерофиты и ксеромезофиты Западного, Северного и Южного Китая, растения переходной зоны от субтропических широколиственных лесов к хвойным лесам. В основном это кустарники, из которых многие вечнозеленые (виды родов *Berberis*, *Cotoneaster* и др.), часть из них хорошо зимует в Ташкенте без укрытия.

Виды из субтропических районов Китая (*Ligustrum lucidum*, *Photinia serrulata*, *Ehretia diksonii*, *Jasminum humile* и др.), являясь высокодекоративными растениями, в условиях Ташкента иногда подмерзают, но почти всегда достаточно хорошо восстанавливаются. Для широкого внедрения этих растений в зеленое строительство необходимо вести дальнейшую работу.

Большое число видов (около 30%), перспективных для озеленения, происходит из Гирканской, Кавказской, Центральноевропейской и др. провинций. Это виды родов *Acer*, *Fraxinus*, *Quercus robur*, *Q. castaneifolia*, *Albizzia julibrissin*, *Punica granatum*, *Populus alba* и др.

Узбекистан лежит в промежуточной между умеренной и субтропической зоне, что расширяет возможности по привлечению ряда видов субтропического происхождения [1].

Наличие искусственного полива позволяет культивировать не только мезоксерофиты или мезофиты, но и гигрофиты.

Одним из основных элементов зеленого строительства в условиях аридного климата являются хвойные растения. Местные виды (*Abies semenovii*, *Juniperus savghanica*, *J. semiglobosa*, *J. turkestanica*, *Picea schrenkiana*), являясь высокогорными, не переносят техногенных условий городской среды.

Установлено, что в условиях Узбекистана наиболее успешно произрастают виды с хвоей ксероморфного строения, происходящие из умеренных областей Северной Америки и Восточной Азии, а отчасти и Средиземноморья. Всего для озеленения рекомендовано 50 видов хвойных, в основном виды *Pinus* (11 видов), *Picea* (6 видов и 2 формы), *Juniperus* (8 видов и 2 формы), *Thuja* (2 вида), а также *Taxodium distichum*, *Metasequoia gliestroboides* и др. [2].

Особое место в исследованиях Сада занимают работы по акклиматизации трудноадаптирующихся растений, связанные с повышением устойчивости интродуцентов генетическими методами и получением новых форм и сортов растений путем отдаленной гибридизации. Это широко известные работы академика Ф.Н. Русанова с юкками и гибискусами. Продолжая это направление, Н.Ф. Русанов впервые получил межродовой гибрид *Catalpa* × *Chilopsis* (хилокатальпа), унаследовавший от родителей высокую декоративность, длительный период цветения и достаточную зимостойкость. В Саду получен *Ulmus* с плакучей кроной, гибриды *Koelreuteria paniculata* × *K. bipinnata* с плодами яркой окраски и более зимостойкие по сравнению с *K. bipinnata* [3].

В Саду подведены итоги многолетних исследований по интродукции в Узбекистан тропических деревьев и кустарников (свыше 600 видов). На основе разработанной шкалы успешности интродукции впервые в Среднеазиатском регионе осуществлена интродукционная оценка тропических растений при прохождении ими большого жизненного цикла в условиях закрытого грунта. Определена степень приспособляемости растений к новым условиям [4].

Выявлено, что наиболее перспективными районами для поиска новых видов-интродуцентов в Узбекистан являются Вест-Индская, Суданская, Южнобирманская, Центральноамериканская, Капская, Замбезийская и Атлантическая флористические провинции.

В группу перспективных вошли также ежегодно цветущие и плодоносящие виды, как *Hamelia patens*, *Pavonia spinifex*, *Phyllanthus grandifolius*, (Вест-Индская провинция), *Coffea arabica* (Эфиопская провинция), *Daedalacanthus nervosus*, *Psidium guayava*, *P. cattleianum* (Южнобразильская провинция), *Acanthaster venenata* (Капская провинция), *Carica papaya*, *C. quercifolia* (Горно-Аргентинская и Южнобразильская провинция), *Cyphomandra betacea* (Горно-Перуанская провинция), и другие.

Современная ландшафтная архитектура предполагает использование в фитодизайне крупномерных высокодекоративных вечнозеленых растений. Для этих целей наиболее перспективными в условиях Узбекистана рекомендовали себя виды *Chamaedorea*, *Coccolus*, *Cordyline*, *Dracaena*, *Fatsia*, *Ficus*, *Hibiscus*, *Psidium*, *Rhapis*, *Washingtonia* и др. Разрабатываются методы ускоренного размножения (семенного и вегетативного) и выращивания этих видов.

В настоящее время ведутся работы по подбору ассортимента для создания санитарно-защитных зон, отличающихся высокой степенью загрязнения атмосферного воздуха. Разработана 100-балльная шкала комплексной оценки санитарно-гигиенических свойств древесных растений и состояния озеленения в целом. Использование такой шкалы открывает перспективы научно обоснованного подхода к реконструкции и созданию зеленых насаждений самого разнообразного назначения [5].

В настоящее время при создании искусственных ландшафтов специалистам приходится решать не только эстетические и санитарно-гигиенические, но и экологические вопросы. Большинство существующих в Ташкенте садово-парковых насаждений свидетельствует об отсутствии каких-либо теоретических предпосылок при их создании, они отличаются недостаточным разнообразием ассортимента.

Более чем 50-летний период существования Ботанического сада позволяет рассматривать его как регулируемый культурфитоценоз со сложными отношениями как между самими растениями, так и между растениями и средой и использовать его как опытную модель для разработки научных основ создания насаждений садово-паркового типа с учетом специфики аридного климата Узбекистана.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Русанов Ф.Н. Теория и опыт переселения растений в условиях Узбекистана. Ташкент: Фан, 1974. 109 с.
2. Esipova T. Gymnosperm plants of the Botanical Garden of Uzbekistan // Plant life in South-West and Central Asia. Tashkent, 1998. P. 1–67.
3. Русанов Н.Ф. Получение новых декоративных форм древесно-кустарниковых растений методом отдаленной гибридизации (на примере катальпы, хилопсиса и кельрейтерии) // Тез. докл. Всесоюз. совещ. по отдаленной гибридизации растений и животных. М., 1987. С. 466–467.
4. Кармишина Н.М. К методу прогнозирования успешности интродукции тропических и субтропических растений // Интродукция и акклиматизация растений. 1993. Вып. 26. С. 12–26.
5. Печеницын В.П., Эркебаев Т.К. Комплексная оценка санитарно-гигиенических свойств древесных декоративных растений // Там же. 1996. Вып. 27. С. 129–132.

Ботанический институт и Ботанический сад  
АН Республики Узбекистан, Ташкент

Поступила в редакцию 20.06.1999 г.

## SUMMARY

### ***Aschurmetov O.A., Pechenitsin V.P., Schtonda N.I. Achievements and objects of the Botanic Garden un Uzbekistan Academy of Sciences in planting of greenery***

About 5000 plant species and forms (including more than 2000 woode plant species) from various floristic regions have been tested in the Garden for 50 years. On the basis of lond-term introduction studies the assortment of plants for planting of greenery has been drawn up and the recommendations have been elaborated.



---

---

# ПОТЕРИ НАУКИ

---

---

УДК 58:061.75

## ПАМЯТИ М.А. МАХАЛИНА

(18.IX.1918 – 3.IV.2000)

Третьего апреля 2000 г. умер доктор биологических наук Михаил Алексеевич Махалин – известный в стране и мире специалист по отдаленной гибридизации злаковых культур, один из соратников и убежденных последователей академика Н.В. Цицина.

Он родился 18 сентября 1918 г. в селе Терса Вольского района Саратовской области. В 1925 г. семья переехала в Москву, где с 1927 по 1937 г. он учился в школе и сразу же – в 1937 г. – поступил в Московскую сельскохозяйственную академию им. К.А. Тимирязева (Тимирязевку) на полеводческий факультет, отделение селекции.

Он был студентом 4-го курса, когда началась война. Поддержав патриотический порыв студенчества, он подал заявление об отправке добровольцем на фронт и некоторое время находился в составе народного ополчения. Однако вскоре был отозван из него, так как студенты старших курсов, согласно постановлению Правительства, должны были продолжать учебу. Так М.А. Махалин оказался в Самарканде, куда в связи с войной была временно переведена Тимирязевка. Здесь он и закончил учебу в марте 1942 г. и получил диплом. Новая попытка попасть на фронт также не увенчалась успехом. По физическим данным он был признан непригодным для участия в боевых действиях и направлен на работу в Угловский район Алтайского края, где проработал по июнь 1944 г. младшим, а затем – старшим агрономом Угловской МТС.

В связи со склонностью к научным исследованиям в августе 1944 г. он был принят младшим научным сотрудником в Зональный институт зернового хозяйства центральных районов Нечерноземной полосы (Немчиновка), и в декабре 1946 г. поступил в аспирантуру в том же институте. В мае 1951 г. защитил диссертацию, и ему была присуждена ученая степень кандидата биологических наук. К этому времени (с марта 1951 г.) он уже работал младшим научным сотрудником в Монгольской сельскохозяйственной экспедиции Академии наук СССР, где пробыл до 1 апреля 1953 г.

В отдел (тогда еще лабораторию) отдаленной гибридизации ГБС АН СССР М.А. Махалин пришел 6 апреля 1953 г. и беспрерывно проработал здесь до окончания своей трудовой деятельности (7 января 1992 г.) вначале младшим, потом старшим научным сотрудником (с 1962 г.), затем заместителем заведующего отделом (1964–1970 г.), заведующим сектором ржи и тритикале (1971–1987 г.) и заведующим отделом (1980–1981 г.).

За время работы под руководством академика Н.В. Цицина и в дальнейшем он получил ценные в теоретическом и практическом отношении результаты в области отдаленной гибридизации злаковых культур. Опубликовал более 40 научных работ по теории и методам отдаленной гибридизации, в том числе объемную монографию “Межродовая гибридизация зерновых колосовых культур”, защитил докторскую

диссертацию (ноябрь 1979 г.) и создал ряд сортов тритикале и ржи, три из которых районированы. Наивысшим достижением его в области практической селекции явилось создание двух сортов тритикале – Снегиревский зернокармликовой и Снегиревский 699, которые до сих пор являются непревзойденными по урожайности, а сорт Снегиревский 699 признан стандартом по Центральному региону.

Эти сорта, как и многие другие сорта и формы тритикале, созданные М.А. Махалиным, появились в результате обнаруженного им “взрыва” формообразования в комбинации скрещивания октоплоидных тритикале с гексаплоидными, где материнской формой служила первая. В последующем этот эффект был многократно подтвержден рядом других исследователей и лег в основу многих селекционных программ по тритикале как у нас в стране, так и за рубежом.

Им создан также интересный сорт тетраплоидной ржи “Старт”, районированный в 1977 г. в Рязанской области, который до сих пор используется некоторыми селекционерами в селекционных программах. Оригинальный сорт многолетней тетраплоидной ржи, Снегиревская 28, признан новым видом ржи и используется в теоретических и прикладных исследованиях.

Большой интерес в теоретическом и практическом планах представляют созданные М.А. Махалиным ржано-пырейные амфидиплоиды и формы “клеяковинной ржи”, благодаря которым впервые продемонстрирована возможность получения с помощью отдаленной гибридизации форм ржи с повышенным содержанием связной клейковины в зерне и, таким образом, повышения технологических свойств ржаной муки.

Он первым в стране и мире обратил внимание на мутантную ржаную линию EM-1 в качестве донора короткостебельности для тритикале. Она несет доминантный ген короткостебельности H1, почти вдвое укорачивающий соломину и обеспечивающий устойчивость к полеганию столь эффективно, что формы и сорта тритикале, несущие этот ген, не полегают даже при сильных шквалистых ветрах, сопровождаемых дождем. Теперь этот ген все более и более обращает на себя внимание селекционеров и все чаще входит в селекционные программы по тритикале.

Не менее значительны его заслуги по консолидации и настрою коллектива на решение фундаментальных и прикладных проблем биологической науки на основе отдаленной гибридизации. Будучи заместителем академика Н.В. Цицина по руководству отделом, заведующим отделом и зав. сектором ржи и тритикале, он всемерно способствовал этому. Сотрудники видели в его лице требовательного, но справедливого руководителя, готового прийти на помощь любому, кто в этой помощи нуждался.

В течение своей трудовой деятельности М.А. Махалин проводил большую научно-организационную работу. Он был членом Ученого совета ГБС и специализированного совета по защите диссертаций, участвовал в оргкомитетах по организации и проведению всесоюзных совещаний и семинаров по отдаленной гибридизации и др. Михаил Алексеевич отличался высокой интеллигентностью и удивительной скромностью.

