



ISSN 0366-502X

БЮЛЛЕТЕНЬ ГЛАВНОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА

Выпуск
185

«НАУКА»



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

БЮЛЛЕТЕНЬ
ГЛАВНОГО
БОТАНИЧЕСКОГО
САДА

Выпуск

185



МОСКВА «НАУКА» 2003

УДК 58
ББК 28.5л6
Б98

Ответственный редактор академик *Л.Н. Андреев*

Редакционная коллегия:

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

Рецензенты:

доктор биологических наук *В.Ф. Семихов*, кандидат биологических наук *Ю.Е. Беляева*

Бюллетень Главного ботанического сада / Гл. ботан. сад им. Н.В. Цицина. – М.: Наука, 1948 – . –

ISSN 0366-502X

Вып. 185 / Отв. ред. Л.Н. Андреев. – 2003. – 197 с.; ил. ISBN 5-02-006369-X

В выпуске публикуются материалы, содержащие сведения по итогам интродукции древесных растений в Узбекистане, Башкирии, на Дальнем Востоке, северо-западе России, сведения о внутривидовой изменчивости галинзоги, роде кипрей на Кавказе, сабельнике – в Карелии, печеночнице – во Владимирской области и новых видах во флоре Хабаровского края. Изучены особенности развития дендрантемы на Дальнем Востоке и многолетников флоры Северной Америки – в Москве, азиатских гибридов лилий в Сибири, а также особенности морфологии у представителей семейства кизиловых, березовых, ивовых. Приводится классификация морфологических типов орхидей в культуре, новые данные по репродуктивной биологии голосеменных, о состоянии биоразнообразия растений России *ex situ*, репатриации калужницы в музей-усадьбе “Ясная Поляна”, а также материалы по физиологии, биохимии и защите растений.

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

ТП-2003-I-73

Editor-in-Chief *L.N. Andreev*, Member, Russian Academy of Sciences

Editorial Board:

B.N. Golovkin, Yu.N. Gorbunov (Deputy Editor-in-Chief), *A.S. Demidov, Ye.B. Kirichenko, Z.Ye. Kuzmin, L.S. Plotnikova, V.F. Semikhov, A.K. Skvortsov, O.B. Tkachenko, N.V. Trulevich, V.G. Shatko* (Executive Secretary)

Reviewed by:

V.F. Semikhov, Dr. Sc. (Biol.), *Yu.Ye. Belyaeva*, Cand. Sc. (Biol.).

Bulletin of the Main Botanical Garden / Main Botanical Garden named after N.V. Tsitsin. – Moscow: Nauka, 1948. – . –

ISSN 0366-502X

Issue 185 / Ed. by L.N. Andreev. – 2003. – 197 p.; ill. ISBN 5-02-006369-X

The issue contains the papers on woody plant introduction into Uzbekistan, Bashkiria, the Far East, North-Western Russia, the data on intraspecific variability of *Galinsoga ciliata*, on the genus *Epilobium* in the Caucasus, *Comarum palustre* in Karelia, *Hepatica nobilis* in Vladimir Province and on new vascular plant species in the flora of Khabarovsk Territory. The development patterns of *Dendranthema naktongense* in the Far East, North-American plants in Moscow, Asiatic hybrids of lilies in Siberia and morphological characteristics in the species of the families Conaceae, Betulaceae and Saliceae have been studied. The classification of morphological types in orchids under cultivation is presented. New data on reproductive biology of gymnosperms, on conservation of plant biodiversity in Russia *ex situ*, on *Caltha palustris* repatriation in Yasnaya Polyana museum-estate and the materials on plant physiology, biochemistry and plant protection are given.

For introducers, florists, morphologists, experts in protection of plants.

ISBN 5-02-006369-X

© Российская академия наук и издательство “Наука”, продолжающееся издание “Бюллетень Главного ботанического сада” (разработка, художественное оформление), 1948 (год издания вып. 1), 2003

ИНТРОДУКЦИЯ И АККЛИМАТИЗАЦИЯ

УДК 581.9:634.017(471.2)

К ПРОБЛЕМЕ ДЕНДРОЛОГИЧЕСКОГО РАЙОНИРОВАНИЯ ТЕРРИТОРИИ СЕВЕРО-ЗАПАДА РОССИИ

Г.А. Фирсов

Проблема районирования территории России на основе данных устойчивости интродуцированных древесных растений не нова, ей уделяли внимание дендрологи бывшего СССР и России. В связи с интенсивной интродукцией инорайонного растительного материала вопрос об устойчивости и классификации интродуцентов по климатическим зонам широко обсуждался и обсуждается и среди зарубежных дендрологов. Известно, что устойчивость отдельных представителей тех или иных видов варьирует в различных пределах и не является абсолютной. Признается, что в большинстве случаев критическим фактором выживания и существования древесных растений в открытом грунте умеренных областей мира является минимальная температура воздуха в зимний период [1, 2]. При этом нельзя недооценивать влияния и многих других факторов, например летнее тепло, годовое количество осадков и их распределение по сезонам, выпадение зимних осадков в виде снега, интенсивность зимнего солнца, ветер и различные почвенные факторы. Следует иметь в виду, что ранжировка по зонам зимней устойчивости может служить лишь примерным ориентиром. Климат внутри каждой зоны может значительно варьировать в зависимости от высоты местности над уровнем моря, экспозиции склонов, влияния речных долин, городов, водоемов, розы ветров и т.д. Следует также учитывать, что рекордная минимальная температура за определенный промежуток времени может быть до 10° и более ниже среднеминимальной температуры. Для успешных результатов интродукции рекомендуется подбирать растения с дуншей устойчивостью к поздним заморозкам и с лучшей адаптированностью к вегетационному сезону данной местности. Некоторые интродуценты, как, например, виды семейства *Ericaceae*, требовательны к кислотности почвы, в противном случае они могут погибнуть, невзирая на самый подходящий климат. При культуре низкорослых растений на садовых участках, в арборетумах и ботанических садах возможно повышение их устойчивости за счет укрытия, выбора мест посадки, надлежащей агротехники. Во всех же остальных случаях нужно ориентироваться на проверенные и зимостойкие растения.

Известно, что губительное действие на растения оказывают наиболее суровые, хотя и кратковременные морозы. Величины, близкие к абсолютному минимуму, наблюдаются редко, один раз в 50–80 лет, поэтому на практике агроклиматологии в качестве показателя морозоопасности пользуются средними из абсолютных минимумов температуры воздуха [3–5]. Этот же климатический показатель был принят за основу А. Rehder [6]. Его справочными данными до сих пор пользуются российские дендрологи для предварительной оценки адаптационных возможностей интродуцентов, так как Редер испытал наибольшее число древесных видов в мире на тот момент, его данные наиболее полные и до сих пор актуальные. В данном справочнике приводится карта территории США и Канады с выделением 7 зон зимней устойчивости древесных растений. Для более чем 2550 видов деревьев и кустарников отмечается возможная зона их культуры в открытом грунте. Зоны выделены в 1930-е годы Департаментом сельского хозяйства США, основываясь на средней из минимальных температур за период 20 лет. Позже эта система была повторно проанализирована, уточнена и дополнена [7, 8]. Сейчас признается 11 зон: зона 1 – Арктика, 10 и 11 – тропики (южная часть п-ова Флорида). В последние десятилетия система зон устойчивости растений со всеми ее преимуществами и недостатками. И за многие годы, во многом путем прямых проб и ошибок, большинство видов деревьев и кустарников было оценено на предмет их отнесения к той или иной зоне. Современное деление более детализировано, с градацией зон через 10° по шкале Фаренгейта.

После Редера наиболее полную свободу древесных интродуцентов, введенных в культуру, составил известный немецкий дендролог, основатель Международного дендрологического общества G. Krussmann [1]. Как видно на приведенной в его работе карте районирования территории Западной Европы, она, доходя до Финляндии и стран Балтии, обрывается на российской территории, которая, как можно видеть, является белым пятном для зарубежных дендрологов. При этом районы Ленинградской области, пограничные с Южной Финляндией, и территория возле Финского залива, где находится Санкт-Петербург, отнесены к зоне 4. Неясно, куда дальше к востоку идут границы зон, выделенных подобным образом. Термические границы зоны 4 и соседних зон по среднему из абсолютных минимумов температуры воздуха следующие (в градусах Цельсия) – зона 3: $-40 \div -34$; 4: $-34 \div -29$; 5: $-29 \div -23$.

Нами по данным отдела климата Северо-Западного межрегионального территориального управления по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды обработаны данные 92 метеостанций и постов Ленинградской, Псковской, Новгородской областей и Карелии за 25-летний период 1970–1994 гг. Результаты обработки позволили провести изотермы -29° и -34° для средних из многолетних значений абсолютных минимумов температуры воздуха (рис. 2). Изотерма -29° выходит с территории Финляндии между г. Выборг ($-28,6^\circ$) и пос. Лесогорский ($-29,6^\circ$). Проходя севернее Санкт-Петербурга между пос. Рождино ($-26,4^\circ$) и Сосново ($-30,1^\circ$), линия огибает Санкт-Петербург с востока, не доходя до ст. Петрокрепость ($-29,7^\circ$). Затем через пос. Кипень ($-28,9^\circ$) она идет на запад и далее

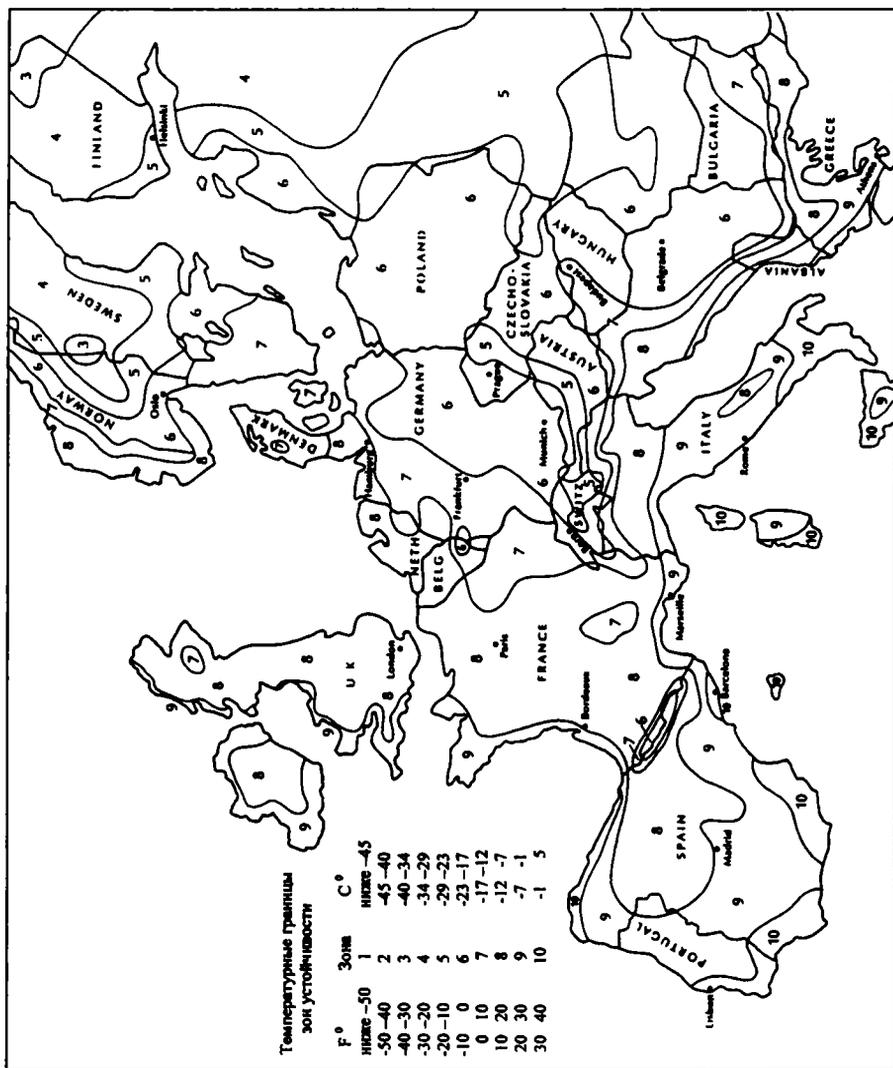


Рис. 1. Районирование Западной Европы по зонам устойчивости [по Круссманн, 1995]

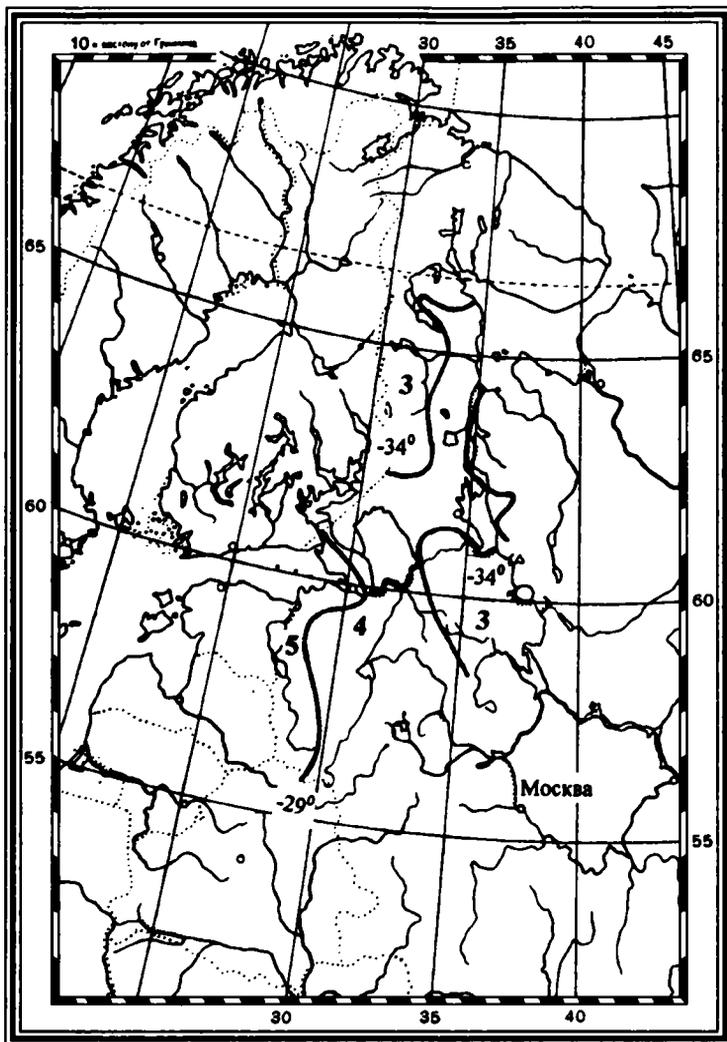


Рис. 2. Изотермы -29° и -34° (средние из абсолютных минимумов температуры воздуха за 1970–1994 гг.) для Ленинградской, Псковской, Новгородской областей и Республики Коми