Сегодня мы с горечью осознаем, что ушел из жизни человек, которого все уважали, привыкли считать научным и нравственным авторитетом, замечаниям и советам которого внимали. И хотя умом понимаем, что скончался он в почтенном возрасте, все равно грустно.

В.И. Семенов, С.П. Долгова

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

## SUMMARY

### *Obituary M.A. Makhalin*

The article is dedicated to the memory of Doctor of Biology M.A. Makhalin, notable scientist in the field of distant hybridization.

**АЛФАВИТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ СТАТЕЙ,  
ОПУБЛИКОВАННЫХ  
В "БЮЛЛЕТЕНЕ ГЛАВНОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА"  
(ВЫПУСКИ 171–180)**

- Аверкова Г.П. (соавт.) См. Татаренко И.В., Аверкова Г.П. // 177. 1999. С. 108–113.
- Аветисян Т.В. (соавт.) См. Мишина Г.Н., Сережкина Г.Н., Кондрашов И.Т., Аветисян Т.В. // 174. 1997. С. 137–143.
- Адзинба З.И., Лейба В.Д. Эндемизм известняковой флоры Колхиды // 172. 1995. С. 26–31.
- Акимов Ю.А., Фадеев Ю.М., Захаренко Г.С. Особенности состава экстрактивных веществ представителей семейства кипарисовые в связи с их филогенией // 173. 1996. С. 119–122.
- Александрова М.С. Интродукция вересковых из разных флористических областей в России // 171. 1995. С. 68–72.
- Алексей Константинович Скворцов (к 75-летию со дня рождения и 50-летию научной и общественной деятельности) // 172. 1995. С. 121–125.
- Андреев Г.Н. Коллекционные фонды Полярного сада и их роль в сохранении биологического разнообразия растений и в оптимизации экологических условий городской среды на крайнем Севере // 173. 1996. С. 27–31.
- Андреев Л.Н. Итоги научной деятельности Главного ботанического сада Российской академии наук за 50 лет // 171. 1995. С. 3–11.
- Андреев Л.Н., Талиева М.Н. Физиология взаимоотношений растения-хозяина и патогена: роль физиологически активных веществ // 171. 1995. С. 61–68.
- Антипина Г.С. (соавт.) См. Марковская Е.Ф., Антипина Г.С., Груздева Е.А. и др. // 173. 1996. С. 67–71.
- Антипова Е.А. (соавт.) См. Смирнов И.А., Антипова Е.А. // 173. 1996. С. 184–185.
- Анулов О.В., Смирнова Н.И., Беляева Е.В. Моносахаридный состав структурных полисахаридов семенной кожуры некоторых видов // 179. 2000. С. 132–135.
- Арефьева Л.П., Семихов В.Ф., Гринаш М.Н., Новожилова О.А., Махин П.В. Иммунохимические связи в роде *Pinus* и его взаимоотношения с другими родами семейства *Pinaceae* // 179. 2000. С. 126–132.
- Арефьева Л.П. (соавт.) См. Семихов В.Ф., Арефьева Л.П., Новожилова О.А. // 174. 1997. С. 58–64.
- Арефьева Л.П. (соавт.) См. Семихов В.Ф., Тимошенко А.С., Новожилова О.А., Арефьева Л.П. // 176. 1998. С. 132–140.
- Арефьева Л.П. (соавт.) См. Семихов В.Ф., Новожилова О.А., Арефьева Л.П., Прусаков А.П. // 178. 1999. С. 132–137.
- Арефьева Л.П. (соавт.) См. Семихов В.Ф., Тимошенко А.С., Арефьева Л.П. и др. // 180. 2000. С. 68–73.
- Ашурметов О.А., Печеницын В.П., Шгонда Н.И. Достижения и задачи ботанического сада АН Республики Узбекистан в зеленом строительстве // 180. 2000. С. 133–135.
- Ахмедова З.А. (соавт.) См. Кучеров Е.В., Маслова Н.В., Мингажева А.М., Ахмедова З.А. // 179. 2000. С. 24–28.
- Байкова Е.В. Строение соцветий некоторых видов шалфея в связи с их биоморфологией // 173. 1996. С. 90–99.
- Байкова Е.В. Интродукция некоторых видов шалфея в Центральном сибирском ботаническом саду // 174. 1997. С. 14–24.
- Байкова Е.В. Интродукция декоративных однолетников в Новосибирске // 178. 1999. С. 76–81.
- Балашова Н.Н. (соавт.) См. Шатило В.И., Балашова Н.Н. // 177. 1999. С. 135–138.
- Барцевич В.В. (соавт.) См. Плотникова Ю.М., Синадский Ю.В., Козаржевская Э.Ф. и др. // 172. 1995. С. 99–104.
- Барыкина Р.П., Луферов А.Н. Биолого-морфологические особенности *Coptis trifolia* // 176. 1998. С.
- Баяндина И.И. (соавт.) См. Тюрина Е.В., Баяндина И.И. // 175. 1997. С. 36–44.
- Белов В.И. Селекция кормовых пшенично-пырейных гибридов на октоплоидном уровне // 174. 1997. С. 247–251.
- Беловодова Н.Н. (соавт.) См. Тихонова В.Л., Беловодова Н.Н., Яшина С.Г. // 175. 1997. С. 91–96.
- Белолипов И.В., Мурдахаяев Ю.М., Русанов Н.Ф., Шгонда Н.И. К празднованию 100-летия со дня рождения академика АН Республики Узбекистан Ф.Н. Русанова // 174. 1997. С. 178–182.

- Беляев А.В., Васфилова Е.С. Некоторые итоги интродукции солодки селекции *Euglycyrrhiza* на Среднем Урале // 179. 2000. С. 28-32.
- Беляева Е.В. (соавт.) См. Анулов О.В., Смирнова Н.И., Беляева Е.В. // 179. 2000. С. 132-135.
- Беляева И.В., Шабуров В.И., Дьяченко А.А. Гибридные плакучие ивы в культуре на Среднем Урале // 178. 1999. С. 19-26.
- Беляева И.В., Шабуров В.И., Дьяченко А.А. Гибридные ивы в декоративном садоводстве на Среднем Урале // 180. 2000. С. 102-109.
- Беляева Ю.Е. Декоративные разновидности, гибриды и культивары барбариса в Главном ботаническом саду РАН // 175. 1997. С. 12-15.
- Беляева Ю.Е., Мухина Л.Н., Якушина Э.И. Результаты интродукции клона в Главном ботаническом саду РАН // 177. 1999. С. 17-24.
- Беляева Ю.Е. (соавт.) См. Макридин А.И., Беляева Ю.Е. // 171. 1995. С. 94-99.
- Белянина Н.Б., Шатко В.Г. Конспект флоры Енишарских гор (Восточный Крым) // 176. 1998. С. 69-91.
- Белянина Н.Б., Шатко В.Г. Конспект флоры Джангульского оползневого побережья (Крым) // 178. 1999. С. 43-66.
- Бондорина И.А. (соавт.) См. Кръстев М.Т., Бондорина И.А. // 173. 1996. С. 167-169.
- Бочкин В.Д., Насимович Ю.А. Дикорастущие и культивируемые виды сем. *Liliaceae* Iuss. s.l. в Москве // 178. 1999. С. 69-75.
- Булах П.Е. Интродукционный прогноз и его количественная оценка // 180. 2000. С. 15-18.
- Булыгин Н.Е., Фирсов Г.А. Древесные растения местной флоры в урбанфитоценозах Санкт-Петербурга // 172. 1995. С. 3-7.
- Булыгин Н.Е., Фирсов Г.А., Тогерсен К.Г. Хвойные в озеленении Северо-Западной России и Северной Швеции // 179. 2000. С. 109-114.
- Буркина Т.М., Федяева В.В., Шмаряева А.Н., Шишлова Ж.Н., Сидорова О.М. Дополнение к флоре Ростовской области // 175. 1997. С. 58-63.
- Буюн Л.И. (соавт.) См. Черевченко Т.М., Ковалевская Л.А., Буюн Л.И. // 178. 1999. С. 112-117.
- Былов В.Н. Светокультура цветочно-декоративных растений в закрытом грунте // 173. 1996. С. 142-150.
- Быченко Т.М. Устойчивость некоторых видов орхидных Южного Прибайкалья к антропогенным факторам среды // 175. 1997. С. 80-82.
- Валиева Б.Г. Болезни растений-интродуцентов на юго-востоке Казахстана и меры борьбы с ними // 173. 1996. С. 180-183.
- Валуйская Ю.Н. (соавт.) См. Хохрякова А.П., Григорьевская А.Я., Валуйская Ю.Н. // 179. 2000. С. 46-51.
- Валаягина-Малютина Е.Т. Фенологические наблюдения за ивами в Санкт-Петербурге // 178. 1999. С. 27-30.
- Ванзар О.Н., Термина Б.К. Биологические особенности цветения и плодоношения некоторых видов рододендронов при интродукции на Северной Буковине // 176. 1998. С. 33-38.
- Варавина Н.П. (соавт.) См. Сидорович Е.А., Рупасова Ж.А., Кухарева Л.В., Игнатенко В.А., Рудаковская Р.Н., Варавина Н.П. и др. // 178. 1999. С. 137-144.
- Варданян Ж.А. Аборигенные деревья и кустарники Армении в озеленении республики // 173. 1996. С. 158-166.
- Васильевская Т.И. (соавт.) См. Сидорович Е.А., Рупасова Ж.А., Кукарева Л.В., Игнатенко В.А., Васильевская Т.И. // 176. 1998. С. 141-146.
- Васильева И.В., Герасимов С.О. Интродукция гладиолуса гибридного (*Gladiolus x hybridus hort.*) в ГБС РАН за 50 лет // 179. 2000. С. 115-120.
- Васильева О.Ю. Семенные и клоновые подвои для садовых роз при интродукции в Сибири // 176. 1998. С. 38-43.
- Васфилова Е.С. (соавт.) См. Беляев А.В., Васфилова Е.С. // 179. 2000. С. 28-32.
- Видехина Е.Л. (соавт.) См. Шатило В.И., Шмыгля В.А., Видехина Е.Л., Дьякова Н.Л. // 174. 1997. С. 144-146.
- Виноградова Т.Н. Цикл развития и динамика численности *Corallorhiza trifida* (Orchidaceae) в Мурманской области // 177. 1999. С. 73-81.
- Виноградова Т.Н. Ранние стадии развития *Malaxis monophyllos* (L.) Sw. в природных условиях // 178. 1999. С. 106-112.
- Виноградова Т.Н. О некоторых тенденциях в морфологической эволюции наземных орхидных на ранних стадиях развития // 179. 2000. С. 77-86.
- Виноградова Т.Н. Особенности пространственного распределения протокормов и ювенильных особей орхидных в природных популяциях // 180. 2000. С. 39-46.
- Виноградова Ю.К. Внутривидовая изменчивость костра кровельного в естественных и интродукционных популяциях // 179. 2000. С. 37-45.
- Виноградова Ю.К. Анализ амплитуды внутривидовой изменчивости костра кровельного в естественном и вторичном ареалах // 180. 2000. С. 47-55.
- Виноградова Ю.К. (соавт.) См. Скворцов А.К., Виноградова Ю.К. // 174. 1997. С. 35-41.
- Возна Л.И. (соавт.) См. Шахова Г.И., Возна Л.И., Соловьева Е.Н. // 174. 1997. С. 65-72.
- Владимир Николаевич Ворошилов (к 90-летию со дня рождения) // 177. 1999. С. 149-157.
- Волкова Т.И. Экспозиция земляники в отделе культурных растений Главного ботанического сада РАН: пятидесятилетний опыт // 180. 2000. С. 8-15.

- Воронина Е.П., Горбунов Ю.Н., Дмитриев Л.Б. Сравнительное интродукционное изучение видов *Agastache* и *Lophanthus* // 176. 1998. С. 8–12.
- Воронин М.К. *Matthiola superba* Conti – кандидат в “Красную книгу РФ” // 178. 1999. С. 159–164.
- Ворончихин В.В. Особенности анатомического строения спермодермы у некоторых представителей рода *Cicer* L. // 172. 1995. С. 58–62.
- Ворончихин В.В. Анатомия и ультраструктура семенной кожуры некоторых представителей родов *Lathyrus* и *Orobus* // 174. 1997. С. 115–126.
- Ворончихин В.В. Ложная перегородка у плодов некоторых видов родов *Astragalus* и *Oxytropis* // 176. 1998. С. 122–125.
- Ворончихин В.В. Плоды, семена и ультраструктура спермодермы у представителей рода *Pisum* // 178. 1999. С. 118–124.
- Ворончихин В.В. Полиморфность клеток спермодермы у *Vicia pisiformis* L. // 179. 2000. С. 103–108.
- Встовская Т.Н. (соавт.) См. Высочина Г.И., Встовская Т.Н. // 180. 2000. С. 73–77.
- Высочина Г.И., Встовская Т.Н. Флавоноиды некоторых видов ивы, интродуцированных в Центральном сибирском ботаническом саду // 180. 2000. С. 73–77.
- Вышкова А.П. (соавт.) См. Соколова С.М., Вышкова А.П. // 179. 2000. С. 121–126.
- Ганжела Л.И., Гревцова Н.А., Лотова Л.И. Электронно-микроскопическое исследование поверхности спермодермы представителей рода *Lipinus* // 178. 1999. С. 118–124.
- Ганибал Б.К., Медведева А.А. Садово-парковые и ботанические объекты островного Коневского монастыря на Ладогe // 174. 1997. С. 167–173.
- Герасимов С.О. (соавт.) См. Васильева И.В., Герасимов С.О. // 179. 2000. С. 115–120.
- Головкин Б.Н. Фундаментальные проблемы интродукционного поиска новых полезных растений // 171. 1995. С. 11–17.
- Головкин Б.Н. О генцентрах лекарственных растений // 173. 1996. С. 50–56.
- Головкин Б.Н. (соавт.) См. Рощина В.В., Головкин Б.Н., Мельнинова Е.В., и др. // 180. 2000. С. 90–97.
- Горбок В.М. Зимостойкость хвойных интродуцентов в степной зоне России // 179. 2000. С. 8–11.
- Горбунов Ю.Н., Кузьмин З.Е., Семенов В.И. Международная конференция по интродукции растений и отдаленной гибридизации, посвященная 100-летию со дня рождения академика Н.В. Цицина // 178. 1999. С. 165–172.
- Горбунов В.В. (соавт.) См. Старчук Н.О., Горбунов В.В., Кириченко Е.Б., Масикович Ю.Г. // 173. 1966. С. 133–136.
- Горбунов Ю.Н. (соавт.) См. Удачина Е.Г., Горбунов Ю.Н. // 171. 1995. С. 27–32.
- Горбунов Ю.Н. (соавт.) См. Маслова В.А., Удачина Е.Г., Горбунов Ю.Н. // 171. 1995. С. 127–132.
- Горбунов Ю.Н. (соавт.) См. Воронина Е.П., Горбунов Ю.Н., Дмитриев Л.Б. // 176. 1998. С. 8–12.
- Гордон Р.Я. (соавт.) См. Рощина В.В., Головкин Б.Н., Мельникова Е.В., Новоселов В.И., Гордон Р.Я. // 180. 2000. С.
- Градсков С.М., Долгова С.Н. Новые формы озимых гексаилоидных тритикале с гладкой поверхностью зерновки // 177. 1999. С. 147–148.
- Гревцова Н.А. (соавт.) См. Ганжела Л.И., Гревцова Н.А., Лотова Л.И. // 178. 1999. С. 118–124.
- Гринаш М.Н. (соавт.) См. Арефьева Л.П., Семиков В.Ф., Гринаш М.Н. и др. // 179. 2000. С. 126–132.
- Груздева Е.А. (соавт.) См. Марковская Е.Ф., Антипина Г.С., Груздева Е.А. и др. // 173. 1996. С. 67–71.
- Данилова Н.С. Сезонный ритм развития растений природной флоры Якутии. в культуре // 178. 1999. С. 14–19.
- Данилова Н.С., Одегоа М.А. Вредители и болезни растений местной флоры в Якутском ботаническом саду // 180. 2000. С. 121–123.
- Данилова Л.С. Основные закономерности интродукции травянистых растений местной флоры в Центральной Якутии // 179. 2000. С. 3–8.
- Данилова Т.В. (соавт.) См. Ковалева И.С., Данилова Т.В., Молканова О.И. // 179. 2000. С. 136–144.
- Двораковская В.М. Перспективность интродукции растений из различных флористических районов Дальнего Востока // 174. 1997. С. 24–28.
- Демидов А.С., Коровин С.Е. Дидиеровые в коллекции Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН // 174. 1997. С. 3–8.
- Демидов И.Н. (соавт.) См. Марковская Е.Ф., Антипина Г.С., Груздева Е.А. и др. // 173. 1996. С. 67–71.
- Демидов А.С. (соавт.) См. Плотникова Л.С., Демидов А.С., Карпионов Р.А. // 176. 1998. С. 147–150.
- Джексон П.В. Ботанические сады и охрана растений // 173. 1996. С. 22–26.
- Дзыбов Д.С. Научные экспедиции Ставропольского ботанического сада в 1996 г. // 175. 1997. С. 151–154.
- Дзюба А.М. (соавт.) См. Королева Л.И., Дзюба А.М. // 177. 1999. С. 142–147.
- Дзюба А.М. (соавт.) См. Королева Л.И., Дзюба А.М. // 179. 2000. С. 144–150.
- Дзюба А.М. (соавт.) См. Королева Л.И., Дзюба А.М. // 180. 2000. С. 98–101.
- Дмитриев Л.Б. (соавт.) См. Воронина Е.П., Горбунов Ю.Н., Дмитриев Л.Б. // 176. 1998. С. 8–12.
- Долгушев В.А. (соавт.) См. Шемберг М.А., Долгушев В.А. // 176. 1998. С. 43–46.
- Долгова С.П. (соавт.) См. Градсков С.М., Долгова С.П. // 177. 1999. С. 147–148.
- Дрожжин В.И. (соавт.) Покровская Ю.В., Дрожжин В.И. // 176. 1998. С. 50–54.
- Духарев В.А. (соавт.) См. Сендюк Т.А., Духарева В.А. // 171. 1995. С. 99–105.

- Дьякова Н.Л. (соавт.) См. Шатило В.И., Шмыгля В.А., Видехина Е.Л., Дьякова Н.Л. // 174. 1997. С. 144–146.
- Дьякова Н.Л. (соавт.) См. Шатило В.И., Шмыгля В.А., Дьякова Н.Л. // 175. 1997. С. 124–126.
- Дьяченко А.А. (соавт.) См. Беляева И.В., Шабуров В.И., Дьяченко А.А. // 178. 1999. С. 19–26.
- Дьяченко А.А. (соавт.) См. Беляева И.В., Шабуров В.И., Дьяченко А.А. // 180. 2000. С. 102–109.
- Ена А.В. Эндемизм флоры Крыма: 140 лет противоречивых оценок // 178. 1999. С. 38–42.
- Еремеева В.А. (соавт.) См. Лантратова А.С., Еремеева В.А., Марковская Е.Ф., Ицксон Е.Е. // 178. 1999. С. 31–37.
- Ерофеев Н.С. Дендрарий ботанического сада Мордовского университета // 180. 2000. С. 129–132.
- Ёзиев Л.Х. Особенности формирования семян интродуцированных древесных растений Южного Узбекистана // 174. 1997. С. 28–34.
- Жмудь Е.В. Онтогенез *Trifolium rannonicum* Jacq. в условиях интродукции в лесостепи Западной Сибири // 179. 2000. С. 98–103.
- Жмылев Ю.П. (соавт.) См. Хохряков А.П., Жмылев Ю.П. // 174. 1997. С. 156–160.
- Залукаева Г.Л. Возрастная и экологическая дифференциация корней эпифитных орхидных // 171. 1995. С. 106–115.
- Захаренко Г.С. Продолжительность жизни зрелых шишек и жизнеспособность семян у *Cupressus sempervirens* L. // 180. 2000. С. 114–120.
- Захаренко Г.С. (соавт.) См. Акимов Ю.А., Фадеева Ю.М., Захаренко Г.С. // 173. 1996. С. 119–122.
- Здруйковская-Рихтер А.И., Теплицкая Л.М., Ширяев Н.В. Инициация морфогенеза в эндосперме плодовых культур *in vitro* // 172. 1995. С. 62–65.
- Здруйковская-Рихтер А.И. Изолированные зародыши *Ficus afganistanica* в культуре *in vitro* // 175. 1997. С. 132–137.
- Здруйковская-Рихтер А.И., Орехова В.П., Тарасюк Т.М. Итоги селекции черешни с использованием эмбриокультуры *in vitro* // 175. 1997. С. 137–141.
- Зуева Г.А. О взаимодействии видов в газонных травостоях // 178. 1999. С. 100–105.
- Зыков К.И., Клименко З.К., Семина С.Н. Пораженность грибными болезнями мутантных форм садовых роз // 172. 1995. С. 111–116.
- Иванов А.М. Дионисия обертковая в культуре // 173. 1996. С. 71–73.
- Иванова И.А., Шатко В.Г. // “Бюллетеню Главного ботанического сада” – 50 лет // 177. 1999. С. 8–11.
- Игнатенко В.А. (соавт.) См. Сидорович Е.А., Рупасова Ж.А., Кухарева Л.В., Игнатенко В.А. и др. // 176. 1998. С. 141–146.
- Игнатенко В.А. (соавт.) См. Сидорович Е.А., Рупасова Ж.А., Кухарева Л.В., Игнатенко В.А. и др. // 178. 1999. С. 137–144.
- Игнатьева М.Е. Декоративные растения Санкт-Петербурга: история и современное состояние // 172. 1995. С. 69–79.
- Йенсер Дж., Клиничек П. Особенности использования деревьев с различной устойчивостью в городских экосистемах // 172. 1995. С. 76–78.
- Калинин А.В. (соавт.) См. Талат М.М., Калинин А.В., Лапочкина И.Ф. // 175. 1997. С. 126–132.
- Каплан В.М. (соавт.) См. Полякова Г.А., Ротов Р.А., Швецов А.Н., Каплан В.М. // 171. 1995. С. 89–99.
- Карпель Б.А., Петрова А.Е. Интродукция в Центральной Якутии // 176. 1998. С. 13–18.
- Карписонова Р.А. (соавт.) См. Плотникова Л.С., Демидов А.С., Карписонова Р.А. // 176. 1998. С. 147–150.
- Карташова Л.М. Биологические особенности *Tulipa arhanidea* в культуре в Центрально-Черноземной зоне России // 176. 1998. С. 21–25.
- Каштанова О.А. (соавт.) См. Синадский Ю.В., Козаржевская Э.Ф., Матвеева М.А., Мухина Л.Н., Плотникова Ю.М., Ткаченко А.Б., Каштанова О.А., Овчинников И.М., Постникова Н.Л., Шатило В.И. // 171. 1995. С. 33–38.
- Каштанова О.А. (соавт.) См. Мухина Л.Н., Музыкантов В.П., Матвеева М.А. и др. // 172. 1995. С. 94–99.
- Каштанова О.А. (соавт.) См. Плотникова Ю.М., Синадский Ю.В., Козаржевская Э.Ф. и др. // 172. 1995. С. 99–104.
- Келдыш М.А. Вирусные болезни растений в Главном ботаническом саду им. Н.В. Цицина РАН (видовой состав, эпифитотипология, меры борьбы) // 173. 1996. С. 170–180.
- Кириченко Е.Б., Котова Л.М., Котев А.А., Кудрэ А. Изменение содержания индолилукусусной кислоты в узлах кушения пшеницы в процессе зимовки // 171. 1995. С. 132–139.
- Кириченко Е.Б. (соавт.) См. Еремин Ю.Д., Кушнир Л.Н., Масикович Ю.Г., Кириченко Е.Б. // 173. 1996. С. 129–133.
- Кириченко Е.Б. (соавт.) См. Старчук Н.О., Горбунов В.В., Кириченко Е.Б., Масикович Ю.Г. // 173. 1996. С. 133–136.
- Кищенко И.Т. Сезонный рост хвои представителей рода *Picea* L. в Петрозаводске // 172. 1995. С. 11–17.
- Кищенко И.Т. Сезонный рост побегов представителей рода *Pinus* в условиях интродукции. 179. 2000. С. 17–24.
- Клабуков Б.Н. (соавт.) См. Марковская Е.Ф., Антипина Г.С., Груздева Е.А. и др. // 173. 1996. С. 67–71.
- Клименко З.К. (соавт.) См. Зыков К.И., Клименко З.К., Семина С.Н. // 172. 1995. С. 111–116.
- Клюйков Е.В. (соавт.) См. Хохряков А.П., Мазуренко М.Т., Пименов М.Г., Клюйков Е.В. // 174. 1997. С. 161–165.