на юго-запад, примерно повторяя очертания Финского залива, между г. Волосово ($-30,1^{\circ}$) и Кингисепп ($-27,8^{\circ}$) сворачивает на юг, деля почти посередине территорию Псковской области между г. Гдов ($-26,8^{\circ}$) и Струги Красные ($-29,3^{\circ}$), между г. Сущево ($-28,3^{\circ}$) и Великие Луки ($-29,4^{\circ}$). Изотерма -34° от побережья Белого моря на севере проходит примерно по 66° с.ш. между ст. Лоухи ($-35,8^{\circ}$) и Энгозеро ($-32,3^{\circ}$), огибает ст. Зашеек ($-32,7^{\circ}$) и поворачивает на юг, огибая с запада ст. Шомба ($-37,7^{\circ}$), Юшкозеро ($-34,5^{\circ}$) и Поросозеро ($-34,6^{\circ}$), откуда поворачивает на запад, уходя на территорию Финляндии севернее ст. Вяртсиля ($-32,0^{\circ}$). Вторая линия этой изотермы начинается от восточного побережья Онежской губы, южнее Соловецких островов, проходя западнее ст. Колежма ($-35,5^{\circ}$) между ст. Воренжа ($-37,7^{\circ}$) и Сегежа ($-31,2^{\circ}$) на юг через г. Медвежьегорск

($-34,0^\circ$), огибая ст. Бор-Пуданцев ($-35,1^\circ$) с запада и ст. Кугановолок ($-32,5^\circ$) с востока. Далее вдоль восточного побережья Онежского озера линия уходит на территорию Вологодской области, возвращаясь снова на территорию Карелии с противоположной, западной, стороны Онежского озера, между ст. Ладва ($-37,2^\circ$) и г. Петрозаводск ($-30,0^\circ$). Огибая с запада г. Олонец ($-35,6^\circ$), изотерма идет вдоль восточного побережья Ладожского озера, проходит по территории Ленинградской области между ст. Свирица ($-32,9^\circ$) и г. Лодейное Поле ($-36,2^\circ$), восточнее г. Тихвин ($-33,7^\circ$) и уходит на северо-восток Новгородской области между ст. Хвойная ($-33,7^\circ$) и Охоны ($-34,2^\circ$). Таким образом, рис. 2 существенно дополняет европейскую карту зон зимостойкости древесных растений, опубликованную в монографии G. Krusmann [1], по которой, например, Санкт-Петербург неправильно относится к более холодной зоне 4.

Для каждой из областей северо-запада России и Республики Карелия имеется агроклиматическое районирование, разработанное для сельскохозяйственных культур [3–5]. Так, для Ленинградской области выделяются 5 районов, при этом прибрежная часть северного и южного побережий Финского залива и вся территория Санкт-Петербурга относятся к самому теплому, пятому агроклиматическому району и самому теплому из двух подрайонов, характеризующемуся наиболее длительным безморозным периодом и мягкой, с частыми оттепелями, зимой. В основу агроклиматического районирования положены обеспеченность территории теплом в вегетационный период и характеристика зимнего периода, обеспечивающая перезимовку сельскохозяйственных культур. Кроме среднего из абсолютных минимумов, в качестве основного показателя принята сумма активных температур выше 10° . Учитывались и другие характеристики: длительность безморозного периода, сумма температур почвы на глубине 10 см выше 10° за июнь–сентябрь, механический состав почвы и физико-географические условия. Районирование только по принципу минимальных температур воздуха, хотя и не тождественное агроклиматическому, подтверждает те же тенденции, что к наиболее холодным районам Ленинградской области относятся северо-восточные и восточные: Подпорожский, Бокситогорский, частично Лодейнопольский и Тихвинский административные районы. А к наиболее теплым, как отмечено выше, – г. Санкт-Петербург и близлежащая территория вдоль Финского залива.

Известно, что в дендрологической литературе зачастую результаты интродукционных испытаний в отдельно взятом пункте распространяются на большую территорию. Так, ряд видов, культивировавшихся в Ленинграде – Санкт-Петербурге, рекомендуется для разведения к югу от города [9]. Однако из рис. 2 видно, что результаты испытаний в Санкт-Петербурге могут быть справедливы к западу и юго-западу. Территория же к югу от Санкт-Петербурга (южнее линии Кипень–Тосно) относится уже к другой зоне с более холодными зимними температурами, что подтверждается также и агроклиматическим районированием. Для более адекватных и точных рекомендаций необходимо расширение сети арборетумов и интродукционных центров. Параллельные испытания одних и тех же видов разных уровней адаптации в различных географических пунктах смогут проверить справедливость выделения дендрологических зон по A. Rehder и G. Krusmann по отношению к территории России и уточнить границы зон.

В целом районирование территории Северо-Запада России по приведенному выше критерию представляется весьма целесообразным. Это важно для унификации собственных результатов интродукции с данными по тем же видам, испытанным западноевропейскими и американскими дендрологами. Это полезно и для предварительных оценок поведения видов, еще не достаточно испытанных в наших условиях. Необходимо это и для выполнения проекта по написанию "Дендрофлоры России".

ЛИТЕРАТУРА

1. *Krussmann G.* Manual of cultivated conifers. Portland (Oreg.): Timber press, 1995. 361 p.
2. Булыгин Н.Е., Фирсов Г.А., Комарова В.Н. Основные результаты и перспективы дальнейшей интродукции хвойных на северо-западе России. Л., 1989. 142 с. Деп. в ВИНТИ 15.06.89, № 3983.
3. Агроклиматические ресурсы Ленинградской области. Л.: Гидрометеоиздат, 1971. 119 с.
4. Агроклиматические ресурсы Новгородской области: Л.: Гидрометеоиздат, 1972. 128 с.
5. Агроклиматические ресурсы Карельской АССР: Л.: Гидрометеоиздат, 1974. 115 с.
6. *Rehder A.* A manual of cultivated trees and shrubs hardy in North America. N.Y.: Macmillan, 1949. 996 p.
7. *Warda H.-D.* Foreword to the second edition // *Krussmann G.* Manual of cultivated conifers. Portland (Oreg.): Timber press, 1995. P. 5.
8. *Backett K.* Hardiness zones and the British Isles // *Ibid.* P. 7-8.
9. Деревья и кустарники СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949-1962. Т. 1-6.

Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН,
Санкт-Петербург

Поступила в редакцию 14.10.2002 г.

SUMMARY

Firsov G.A. On the problem of woody plant species hardiness zones in North-Western Russia

The European Winter Hardiness Zone Map (*Krussmann, 1995*) has been expanded throughout the territory of North-Western Russia. Such approach facilitates the unification of information available to Russian and Western dendrologists.

УДК 581.46.47: 630.27(575.172)

ЦВЕТЕНИЕ И ПЛОДОНОШЕНИЕ ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ В НУКУССКОМ БОТАНИЧЕСКОМ САДУ

Т.О. Отенов

Наличие цветения и плодоношения интродуцированных растений, как известно, является критерием успешности интродукции в новых условиях [1-10].

Объектами исследований служили 286 видов деревьев, кустарников и лиан различного географического происхождения, интродуцированных в условиях Нукусского ботанического сада Каракалпакского отделения АН Республики Узбекистан.

За начало цветения древесных растений была принята дата появления единичных вполне распутившихся цветков, за окончание – конец цветения (остались цветущие единичные цветки). За завязывание плодов принята дата, когда плоды завязались, но не достигли нормального размера; за созревание плодов – дата наступления массового созревания плодов (более 50%).

По методике С.Н. Макарова [11], с некоторыми модификациями, мы разделили интродуценты на 5 феногрупп.

В условиях Нукусского ботанического сада Каракалпакского отделения АН Республики Узбекистан из 286 видов плодоносят 170 (59,5%), цветут, но не плодоносят 20 (7%), не цветут 96 (33,5%). Из 170 плодоносящих видов деревьев – 82, деревьев или кустарников – 14, кустарников – 70, лиан – 4.

Ежегодно плодоносят большинство деревьев из родов *Ulmus*, *Populus*, *Fraxinus*, *Malus*, *Pyrus*, *Crataegus*, а также *Elaeagnus*. Очень обильно цветут, но менее обильно плодоносят *Prunus divaricata*, *Armeniaca vulgaris*, *Cydonia oblonga*. У некоторых видов плодоношение наблюдалось только в отдельные годы, например у *Celtis caucasica*, *Catalpa bignonioides*, *Quercus castaneifolia* и др., когда погодные условия были благоприятными.

Устойчивым плодоношением отличаются *Pyrus boissierana*, *Fraxinus potanophila*, *Acer tataricum*, *Haloxylon aphyllum*, *H. persicum*, виды рода *Tamarix* и др.

Из кустарников плодоносит большинство видов родов *Berberis*, *Amorpha*, *Caragana*, *Rosa*, *Ribes*, *Calligonum*, а также *Halimodendron halodendron*, *Cotoneaster oliganthus*, *Lonicera tatarica*, *Hippophae rhamnoides*, из лиан – *Clematis orientalis*, *Vitis vinifera*.

Цветут, но не плодоносят 20 видов, из них деревьев – 5, кустарников – 14, лиан – 1. Среди деревьев это *Acer saccharinum*, *Aesculus hippocastanum*, *Amygdalus (Louiseana) ulmifolia*, из кустарников – *Amygdalus petunnikowii*, *Cerasus microcarpa*, *C. erythrocarpa*, *Chaenomelis japonica*, *Pentaphylloides davurica*, *Lespedeza bicolor*, *Lonicera maackii*, *Physocarpus ribesifolius*, *Rhamnus davurica*, из лиан – *Ampelopsis heterophylla*. Причиной отсутствия плодоношения у них может являться несоответствие климатических условий: высокие температуры и сухость воздуха в летний период, с одной стороны, низкие температуры зимой – с другой. Отсутствие плодоношения у *Acer saccharinum*, очевидно, связано с его двудомностью. Сроки цветения мужских и женских особей часто не совпадают, поэтому плоды не завязываются. Многие виды растений не доживают до вступления в генеративную фазу и гибнут из-за поднятия грунтовых вод.

Слабое цветение и отсутствие плодоношения у *Cerasus microcarpa* объясняются повреждением цветочных почек (заморозками) в зимний и ранневесенний периоды.

Угнетающе действуют летняя жара и высокая сухость воздуха на растения, произрастающие в естественных условиях в субальпийском и лесном поясах гор Средней Азии: *Amygdalus ulmifolia*, *A. petunnikowii*, *Cerasus erythrocarpa*, *C. jacquemontii*.

У таких видов, как *Rhamnus davurica*, *Lonicera maackii*, *Lespedeza bicolor*, генеративные органы страдают от высокой температуры и сухости воздуха летом, так как с началом экстремального периода (в начале июня) у них опадают завязавшиеся плоды. Эти виды в природе произрастают во влажном муссонном климате.

Исследованиями С.К. Кабулова [12] установлено, что по мере снижения уровня Аральского моря влажность воздуха снижается, а напряженность воздушной засухи усиливается, что в свою очередь вызывает более продолжительные и сильные суховеи, со значительным количеством солей. Все это приводит не только к нарушению водного режима, но и к повреждению вегетативных и генеративных органов растений, что уменьшает продуктивность агроценозов и пастбищных угодий всего Приаралья.

Плоды у *Ampelopsis heterophylla* не успевают вызреть, так как он сильно ежегодно обмерзает до корней шейки, побеги поздно отрастают и растения поздно цветут.

Отсутствие плодов у некоторых цветущих видов объясняется также малым количеством растений в экспозиции – *Euonymus maackii* (2 растения), *Aralia mandshurica* (3), *Pentaphylloides davurica* (1).

В коллекции ботанического сада не цветут 96 видов, из них 49 видов деревьев, 6 – деревьев или кустарников, 35 – кустарников, 1 – полукустарник, 5 – лиан. Многие деревья не достигли генеративной стадии развития из-за поднятия уровня грунтовых вод и их сильной минерализации, вторичного засоления почвы и погибли. К ним относятся *Acer barbinerve*, *A. mono*, *A. pseudoplatanus*, *Albizia julibrissin*, *Betula mandschurica*, *B. pubescens*, *Celtis mississippiensis*, *C. japonica*, *Cercis canadensis*, *Cercidiphyllum japonicum*, *Fraxinus holotricha*, *Ginkgo biloba*, *Gleditschia aquatica*, *G. caspica*, *Juglans mandshurica*, *Phellodendron amurense*, *P. sachalinense*, *Platanus occidentalis*, *Populus balsamifera*, *P. deltoides*, *Quercus dentata*, *Q. iberica*, *Sorbus intermedia*, *Tilia amurensis* и др. Эти виды не могут считаться успешно интродуцированными.

Отсутствие цветения и плодоношения у таких видов, как *Aralia elata*, *Celtis gabrata*, *Salix caspica*, *Sambucus nigra*, объясняется ежегодным обмерзанием многолетних побегов, на которых закладываются цветочные почки. Причина отсутствия цветения у таких кустарников, как *Cerasus incana*, *Colutea acutifolia*, *Pentaphylloides (Dasiphora) friedrichsenii* hort., *P. fruticosa*, *Weigela praecox*, *Sambucus coreana*, *S. kamtschatica*, заключается в несоответствии климатических условий. Отсутствие цветения и плодоношения у лиан (*Ampelopsis brevipedunculata*, *A. japonica*, *Aristolochia manshuriensis*, *Celastrus orbiculata*, *Clematis serratifolia*) объясняется ежегодным обмерзанием их побегов до корневой шейки и соответственно поздним отрастанием побегов.