- Ковалева И.С., Данилова Т.В., Молканова О.И. Усовершенствование методики микроклонального размножения малиново-ежевичного гибрида Тайберри // 179. 2000. С. 136-144.
- Ковалевская Л.А. (соавт.) См. Черевченко Т.М., Ковалевская Л.А., Буюн Л.И. // 178. 1999. С. 112-117.
- Козаржевская Э.Ф. (соавт.) См. Синадский Ю.В., Козаржевская Э.Ф., Матвеева М.А., Мухина Л.Н., Плотникова Ю.М., Ткаченко О.Б., Каштанова О.А., Овчинников И.М., Постникова Н.Л., Шатило В.И. // 171. 1995. С. 33-38.
- Козаржевская Э.Ф. (соавт.) См. Плотникова Ю.М., Синадский Ю.В., Козаржевская Э.Ф. // 172. 1995. С. 99-104.
- Колаковский А.А., Костылева Н.В. Новое в таксономии и биоэкологии гирканского колокольчика (*Campanula odontosephala* Boiss.) // 177. 1999. С. 54-61.
- Колганов А.А. (соавт.) См. Кузьмин З.Е., Швецов А.Н., Колганов А.А. // 175. 1997. С. 44-47.
- Коломейцева Г.Л. Особенности онтогенеза *Eulophiella roempleriana* Schltr. (Orchidaceae) в оранжерейных условиях // 179. 2000. С. 87-98.
- Коломоец Т.П. (соавт.) См. Костырко Д.Р., Коломоец Т.П. // 177. 1999. С. 138-141.
- Комарова В.Н., Фирсова Г.А. Реакция древесных растений Санкт-Петербурга на метеонаомалии 1989 и 1990 гг. // 172. 1995. С. 8-10.
- Комарова В.Н. (соавт.) См. Фирсов Г.А., Комарова В.Н. // 178. 1999. С. 3-7.
- Кондрашов В.Т. (соавт.) См. Мишина Г.Н., Сerezкина Г.В., Кондрашов В.Т., Аветесян Т.В. // 174. 1997. С. 137-143.
- Коновалова Т.Ю. (соавт.) См. Курганская С.А., Коновалова Т.Ю. // 174. 1997. С. 147-176.
- Конон Н.Т. (соавт.) См. Левандовский Г.С., Конон Н.Т. // 177. 1999. С. 29-32.
- Коровин С.Е., Кузьмин З.Е. К вопросу о понятиях и терминологии в интродукции растений // 175. 1997. С. 3-11.
- Коровин С.Е. (соавт.) См. Демидов А.С., Коровин С.Е. // 174. 1997. С. 3-8.
- Королева Л.И., Дзюба А.М. Сравнительная характеристика сортов яровых 42-хромосомных пшенично-пырейных гибридов и мягкой пшеницы с различной стабильностью урожая // 177. 1999. С. 142-147.
- Королева Л.И., Дзюба А.М. Варьирование компонентов урожая у сортовых яровых 42-хромосомных пшенично-пырейных гибридов и мягкой пшеницы // 179. 2000. С. 144-150.
- Королева Л.И., Дзюба А.М. Связь продуктивности растения и ее компонентов у сортов яровых 42-хромосомных пшенично-пырейных гибридов и мягкой пшеницы с разной стабильностью урожая // 180. 2000. С. 98-101.
- Костина В.Б. (соавт.) См. Михалевская О.Б., Костина В.Б. // 174. 1997. С. 73-79.
- Костина М.В. Морфологическое разнообразие годичных побегов у некоторых представителей рода *Prunus* // 174. 1997. С. 93-104.
- Костина М.В. Ветвление пазушных почек у древесных представителей розоцветных // 177. 1999. С. 95-108.
- Костылева Н.В. (соавт.) См. Колаковский А.А., Костылева Н.В. // 177. 1999. С. 54-61.
- Костырко Д.Р., Коломоец Т.П. Опущенность вьющихся видов жимолости и ее связь с повреждением тлей // 177. 1999. С. 138-141.
- Котов А.А. (соавт.) См. Кириченко Е.Б., Котова Л.М., Котов А.А., Кудрэ А. // 171. 1995. С. 132-139.
- Котова Л.М. (соавт.) См. Кириченко Е.Б., Котова Л.М., Котов А.А., Кудрэ А. // 171. 1995. С. 132-139.
- Крамаренко Л.А. Морфогенез генеративных почек абрикоса в Москве // 174. 1997. С. 80-93.
- Крамаренко Л.А. Всхожесть семян абрикоса в Москве // 175. 1997. С. 96-106.
- Красильников П.В. (соавт.) См. Марковская Е.Ф., Антипина Г.С., Груздева Е.А. // 173. 1996. С. 67-71.
- Кръстев М.Т., Бондорина И.А. Прививка сортов миниатюрных роз на неунорененные черенки // 173. 1996. С. 167-169.
- Кръстев М.Т., Окунева И.Б. Размножение сортовой сирени методом прививки // 176. 1998. С. 150-157.
- Кръстев М.Т., Окунева И.Б. Дорращивание укорененных черенков сортовой сирени // 177. 1999. С. 132-134.
- Куваев В.Б., Хохлаков А.П. Очерк сосудистой флоры Северной Норвегии (область Тромсё) // 177. 1999. С. 39-53.
- Кудрэ А. (соавт.) См. Кириченко Е.Б., Котова Л.М., Котов А.А., Кудрэ А. // 171. 1995. С. 132-139.
- Кузнецова Н.П., Падюкова А.М. Вредители тропических и субтропических растений закрытого грунта Сибирского ботанического сада // 176. 1988. С. 165-167.
- Кузнецова Н.П. (соавт.) См. Морякина В.А., Кузнецова Н.П. // 174. 1997. С. 165-167.
- Кузовкина Ю.А. Садовые формы рода *Betula* // 173. 1996. С. 150-158.
- Кузовкина Ю.А. Садовые формы рода *Salix* // 177. 1999. С. 122-131.
- Кузовкина Ю.А., Мухина Л.Н. Устойчивость лиственных садовых форм в Главном ботаническом саду РАН // 175. 1997. С. 107-113.
- Куклина А.Г. Результаты сортоизучения жимолости синей в Московской области // 177. 1999. С. 24-28.
- Кузьмин З.Е. Итоги работы Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН за 1991-1996 гг. // 175. 1997. С. 147-151.
- Кузьмин З.Е., Швецов А.Н., Колганов А.А. База данных по коллекционным растениям ботанических садов и дендрариев // 175. 1997. С. 44-47.
- Кузьмин З.Е. (соавт.) См. Коровин С.Е., Кузьмин З.Е. // 175. 1997. С. 3-11.
- Кузьмин З.Е. (соавт.) См. Горбунов Ю.Н., Кузьмин З.Е., Семенов В.И. // 178. 1999. С. 165-172.

- Куликов В.С. (соавт.) См. Марковская Е.Ф., Антипина Г.С., Груздева Е.А. и др. // 173. 1996. С. 67–71.
- Куликов П.В., Филиппов Е.Г. О произрастании некоторых редких и новых для Урала видов на болотах Мезягуловской лесопесты // 173. 1996. С. 74–79.
- Куликов П.В., Филиппов Е.Г. О методах размножения орхидных умеренной зоны в культуре *in vitro* // 176. 1998. С. 125–131.
- Куликова В.В. (соавт.) См. Марковская Е.Ф., Антипина Г.С., Груздева Е.А. и др. // 173. 1996. С. 67–71.
- Курганская С.А., Коновалова Т.Ю. Экспозиция "Дикорастущие полезные растения" в Главном ботаническом саду РАН // 174. 1997. С. 174–177.
- Кушнир Л.А. (соавт.) См. Еремин Ю.Д., Кушнир Л.Н., Масикевич Ю.Г., Кириченко Е.Б. // 173. 1996. С. 129–133.
- Кухарев Л.В. (соавт.) См. Сидорович Е.А., Рупасова Ж.А., Кухарева Л.В. и др. // 178. 1999. С. 137–144.
- Кухарева Л.В. (соавт.) См. Сидорович Е.А., Рупасова Ж.А., Кухарева Л.В. и др. // 176. 1998. С. 141–146.
- Кучеров Е.В., Маслова Н.В., Мингажева А.М., Ахмедова З.А. Биология и продуктивность *Stamby abyssinica* Hochst. в лесопесты Башкортостана // 179. 2000. С. 24–28.
- Лантратова А.С., Еремеева В.А., Марковская Е.Ф., Пуксон Е.Е. Объекты садово-паркового искусства г. Сортавала как исторического города России // 178. 1999. С. 31–37.
- Лантратова А.С. (соавт.) См. Марковская Е.Ф., Антипина Г.С., Груздева Е.А. и др. // 173. 1996. С. 67–71.
- Лапочкина И.Ф. (соавт.) См. Талат М.М., Калинин А.В. Лапочкина И.Ф. // 175. 1997. С. 127–132.
- Левандовский Г.С., Конон Н.Т. Сравнительное изучение образцов *Digitalis lanata* в связи с селекцией нового сорта // 177. 1999. С. 29–32.
- Лейба В.Д. (соавт.) См. Адзинба З.И., Лейба В.Д. // 172. 1995. С. 26–31.
- Лисовская А.В. Итоги интродукции декоративных растений в ботаническом саду Марийского политехнического института // 175. 1997. С. 29–31.
- Лисовская А.В. Поражаемость болезнями гладиолусов при хранении и выращивании в открытом грунте // 176. 1998. С. 163–164.
- Лотова Л.И. (соавт.) См. Ганжела Л.И., Гревцова Н.А., Лотова Л.И. // 178. 1999. С. 118–124.
- Лукашов А.Д. (соавт.) См. Марковская Е.Ф., Антипина Г.С., Груздева Е.А. и др. // 173. 1996. С. 67–71.
- Луферов А.Н. К таксономии лютиков из подрода *Vatrachium* (DC.) Peterm // 175. 1997. С. 56–58.
- Луферов А.Н. (соавт.) См. Барыкина Р.П., Леферов А.Н. // 176. 1998. С. 103–114.
- Лысенко Т.А. Экспозиция широколиственных лесов Кавказа и Кавказа в Центральном ботаническом саду им. Н.Н. Гринко НАН Украины // 180. 2000. С. 27–31.
- Лысых Н.И. (соавт.) См. Тихонова В.Л., Лысых Н.И., Фирсанова В.М. // 175. 1997. С. 83–90.
- Любимова В.Ф. (соавт.) См. Полова Л.В., Любимова В.Ф. // 171. 1995. С. 48–60.
- Мазуренко М.Т. Онтогенез *Rubus hirtus* в Аджарии // 177. 1999. С. 114–121.
- Мазуренко М.Т. (соавт.) См. Хохряков А.П., Мазуренко М.Т. // 172. 1995. С. 32–39.
- Мазуренко М.Т. (соавт.) См. Хохряков А.П., Мазуренко М.Т. // 174. 1996. С. 152–155.
- Мазуренко М.Т. (соавт.) См. Хохряков А.П., Мазуренко М.Т., Пименов М.Г., Клейков Е.В. // 174. 1997. С. 161–165.
- Мазуренко М.Т. (соавт.) См. Хохряков А.П., Мазуренко М.Т. // 178. 1999. С. 172–177.
- Макеева И.Ю. (соавт.) См. Тихонова В.Л., Макеева И.Ю. // 180. 2000. С. 18–23.
- Макридин А.И., Беляева Ю.Е. Старинные усадебные парки Ярославской области как резерваты ценных древесных экзотов // 171. 1995. С. 94–99.
- Мальцева А.Н. Исследование лоха зонтичного // 173. 1996. С. 86–89.
- Мальцева А.Н. Морфогенез кольквиции прелестной // 176. 1998. С. 97–103.
- Мальцева Н.В., Связева О.А. О заселении линейниками интродуцированных древесных пород в ботаническом саду Ботанического института РАН (Санкт-Петербург) // 173. 1996. С. 62–67.
- Мамаев С.А. Совет ботанических садов страны и его роль в развитии интродукционной науки // 173. 1996. С. 17–22.
- Марицаев О.А., Титова О.В. Активность окислительных ферментов и особенности развития микоризы в подземных органах *Dactylorhiza maculata* (L.) Soo на ранних этапах онтогенеза // 180. 2000. С. 77–84.
- Марковская Е.Ф., Антипина Г.С., Груздева Е.А., Демидов И.Н., Клабуков Б.Н., Красильников П.В., Куликов В.С., Куликова В.В., Лантратова А.С., Лукашов А.Д., Прохоров А.А., Шредер А.М. Экосистемные исследования на территории ботанического сада Петрозаводского университета // 173. 1996. С. 67–71.
- Марковская Е.Ф. (соавт.) См. Лантратова А.С., Еремеева В.А., Марковская Е.Ф., Ицксон Е.Е. // 178. 1999. С. 31–37.
- Масикевич Ю.Г. (соавт.) См. Еремин Ю.Д., Кушнир Л.Н., Масикевич Ю.Г., Кириченко Е.Б. // 173. 1996. С. 129–133.
- Масикевич Ю.Г. (соавт.) См. Старчук Н.О., Горбунов В.В., Кириченко Е.Б., Масикевич Ю.Г. // 173. 1996. С. 133–136.
- Маслова В.А., Удачина Е.Г., Горбунов Ю.Н. Способность к размножению зелеными черенками интродуцированных сортов яблони // 171. 1995. С. 127–132.
- Маслова Н.В. (соавт.) См. Кучеров Е.В., Маслова Н.В., Мингажева А.М., Ахмедова З.А. // 179. 2000. С. 171–179.
- Матвеева М.А. (соавт.) См. Синадский Ю.В., Козаржевская Э.Ф., Матвеева М.А., Мухина Л.Н., Плотникова Ю.М., Ткаченко О.Б., Кванганья О.А., Овчинников И.М., Постникова Н.Л., Шатило В.И. // 171. 1995. С. 33–38.



- Матвеева М.А. (соавт.) См. Мухина Л.Н., Музыкантов В.П., Матвеева М.А. и др. // 172. 1995. С. 94–99.
- Матвеева М.А. (соавт.) См. Плотникова Ю.М., Синадский Ю.В., Козаржевская Э.Ф. и др. // 172. 1995. С. 99–104.
- Матвеева М.А. К выявлению нематостатических и нематиецидных свойств водных экстрактов растений // 175. 1997. С. 114–119.
- Матвеева М.А. Влияние удобрений на мелойдогизис бегоний // 176. 1998. С. 158–163.
- Матюшевская Е.Н. (соавт.) См. Сидорович Е.А., Рупасова Ж.А., Кухарева Л.В., Игнатенко В.А. и др. // 178. 1999. С. 137–144.
- Махин П.В. (соавт.) См. Арефьева Л.П., Семихов В.Ф., Гринаш М.Н., Новожилова О.А., Махин П.В. // 179. 2000. С. 126–132.
- Мадведева А.А. (соавт.) См. Ганнибал Б.К., Медведева А.А. // 174. 1997. С. 167–173.
- Мельникова Е.В. (соавт.) См. Рощина В.В., Головкин Б.Н., Мельникова Е.В. и др. // 180. 2000. С. 90–97.
- Мидоус Дж. Состояние и необходимость охраны ивановской популяции *Allium microdictyon* (Западный Алтай) // 177. 1999. С. 81–85.
- Мингажева А.М. (соавт.) См. Кучеров Е.В., Маслова Н.В., Мингажева А.М., Ахмедова З.А. // 179. 2000. С. 24–28.
- Минина Н.Н. Изучение некоторых редких декоративных дикорастущих растений Башкортостана // 180. 2000. С. 62–67.
- Миронова Л.П. (соавт.) См. Шатко В.Г., Миронова Л.П. // 179. 2000. С. 52–59.
- Миронова Л.П. (соавт.) См. Шатко В.Г., Миронова Л.П. // 180. 2000. С. 56–61.
- Мишина Г.Н., Сerezжина Г.В., Кондрашов В.Т., Аветисян Т.В. Вертициллезный вилт облепихи в Ростовской области // 174. 1997. С. 137–143.
- Михалевская О.Б., Костина В.Б. Структура, развитие и силлептическое ветвление вегетативных побегов *Betula pendula* Roth. // 174. 1997. С. 73–79.
- Михалевская О.Б. Структура и развитие годичных побегов у видов калины // 177. 1999. С. 86–95.
- Молканова О.И. Влияние экзогенных факторов на андрогенез пшеницы в культуре пыльников // 173. 1996. С. 137–141.
- Молканова О.И. (соавт.) См. Ковалева И.С., Данилова Т.В., Молканова О.И. // 179. 2000. С. 136–144.
- Морякина В.А., Кузнецова Н.П. Международная конференция и охрана окружающей среды // 174. 1997. С. 165–167.
- Музыкантов В.Н. (соавт.) См. Мухина Л.Н., Музыкантов В.П., Матвеева М.А. и др. // 172. 1995. С. 94–99.
- Мурдахасев Ю.М. (соавт.) См. Белолипов И.В., Мурдахасев Ю.М., Русанов Н.Ф., Штонда Н.И. // 174. 1997. С. 178–182.
- Мухина Л.Н., Музыкантов В.П., Матвеева М.А., Плотникова Ю.М., Каштанова О.А., Постникова Н.Л., Синадский Ю.В., Ткаченко О.Б., Трейвас Л.Ю., Шатило В.И., Червякова О.Н. Фитосанитарное состояние коллекций Главного ботанического сада // 172. 1995. С. 94–99.
- Мухина Л.Н. (соавт.) См. Синадский Ю.В., Козаржевская Э.Ф., Матвеева М.А., Мухина Л.Н., Плотникова Ю.М., Ткаченко О.Б., Каштанова О.А., Овчинников И.М., Постникова Н.Л., Шатило В.И. // 171. 1995. С. 33–38.
- Мухина Л.Н. (соавт.) См. Плотникова Ю.М., Синадский Ю.В., Козаржевская Э.Ф. и др. // 172. 1995. С. 99–104.
- Мухина Л.Н. (соавт.) См. Кузовкина Ю.А., Мухина Л.Н. // 175. 1997. С. 107–113.
- Мухина (соавт.) См. Синадский Ю.В., Мухина Л.Н. // 176. 1998. С. 168–169.
- Мухина Л.Н. (соавт.) См. Беляева Ю.Е., Мухина Л.Н., Якушина Э.И. // 177. 1999. С. 17–24.
- Насимович Ю.А., Романова В.А. К вопросу о механизме двуцветности *Corydalis cava* в подмосковных популяциях // 176. 1998. С. 91–96.
- Насимович Ю.А. (соавт.) См. Бочкин В.Д., Насимович Ю.А. // 178. 1999. С. 69–75.
- Наумцев Ю.В. Первичная интродукция *Tigridia pavonia* Ker-Gawl. в ботаническом саду Тверского государственного университета // 175. 1997. С. 24–28.
- Недолужко А.И. Изменчивость мелкоцветковых хризантем, индуцированная гамма-излучением // 174. 1997. С. 127–130.
- Некрасов В.И. Рецензия на книгу “Дендрарий Главного ботанического сада” // 172. 1995. С. 117–118.
- Некрасов В.И. Рецензия на книгу “Декоративные древесные растения для озеленения городов и поселков” // 172. 1995. С. 119–120.
- Некрасов В.И. Генетико-популяционные особенности реинтродукции редких и исчезающих видов растений // 173. 1996. С. 44–49.
- Нелюбина М.И. Особенности изменчивости морфоструктуры популяций *Acer ginnala* Maxim. при интродукции в Красноярске // 179. 2000. С. 11–17.
- Немова Е.М. Влияние зимних условий на развитие цветочных почек у сливовых, интродуцированных в ГБС РАН // 178. 1999. С. 8–13.
- Немова Е.М., Потапова Н.Ф. Коллекция дикорастущих яблонь отдела дендрологии ГБС РАН // 176. 1998. С. 13–18.
- Нестеренко М.И. (соавт.) См. Прохоров А.А., Нестеренко М.И. // 180. 2000. С. 124–128.
- Николай Васильевич Цицин (к 100-летию со дня рождения) // 177. 1999. С. 3–8.
- Новожилова О.А. (соавт.) См. Семихов В.Ф., Арефьева Л.П., Новожилова О.А. // 174. 1997. С. 58–64.

- Новожилова О.А. (соавт.) См. Семихов В.Ф., Тимощенко А.С., Новожилова О.А., Арефьева Л.П. // 176. 1998. С. 132–140.
- Новожилова О.А. (соавт.) См. Семихов В.Ф., Новожилова О.А., Арефьева Л.П., Прусаков А.Н. // 178. 1999. С. 132–137.
- Новожилова О.А. (соавт.) См. Арефьева Л.П., Семихов В.Ф., Гринаш М.Н., Новожилова О.А. и др. // 179. 2000. С. 126–132.
- Новожилова О.А. (соавт.) См. Семихов В.Ф., Тимощенко А.С., Арефьева Л.П., Новожилова О.А. и др. // 180. 2000. С. 68–73.
- Новоселов В.И. (соавт.) См. Рощина В.В., Головкин Б.Н., Мельникова Е.В., Новоселов В.И., Гордон Р.Я. // 180. 2000. С. 90–97.
- Овчинникова И.М. (соавт.) См. Синадский Ю.В., Козаржевская Э.Ф., Матвеева М.А., Мухина Л.Н., Плотникова Ю.М., Ткаченко О.Б., Каштанова О.А., Овчинников И.М., Постникова Н.Л., Шатило В.И. // 171. 1995. С. 33–38.
- Овчинников И.М. (соавт.) См. Плотникова Ю.М., Синадский Ю.В., Козаржевская Э.Ф. и др. // 172. 1995. С. 99–104.
- Одегова М.А. (соавт.) См. Данилова Н.С., Одегова М.А. // 180. 2000. С. 121–123.
- Окунева И.Б. (соавт.) См. Кръстев М.Т., Окунева И.Б. // 176. 1998. С. 150–157.
- Окунева И.Б. (соавт.) См. Кръстев М.Т., Окунева И.Б. // 177. 1999. С. 132–134.
- Опанасенко В.Ф. Формирование коллекции древесных растений ботанического сада Днепропетровского госуниверситета // 176. 1998. С. 47–50.
- Опанасенко В.Ф. Коллекция жимолости в ботаническом саду Днепропетровского университета // 177. 1999. С. 32–35.
- Орехова В.П. (соавт.) См. Здруйковская-Рихтер А.И., Орехова В.П., Тарасюк Т.М. // 175. 1997. С. 137–141.
- Орленко М.Л. Система сортовых признаков лилии // 178. 1999. С. 96–100.
- Павленко Е.П. (соавт.) См. Талиева М.Н., Павленко Е.П. // 174. 1997. С. 131–136.
- Падюкова А.М. (соавт.) См. Кузнецова Н.П., Падюкова А.М. // 176. 1998. С. 165–167.
- Памяти Андрея Павловича Хохрякова (2.IX.1923 – 25.V.1998) // 177. 1999. С. 158–159.
- Памяти Валерия Ивановича Некрасова // 174. 1997. С. 183–185.
- Памяти Владимира Николаевича Былова // 174. 1997. С. 185–187.
- Памяти В.Н. Ворошилова // 179. 2000. С. 151–152.
- Памяти Ю.А. Акимова // 172. 1995. С. 126–127.
- Памяти М.А. Махалина (1918–2000) // 180. 2000. С. 136–137.
- Петрова А.Е. (соавт.) См. Карпель Б.А., Петрова А.Е. // 176. 1998. С. 13–18.
- Печеницын В.П. (соавт.) См. Ашурметов О.А., Печеницын В.П., Штонда Н.И. // 180. 2000. С. 133–135.
- Пименов М.Г. (соавт.) См. Хохряков А.П., Мазуренко М.Т., Пименов М.Г., Ключков Е.В. // 174. 1997. С. 161–165.
- Плотникова Л.С. Основные направления интродукции древесных растений в России на современном этапе // 171. 1995. С. 18–23.
- Плотникова Л.С. Некоторые региональные особенности природной и интродуцированной дендрофлоры России // 173. 1996. С. 31–35.
- Плотникова Л.С. Особенности различия видового состава природной и интродуцированной дендрофлоры северных районов России // 176. 1998. С. 3–8.
- Плотникова Л.С. Роль интродукции в обогащении дендрофлоры флористических районов России // 177. 1999. С. 12–16.
- Плотникова Л.С. Семенное возобновление интродуцированных древесных растений в Москве и Московской области // 180. 2000. С.
- Плотникова Л.С., Демидов А.С., Карписонова Р.А. К концепции озеленения г. Москвы // 176. 1998. С. 147–150.
- Плотникова Л.С., Якушина Э.И. Совершенствование ассортимента зеленых насаждений Москвы и их роль в оптимизации среды // 171. 1995. С. 72–77.
- Плотникова Ю.М. (соавт.) См. Синадский Ю.В., Козаржевская Э.Ф., Матвеева М.А., Мухина Л.Н., Плотникова Ю.М., Ткаченко О.Б., Каштанова О.А., Овчинников И.М., Постникова Н.Л., Шатило В.И. // 171. 1995. С. 33–38.
- Плотникова Ю.М. (соавт.) См. Мухина Л.Н., Музыкантов В.П., Матвеева М.А. и др. // 172. 1995. С. 94–99.
- Плотникова Ю.М., Синадский Ю.В., Козаржевская Э.Ф., Матвеева М.А., Мухина Л.Н., Ткаченко О.Б., Каштанова О.А., Постникова Н.Л., Трейвас Л.Ю., Шатило В.И., Борцевич В.В., Овчинников И.М. Меры борьбы с вредителями и болезнями растений-интродуцентов // 172. 1995. С. 99–104.
- Покровская Ю.В., Дрожжин В.И. Дендрарий ботанического сада Санкт-Петербургской лесотехнической академии (Итоги инвентаризации коллекции Верхнего дендрария 1994–1995 гг.) // 176. 1998. С. 50–54.
- Полева Л.В., Любимова В.Ф. Отдаленная гибридизация пирамиды с пиреем удлинённым // 171. 1995. С. 48–60.
- Полякова Г.А., Ротов Р.А., Швецов А.Н., Каплан В.М. Напочвенный покров старых усадебных парков, проблемы его охраны и реставрации // 171. 1995. С. 89–94.