Анализ интродуцированных растений по срокам начала и окончания цветения проводили для 133 видов (табл. 1). В наших условиях интродуценты довольно рано начинают вегетацию. Так, начало цветения *Populus bolleana* приходится уже на 10 марта, *Ulmus pumila* – 30 марта. Количество цветущих видов резко увеличивается в апреле (67 видов) и мае (59). В конце мая количество цветущих растений сокращается. В июне цветут всего 2–3 вида.

В группу PP (см. табл. 1) вошли представители родов *Populus*, *Salix* (кроме *S. songarica*), *Ulmus*, *Quercus*, *Celtis*, *Fraxinus*. Из сем. Розоцветных сюда входят *Pyrus*, *Malus* (кроме *M. niedzwedzkyana*), *Amelanchier alnifolia*, *Gotoneaster oligantha*, *Cydonia oblonga* из хвойных – *Platycladus orientalis*, *Juniperus virginiana*.

К группе PC, кроме упомянутых выше, относятся виды *Morus*, *Padus mahaleb*, *P. racemosa*, *Crataegus maximowiczii*, а также *Rhamnus cathartica*.

Таблица 1
Фенологические группы интродуцентов по срокам цветения

Цветение	Группа интродуцентов	Срок цветения, дата		Число видов в феногруппе
		начало	конец	
Раннее	РР	10.03–26.04	14.03–10.05	54
Среднее	РС	10.03–26.04	11.05–26.06	9
Среднее	СС	27.04–14.06	11.05–26.06	66
Позднее	СП	27.04–16.06	27.06–11.08	2
Позднее	ПП	15.06–1.08	27.06–11.10	2

Таблица 2
Сроки и продолжительность цветения некоторых видов по группам

Группа цветения	Вид	Срок цветения, дата		Продолжительность, дни
		начало	конец	
РР	<i>Juniperus virginiana</i>	9.04	18.04	9
	<i>Salix acutifolia</i>	18.04	25.04	8
	<i>Ulmus densa</i>	12.04	19.04	8
	<i>Populus ariana</i>	11.04	24.04	13
	<i>P. alba</i>	20.04	26.04	7
РС	<i>Morus alba</i>	27.04	8.05	12
	<i>Malus niedzwedzkiana</i>	29.04	9.05	11
	<i>Rhamnus cathartica</i>	30.04	10.05	11
СС	<i>Crataegus almaatensis</i>	29.04	11.05	13
	<i>Robinia pseudoacacia</i>	4.05	13.05	9
	<i>Rosa maximowiczii</i>	10.05	20.05	10
СП	<i>Clematis tangutica</i>	8.06	29.06	21
	<i>Maclura aurantiaca</i>	16.06	30.06	14
ПП	<i>Sophora japonica</i>	26.07	20.08	25
	<i>Symphoricarpos occidentalis</i>	13.07	24.07	11

Большое число цветущих растений входит в группу СС – 42,1% (от всех цветущих видов): это представители родов *Rosa*, *Gleditschia*, *Amorpha*, *Robinia*, *Acer* (кроме *A. negundo*), *Calligonum*, *Haloxylon*, *Tamarix*, *Elaeagnus*, *Berberis* (кроме видов *B. heteropoda*, *B. iliensis* и *Ribes aureum*), *Crataegus*.

В группу СП входят 2 вида *Maclura aurantiaca* и *Clematis tangutica*.

Число растений, составляющих группу ПП, тоже незначительно: *Sophora japonica* и *Symphoricarpos occidentalis*.

Средняя продолжительность цветения растений групп РР, РС, СС 9 и 12 дней (табл. 2). Наибольшей продолжительностью цветения обладают растения групп СП (17) и ПП (18 дней).

Как цветение, так и созревание плодов происходит в различные сроки. Рассмотрим их на примере 118 видов (табл. 3). 102 вида растений рано завязывают плоды: 25 из них дают зрелые плоды в ранние сроки, 32 – в средние и 45 – в поздние. Группа СС у нас отсутствует.

Таблица 3
Сроки созревания плодов по группам

Группа созревания	Сроки созревания, дата	Число видов в феногруппе
Ранне-ранняя (РР)	12.04–11.06	25
Ранне-средняя (РС)	12.06–11.07	32
Ранне-поздняя (РП)	12.07–12.09	45
Средне-поздняя (СП)	12.07–12.09	14
Поздне-поздняя (ПП)	13.09–14.11	2

Таблица 4
Сроки и продолжительность созревания плодов некоторых видов по группам

Группа созревания плодов	Вид	Срок, дата		Продолжительность созревания, дни
		завязывания	созревания	
РР	<i>Ulmus densa</i>	15.04	29.04	14
	<i>U. laevis</i>	15.04	4.05	19
	<i>Salix acmophylla</i>	20.04	13.05	23
РС	<i>Malus prunifolia</i>	20.04	19.06	60
	<i>Pyrus communis</i>	29.04	18.06	51
	<i>Berberis sibirica</i>	8.05	19.06	42
РП	<i>Amygdalus (Louiseania) nana</i>	4.05	18.07	75
	<i>Celtis caucasica</i>	19.04	23.07	95
	<i>Acer tataricum</i>	17.05	28.08	103
СС	<i>Colutea acutifolia</i>	3.06	28.06	25
	<i>Caragana turkestanica</i>	3.06	18.06	15
СП	<i>Crataegus canadensis</i>	20.06	10.08	82
	<i>Rosa majales</i>	5.06	15.08	71
	<i>Zyzyphus jujuba</i>	13.06	1.09	80
ПП	<i>Sophora japonica</i>	29.07	29.10	93

Из табл. 4 видно, что растения групп РР и РС характеризуются коротким сроком созревания плодов (соответственно 15, 51 и 22 дня). Наибольшую продолжительность созревания плодов имеют группы РП – 91, СП – 77, ПП – 93 дня. В целом для интродуцированных видов период созревания плодов составляет 14–103 дня.

ВЫВОДЫ

Подводя итоги проведенного исследования, можно отметить, что в условиях Нукусского ботанического сада из 286 видов плодоносят 170, цветут, но не плодоносят 20, не цветут 96.

Отсутствие цветения и плодоношения у некоторых видов коллекции объясняется рядом причин: молодым возрастом растений, обмерзанием многолетних побегов, повреждением цветочных почек в зимний период, повреждением бутонов, цветков и завязей ранневесенними заморозками, образованием однополых цветков у раздельнополых видов, несоответст-

вием климатических условий, а также влиянием сильного засоления почвы.

Анализ распределения древесных растений по группам показал, что цветущие виды преобладают в группах РР и СС, а плодоносящие – в РП и РС. Самый продолжительный период созревания плодов у видов, вошедших в группу РП, – от 75 до 130 дней; менее продолжительный – в группе РР: 14–23 дня.

ЛИТЕРАТУРА

1. Некрасов В.И. Основы семеноведения древесных растений при интродукции. М.: Наука, 1973. 279 с.
2. Плотникова Л.С. Интродукция древесных растений китайско-японской флористической подобласти в Москве. М.: Наука, 1971.
3. Петрова И.П. Интродукция древесных растений Средней Азии в Москве. М.: Наука, 1978. 157 с.
4. Мисник Г.Е. Сроки и характер цветения деревьев и кустарников. Киев: Наук. думка, 1976. 388 с.
5. Мауринь А.М. Семеношение древесных экзотов в Латвийской ССР. Рига, Звайгзья, 1967. 207 с.
6. Славкина Т.И. Виды рода яблони, интродуцированные в Ботаническом саду АН РУз // Дендрология Узбекистана. Ташкент: Фан, 1965. Т. 1.
7. Славкина Т.И. Виды рода спиреи, интродуцированные в Ботаническом саду АН РУз // Там же. 1972. Т. 9. С. 196–303.
8. Абдурахманов А.А. Особенности цветения и плодоношения дальневосточных растений в условиях Ташкента // Интродукция и акклиматизация растений. Ташкент: Фан, 1973. Вып. 10. С. 20–25.
9. Штонда Н.И. О цветении и плодоношении интродуцированных североамериканских растений в Ботаническом саду АН РУз // Там же. 1980. Вып. 17. С. 28–35.
10. Езиев Л.Х. Итоги интродукции деревьев и кустарников в Южный Узбекистан: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Ташкент, 1999. 46 с.
11. Макаров С.Н. Биологические формы черешчатого дуба в Останкинской дубраве // Бюл. Гл. ботан. сада. 1952. Вып. 13. С. 18–24.
12. Кабулов С.К. Приспособление растений к дефициту влаги. Ташкент: Фан, 1981. 95 с.

Нукусский ботанический сад
Каракалпакского отделения АН Республики Узбекистан

Поступила в редакцию 20.09.2001

SUMMARY

Otenov T.O. Flowering and frutification of woody plants, introduced into Nukus Botanical Garden, Uzbekistan

The results of long-term investigations on introduction of 286 woody plant species of different geographical provenance are presented. All the plants have been separated into five phenological groups according to the dates of main phenological stages.

ОЦЕНКА ЖИЗНЕННОГО СОСТОЯНИЯ И УСТОЙЧИВОСТИ ВИДОВ В ОЗЕЛЕНЕНИИ ВЛАДИВОСТОКА

Н.С. Шихова, Е.В. Полякова

Исследования проводились в жилебной и, частично, пригородной зонах Владивостока в период 1996–2000 гг. Методами пробных площадей, ленточного перечета и маршрутных наблюдений были обследованы 3 городских парка, 6 садов, 53 сквера, 105 аллей и рядовых посадок, а также 130 объектов внутриквартального озеленения. Это позволило оценить современное состояние насаждений всех городских парков и садов, большинства скверов, а также аллейных и рядовых посадок вблизи основных транспортных магистралей города и охватить исследованиями разной степени детальности практически все жилые микрорайоны города. Всего же при этом было обследовано свыше 20 тыс. экземпляров деревьев и кустарников. По сумме показателей, характеризующих габитус и степень повреждения растений, оценивали жизненное состояние кустарников по 4-балльной, деревьев – по 5-балльной шкале. На основе полученных данных рассчитывали индекс состояния отдельных видов и насаждений [1], а также определяли средний индекс состояния вида в городских насаждениях. Индекс состояния (ИС) 1,00–1,50 отвечает категории здоровых; 1,51–2,00 – умеренно ослабленных (слабо поврежденных); 2,01–2,50 – сильно ослабленных (сильно поврежденных); 2,51–3,00 – усыхающих (отмирающих); выше 3,00 – усыхающих (погибших) видов и насаждений, соответственно I–V категории состояния (КС).

Устойчивость видов определяли по показателю жизненного состояния, как параметру, отражающему ответную реакцию растений на комплексное воздействие факторов среды.

Для каждого вида была рассчитана также абсолютная встречаемость, как отношение числа учетных площадей (уч. пл.), где зарегистрирован вид, к общему числу обследованных. В зависимости от встречаемости и обилия было выделено 6 групп видов: 1 – единично встречающиеся (встречаемость – < 1%); 2 – редко встречающиеся (1,0–5,0%); 3а – умеренно встречающиеся виды с малым обилием (5,1–20,0%); 3б – умеренно встречающиеся (обычные) виды с хорошим обилием (5,1–20,0%); 4 – широко распространенные виды с высоким обилием (21–50%); 5 – массово встречающиеся виды с высоким обилием (> 50%).

В результате анализа собранного в ходе исследований материала было установлено, что арборифлора рассматриваемой территории включает 105 видов из 24 семейств (табл. 1). При этом 80% списочного состава видов являются представителями местной флоры.

Абсолютная встречаемость отдельных видов на учетных площадях варьирует от 0,3 до 59,5%. К группе единично встречающихся в насаждениях города относится 27 видов (26% списочного состава), редко встречающихся – 39 видов (36% состава), что в целом составляет 2/3 общего рассматриваемого ассортимента видов. Еще 31 вид растений встречается в городском озеле-

нении умеренно (29% состава), при этом 14 видов представлены на пробных площадях единичными особями, а 17 видов – достаточно обильно: в виде рядовых насаждений или архитектурно-композиционных групп. К последним относятся *Tilia amurensis*, *Acer ginnala*, *Lonicera maackii*, *Weigela praecox*, *Amorpha fruticosa*, *Ulmus pumila*, *Philadelphus tenuifolius*, *Swida alba*, *Fraxinus pennsylvanica*, *Syringa oblata*, *Ligustrina amurensis*, *Populus canadensis*, *Micromeles alnifolia*, *Pyrus ussuriensis*, *Padus maackii*, *Armeniaca mandshurica*, *Microcerasus tomentosa*.

Широко распространены в городских насаждениях 7 видов: *Populus koreana* (абсолютная встречаемость 21,7%), *Robinia pseudoacacia* (23,8%), *Acer negundo* (24,6%), *Betula platyphylla* (26,7%), *Fraxinus rhynchophylla* (31,0%), *Ulmus japonica* (36,7) и *Physocarpus opulifolia* (38,6%).

Fraxinus mandshurica – массовый вид в посадках города и произрастает в 59,5% обследованных насаждений.

Наибольшее видовое разнообразие отмечено во внутриквартальном озеленении – 82 вида. В скверах описано 73 вида, в аллеиных и рядовых посадках – 71 вид, в парках – 58 и в старых городских садах – 39 видов. Данные по участию видов в строении разных типов городских насаждений приведены в табл. 1.

Для сравнения отметим, что в наиболее полной сводке сосудистых растений окрестностей Владивостока Д.П. Воробьева [2] приводится около 130 видов древесных растений. По литературным данным [3], в урбанофитоценозах Санкт-Петербурга встречаются 62 вида древесных растений местной флоры из 90 видов, указанных для Ладого-Ильменского флористического района. По сведениям К.С. Кочаряна [4], в городских посадках Москвы произрастают 80 видов деревьев и 57 кустарников.

Согласно среднестатистическим для городских насаждений данным по ИС (см. табл. 1), лишь 2 вида из 105, продиагностированных на жизнеспособность, – *Grossularia* sp. и *Aesculus hippocastanum* – относятся к категории здоровых насаждений, но и то условно в связи с малыми выборками, обусловленными редкостью этих видов в посадках Владивостока. Большинство же проанализированных видов относится к категории в разной степени ослабленных: 57 видов (54% списочного состава) – умеренно ослабленных и 46 видов (44%) – сильно ослабленных. При этом для 82 видов (72%) уровень жизнеспособности соответствует ИС, варьирующему в пределах 1,9–2,2: 1,9 – 14 видов; 2,0 – 31 вид; 2,1 – 16 видов; 2,2 – 21 вид.

Из обычных и широко распространенных в городе пород наилучшее жизненное состояние отмечено у *Fraxinus pennsylvanica* (ИС = 1,8), *Swida alba* (1,9), *Syringa oblata* (1,9), *Lonicera maackii* (2,0), *Robinia pseudoacacia* (2,0), *Amorpha fruticosa* (2,0), *Philadelphus tenuifolius* (2,0), *Fraxinus rhynchophylla* (2,0), а также у доминантов городских посадок – *Physocarpus opulifolia* (1,8) и *Fraxinus mandshurica* (2,0) и содоминантов парковых фитоценозов – *Carpinus cordata* (1,8) и *Micromeles alnifolia* (1,9). Эти виды вполне соответствуют требованиям, предъявляемым к ассортименту пород, используемых в озеленении, и могут в дальнейшем широко использоваться в зеленом строительстве Владивостока.

Из более редких видов высокую устойчивость в городских условиях показали: *Sambucus racemosa* (ИС = 1,6), *Deutzia amurensis* (1,6), *Catalpa bignonioides* (1,8), *Populus alba* (1,8), *Carpinus cordata* (1,8), *Corylus heterophylla* (1,8),

Таблица 1

Встречаемость и жизнеспособность деревьев и кустарников в озеленении г. Владивостока

Вид растений*	Встречаемость						ИС	Жизненное состояние				
	Абсолютная, %	Число уч. площадей с видом, шт.						распределение по категориям состояния, %				
		парк	сад	сквер	аллея	внутри кварт. озеленен.			I	II	III	IV
Berberidaceae												
<i>Berberis amurensis</i> Rupr.	0,8	-	-	-	3	-	2,2	-	67	33	-	-
<i>B. vulgaris</i> L.	0,3	-	-	-	1	-	1,9	-	100	-	-	-
<i>B. thunbergii</i> DC.	0,6	-	-	-	2	-	1,6	50	50	-	-	-
Juglandaceae												
<i>Juglans mandshurica</i> Maxim.	10,9	9	1	7	13	8	2,2	-	25	68	5	2
Tiliaceae												
<i>Tilia amurensis</i> Rupr.	12,6	18	1	3	13	8	2,1	-	21	42	37	-
<i>T. mandshurica</i> Rupr.	1,8	-	-	2	4	-	2,0	17	33	50	-	-
<i>T. amurensis</i> × <i>taquetii</i>	5,3	9	1	3	5	-	2,0	-	56	44	-	-
Aceraceae												
<i>Acer mono</i> Maxim.	15,8	31	-	6	13	4	2,2	16	68	14	2	-
<i>A. pseudosieboldianum</i> (Pax) Kom.	13,5	29	3	3	7	4	2,2	-	51	31	13	5
<i>A. ginnala</i> Maxim.	10,8	-	-	8	11	19	2,2	-	64	30	3	3
<i>A. tegmentosum</i> Maxim.	1,2	3	-	-	-	1	1,9	-	50	25	25	-
<i>A. mandshuricum</i> Maxim.	0,9	1	-	-	2	-	1,9	-	67	33	-	-
<i>A. negundo</i> L.	24,6	8	5	19	32	20	2,1	-	43	50	5	2
<i>A. platanoides</i> L.	0,3	-	-	-	-	1	1,7	-	100	-	-	-

Таблица 1 (продолжение)

Вид растений*	Встречаемость					Жизненное состояние														
	Абсолютная, %	Число уч. площадей с видом, шт.				ИС	распределение по категориям состояния, %													
		парк	сад	сквер	аллея		внутри кварт. озеленен.	I	II	III	IV	V								
<i>Elaeagnaceae</i>																				
<i>Hipporhae rhamnoides</i> L. (культ. форма)	0,8	-	-	-	-	3	2,0	-	100	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Araliaceae</i>																				
<i>Eleutherococcus senticosus</i> (Rupr. et Maxim.) Maxim.	1,4	4	-	-	-	1	2,0	-	100	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>E. sessiliflorus</i> (Rupr. et Maxim.) S. Y. Hu	0,6	1	-	-	-	1	2,0	-	10	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Kalopanax septemlobus</i> (Thunb.) Koidz.	4,7	15	-	1	-	-	1,9	6	63	31	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Aralia elata</i> (Miq.) Seem.	1,4	3	-	-	-	2	2,0	-	100	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Hippocastanaceae</i>																				
<i>Aesculus hippocastanum</i> L.	0,6	-	-	1	-	1	1,5	50	50	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Caprifoliaceae</i>																				
<i>Lonicera chrysantha</i> Turcz. ex Ledeb.	0,8	-	-	1	-	2	2,2	-	50	50	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>L. maackii</i> (Rupr.) Herd.	12,2	10	2	10	12	9	2,0	8	67	23	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>L. praeflorens</i> Batal.	2,6	4	3	-	-	2	2,0	-	100	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>L. edulis</i> Turcz. ex Freyn	0,3	-	-	-	-	1	1,8	-	100	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Viburnum burejaeticum</i> Regel et Herd.	0,3	-	-	-	-	1	2,0	-	100	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>V. sargentii</i> Koehne	3,1	3	-	3	-	5	2,0	11	67	22	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Таблица 1 (продолжение)

Вид растений*	Встречаемость					Жизненное состояние						
	Абсолютная, %	Число уч. площадей с видом, шт.				ИС	распределение по категориям состояния, %					
		парк	сад	сквер	аллея		внутри кварт. озеле-нен.	I	II	III	IV	V
<i>Sambucus racemosa</i> L.	1,1	1	—	2	1	—	1,6	50	—	—	—	—
<i>Weigela praecox</i> (Lemoine) Bailey	18,7	3	3	16	15	29	2,1	10	39	—	—	—
Bignoniaceae												
<i>Catalpa Bignonioides</i> Walt	0,8	—	1	1	1	—	1,8	—	100	—	—	—
Grossulariaceae												
<i>Ribes mandshuricum</i> (Maxim.) Kom.	0,6	2	—	—	—	—	2,0	—	100	—	—	—
<i>R. sp.</i> (культурная форма)	0,6	—	—	—	—	2	2,0	—	100	—	—	—
<i>Grossularia sp.</i> (культ. форма)	0,3	—	—	—	—	1	1,0	100	—	—	—	—
Celastraceae												
<i>Emonymus maackii</i> Rupr.	4,6	3	3	1	2	7	2,0	—	—	—	—	—
<i>E. sacrosancta</i> Koidz.	1,7	2	—	—	—	4	2,0	14	57	29	—	—
<i>E. macroptera</i> Rupr.	3,8	6	—	—	1	6	1,9	20	80	—	—	—
<i>E. maximowicziana</i> Prokh.	0,3	1	—	—	—	—	2,0	—	100	—	—	—
Pinaceae												
<i>Abies holophylla</i> Maxim.	0,9	1	—	2	—	—	2,2	—	67	—	33	—
<i>Pinus koraiensis</i> Siebold et Zucc.	1,2	1	—	3	—	—	2,2	—	75	—	—	25
<i>P. sylvestris</i> L.	3,8	—	—	8	2	—	2,2	—	10	80	10	—
<i>Larix sp.</i>	3,8	3	1	5	3	1	1,9	—	73	14	13	—
Fabaceae												
<i>Maackia amurensis</i> Rupr. et Maxim.	4,1	7	2	1	1	3	2,1	—	36	57	7	—
<i>Robinia pseudoacacia</i> L.	23,8	6	3	18	34	20	2,0	1	49	50	—	—

Таблица 1 (продолжение)

Вид растений*	Встречаемость						Жизненное состояние					
	Абсолютная, %	Число уч. площадей с видом, шт.					ИС	распределение по категориям состояния, %				
		парк	сад	сквер	аллея	внутри кварт. озеле-нен.		I	II	III	IV	V
<i>Lespedeza bicolor</i> Turcz.	6,9	5	1	2	5	11	2,0	-	13	67	20	-
<i>Amorpha fruticosa</i> L.	10,7	-	1	6	7	23	2,0	6	61	27	6	-
<i>Caragana manshurica</i> (Ком.) Ком	1,8	1	-	2	-	3	2,5	-	-	100	-	-
Rutaceae												
<i>Phellodendron amurense</i> Rupr.	10,0	22	1	2	6	3	2,3	-	18	68	2	3
Ulmaceae												
<i>Ulmus laciniata</i> (Trautv.) Mayr	1,5	4	-	-	-	1	2,3	-	20	60	20	-
<i>U. japonica</i> (Rehd.) Sarg.	36,7	17	10	17	50	30	2,1	1	35	63	1	-
<i>U. pumila</i> L.	9,7	-	1	5	22	6	2,1	-	71	29	-	-
<i>U. macrocarpa</i> Hance	0,6	-	-	-	-	2	2,0	-	100	-	-	-
Moraceae												
<i>Morus alba</i> L.	2,6	-	-	-	5	4	2,2	-	11	89	-	-
Fagaceae												
<i>Quercus mongolica</i> Fisch. ex Ledeb.	16,1	29	1	3	13	8	2,0	-	55	43	2	-
Ericaceae												
<i>Rhododendron mucronulatum</i> Turcz.	1,4	-	-	-	-	5	2,2	-	60	40	-	-
Hydrangeaceae												
<i>Deutzia amurenensis</i> (Regel) Airy Shaw	1,7	-	-	3	1	2	1,6	50	17	33	-	-
<i>Philadelphus tenuifolius</i> Ropr. et Maxim.	13,6	5	4	13	6	20	2,0	15	62	15	8	-

Таблица 1 (продолжение)

Вид растений*	Встречаемость					Жизненное состояние						
	Абсолютная, %	Число уч. площадей с видом, шт.				ИС	распределение по категориям состояния, %					
		парк	сад	сквер	аллея		внутри кварт. озеленен.	I	II	III	IV	V
Cornaceae												
<i>Swida alba</i> (L.) Opiz	16,5	-	-	22	16	20	1,9	18	62	16	4	-
Oleaceae												
<i>Fraxinus mandshurica</i> Rupr.	59,5	27	8	23	105	37	2,0	1	47	50	2	-
<i>F. pennsylvanica</i> Marsh.	10,9	-	1	3	19	13	1,8	8	76	16	-	-
<i>F. rhynchophylla</i> Hance	31,0	31	10	15	29	20	2,0	1	53	46	-	-
<i>F. mandshurica</i> × <i>rhynchophylla</i>	5,6	6	2	1	3	5	2,0	-	53	47	-	-
<i>Syringa wolffii</i> S.K. Schneid.	5,7	1	2	6	5	6	2,4	-	39	44	11	6
<i>S. vulgaris</i> L.	3,1	-	-	-	4	7	2,0	-	91	9	-	-
<i>S. oblata</i> Lindl.	9,7	-	-	7	4	23	1,9	16	78	3	3	-
<i>Ligustrina amurensis</i> Rupr.	14,2	8	2	8	11	22	2,2	2	53	41	2	2
<i>Forsythia suspensa</i> Vahl.	4,0	-	-	8	2	4	1,9	13	87	-	-	-
Salicaceae												
<i>Populus alba</i> L.	1,2	-	-	-	2	2	1,8	-	75	25	-	-
<i>P. tremula</i> L.	2,3	-	2	-	3	3	2,1	-	25	75	-	-
<i>P. maximowiczii</i> A. Henry	0,3	-	-	1	-	-	1,7	-	100	-	-	-
<i>P. canadensis</i> Moench.	5,3	1	3	5	6	2	2,2	-	18	82	-	-
<i>P. koreana</i> Rehd.	21,7	8	4	11	27	23	2,2	-	23	74	1	1
<i>P. pyramidalis</i> Rozier	0,9	-	-	2	1	-	2,1	-	33	67	-	-
<i>Salix caprea</i> L.	1,1	-	-	-	-	4	2,0	-	75	25	-	-
<i>S. schwerinii</i> E. Wolf.	3,1	2	-	1	-	8	1,9	-	45	45	10	-

Таблица 1 (продолжение)

Вид растений*	Встречаемость					Жизненное состояние						
	Абсолютная, %	Число уч. площадей с видом, шт.					распределение по категориям состояния, %					
		парк	сад	сквер	аллея	внутри кварт. озеле-нен.	ИС					
							I	II	III	IV	V	
Betulaceae												
<i>Carpinus cordata</i> Blum	11,1	28	-	2	4	4	1,8	10	72	18	-	-
<i>Corylus heterophylla</i> Fisch. ex Trautv.	0,9	1	-	2	1	-	1,8	50	50	-	-	-
<i>C. mandshurica</i> Maxim. in Rupr. et Maxim.	1,2	3	-	1	1	2	2,3	-	66	-	34	-
<i>Betula davurica</i> Pall.	15,0	24	2	4	14	6	2,2	2	31	57	4	6
<i>B. platyphylla</i> Sukacz.	26,7	13	1	24	34	19	2,1	-	32	61	6	1
<i>B. costata</i> Trautv.	4,1	-	-	1	8	5	2,0	14	50	36	-	-
<i>Alnus hirsuta</i> (Spach) Fisch. ex Rupr.	8,2	8	-	1	13	6	2,3	-	21	69	7	3
Rosaceae												
<i>Physocarpus opulifolia</i> (L.) Maxim.	38,6	3	5	27	60	41	1,8	25	76	13	1	-
<i>P. amurensis</i> (Maxim.) Maxim.	0,3	1	-	-	-	-	1,9	-	100	-	-	-
<i>Spiraea ussuriensis</i> Pojark.	2,6	-	-	4	2	3	1,9	9	82	-	9	-
<i>S. flexuosa</i> Fisch. ex Cambess	2,9	-	1	3	1	5	2,0	-	83	17	-	-
<i>Sorbaria sorbifolia</i> (L.) A. Br.	3,8	2	-	3	3	5	1,9	10	80	10	-	-
<i>Micromeles alnifolia</i> (Siebold et Zucc.) Koehne	10,0	24	-	1	6	2	1,9	3	73	24	-	-
<i>Sorbus aucuparia</i> L.	1,2	-	1	2	1	-	2,1	-	25	75	-	-
<i>Cotoneaster lucida</i> Schl.	0,9	-	-	-	1	2	2,0	-	80	20	-	-
<i>Crataegus pinnatifida</i> Bunge	2,8	-	-	1	2	7	2,1	-	67	23	-	-
<i>C. maximowiczii</i> S.K. Schneid.	5,4	-	-	4	5	10	2,1	6	47	47	-	-