- Полякова Г.А., Ротов Р.А., Швецов А.Н. Ранневесенние растения усадебных парков Москвы и Подмосковья // 175. 1997. С. 63–66.
- Полякова Г.А., Ротов Р.А., Швецов А.Н. Популяция *Cypripedium calceolus* L. в подмосковном заповеднике "Горки" // 177. 1999. С. 68–73.
- Полякова Г.А., Швецов А.Н. К методике обследования и мониторинга состояния растительного покрова особо ценных природно-исторических территорий // 178. 1999. С. 152–159.
- Полякова Л.В. Флавоноиды астрагала южносибирского (*Astragalus austrisibiricus* Schischk.) // 178. 1999. С. 144–151.
- Постникова Н.Л. (соавт.) См. Синадский Ю.В., Козаржевская Э.Ф., Матвеева М.А., Мухина Л.Н., Плотникова Ю.М., Ткаченко О.Б., Каштанова О.А., Овчинников И.М., Постникова Н.Л. // 171. 1995. С. 33–38.
- Постникова Н.Л. (соавт.) См. Мухина Л.Н., Музыкантов В.П., Матвеева М.А. и др. // 172. 1995. С. 94–99.
- Постникова Н.Л. (соавт.) См. Плотникова Ю.М., Синадский Ю.В., Казаржевская Э.Ф. и др. // 172. 1995. С. 99–104.
- Потапова Н.Ф. (соавт.) См. Немова Е.М., Потапова Н.Ф. // 176. 1998. С. 13–18.
- Потапова С.А. Сорты *Calluna vulgaris* (L.) Hill. // 178. 1999. С. 82–95.
- Прохоров А.А., Нестеренко М.И. Информационно-поисковая система "Ботанические коллекции России в Интернете" // 180. 2000. С. 124–128.
- Прохоров А.А. (соавт.) См. Марковская Е.Ф., Антипина Г.С., Груздева Е.А. и др. // 173. 1996. С. 67–71.
- Прусаков А.Н. (соавт.) См. Семихов В.Ф., Новожилова О.А., Арефьева Л.П., Прусаков А.Н. // 178. 1999. С. 132–137.
- Прусаков А.Н. (соавт.) См. Семихов В.Ф., Тимощенко А.С., Арефьева Л.П., Новожилова О.А., Прусаков А.Н. // 180. 2000. С. 68–73.
- Пшеничкова Л.В. Влияние микроэлементов на качество семян катальпы // 172. 1995. С. 85–93.
- Пушай Е.С. О видовом составе, распространении и охране орхидных в Тверской области // 179. 2000. С. 59–68.
- Рихтер А.А. Химический состав темно- и светлоокрашенных плодов сортов черешни // 172. 1995. С. 79–84.
- Рихтер А.А. Изменение биохимических признаков плодов у межвидовых гибридов нектарина с персиком Давида // 180. 2000. С. 85–89.
- Родионова Г.Б. Основные направления эволюции семейств порядка *Caryophyllales* по эмбриологическим признакам // 175. 1999. С. 142–146.
- Романова В.А. (соавт.) См. Насимович Ю.А., Романова В.А. // 176. 1998. С. 91–96.
- Ротов Р.А. (соавт.) См. Полякова Г.А., Ротов Р.А., Швецов А.Н., Каплан В.М. // 171. 1995. С. 89–94.
- Ротов Р.А. (соавт.) См. Полякова Г.А., Ротов Р.А., Швецов А.Н. // 175. 1997. С. 63–66.
- Ротов Р.А. (соавт.) См. Полякова Г.А., Ротов Р.А., Швецов А.Н. // 177. 1999. С. 68–73.
- Рощина В.В., Головкин В.Н., Мельникова Е.В., Новоселов В.И., Гордон Р.Я. Микроанализ пыльцы орнажерейных растений // 180. 2000. С. 90–97.
- Рудаковская Р.Н. (соавт.) См. Сидорович Е.А., Рупасова Ж.А., Кухарев Л.В., Игнатенко В.А., Рудаковская Р.Н. и др. // 178. 1999. С. 137–144.
- Рупакова Ж.А. (соавт.) См. Сидорович Е.А., Рупасова Ж.А., Кухарева Л.В. и др. // 176. 1998. С. 141–146.
- Рупасова Ж.А. (соавт.) См. Сидорович Е.А., Рупасова Ж.А., Кухарева Л.В. и др. // 178. 1999. С. 137–144.
- Русанов Н.Ф. (соавт.) См. Белолипов И.В., Мурдахаев Ю.М., Русанов Н.Ф., Штонда Н.И. // 174. 1997. С. 178–182.
- Русакович Н.И. Тамариксы Нижнего Поволжья // 171. 1995. С. 80–89.
- Савинов И.А. Использование морфолого-анатомических признаков плодов и семян в определении некоторых представителей семейства *Celastraceae* // 176. 1998. С. 114–122.
- Сагалаев В.А. Луки флоры Нижнего Поволжья // 174. 1997. С. 41–47.
- Сафронова И.А. Перспективные сорта роз из группы флорибунда для южных областей северо-западного региона России // 172. 1995. С. 66–69.
- Связева О.А. (соавт.) См. Малышева Н.В., Связева О.А. // 173. 1996. С. 62–67.
- Седельникова Л.Л. Сравнительный анализ зонального испытания гладиолуса в Сибири // 175. 1997. С. 32–36.
- Седельникова Л.Л. Жизненный цикл крокуса в условиях Новосибирска // 176. 1998. С. 25–33.
- Седельникова Л.Л. Анатомио-морфологическое строение листа представителей рода *Stocus* в связи с интродукцией в Сибири // 179. 2000. С. 69–77.
- Семенов В.И. Основные направления исследований по отдаленной гибридизации // 171. 1995. С. 38–48.
- Семенов В.И. (соавт.) См. Горбунов Ю.Н., Кузьмин З.Е., Семенов В.И. // 178. 1999. С. 165–172.
- Селочник Н.И. Изучение болезней тюльпанов при хранении луковиц // 172. 1995. С. 105–111.
- Семина С.Н. (соавт.) См. Зыкова К.И., Клименко З.К., Семина С.И. // 172. 1995. С. 111–116.
- Семихов В.Ф., Арефьева Л.П., Новожилова О.А. Иммунохимические взаимоотношения злаков и двудольных // 174. 1997. С. 58–64.
- Семихов В.Ф., Новожилова О.А., Арефьева Л.П., Прусаков А.Н. Изменение биохимических показателей семян злаков в процессе эволюции и возможность их использования при отдаленной гибридизации и интродукции // 178. 1999. С. 132–137.

- Семихов В.Ф., Тимошенко А.С., Новожилова О.А., Арефьева Л.П. Вариабельность аминокислотного состава семян представителей трибы Triticaceae (Poaceae) // 176. 1998. С. 132–140.
- Семихов В.Ф. (соавт.) См. Арефьева Л.П., Семихов В.Ф., Гринаш М.Н., Новожилова О.А., Махан П.В. // 179. 2000. С. 126–132.
- Семихов В.Ф., Тимошенко А.С., Арефьева Л.П., Новожилова О.А., Прусаков А.Н. Аминокислотный состав семян представителей трибы Triticaceae Dum. (Poaceae) // 180. 2000. С. 68–73.
- Сендзюк Т.А., Духарев В.А. Сравнительное изучение полиморфизма в интродукционных популяциях *Cytisus ruthenicus* и *C. agregatus* // 171. 1995. С. 99–105.
- Сережкина Г.В. (соавт.) См. Мишина Г.Н., Сережкина Г.В., Кондрашов В.Т., Аветисян Т.В. // 174. 1997. С. 137–143.
- Сидорова О.М. (соавт.) См. Буркина Т.М., Федяева В.В., Шмараева А.Н., Шишлова Ж.Н., Сидорова О.М. // 175. 1997. С. 58–63.
- Сидорович Е.А. Разработка информационной системы экофитосозологического кадастра и реакклиматизации редких и исчезающих видов флоры Беларуси // 173. 1996. С. 35–39.
- Сидорович Е.А., Рупасова Ж.А., Кухарева Л.В., Игнатенко В.А., Василдикю Т.И. Особенности сезонного накопления фенольных соединений в растениях бадана толстолистного при интродукции в Беларусь // 176. 1998. С. 141–146.
- Сидорович Е.А., Рупасова Ж.А., Кухарева Л.В., Игнатенко В.А., Рудаковская Р.Н., Варавина Н.П., Матюшевская Е.Н. Особенности сезонной динамики углеводов, органических кислот и жирных масел в растениях бадана толстолистного (*Bergenia crassifolia* (L.) Fritsch) при интродукции в условиях Беларуси // 178. 1999. С. 137–144.
- Синадский Ю.В., Козаржевская Э.Ф., Матвеева М.А., Мухина Л.Н., Плотникова Ю.М., Ткаченко О.Б., Каштанова О.А., Овчинников И.М., Постникова Н.Л., Натило В.И. Патогены и вредители растений-интродуцентов в ГБС РАН // 171. 1999. С. 33–38.
- Синадский Ю.В., Мухина Л.Н. Поражение березы березовым заболонником в Главном ботаническом саду РАН // 176. 1998. С. 168–169.
- Синадский Ю.В. (соавт.) См. Мухина Л.Н., Музыкантов В.П., Матвеева М.А. и др. // 172. 1995. С. 94–99.
- Синадский Ю.В. (соавт.) См. Плотникова Ю.М., Синадский Ю.В., Козаржевская Э.Ф. и др. // 172. 1995. С. 99–104.
- Скворцов А.К. Энотера длиннотрубчатая (*Oenothera longissima* Rydb.) в природе и в интродукции // 171. 1995. С. 78–80.
- Скворцов А.К. Интродукция растений и ботанические сады: размышления о прошлом, настоящем и будущем // 173. 1996. С. 4–16.
- Скворцов А.К. К систематике секций *Foliosae* и *Fibrillosae* рода *Scorzonera* (Asteraceae) // 177. 1999. С. 36–39.
- Скворцов А.К., Соловьева Н.М. Новые данные о кариологии берез России и сопредельных стран // 180. 2000. С. 32–38.
- Скворцов А.К., Виноградова Ю.К. Изменчивость *Leontodon hispidus* L. и конкурентные отношения между контрастными морфами этого вида // 174. 1997. С. 35–41.
- Смирнова И.А., Антипова Е.А. О роли образовательных программ в ботанических садах (по материалам I Международного семинара по образовательным программам) // 173. 1999. С. 184–185.
- Смирнов Ю.С. О научно-просветительской и образовательной роли ботанических садов (на примере Ботанического сада БИН РАН) // 173. 1996. С. 57–61.
- Смирнова Н.И. (соавт.) См. Анулов О.В., Смирнова Н.И., Беляева Е.В. // 179. 2000. С. 132–135.
- Соколова С.М. Биохимическая эволюция рода *Secale* // 173. 1996. С. 114–119.
- Соколова С.М., Вышкова А.П. Биохимическая эволюция некоторых видов рода *Triticum* // 179. 2000. С. 121–126.
- Соловьева Е.Н. (соавт.) См. Шахова Г.И., Возна Л.И., Соловьева Е.Н. // 174. 1997. С. 65–72.
- Соловьева Н.М. (соавт.) См. Скворцов А.К., Соловьева Н.М. // 180. 2000. С. 32–38.
- Старчук Н.О., Горбунов В.В., Кириченко Е.Б., Мосикевич Ю.Г. Особенности накопления радионуклидов цезия, стронция и калия корневыми ридиолами розовой // 173. 1996. С. 133–136.
- Стеценко Н.М. Североамериканские папоротники в Киеве // 180. 2000. С. 23–26.
- Старчук Н.О., Горбунов В.В., Кириченко Е.Б., Мосикевич Ю.Г. Особенности накопления радионуклидов цезия, стронция и калия корневыми ридиолами розовой // 173. 1996. С. 133–136.
- Талат М.М., Калинин А.В., Лапочкина И.Ф. Использование эмбриокультуры *in vitro* при межвидовой гибридизации // 175. 1997. С. 27–132.
- Талиева М.Н., Павленко Е.П. Развитие возбудителя пероноспороза на поверхности листьев межвидовых гибридов лука // 174. 1997. С. 131–136.
- Талиева М.Н. (соавт.) См. Андреев Л.Н., Талиева М.Н. // 171. 1995. С. 61–68.
- Тарасюк Т.М. (соавт.) См. Здруйковская-Рихтер А.И., Орехов В.П., Тарасюк Т.М. // 175. 1997. С. 137–141.
- Тарбаева В.М. Строение семян у араукариевых (Araucariaceae) // 172. 1995. С. 43–49.
- Тарбаева В.М. Строение семян представителей семейства *Sephalotaxaceae* // 172. 1995. С. 49–54.
- Тарбаева В.М. Строение семян и семенных покровов у видов порядка *Cycadales* // 173. 1996. С. 100–113.
- Тарбаева В.М. Строение семян растений семейства *Podocarpaceae* // 174. 1997. С. 104–115.
- Татаренко И.В., Аверкова Г.П. Развитие годичных побегов и корневых систем некоторых видов дальневосточных архидных // 177. 1999. С. 108–113.