Таблица 1 (окончание)

Вид растений*	Встречаемость						Жизненное состояние					
	Абсолютная, %	Число уч. площадей с видом, шт.					ИС	распределение по категориям состояния, %				
		парк	сад	сквер	аллея	внутри кварт. озеле-нев.		I	II	III	IV	V
<i>Malus mandshurica</i> (Maxim.) Kom.	3,5	-	-	2	5	5	2,5	-	8	58	33	-
<i>M. pallasiana</i> Juz.	1,2	2	1	-	-	1	2,4	-	-	75	25	-
<i>Pyrus ussuriensis</i> Maxim.	14,0	-	3	9	21	15	2,1	-	40	52	6	2
<i>Rubus crataegifolius</i> Bunge	0,9	2	-	-	1	-	2,0	-	100	-	-	-
<i>Rosa acicularis</i> Lindl.	3,8	1	-	2	2	8	2,2	-	42	42	16	-
<i>R. rugosa</i> Thunb.	4,3	-	-	2	4	9	2,2	-	69	31	-	-
<i>R. spinosissima</i> L. f. altaica Rehd.	0,3	-	-	1	-	-	2,2	-	-	100	-	-
<i>Padius avium</i> Mill.	4,1	-	-	5	5	4	2,1	-	36	57	7	-
<i>P. maackii</i> (Rupr.) Kom.	16,4	4	1	13	24	13	2,4	-	16	64	9	11
<i>P. maximowiczii</i> (Rupr.) Sokolov	0,8	-	-	-	-	3	2,1	-	67	33	-	-
<i>Cerasus sargentii</i> (Rehd.) Fojark.	5,2	2	1	1	-	14	2,2	-	50	50	-	-
<i>Microcerasus tomentosa</i> (Thunb.) Eremin et Juschev	18,2	3	-	8	15	38	2,1	9	71	16	4	-
<i>Prunus salicina</i> Lindl.	2,6	-	-	3	-	6	2,2	-	56	44	-	-
<i>Armeniaca mandshurica</i> (Maxim.) B. Scvortz.	12,3	-	2	15	14	11	2,2	2	24	62	12	-
<i>Prinsepia sinensis</i> (Oliv.) Oliv. ex Beap.	0,3	-	-	1	-	-	2,0	-	100	-	-	-

* Названия приведены по сводке "Сосудистые растения..." [5] с дополнениями по А.И. Колесникову [6].

Таблица 2

Распределение видов растений по категориям состояния
в зависимости от типа насаждения

Тип насаждений	Количество видов					
	общее, шт.	соответствующее разным КС, % от общего состава				
		I	II	III	IV	V
Парки	41	7	49	34	5	5
Сады	36	11	33	50	6	—
Скверы	51	2	61	37	—	—
Аллеи	34	—	53	41	6	—
Внутриквартальное озеленение	44	16	34	48	2	—

Acer tegmentosum (1,9), *Kalopanax septemlobus* (1,9), *Euonymus maackii* (1,9), *Larix sp.* (1,9), *Forsythia suspensa* (1,9), *Salix schwerinii* (1,9), *Spiraea ussuriensis* (1,9) и *Sorbaria sorbifolia* (1,9).

Сильно повреждаются и, следовательно, малодекоративны такие достаточно распространенные в озеленении виды, как *Padus maackii* (ИС = 2,4), *Populus koreana* (2,2), *P. canadensis* (2,2), *Ligustrina amurensis* (2,2), *Armeniaca mandshurica* (2,2). Из менее представленных в городских насаждениях видов к группе слабоустойчивых относятся также *Malus mandshurica* (ИС = 2,5), *M. pallasiana* (2,5), *Caragana manshurica* (2,5), *Syringa wolfii* (2,4), *Phellodendron amurense* (2,3), *Ulmus laciniata* (2,3), *Corylus mandshurica* (2,3), *Alnus hirsuta* (2,3), *Juglans mandshurica* (2,2), *Acer mono* (2,2), *A. pseudosieboldianum* (2,2), *A. ginnala* (2,2), *Pinus sylvestris* (2,2), *Morus alba* (2,2), *Betula davurica* (2,2), *Rosa acicularis* (2,2), *R. rugosa* (2,2), *Prunus salicina* (2,2). Их участие в озеленении, на наш взгляд, должно быть ограничено определенными типами посадок и относительно благополучным, оптимальным или близким к нему состоянием городской среды. Сильно повреждаются с возрастом и быстро теряют декоративность *Malus mandshurica*, *Padus maackii* и *Armeniaca mandshurica*, в связи с чем их посадки нужно регулярно омолаживать, вероятно, уже в средневозрастном генеративном состоянии.

Анализ изменения жизненного состояния наиболее распространенных в озеленении видов в пределах обследованных городских популяций, отраженного в распределении насаждений по КС (см. табл. 1), показал, что для большинства из них характерен нормальный или близкий к нему закон распределения с максимумом частот встречаемости во II или III КС. Пределы варьирования при этом соответствуют трем-четырем категориям жизненности.

Наибольшая же вариабельность показателя жизненного состояния — с I по V КС включительно — отмечена у двух видов: *Betula davurica* и *Ligustrina amurensis*. Это в какой-то мере характеризует их как потенциально толерантные для урбоэкосистем виды.

В отличие от них *Ulmus pumila*, *Tilia amurensis* × *taquetii*, *Populus canadensis* и *Cerasus sargentii* свойственна высокая стабильность жизненности: пре-

Таблица 3

Жизненное состояние деревьев и кустарников в разных типах городских посадок

Вид	Парк					Сад						
	ИС	количество насаждений по КС, %					ИС	количество насаждений по КС, %				
		I	II	III	IV	V		I	II	III	IV	V
<i>Juglans mandshurica</i>	2,3	-	-	100	-	-	1,7	-	100	-	-	-
<i>Tilia amurensis</i>	2,2	-	-	100	-	-	2,0	-	100	-	-	-
<i>Acer negundo</i>	2,0	-	67	-	-	-	2,2	-	20	40	20	20
<i>Lonicera maackii</i>	1,9	20	80	-	-	-	2,2	67	33	-	-	-
<i>Weigela praecox</i>	2,2	-	-	100	-	-	1,5	-	-	-	-	-
<i>Robinia pseudoacacia</i>	2,2	-	-	100	-	-	2,1	-	100	-	-	-
<i>Phellodendron amurense</i>	2,4	-	20	40	20	20	2,2	-	-	100	-	-
<i>Ulmus japonica</i>	2,2	-	20	80	-	-	2,3	-	-	90	10	-
<i>Quercus mongolica</i>	2,0	-	60	30	10	-	2,2	-	-	100	-	-
<i>Philadelphus tenuifolius</i>	2,2	-	60	-	40	-	1,8	-	-	100	-	-
<i>Swida alba</i>	-	-	-	-	-	-	1,5	100	-	-	-	-
<i>Fraxinus mandshurica</i>	2,0	-	56	44	-	-	2,3	-	13	87	-	-
<i>F. rhynchophylla</i>	2,0	-	50	50	-	-	2,0	-	60	40	-	-
<i>Populus koreana</i>	1,7	-	100	-	-	-	2,3	-	-	75	-	25
<i>Betula davurica</i>	2,3	-	29	57	14	-	2,4	-	-	50	-	50
<i>B. platyphylla</i>	1,8	-	67	33	-	-	3,5	-	-	-	-	100
<i>Physocarpus opulifolia</i>	1,4	-	-	-	-	-	1,6	100	-	-	-	-
<i>Pyrus ussuriensis</i>	-	-	-	-	-	-	2,0	-	33	67	-	-
<i>Padus maackii</i>	-	-	-	-	-	-	3,5	-	-	-	-	100
<i>Microcerasus tomentosa</i>	-	-	-	-	-	-	1,5	100	-	-	-	-
<i>Armeniaca mandshurica</i>	-	-	-	-	-	-	2,1	-	50	50	-	-

дела варьирования ограничены рамками II–III КС. Возможно, это обусловлено недостаточностью выборки фактических данных, связанной с меньшей представленностью этих видов в городских посадках – 5,2–5,9% абсолютной встречаемости.

Интересно также отметить, что у 36 видов отдельные городские микропопуляции имеют высокий жизненный статус, соответствующий I КС. Доля здоровых насаждений для 8 из них составляет 20% и более: *Grossularia sp.*, *Aesculus hyppocastanum*, *Berberis thunbergii*, *Sambucus racemosa*, *Deutzia amurensis*, *Corylus heterophylla*, *Physocarpus opulifolia*, *Euonymus macroptera* (см. табл. 1).

Близкие закономерности получены при анализе IV КС: в ней также представлены микропопуляции 36 видов, доля участия усыхающих насаждений 8 из которых равняется 20–37%. К ним относятся *Tilia amurensis*, *Corylus*

Таблица 3 (продолжение)

Вид	Сквер						Аллея					
	ИС	количество насаждений по КС, %					ИС	количество насаждений по КС, %				
		I	II	III	IV	V		I	II	III	IV	V
<i>Juglans mandshurica</i>	2,2	–	33	33	17	17	2,0	–	100	–	–	–
<i>Tilia amurensis</i>	2,0	–	100	–	–	–	2,1	–	50	50	–	–
<i>Acer negundo</i>	2,1	–	44	56	–	–	2,0	–	–	100	–	–
<i>Lonicera maackii</i>	1,7	33	67	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Weigela praecox</i>	1,8	20	60	20	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Robinia pseudoacacia</i>	2,0	–	57	43	–	–	1,9	–	57	43	–	–
<i>Phellodendron amurense</i>	2,1	–	50	50	–	–	2,3	–	–	100	–	–
<i>Ulmus japonica</i>	2,2	–	23	69	8	–	2,0	10	30	60	–	–
<i>Quercus mongolica</i>	1,8	–	100	–	–	–	2,0	–	67	33	–	–
<i>Philadelphus tenuifolius</i>	1,7	60	40	–	–	–	2,0	–	100	–	–	–
<i>Swida alba</i>	1,9	40	30	20	10	–	1,8	50	–	50	–	–
<i>Fraxinus mandshurica</i>	2,0	–	69	31	–	–	2,0	–	50	50	–	–
<i>F. rhynchophylla</i>	1,9	–	83	17	–	–	1,9	–	62	38	–	–
<i>Populus koreana</i>	1,9	–	71	29	–	–	2,0	–	50	50	–	–
<i>Betula davurica</i>	1,8	–	67	33	–	–	1,9	–	50	50	–	–
<i>B. platyphylla</i>	2,0	–	67	33	–	–	2,2	–	–	100	–	–
<i>Physocarpus opulifolia</i>	1,8	40	47	7	7	–	1,9	–	80	20	–	–
<i>Pyrus ussuriensis</i>	1,9	–	67	33	–	–	2,3	–	–	75	–	25
<i>Padus maackii</i>	2,2	–	38	62	–	–	2,5	–	–	50	–	50
<i>Microcerasus tomentosa</i>	1,3	50	50	–	–	–	2,8	–	–	50	50	–
<i>Armeniaca mandshurica</i>	2,3	–	–	89	11	–	2,0	–	–	100	–	–

mandshurica, *Malus mandshurica*, *M. pallasiana*, *Abies holophylla*, *Acer tegmentosum*, *Lespedeza bicolor*, *Ulmus laciniata*. У *Rosa acicularis* 16% обследованных популяций также относятся к категории усыхающих.

Полностью усохшие посадки (V КС), по неизвестным причинам не подвергшиеся на момент обследования вырубке, были зафиксированы в 25% микропопуляций *Pinus koraiensis*, *Padus maackii*, в 6% – *Syringa wolfii* и *Betula davurica*, в 5% – *Acer pseudosieboldianum*. Еще для 10 видов деревьев и кустарников количество усохших насаждений не превышало 2–3% от общей суммы продиагностированных.

Сравнение состояния древесных видов в разных типах городских насаждений, выполненное на основе анализа данных по постоянным пробным площадям, приводится в табл. 2 и 3.

Из них видно, что большинство исследованных видов парков, аллеиных и, особенно, скверовых насаждений относится к категории умеренно ослабленных, внутриквартального озеленения и садов – сильноослаблен-

Таблица 3 (окончание)

Вид	Внутриквартальное озеленение					
	ИС	количество насаждений по КС, %				
		I	II	III	IV	V
<i>Juglans mandshurica</i>	2,0	–	50	50	–	–
<i>Tilia amurensis</i>	2,1	–	–	100	–	–
<i>Acer negundo</i>	2,0	–	40	60	–	–
<i>Lonicera maackii</i>	1,5	50	50	–	–	–
<i>Weigela praecox</i>	1,5	50	50	–	–	–
<i>Robinia pseudoacacia</i>	2,0	–	40	60	–	–
<i>Phellodendron amurense</i>	1,7	–	100	–	–	–
<i>Ulmus japonica</i>	2,1	–	14	86	–	–
<i>Quercus mongolica</i>	2,0	–	50	50	–	–
<i>Philadelphus tenuifolius</i>	2,4	–	25	25	50	–
<i>Swida alba</i>	2,0	–	100	–	–	–
<i>Fraxinus mandshurica</i>	2,0	–	63	37	–	–
<i>F. rhynchophylla</i>	2,0	–	14	86	–	–
<i>Populus koreana</i>	2,0	–	50	50	–	–
<i>Betula davurica</i>	2,2	–	100	–	–	–
<i>B. platyphylla</i>	2,0	–	50	50	–	–
<i>Physocarpus opulifolia</i>	1,6	67	–	33	–	–
<i>Pyrus ussuriensis</i>	2,4	–	50	50	–	–
<i>Padus maackii</i>	2,4	–	–	100	–	–
<i>Microcerasus tomentosa</i>	2,3	33	–	67	–	–
<i>Armeniaca mandshurica</i>	2,3	–	33	67	–	–

Жизненное состояние доминанта городских кустарниковых насаждений – *Physocarpus opulifolia* – выше в парках, садах и во внутриквартальном озеленении (см. табл. 3); *Philadelphus tenuifolius* и *Microcerasus tomentosa* – в скверах; *Lonicera maackii* – в скверах и внутриквартальном озеленении; *Weigela praecox* – в садах и во внутриквартальном озеленении, *Swida alba* – в садах.

Наиболее устойчив из видов-доминантов, несомненно, *Physocarpus opulifolia*, у которого даже в аллеях, в наибольшей степени среди других типов посадок подверженных техногенному процессу, жизненное состояние большинства опробованных особей и микропопуляций остается на уровне умеренно ослабленных, а в более благоприятных условиях растения имеют здоровый вид и весьма декоративны. Близкие параметры устойчивости у *Swida alba*, широко представленной в скверах и редко – в других типах посадок. Самым же нестабильным жизненным состоянием из кустарников, наиболее распространенных в селитебной зоне города, характеризуется *Microcerasus*

ных (см. табл. 2). Сильно поврежденные, усыхающие и усохшие особи и микропопуляции присутствуют во всех типах посадок, кроме скверов. На наш взгляд, это связано с лучшей организацией ухода за насаждениями этого типа.

Здоровые виды также отмечены во всех рассматриваемых типах посадок, кроме аллейных, но больше всего их в садах и во внутриквартальном озеленении – 11 и 16% видового состава соответственно (см. табл. 2). Интересно отметить, что к категории здоровых при этом относятся лишь кустарники, а к категории усыхающих – деревья в парках и кустарники во внутриквартальном озеленении.

Изменение жизненного состояния отдельных видов по типам насаждений (см. табл. 3) дает представление об их устойчивости в разных условиях среды обитания и одновременно в той или иной мере отражает современное состояние урбоэкосистем.

tomentosa, ИС которой в разных типах посадок варьирует в пределах 1,3–2,8. Судя по полученным данным, этот вид не рекомендуется использовать при создании придорожных рядовых посадок в связи с его высокой повреждаемостью в этих условиях.

Жизненное состояние доминантных видов деревьев в основном соответствует категории сильно поврежденных. Относительной стабильностью ИС во всех типах городских насаждений отличаются лишь *Fraxinus rhynchophylla*, *Tilia amurensis*, *Acer negundo*, а также *Fraxinus mandshurica*, за исключением его садовых посадок (см. табл. 3). Для большинства же пород – доминантов городских насаждений, таких как *Juglans mandshurica*, *Phellodendron amurense*, *Populus koreana*, *Betula davurica*, *B. platyphylla*, *Pyrus ussuriensis*, *Padus maackii*, характерна высокая вариабельность ИС. При этом отмечено, что наихудшая их жизнеспособность наблюдается в садах, что, вероятно, связано с тем, что все они были заложены в начале века и в настоящее время нуждаются в омоложении. Кроме того, сады испытывают на себе весьма существенные рекреационные нагрузки. Высокую устойчивость в парковых фитоценозах проявили так же широко представленные здесь *Carpinus cordata*, *Kalopanax septemlobus* и *Micromeles alnifolia*.

Таким образом, в связи с полученными новыми данными рекомендуется критически пересмотреть существующий в настоящее время ассортимент видов, применяемых в озеленении Владивостока, увязать использование отдельных видов с типом насаждения и условиями произрастания (уровнем загрязнения и характером нагрузок на экосистему), а также усилить меры ухода за городскими насаждениями в целом.

ЛИТЕРАТУРА

1. Карпенко А.Д. Оценка состояния древостоев, находящихся под воздействием промышленных эмиссий // Экология и защита леса: Межвуз. сб. науч. тр. Л.: ЛТА, 1981. Вып. 6. С. 39–43.
2. Воробьев Д.П. Определитель сосудистых растений окрестностей Владивостока. Л.: Наука, 1982. 253 с.
3. Фролов А.К. Окружающая среда крупного города и жизнь растений в нем. СПб.: Наука, 1998. 328 с.
4. Кочарян К.С. Эколого-экспериментальные основы зеленого строительства в крупных городах центральной части России (на примере г. Москвы). М.: Наука, 2000. 181 с.
5. Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л.: Наука, 1985–1996. Т. 1–8.
6. Колесников А.И. Декоративная дендрология. М.: Лесн. пром-сть, 1974. 704 с.

Биолого-почвенный институт ДВО РАН,
Владивосток

Поступила в редакцию 19.07.2001

SUMMARY

Shikhova N.S., Polyakova E.V. Evaluation of vitality and resistance of woody plants in green plantations in Vladivostok.

During 1996–2000 three municipal parks, six gardens, fifty three public gardens, one hundred five lane plantations and one hundred thirty intrablock ones, including more than twenty thousand woody plants, were inspected. Plant vitality and resistance have been evaluated in terms of sum over all visual indices. The recommendations on green plantation development are given.

ФЕНОЛОГИЯ И ОПЫТ РАЗМНОЖЕНИЯ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ СЕМЕЙСТВА МИРТОВЫХ В УСЛОВИЯХ ЗАКРЫТОГО ГРУНТА

З.Н. Сулейманова, Л.М. Абрамова

Представители семейства миртовых (*Myrtaceae* R.V.Br.) – вечнозеленые деревья или кустарники, богатые эфирными маслами, таннидами, кислотами, сахарами и др. Многие из них имеют съедобные плоды и дают разнообразное сырье для различных отраслей промышленности. Древесина у миртовых прочная и твердая, благодаря устойчивости к гниению широко используется как строительный и поделочный материал.

В семействе 90 родов и свыше 3000 видов, распространенных в тропиках и субтропиках, особенно в Южной Америке и Австралии. В России в субтропических районах культивируется более 100 видов миртовых из 12 родов [1, 2].

В оранжерее Ботанического сада-института УНЦ РАН в г. Уфе (Республика Башкортостан) выращиваются следующие представители семейства миртовых: акка Селлова, или фейхоа (*Acca sellowiana* (Berg.) Wurt.), эвкалипт камальдульский (*Eucalyptus camaldulensis* Dehnh.), псидиум прибрежный (*Psidium littorale* Raddi) и псидиум прибрежный форма желтая (*Psidium littorale* f. *lucidum*). Эти растения в последние годы цветут, плодоносят и образуют семена. В 1988–1999 гг. нами проведены фенологические наблюдения, а в 1994–1999 гг. апробированы методы семенного и вегетативного размножения миртовых.

От светового и температурного режима оранжереи зависят рост и развитие растений, а также их размножение. Для уточнения характеристики условий оранжереи ежедневно проводили измерения температуры в трех точках оранжереи в 9 ч и 14 ч. Данные усредняли и вычисляли среднемесячные.

Результаты измерений за последние 3 года представлены на рис. 1 и 2.

Измерения освещенности в оранжерее проводили с помощью люксметра Ю-16. Освещенность в зимние сроки составила: в утреннее время – 234 лк, в дневное – 1778 лк, в вечернее – 539 лк; в весенние сроки: в утреннее время – 1395 лк, в дневное – 3436 лк, в вечернее – 3283 лк; в летние сроки – до 10 000 лк; в осенние сроки: в утреннее время – 467 лк, в дневное – 1335 лк, в вечернее – 644 лк.

Уровень относительной влажности воздуха в оранжерее определяли психрометрическим методом. Он колебался в пределах $73 \pm 1,2\%$. Максимальная влажность воздуха отмечена в летние месяцы.

Фенологические наблюдения проводили по общепринятой методике, отмечали некоторые особенности роста и развития объектов исследования в оранжерее [3].

В опытах по семенному размножению (по методике С.Г. Саакова [1]) использовали семена, полученные в условиях оранжереи. Свежесобранные и очищенные семена (100 шт.) высевали в чашке Петри, обработанные 95%-ным раствором этилового спирта с предварительно промытым, прока-

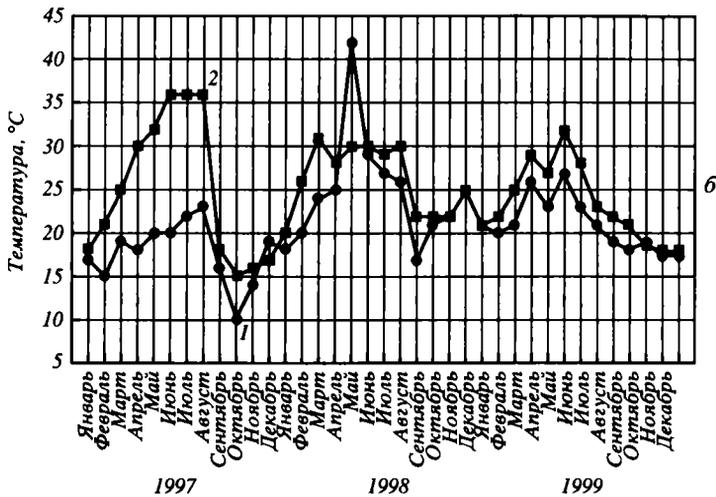
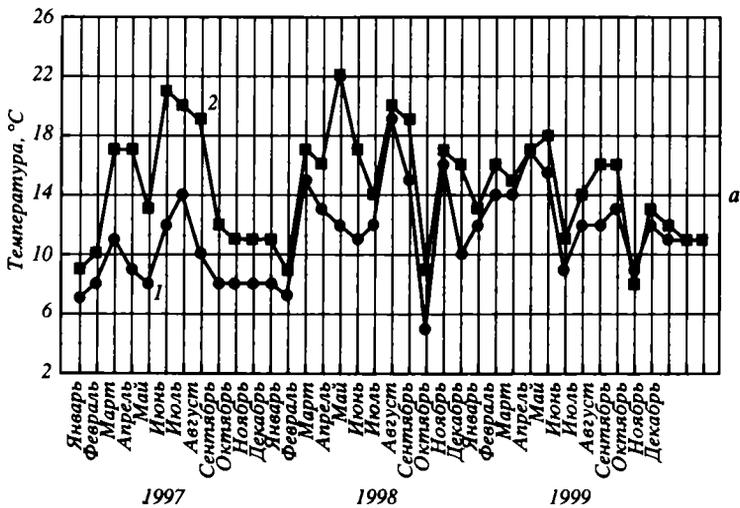


Рис. 1. Динамика хода минимальных (А) и максимальных (Б) температур в оранжерее в период проведения эксперимента (1997–1999 гг.)
 1 – утро, 2 – день

ленным речным песком. Семена дезинфицировали 5%-ным раствором перманганата калия.

Поскольку большинство миртовых относится к трудноукореняемым видам, апробировали также и методы вегетативного размножения. При их черенковании проводили стимуляцию корнеобразования [4]. Для этого были использованы некоторые традиционные и новые, синтезированные в НИИТИГ г. Уфы, физиологически активные вещества (норма 0,1 мг/л H₂O): гетероауксин, крезацин, МЭА-соль, ФЕД-3, 2,4-Д.

Черенки (полудревесневшие и одревесневшие) после обрезки дезинфицировали в растворе перманганата калия (0,5%). Через 5 мин черенки на 3/4 опускали в раствор ФАВ на 24 ч. В качестве контроля использовали воду.

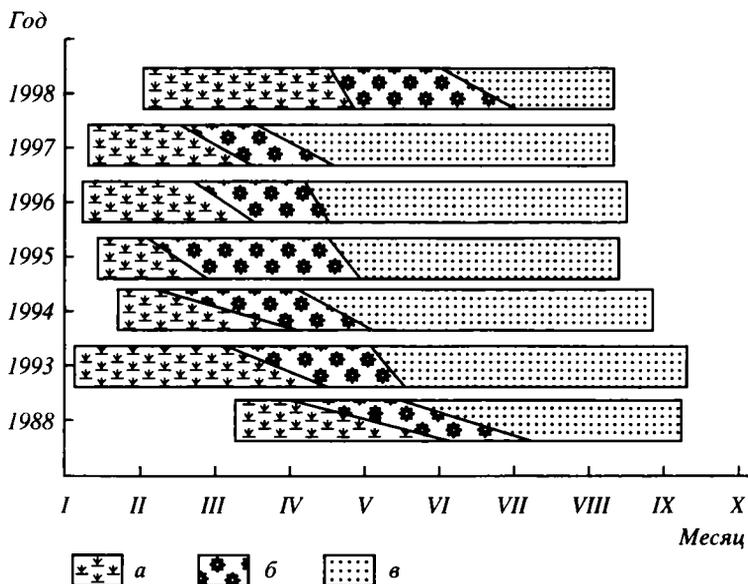


Рис. 2. Феноспектр *Acca sellowiana*
 а – бутонизация, б – цветение, в – плодоношение

Субстратом для черенкования служил промытый речной песок, предварительно обработанный раствором перманганата калия (0,5%). После высадки черенки накрывали пленкой и сверху бумагой. Заготовку черенков для определения оптимальных сроков черенкования проводили в конце каждого месяца (по 10 черенков с каждого растения). В условиях оранжереи укореняемость опытных черенков проверяли через месяц после проведенного опыта. Критерием укоренения черенков было формирование полноценных растений через 6 мес.

Вегетативное размножение воздушными отводками [5] проводили в 4 срока (весна, лето, осень и зима) на побегах 3 типов (зеленых, полуодревесневших, одревесневших). Субстратами, использованными при укоренении воздушными отводками, служили мох и вермикулит. В опытах использовали стимулятор роста – крезацин.

Акка Селлова (фейхоа) – *Acca sellowiana* (Berg.) Burt. (*Orthostemon sellowianus* Berg., *Feijoa sellowiana* Berg.).

Выращивается в оранжерее с 1962 г., в настоящее время достигла 4,5 м, диаметр ствола у основания – 41 см, в середине – 27 см, боковых ветвлений – от 3 до 15. Отмечается ежегодное цветение в различные сроки в зависимости от температуры в оранжерее (рис. 3). Требуется искусственного опыления. Сроки цветения фейхоа довольно стабильны, за исключением 1988 и 1998 гг., когда цветение запаздывало, цветение растянутое. В нашей оранжерее плоды поспевают в конце сентября или начале октября.

Эвкалипт камальдульский – *Eucalyptus camaldulensis* Dehnh. (*E. longirostris* F. Muell., *E. rostrata* Schlecht., *E. subulata* A. Gray, *E. tereticornis* Sim. var. *rostrata* Ewart.).