- Теплицкая Л.М. (соавт.) См. Здруйковская-Рихтер А.И., Теплицкая Л.М., Ширяев Н.В. // 172. 1995. С. 62–65.
- Термена Б.К. (соавт.) См. Ванзар О.Н., Термена Б.К. // 176. 1998. С. 33–38.
- Темерьянов А.Ш. Использование биохимических маркеров при изучении популяций лиственницы Сукачева на Южном Урале // 173. 1996. С. 123–129.
- Тимонин А.К. О природе вторичной покровной ткани стеблей у *Typha patans* L. // 172. 1995. С. 55–57.
- Тимощенко А.С. (соавт.) См. Семихов В.Ф., Тимощенко А.С., Новожилова О.А., Арефьева Л.П. // 176. 1998. С. 132–140.
- Тимощенко А.С. (соавт.) См. Семихов В.Ф., Тимощенко А.С., Арефьева Л.П. и др. // 180. 2000. С. 68–73.
- Титова О.В. (соавт.) См. Маракаев О.А., Титова О.В. // 180. 2000. С. 78–84.
- Тихонова В.Л., Беловодова Н.Н., Яшина С.Г. Криоконсервация семян-микробиотиков // 175. 1997. С. 91–96.
- Тихонова В.Л., Лысых Н.И., Фирсанова В.М. Влияние замораживания на жизнеспособность семян дикорастущих растений // 175. 1997. С. 83–90.
- Тихонова В.Л., Максеева И.Ю. Использование внутривидового разнообразия *Polygonum persicaria* L. при введении в культуру // 180. 2000. С. 18–23.
- Ткаченко О.Б., Трейвас Л.Ю. Опыт использования ПАБК в качестве интродуктора толерантности тюльпанов и гладиолусов к склероциальной гнили // 175. 1997. С. 120–123.
- Ткаченко О.Б. (соавт.) См. Синадский Ю.В., Козаржевская Э.Ф., Матвеева М.А., Мухина Л.Н., Плотникова Ю.М., Ткаченко О.Б., Каштанова О.А., Овчинников И.М., Постникова Н.Л., Шатило В.И. // 171. 1995. С. 33–38.
- Ткаченко О.Б. (соавт.) См. Мухина Л.Н., Музыкантов В.П., Матвеева М.А. и др. // 172. 1995. С. 94–99.
- Ткаченко О.Б. (соавт.) См. Плотникова Ю.М., Синадский Ю.В., Козаржевская Э.Ф. и др. // 172. 1995. С. 99–104.
- Тогерсен К.Г. (соавт.) См. Булыгин Н.Е., Фирсов Г.А., Тогерсен К.Г. // 179. 2000. С. 109–114.
- Трейвас Л.Ю. (соавт.) См. Мухина Л.Н., Музыкантов В.П., Матвеева М.А. и др. // 172. 1995. С. 94–99.
- Трейвас Л.Ю. (соавт.) См. Ткаченко О.Б., Трейвас Л.Ю. // 175. 1997. 120–123.
- Трофимова И.А. О таксономическом значении признаков простоток и всходов у представителей *Acanthaceae* Juss. s.l. // 171. 1995. С. 116–127.
- Трулевич Н.В. Роль коллекций растений природной флоры в оптимизации растительного покрова // 171. 1995. С. 23–27.
- Трейвас Л.Ю. (соавт.) См. Плотникова Ю.М., Синадский Ю.В., Козаржевская Э.Ф. и др. // 172. 1995. С. 99–104.
- Тюрин Е.В. Ритм сезонного развития и периодичности плодоношения горчичника Морисона (*Peucedanum morisonii* Bess.) в условиях культуры // 174. 1997. С. 8–14.
- Тюрин Е.В., Баяндина Н.И. Внутривидовая изменчивость зверобоя продырявленного по хозяйственно-ценным признакам // 175. 1997. С. 36–44.
- Удра И.Ф. К изучению пространственно-временной организации ареалов видов растений // 173. 1996. С. 79–85.
- Удачина Е.Г., Горбунов Ю.Н. Интродукция дикорастущих видов плодовых и ягодных растений в ГБС РАН // 171. 1995. С. 27–32.
- Удачина Е.Г. (соавт.) См. Маслова В.А., Удачина Е.Г., Горбунов Ю.Н. // 171. 1995. С. 127–132.
- Фадеев Ю.М. (соавт.) См. Акимов Ю.А., Фадеев Ю.М., Захаренко Г.С. // 173. 1996. С. 119–122.
- Федяева В.В. (соавт.) См. Буркина Т.М., Федяева В.В. Шмаряева А.Н., Шишлова Ж.Н. и др. // 175. 1997. С. 58–63.
- Филиппов Е.Г. (соавт.) См. Куликов П.В., Филиппов Е.Г. // 173. 1996. С. 74–79.
- Филиппов Е.Г. (соавт.) См. Куликов П.В., Филиппов Е.Г. // 176. 1998. С. 125–131.
- Фирсанова В.М. (соавт.) См. Тихонова В.Л., Лысых Н.И., Фирсанова В.М. // 175. 1997. С. 83–90.
- Фирсов Г.А., Комарова В.Н. Влияние суровых зим на древесные растения Восточноазиатской флористической области, интродуцированные в Санкт-Петербурге // 178. 1999. С. 3–7.
- Фирсов Г.А. (соавт.) См. Булыгин Н.Е., Фирсов Г.А. // 172. 1995. С. 3–7.
- Фирсов Г.А. (соавт.) См. Комарова В.Н., Фирсов Г.А. // 172. 1995. С. 8–10.
- Фирсов Г.А. (соавт.) См. Булыгин Н.Е., Фирсов Г.А., Тогерсен К.Г. // 179. 2000. С. 109–114.
- Халипова Г.И. Биоморфологические особенности и ритм развития колокольчиков коллекции ГБС РАН // 180. 2000. С. 109–113.
- Хохлаков А.П. Третье дополнение к флоре Аджарии // 172. 1995. С. 18–26.
- Хохлаков А.П. Несколько новых таксонов из Закавказья и Турнии // 175. 1997. С. 49–55.
- Хохлаков А.П., Григорьевская А.Я., Валуйская Ю.Н. Флора и растительность центральной части Корякского нагорья // 179. 2000. С. 46–51.
- Хохлаков А.П., Жмылев Ю.П. VI Международный симпозиум ИОРВ в Тромсё (ботанические впечатления) // 174. 1997. С. 156–160.
- Хохлаков А.П., Мазуренко М.Т. Годичнозеленые лесные травы Аджарии // 172. 1995. С. 32–39.
- Хохлаков А.П., Мазуренко М.Т. III Международный конгресс "Дерево" // 174. 1997. С. 152–155.
- Хохлаков А.П., Мазуренко М.Т., Пименов М.Г., Клейков Е.В. Жизнь растений Юго-Западной Азии. IV Симпозиум // 174. 1997. С. 161–165.
- Хохлаков А.П., Мазуренко М.Т. Королевский ботанический сад Непала // 178. 1990. С. 127–177.
- Хохлаков А.П. (соавт.) См. Куваев В.Л., Хохлаков А.П. // 177. 1999. С. 39–53.
- Цибанова Н.А. Онтогенез *Stachys gesta* и возрастная структура его популяций в северной степи // 172. 1995. С. 40–42.

- Червякова О.Н. (соавт.). См. Мухина Л.Н., Музыкантов В.П., Матвеева М.А. и др. // 172. 1995. С. 94–99.
- Черевченко Т.М. Состояние и проблемы ботанических садов и дендропарков Украины // 173. 1996. С. 40–44.
- Черевченко Т.М., Ковалевский Л.А., Буюн Л.И. Сравнительное изучение морфологической структуры и типов побеговых систем *Atenorrhynchus apiciosus* (Gwelin.) L.C. Rich. и *Zygopetalum mackaii* Hooker (Orchidaceae) // 178. 1999. С. 112–117.
- Чубарь Е.А. *Rosa* × *archipelagica* – межсекционный гибрид с острова Стенина // 178. 1999. С. 66–69.
- Чхобадзе А.Б. К изучению лихенофлоры старинных усадебных парков Вологодской области // 175. 1997. С. 63–66.
- Шабуров В.И. (соавт.). См. Беляева И.В., Шабуров В.И., Дьяченко А.А. // 178. 1999. С. 19–26.
- Шабуров В.И. (соавт.). См. Беляева И.В., Шабуров В.И., Дьяченко А.А. // 180. 2000. С. 102–109.
- Шанцер И.А. Таксономический обзор семейства Rubiaceae во флоре Нижнего Поволжья // 176. 1998. С. 55–69.
- Шатило В.И., Балашова Н.Н. Влияние синего света на репродукцию ВТМ в листовых вырезках *Nicotiana tabacum* // 177. 1999. С. 135–138.
- Шатило В.И., Шмыгля В.А., Видехина Е.Л., Дьякова Н.Л. Применение аналога урацила (ДАДГТ) в оздоровлении георгины от вирусных болезней // 174. 1997. С. 144–146.
- Шатило В.И., Шмыгля В.А., Дьякова Н.Л. Использование химиотерапевтантов при культивировании георгины *in vitro* с целью освобождения от вируса огуречной мозаики // 172. 1997. С. 124–126.
- Шатило В.И. (соавт.). См. Синадский Ю.В., Козаржевская Э.Ф., Матвеева М.А., Мухина Л.Н., Плотникова Ю.М., Ткаченко О.Б., Каштанова О.А., Овчинников И.М., Постцикова Н.Л., Шатило В.И. // 171. 1995. С. 33–38.
- Шатило В.И. (соавт.). См. Мухина Л.Н., Музыкантов В.П., Матвеева М.А. и др. // 172. 1995. С. 94–99.
- Шатило В.И. (соавт.). См. Плотникова Ю.М., Синадский Ю.В., Козаржевская Э.Ф. и др. // 172. 1995. С. 99–104.
- Шатко В.Г., Миронова Л.П. Результаты мониторинга ценопопуляций *Orchis purpurea* Huds в Карадагском заповеднике (Крым) // 179. 2000. С. 52–59.
- Шатко В.Г., Миронова Л.П. Опыт переселения *Suclamen kuznetzovii* в Карадагский природный заповедник (Крым) // 180. 2000. С. 56–61.
- Шатко В.Г. (соавт.). См. Белянина Н.Б., Шатко В.Г. // 176. 1998. С. 69–91.
- Шатко В.Г. (соавт.). См. Иванова И.А., Шатко В.Г. // 177. 1999. С. 8–11.
- Шатко В.Г. (соавт.). См. Белянина Н.Б., Шатко В.Г. // 178. 1999. С. 43–66.
- Шахова Г.И., Возна Л.И., Соловьева Е.Н. Использование разных форм цеолита в составе субстратов при выращивании тропических растений // 174. 1997. С. 65–72.
- Швецов А.Н. Конспект флоры г. Москвы // 174. 1997. С. 47–57.
- Швецов А.Н. О природно-культурном наследии Москвы // 175. 1997. С. 73–79.
- Швецов А.Н. (соавт.). См. Полякова Г.А., Ротов Р.А., Швецов А.Н., Каплан В.М. // 171. 1995. С. 89–94.
- Швецов А.Н. (соавт.). См. Кузьмин З.Е., Швецов А.Н., Колганов А.А. // 175. 1997. С. 44–47.
- Швецов А.Н. (соавт.). См. Полякова Г.А., Ротов Р.А., Швецов А.Н. // 175. 1997. С. 63–66.
- Швецов А.Н. (соавт.). См. Полякова Г.А., Ротов Р.А., Швецов А.Н. // 177. 1999. С. 68–73.
- Швецов А.Н. (соавт.). См. Полякова Г.А., Швецов А.Н. // 178. 1999. С. 152–159.
- Шемберг М.А., Долгушев В.А. Рост и развитие березы в условиях интенсивной светокультуры // 176. 1998. С. 43–46.
- Ширяев Н.В. (соавт.). См. Здруйковская-Рихтер А.И., Теплицкая Л.М., Ширяев Н.В. // 172. 1995. С. 62–65.
- Шишлова Ж.Н. (соавт.). См. Буркина Т.М., Федяева В.В., Шмаряева А.Н., Шишлова Ж.Н. и др. // 175. 1997. С. 58–63.
- Шлотгауз С.Д. Новые и редкие виды сосудистых растений для флоры Хабаровского края // 179. 2000. С. 33–37.
- Шмаряева А.Н. (соавт.). См. Буркина Т.М., Федяева В.В., Шмаряева А.Н. и др. // 175. 1997. С. 58–63.
- Шмыгля В.А. (соавт.). См. Шатило В.И., Шмыгля В.А., Видехина Е.Л., Дьякова Н.Л. // 174. 1997. С. 144–146.
- Шмыгля В.А. (соавт.). См. Шатило В.И., Шмыгля В.А., Дьякова Н.Л. // 175. 1997. С. 124–126.
- Шредер А.М. (соавт.). См. Марковская Е.Ф., Антипина Г.С., Груздева Е.А. и др. // 173. 1996. С. 67–71.
- Штонда Н.И. (соавт.). См. Белолипов И.В., Мурдахая Ю.М., Русанов Н.Ф., Штонда Н.И. // 174. 1997. С. 178–182.
- Штонда Н.И. (соавт.). См. Ашурметов О.А., Печеницын В.П., Штонда Н.И. // 180. 2000. С. 133–135.
- Юрьев А.И. Проблема вида, структура популяций и генные потоки у водяного ореха // 177. 1999. С. 61–67.
- Якушина Э.И. Особенности семенного размножения крыжовниковых в условиях интродукции в Главном ботаническом саду РАН // 175. 1997. С. 16–24.
- Якушина Э.И. (соавт.). См. Плотникова Л.С., Якушина Э.И. // 171. 1995. С. 72–77.
- Якушина Э.И. (соавт.). См. Беляева Ю.Е., Мухина Л.Н., Якушина Э.И. // 177. 1999. С. 17–24.
- Яремин Ю.Д., Кушнир Л.Н., Масикевич Ю.Г., Кириченко Е.Б. Влияние ультрафиолетовой радиации на содержание салидрозидов в корневищах родиолы розовой // 173. 1996. С. 129–133.
- Яшина С.Г. (соавт.). См. Тихонова В.Л., Беловодова Н.Н., Яшина С.Г. // 175. 1997. С. 91–96.

# СОДЕРЖАНИЕ

## Интродукция и акклиматизация

<i>Плотникова Л.С.</i> Семенное возобновление интродуцированных древесных растений в Москве и Московской области .....	3
<i>Волкова Т.И.</i> Экспозиция земляники в отделе культурных растений Главного ботанического сада РАН: пятидесятилетний опыт .....	8
<i>Булах П.Е.</i> Интродукционный прогноз и его количественная оценка .....	15
<i>Тихонова В.Л., Макеева И.Ю.</i> Использование внутривидового разнообразия <i>Polygonum persicaria</i> L. при введении в культуру .....	18
<i>Стеценко Н.М.</i> Североамериканские папоротники в Киеве .....	23
<i>Лысенко Т.А.</i> Экспозиция широколиственных лесов Карпат и Кавказа в Центральном ботаническом саду им. Н.Н. Гришко НАН Украины .....	27

## Флористика и систематика

<i>Скворцов А.К., Соловьева Н.М.</i> Новые данные о кариологии берез России и сопредельных стран .....	32
<i>Виноградова Т.Н.</i> Особенности пространственного распределения протокормов и ювенильных особей орхидных в природных популяциях .....	39
<i>Виноградова Ю.К.</i> Анализ амплитуды внутривидовой изменчивости костра кровельного в естественном и вторичном ареалах .....	47

## Охрана растительного мира

<i>Шатко В.Г., Миронова Л.П.</i> Опыт переселения <i>Syclamen kuznetzovii</i> в Карадагский природный заповедник (Крым) .....	56
<i>Минина Н.Н.</i> Изучение некоторых редких декоративных дикорастущих растений Башкортостана .....	62

## Физиология, биохимия

<i>Семихов В.Ф., Тимощенко А.С., Арефьева Л.П., Новожилова О.А., Прусаков А.Н.</i> Аминокислотный состав семян представителей трибы Triticeae Dum. (Poaceae) .....	68
<i>Высочина Г.И., Встовская Т.Н.</i> Флавоноиды некоторых видов ивы, интродуцированных в Центральном сибирском ботаническом саду СО РАН .....	73
<i>Маракаев О.А., Титова О.В.</i> Активность окислительных ферментов и особенности развития микоризы в подземных органах <i>Dactylorhiza maculata</i> (L.) Soo на разных этапах онтогенеза .....	77
<i>Рихтер А.А.</i> Изменение биохимических признаков плодов у межвидовых гибридов нектарина с персиком Давида .....	85

## Анатомия, отдаленная гибридизация

<i>Рощина В.В., Головкин В.Н., Мельникова Е.В., Новоселов В.И., Гордон Р.Я.</i> Микроанализ пыльцы оранжерейных растений .....	90
<i>Королева Л.И., Дзюба А.М.</i> Связь продуктивности растения и ее компонентов у сортов яровых 42-хромосомных пшенично-пырейных гибридов и мягкой пшеницы с разной стабильностью урожая .....	98

## Цветоводство, озеленение

<i>Беляева И.В., Шабурова В.И., Дьяченко А.А.</i> Гибридные ивы в декоративном садоводстве на Среднем Урале .....	102
<i>Халипова Г.И.</i> Биоморфологические особенности и ритм развития колокольчиков коллекции ГБС РАН .....	109

## Семеноведение

<i>Захаренко Г.С.</i> Продолжительность жизни зрелых шишек и жизнеспособность семян у <i>Cupressus sempervirens</i> L. ....	114
---	-----

## Защита растений

<i>Данилова Н.С., Одегова М.А.</i> Вредители и болезни растений местной флоры в Якутском ботаническом саду .....	121
--	-----

## Информация

<i>Прохоров А.А., Нестеренко М.И.</i> Информационно-поисковая система "Ботанические коллекции России в Интернете" .....	124
<i>Ерофеев Н.С.</i> Дендрарий ботанического сада Мордовского университета .....	129
<i>Ашурметов О.А., Печеницын В.П., Штонда Н.И.</i> Достижения и задачи ботанического сада АН Республики Узбекистан в зеленом строительстве .....	133

## Потери науки

Памяти М.А. Махалина (18.IX.1918–3.IV.2000).....	136
Алфавитный указатель статей, опубликованных в "Бюллетене Главного ботанического сада" (выпуски 171–180) .....	138

## CONTENTS

### Introduction and acclimatization

<i>Plotnikova L.S.</i> Seed recruitment of introduced woody plants in the area of Moscow and Moscow Province .....	3
<i>Volkova T.I.</i> Exposition of strawberries in the department of cultivated plants in the Main Botanical Garden RAS: fifty-year experiment.....	8
<i>Bulakh P.E.</i> Introduction prognosis and its estimation .....	15
<i>Tikhonova V.L., Makeeva I.Yu.</i> Application of intraspecific variability in <i>Polygonum persicaria</i> L. under cultivation.....	18
<i>Stetsenko N.M.</i> North-American taxa of ferns in Kiev .....	23
<i>Lysenko T.A.</i> Carpathians and the Caucasus deciduous forest expositions in the Central Botanic Garden named after N.N. Grischko of National Academy of Science of the Ukraine.....	27

### Floristics and taxonomy

<i>Skvortsov A.K., Solovyova N.M.</i> New data on <i>Betula</i> karyology in Russia and adjacent countries .....	32
<i>Vinogradova T.N.</i> Characteristics of spatial distribution of orchid protocorms and juvenile plants in natural populations .....	39
<i>Vinogradova Yu.K.</i> Analysis of amplitude of intraspecific variability in <i>Anisantha tectorum</i> (L.) Nevski within the natural and secondary area.....	47

### Plant kingdom conservation

<i>Shatko V.G., Mironova L.P.</i> Experimental migration of <i>Cyclamen kuznetzovii</i> into Karadag nature reserve (The Crimea).....	56
<i>Minina N.N.</i> Study of some rare decorative indigenous plants in Bashkiria .....	62



## Physiology, biochemistry

<i>Semikhov V.F., Timoshchenko A.S., Arefyeva L.P., Novozhilova O.A., Prusakov A.N.</i> Aminoacid composition of seeds in the tribe Triticeae Dum. (Poaceae) .....	68
<i>Vysochina G.I., Vstovskaya T.N.</i> Flavonoids of some species in the genus <i>Salix</i> L. introduced in dendrarium of the Central Siberian Botanic Garden.....	73
<i>Marakaev O.A., Titova O.V.</i> Activity of oxidizing enzymes and characteristics of mycorrhiza development in underground organs of <i>Dactylorhiza maculata</i> (L.) Soo at the various stages of ontogenesis.....	77
<i>Rikhter A.A.</i> Biochemical changes in fruits of interspecific hybrids of nectarin and <i>Persica davidiana</i> Carr. ....	85

## Anatomy, distant hybridization

<i>Roschina V.V., Golovkin B.N., Melnikova E.V., Novoselov V.I., Gordon R.Ya.</i> Green-house plant pollen microanalysis.....	90
<i>Koroleva L.I., Dzyuba A.M.</i> Relationship between plant productivity and its components in sorts of spring corn 42-chromosomes wheat-couch-grass hybrids and in sorts of soft wheat with various yield stability .....	98

## Landscape and shade gardening

<i>Belyaeva I.V., Shaburov V.I., D'yachenko A.A.</i> Hybrid willow trees in decorative horticulture in the Central Urals.....	102
<i>Khalipova G.I.</i> Biomorphological characteristics and rhythm of development of <i>Campanula</i> species in the Main Botanical Garden RAS.....	109

## Seed problem

<i>Zakharenko G.S.</i> Duration of ripe cone existence and seed variability in <i>Cupressus sempervirens</i> L. ....	114
--	-----

## Plant protection

<i>Danilova N.S., Odegova M.A.</i> Pests and diseases of indigenous plants in the Yakut Botanic Garden .....	121
--	-----

## Information

<i>Prokhorov A.A., Nesterenko M.I.</i> Information retrieval system "Russian botanical collections in Internet" .....	124
<i>Erofeev N.S.</i> Arboretum in the Botanic Garden of the University of Mordovia .....	129
<i>Aschurmetov O.A., Pechenitsin V.P., Schtonda N.I.</i> Achievements and objects of the Botanic Garden of Uzbekistan Academy of Science in planting of greenery.....	133

## Obituary

Obituary M.A. Makhalin .....	136
Index of articles, published in "Bulletin of the Main Botanical Garden" (issues: 171–180).....	138

Научное издание

**Бюллетень  
Главного ботанического сада**

Выпуск 180

*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*

Технические редакторы *В.В. Лебедева, Т.В. Жмелькова*

Корректор *З.Д. Алексеева*

Набор и верстка выполнены в издательстве  
на компьютерной технике

ЛР № 020297 от 23.06.1997

Подписано к печати 15.11.2000

Формат 70 × 100<sup>1</sup>/16. Гарнитура Таймс

Печать офсетная

Усл.печ.л. 12,4. Усл.кр.-отт. 13,0. Уч.-изд.л. 15,2

Тираж 340 экз. Тип. зак. 674

Издательство "Наука"

117864 ГСП-7, Москва В-485, Профсоюзная ул., 90

Санкт-Петербургская типография "Наука"

199034, Санкт-Петербург В-34, 9-я линия, 12

ISBN 5-02-004268-4



9 785020 042681