Культивируется в 1939 г., представлен одним экземпляром, растет в грунте и имеет высоту около 5 м. Рост растения ограничивается высотой

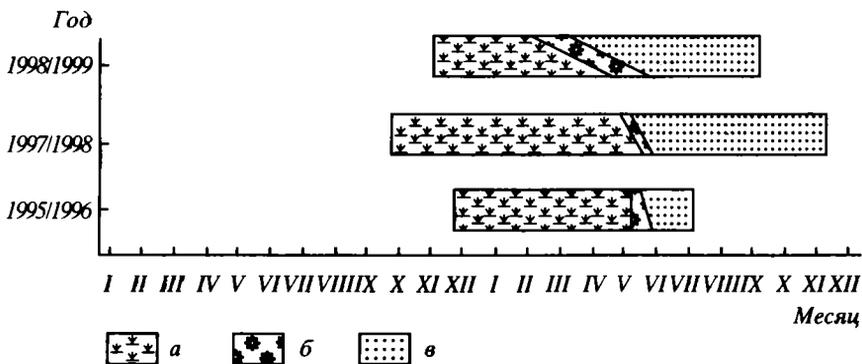


Рис. 3. Феноспектр *Eucalyptus camaldulensis*
Усл. обозн. см. рис. 2

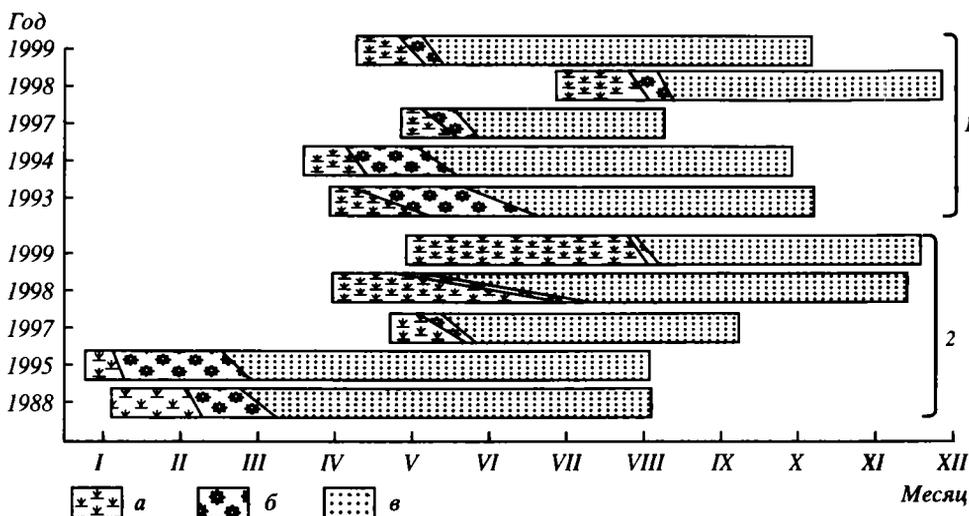


Рис. 4. Феноспектры *Psidium littorale* (1) и *P. littorale* f. *lucidium* (2)
Усл. обозн. см. рис. 2

оранжереи. Ствол у основания достигает в диаметре 22 см. В 1993 г. у эвкалипта впервые отмечался переход в генеративное состояние. Фаза бутонизации началась в сентябре и продолжалась по декабрь. Цветение было растянутым. Искусственное опыление не проводили. Первые созревшие плоды были собраны в октябре 1994 г. Плод – четырехгнездовая, многосеменная, вскрывающаяся по перегородкам у верхушки коробочка. В одной коробочке насчитывается до 120 шт. семян. Семена мелкие, коричневого цвета, длиной 0,7 мм, шириной 0,01 мм. Масса 1000 семян – 0,37 г. На рис. 4 представлены феноспектры эвкалипта в 1995–1999 гг. Сроки цветения довольно стабильные, семена созревают примерно через год.

Псидиум прибрежный – *Psidium littorale* Raddi (*P. cattleianum* Sabine, *P. variabile* Berg.).

Выращивается с 1970 г., достиг высоты 3 м. Диаметр ствола у основания – 10 см. Отмечается ежегодное цветение. Впервые перешел в генератив-

ную фазу 5.03.93 г., цветение продолжалось до 20.05.93 г., плоды созревали в сентябре. В плодах содержится от 5 до 7 семян. На рис. 4 представлены феноспектры псидиума прибрежного в 1993–1999 гг. Можно видеть, что в целом цветение стабильное, но в отдельные годы (1998 г.) происходило смещение сроков цветения на более поздние.

Псидиум прибрежный ф. желтая – *Psidium littorale* f. *lucidum* Pilip. comb. nov. (*P. cattleianum* var. *lucidum* hort.).

Форма желтая псидиума прибрежного близка к описанной выше, от которой отличается более округлой формой плода, цветом (желтые) и размером (мельче) семян. Выращивается с 1970 г., высота до 5 м. Диаметр ствола у основания – 21 см. Отмечается ежегодное цветение (рис. 4). Сроки цветения значительно варьируют по годам: так в 1995 г. цветение наблюдалось в январе, а в 1999 г. – в августе. В зимние месяцы цветение более растянутое, в весенне-летние – короткое.

Опыты по семенному размножению миртовых (*Acca sellowiana*, *Psidium littorale*, *Psidium littorale* f. *lucidum*, *Eucalyptus camaldulensis*) проводили в чашках Петри с речным песком, проросшие семена высаживали в ящики с песком. Семена *Psidium littorale* f. *lucidum* высевали через 5 мес после сбора плодов. Результаты семенного размножения представлены в табл. 1: всхожесть семян миртовых, за исключением эвкалипта (16%), довольно высока – 45–100%. Таким образом, этот способ размножения миртовых эффективен для получения массового посадочного материала.

В дальнейшем проводили наблюдения за ростом и развитием сеянцев.

Сеянцы *Acca sellowiana* 1995 г. в марте 1996 г. достигли 1–7 см высоты, листья – 0,8–1,9 см длины, 0,6–1 см ширины, число листьев – от 6 до 9.

Сеянцы *Acca sellowiana* 1998 г. в 1999 г. достигли 6–19 см высоты, число листьев 6–10, длина листьев в среднем составила 1,5–3,9 см, ширина – 0,5–2 см, длина корней – 32–36 см, приживаемость – 90%.

Сеянцы *Psidium littorale* 1994 г. в марте 1996 г. достигли 31–80 см высоты, число листьев – 14–28, длина листа – 2,5–8,5 см, ширина – 1,2–4 см. Сеянцы 1998 г. в 1999 г. достигли 78–117 см высоты, листья – 4–6 см длины, 2–3,2 см ширины, число листьев до 100.

Сеянцы *Psidium littorale* f. *lucidum* 1995 г. в марте 1996 г. достигли 23–37 см, число листьев варьирует от 9 до 20, длина листьев – 3,5–5,5 см, ширина – 1,5–2 см.

Свежесобранные семена *Eucalyptus camaldulensis* начали всходить через 7 дней; спустя 70 дней сеянцы были высажены в грунт.

В марте 1996 г. основной побег сеянцев *Eucalyptus camaldulensis* достигал 70–76 см высоты. Образования боковых побегов не наблюдалось. Нижние листья (первые по времени появления) – узколанцетовидные, сидячие, без матового налета. Остальные – черешковые, широколанцетовидные (длинной 9 см, шириной 2 см). В декабре 1999 г. сеянцы достигли высоты в среднем 109 см, длина побегов – 7–23 см, число боковых побегов – до 15, корни 9–24 см длины.

Параллельно с семенным размножением миртовых были апробированы два метода вегетативного размножения – черенкованием и воздушными отводками.

При размножении *Eucalyptus camaldulensis* использовали черенки 6,8–16,2 см длиной, диаметром 5,6–6,6 см, с числом почек 3,2–4,6 см.

Таблица 1

Результаты размножения миртовых в оранжерее ботанического сада УНЦ РАН (Уфа)

Вид	Форма и размер семян (ширина × длина, см)	Поверхность семян	Дата посева	Дата появления всходов		Длительность прорастания семян, дни	Лабораторная всхожесть семян, %
				начало	массовое		
<i>Acca sellowiana</i>	Изогнутая 0,3 × 0,3	Гладкая	14.02.97	21.02	15.03	36	90
			14.05.98	1.06		18	100
<i>Eucalyptus camaldulensis</i>	Клиновидная изогнутая 0,1 × 0,1	Гладкая, слегка блестящая	4.02.95	25.05	5.06	10	16
<i>Psidium littorale</i>	Овальная, почти круглая 0,4 × 0,5	Слегка шероховатая	7.02.94	13.02	23.03	32	91
			2.02.95	7.03	20.03	46	60
			14.05.98	20.06	22.06	38	45
<i>Psidium littorale</i> f. <i>lucidum</i>	Изогнутая 0,3 × 0,4	Гладкая	31.01.95	17.02	23.02	56	71
			14.05.98	15.06	15.07	30	100

Наблюдались лишь единичные случаи укоренения черенков эвкалипта – в мае 1995 г. в контроле (10%), в 1996 и 1997 гг. в феврале с обработкой гетероауксином и в апреле в контроле (по 10%), в 1998 г. в июле при обработке гетероауксином (10%), в декабре при обработке 2,4-Д (10%), ФЕД-3 (20%) и в контроле (20%), в эти же сроки при обработке гетероауксином 30% черенков дали корни в декабре, но через некоторое время погибли.

По-видимому, основной причиной неудачи укоренения черенков эвкалипта является большой возраст маточного растения (60 лет). В литературе указывается, что на эффект регенерации корневой системы большое влияние оказывает возраст растения при наличии прочих благоприятных условий.

При черенковании *Acca sellowiana* использовали черенки 12,50–13,05 см длиной, диаметром 0,82–1,04 см, с числом почек 2–3 шт. В 1996–1997 гг. положительных результатов добиться не удалось. В 1998 г. процесс укоренения протекал при обработке 2,4-Д в январе и феврале (по 20%). В остальных вариантах укоренения не отмечалось.

При черенковании *Psidium littorale* в 1997–1998 гг. использовали черенки 4,5–12 см длиной, диаметром 0,1–0,5 см с 1–14 почками. В 1998 г. 40% черенков укоренялись в марте при обработке МЭА-соль, 10% черенков укоренялись при обработке крезацином в августе и 10% – в сентябре в контроле. В мае 1999 г. в контроле укореняемость составила 100%. В табл. 2 представлены метрические параметры укоренившихся черенков 1999 г. Высота прижившихся черенков составила 12,5–34 см, побегов насчитывается 1–7 шт., имеющих 24–47 листьев, размерами 3,5–1,5, 1,8–0,8 см, 3–26 шт. почек, 2–6 шт. корней, 1–23 см длиной.

Таблица 2

Морфометрические параметры укорененных черенков *Psidium littorale* (май 1999 г.)

Параметр	Число черенков										Среднее значение
	1-й	2-й	3-й	4-й	5-й	6-й	7-й	8-й	9-й	10-й	
Высота осевого побега, см	29	20,5	23	21	26,5	26	27	24	34,5	12,5	24,4±1,81
Число боковых побегов, шт	1	3	0	2	1	7	3	2	2	0	2,1±0,64
Длина бокового побега, см	2	11,3	0	10,5	1	10,5	0,8	11	15	0	6,21±1,86
Число почек, см	1	3	26	24	24	24	26	24	26	20	19,8±3,02
Число листьев, шт.	28	25	28	24	34	47	32	24	28	20	29±2,37
Минимальная длина листа, см	1	0,7	0,8	0,8	1,8	0,4	3,5	2	1,5	1,5	1,4±0,28
Максимальная длина листа, см	3,7	2,2	5	5	6	3	6,5	8,5	3,5	3,5	4,69±0,60
Минимальная ширина листа, см	0,6	0,7	0,4	0,4	1	0,3	0,8	1,5	0,5	0,1	0,63±0,12
Максимальная ширина листа, см	2,5	1,8	2,5	2,2	3	1,8	1,5	4,5	2	1,5	2,33±0,28
Число корней, шт	3	4	6	5	2	3	6	4	4	5	4,2±0,41
Минимальная длина корней, см	1,5	1	1	1	1	1,5	1	1	0,5	11	2,05±0,99
Максимальная ширина корней, см	23	16,5	16,5	18	18	16	18	18	3,5	13	16,05±1,60

Таким образом, выявлено, что черенкование для большинства исследуемых видов дает невысокие результаты. Для *Eucalyptus camaldulensis* оптимальны зимне-весенние сроки черенкования (декабрь–май) с применением гетероауксина и ФЕД-3. У *Acca sellowiana* процесс укоренения наблюдается только в январе и феврале при обработке 2,4-Д. Наиболее оптимальны сроки черенкования для *Psidium littorale* весенние и осенние месяцы – март, май и август, сентябрь – независимо от обработки ростовыми веществами.

При размножении воздушными отводками *Eucalyptus camaldulensis* опыты проводили в 4 срока в 1998–1999 гг. Положительные результаты получены в зимние и летние сроки (февраль–август). В феврале на полуодревесневших побегах в контроле (мох) и при обработке крезацином (мох) образовалось 7 шт. корней длиной 0,7–0,1 см. На одревесневших побегах корни образовались в феврале во всех вариантах. В контроле (мох) образовалось 2 корня длиной 0,1–0,2 см; при обработке крезацином (вермикулит) – 5 корней 0,1–0,2 см длиной. Лучшие результаты в августе получены на зеленых черенках при обработке крезацином (мох): образовалось 3 корня длиной 0,2–0,4 см, на полуодревесневших побегах – 2 корня длиной 0,1–0,2 см.

У *Acca sellowiana* образовался каллус во всех вариантах, а появление корней наблюдалось только в опытах, проведенных в феврале 1999 г.: в контрольном варианте – 2 корня длиной 0,1 см (вермикулит) и при обработке

крезацином (вермикулит) на одревесневших побегах – 2 корня длиной 0,3 см, а также 1 корень длиной 0,1 см на полуодревесневших побегах при обработке крезацином (вермикулит). По результатам проведенных опытов видно, что при размножении воздушными отводками важен срок (февраль) независимо от обработок ауксинами.

Psidium littorale. Образовался каллус 0,6–1,5 см преимущественно на полуодревесневших и одревесневших побегах во всех вариантах. При проведении опытов в феврале отмечалось единичное образование каллуса. Образования корней ни в одном варианте не наблюдалось.

Psidium littorale f. lucidum. Образовался каллус 0,2–0,9 см в контрольном варианте на полуодревесневших побегах, корни не образовались.

Таким образом, при размножении *Eucalyptus camaldulensis* воздушными отводками лучшие сроки – февраль, август, укореняемость наблюдается независимо от применения крезацина, но при обработке крезацином образуется большее количество более длинных корней. Лучшим субстратом служит мох. Для *Acca sellowiana*, как и при размножении черенкованием, основной фактор укоренения воздушных отводков – срок размножения (февраль) независимо от применения ростовых веществ. У *Psidium littorale* укоренения воздушных отводков не наблюдалось.

В целом, проведенные опыты по размножению миртовых в оранжерее ботанического сада УНУ РАН показали высокую эффективность семенного способа (45–100%), за исключением *Eucalyptus camaldulensis*. Так как изучаемые виды миртовых в оранжерейных условиях далеко не всегда плодоносят, в этих случаях возможно вегетативное размножение черенкованием или воздушными отводками. По нашим данным, вегетативное размножение эффективно лишь для *Psidium littorale*, для остальных видов отмечены только единичные случаи укоренения черенков и воздушных отводков.

ЛИТЕРАТУРА

1. Сааков С.Г. Оранжерейные и комнатные растения и уход за ними. Л.: Наука, 1983. 621 с.
2. Соколов С.Я. Деревья и кустарники СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. Т. 5. 520 с.
3. Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений "Семя". Л.: Наука, 1990. 204 с.
4. Дубровицкая Н.И., Кренке А.Н. Опыт черенкования эвкалипта // Бюл. Гл. ботан. сада. 1990. Вып. 155. С. 23–25.
5. Мак-Миллан Броуз Ф. Размножение растений. М.: Мир, 1987. 192 с.

Ботанический сад-институт
Уфимского научного центра РАН,
Уфа

Поступила в редакцию 22.03.2002

SUMMARY

Suleimanova Z.N., Abramova L.M. Phenology and experience of propagation of some species of the family Myrtaceae

Various methods of plant propagation (by seed, by cuttings and by air layerings) with application of growth regulators (heteroauxin, 2,4-D, krezacin, FED-3, MEA-salt) were tested under greenhouse conditions. Seed propagation proved to be effective for all plant species under study except *Eucalyptus camaldulensis*. Propagation by cuttings was considered to be most expedient method for all the plants, propagation by air layerings – the least advantageous one. The best dates for grafting were determined.

АНТЭКОЛОГИЯ ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ ВИДОВ БОЯРЫШНИКА В УФЕ

Р.В. Вафин

Адаптация интродуцентов к антибиотическим факторам среды часто выражается в изменении сезонного ритма развития, в частности ритма цветения в новых условиях произрастания. Кроме того, коррекции могут подвергаться и взаимоотношения интродуцентов с агентами опыления и диссеминации, количественный и качественный состав которых в районе интродукции может быть иным, чем в местах их естественного произрастания.

С особенностями функционирования генеративных структур в значительной мере связана семенная продуктивность растений, при этом способность интродуцентов к размножению и самовозобновлению служит одной из характеристик успешности интродукции. Большинство опубликованных работ в области антэкологии цветковых растений относится к исследованию травянистых видов, в частности злаков [1–3]. Что касается интродуцированных видов боярышника, в антэкологическом отношении они недостаточно изучены, хотя некоторые аспекты экологии цветения боярышников затрагиваются в ряде работ [4–9].

Антэкологическое изучение интродуцированных видов рода боярышник предпринято нами с целью выявления структурных и функциональных особенностей генеративной сферы, поскольку семенной способ размножения для данной группы растений является основным как в природных условиях, так и в культуре. Работу проводили на базе дендрокolleкции Ботанического сада-института Уфимского научного центра РАН. Изучали сезонный ритм развития в период с 1992 по 2000 г., динамику и особенности цветения в 1999–2000 гг. В исследование вовлечены 10 видов боярышника, представляющих различные систематические группы и группы с разными сроками цветения.

Использовали общепринятые методики и руководства [1, 2, 10–12]. Для учета динамики и последовательности раскрытия цветков на каждом растении в средней части кроны выбирали по 4–5 среднеразвитых соцветий у видов с многоцветковыми соцветиями и 6–10 – у видов с малоцветковыми соцветиями. Полностью раскрывшиеся ко времени учета цветки удаляли и нумеровали на схеме соцветия в последовательности их распускания. Для наблюдений за последовательностью развития цветка выбирали по 3–5 соцветий на каждом растении.

Количество распутившихся цветков и фазы их развития, показатели температуры, относительной влажности и освещенности фиксировали через каждые 2 ч с 6–8 ч до 18–20 ч (измерение относительной влажности проводили аспирационным психрометром М-34, освещенности – люксметром Ю-116).

Для проверки имеющихся сведений о широком распространении у боярышников явления апомиксиса [7, 13] использовали стерилизацию и кастрацию цветков. На каждом растении выбирали от 4 до 20 соцветий (в зависи-

Таблица 1
Сроки цветения исследованных видов боярышника

Вид	Начало цветения*	Окончание цветения*
	I группа	
<i>C. sanguinea</i>	20,05±6	25,05±7
<i>C. chlorosarca</i>	21,05±7	27,05±7
<i>C. arnoldiana</i>	20,05±6	27,05±7
<i>C. laurentiana</i> var. <i>brunetiana</i>	23,05±4	29,05±4
	II группа	
<i>C. macrosperma</i>	29,05±4	2,06±5
<i>C. monogyna</i> s.l.	29,05±6	8,06±7
<i>C. volgensis</i>	30,05±6	6,06±7
<i>C. macracantha</i>	2,06±3	7,06±4
	III группа	
<i>C. crus-galli</i>	7,06±5	14,06±7
<i>C. calpodendron</i>	15,06±4	22,06±6

* Средняя дата и доверительный интервал в днях.

мости от числа цветков в соцветии) для опыта и столько же для контроля, на опытных соцветиях лезвием удаляли на 1/2–1/3 верхнюю часть бутонов с пыльниками и верхушками столбиков.

Сроки и характер цветения. Цветение изученных видов боярышника в условиях интродукции в Уфе начинается во второй половине мая и заканчивается во второй половине июня (табл. 1). Начало цветения зависит, главным образом, от динамики температур в весенние месяцы. Последовательность зацветания видов по годам постоянна. Зацветание в пределах кроны происходит, в целом, базипетально; закономерностей в последовательности распускания соцветий в пределах ветви не наблюдается. Средняя продолжительность цветения в зависимости от видовой принадлежности составляет 4–10 дней.

По началу зацветания виды подразделяются на 3 группы: I – раноцветущие (4 вида), II – среднецветущие (4 вида), III – поздноцветущие (2 вида). Первыми (группа I, см. табл. 1) зацветают виды серии *Sanguineae*: *C. sanguinea* Pall. и *C. chlorosarca* Maxim., имеющие северные ареалы, а также виды североамериканских серий *Molles* (*C. arnoldiana* Sarg.) и *Rotundifoliae* (*C. laurentiana* Sarg. var. *brunetiana* (Sarg.) Kruschke), ареалы которых располагаются севернее 38 параллели, т.е. севернее границы максимального плейстоценового оледенения [4].

Средние по срокам зацветания виды (группа II, см. табл. 1) относятся к европейской серии *Oxyacanthae*: *C. monogyna* s.l. (ряд *Monogynae*) и *C. volgensis* Pojark (ряд *Ambiguae*), имеющей южное происхождение. В эту же группу входят виды североамериканских серий *Macracanthae* (*C. macracantha* Lodd.) и *Tenuifoliae* (*C. macrosperma* Ashe), ареалы которых хотя и заходят далеко на север, но в своей южной части лежат за границей древнего оледенения; их распространение в северном направлении, вероятно, происходило в более позднее время [4]. К поздно зацветающим видам (группа III, см. табл. 1) относятся типично южные представители серий *Crus-gallianae* (*C. crus-galli* L.)

и *Calpodendra* (*C. calpodendron* (Ehrh.) Medik.). Таким образом, распределение интродуцированных видов боярышника по группам цветения определенным образом согласуется с их историческим и современным распространением.

Структура соцветий и последовательность раскрытия цветков. Соцветие боярышника (на примере *C. monogyna* Jacq.) характеризуется как щитковидное видоизменение метелки [11, 12]. У относительно просто устроенных соцветий *C. laurentiana* var. *brunetiana* и *C. arnoldiana*, несущих по 1–2(3) базальных парциальных 2–3(4)-цветковых соцветия, первыми раскрываются терминальные цветки парциальных соцветий или терминальный цветок главной оси, а затем цветки нижележащих осей парциальных соцветий в акропетальном направлении (рис. 1, а). Проведенные наблюдения за последовательностью раскрытия цветков у боярышников вызывают некоторые вопросы и предположения.

Следует ли относить одноцветковые параклады, расположенные выше зоны обогащения соцветия, к нижележащим ответвлениям главной оси или считать их парциальными соцветиями, в которых редуцированы цветки, лежащие ниже терминального цветка? При условии принятия второго предположения последовательность раскрытия цветков в относительно просто устроенных соцветиях становится более ясной – вначале раскрываются терминальные цветки парциальных соцветий или терминальный цветок главной оси, а затем – акропетально – цветки, расположенные ниже терминальных цветков. Те одноцветковые параклады, на которых раскрытие цветка происходит раньше терминальных цветков парциальных соцветий и главной оси или в последовательном ряду с ними (но раньше нижележащих ответвлений парциальных соцветий), вероятно, являются парциальными соцветиями, у которых произошла редукция нижележащих цветков. В том случае, когда терминальный цветок главной оси раскрывается первым, а на нижележащем одноцветковом параклады цветок раскрывается после терминальных цветков парциальных соцветий (но до раскрытия нижележащих цветков парциальных соцветий), вероятно, этот нижележащий одноцветковый параклад следует отнести к зоне влияния терминального цветка главной оси соцветия.

Хотя и наблюдались отдельные отклонения от приведенной выше последовательности раскрытия цветков в соцветии боярышников, в целом она сохраняется и для более структурированных соцветий *C. monogyna* s.l., *C. macracantha*, *C. volgensis*, *C. macrosperma* (рис. 1, б).

У *C. crus-galli*, *C. chlorosarca*, *C. sanguinea* и, особенно, у *C. calpodendron* происходит дальнейшее увеличение боковых ответвлений на главной оси и на осях парциальных соцветий, а также усложнение структуры парциальных соцветий (увеличение порядков ветвления). Для данных видов отмеченные выше закономерности в последовательности раскрытия цветков сохраняются только в пределах простых малоцветковых соцветий, слагающих сложные парциальные соцветия; вероятно это может объясняться большей автономизацией процессов регуляции распускания цветков в парциальных соцветиях (рис. 1, в). Обращают на себя внимание особенности строения соцветий *C. crus-galli* (серия *Crus-gallianae*), заметно отличающиеся от сбалансированных соцветий видов серий *Sanguineae* (*C. chlorosarca*, *C. sanguinea*) и *Calpodendra* (*C. calpodendron*): часто наблюдаемая обеднен-

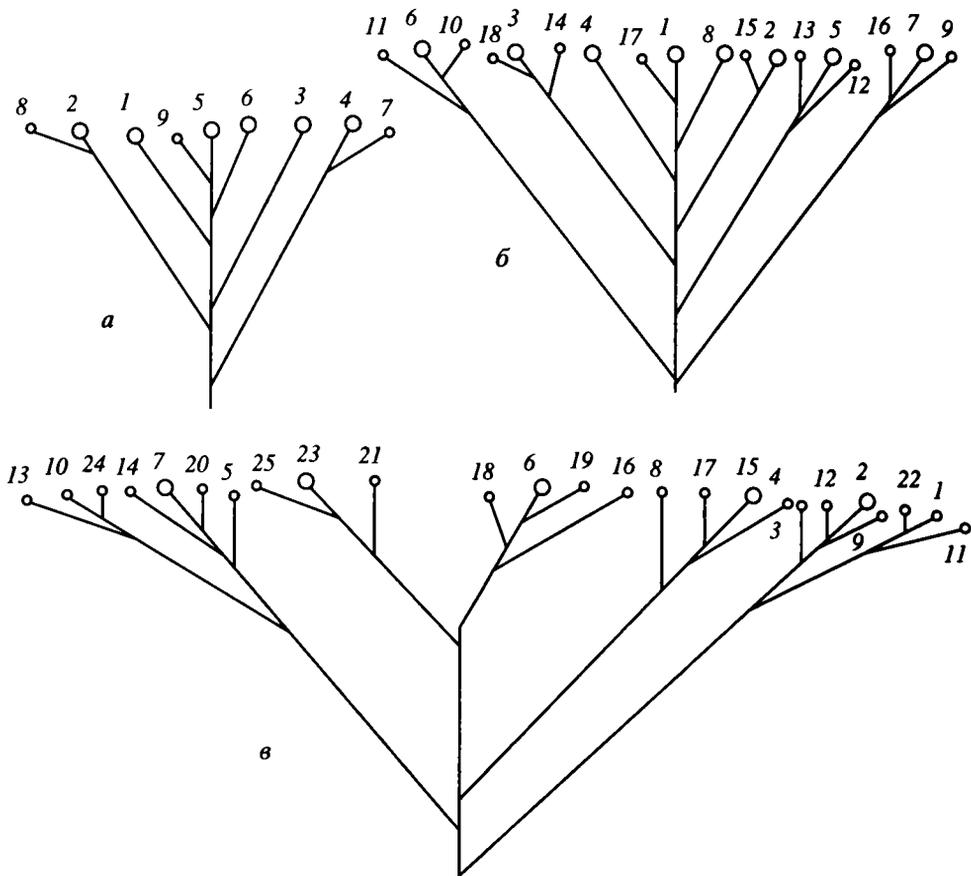


Рис. 1. Строение соцветий и последовательность раскрытия цветков *Crataegus laurentiana* var. *brunetiana* (а), *C. macracantha* (б), *C. calpodendron* (в)

ность главной оси соцветия, сближение осей второго порядка парциальных соцветий (отчего они выглядят почти как зонтики). Со смещением центра тяжести к верхушке парциальные соцветия при полном развитии цветка становятся понимающими.

Форма соцветий боярышников варьирует от плоской или слегка полусферической у видов сер. *Sanguineae*, *Oxyacanthae*, *Tenuifoliae*, *Rotundifoliae*, *Calpodendra* до вогнутых у сер. *Molles* и *Crus-galli* вследствие лучшего развития нижних паракладиев соцветия.

Структура цветка и взаимоотношения его элементов. Цветки различных видов боярышника имеют общий план строения и отличаются, главным образом, соотношением элементов андроеца и гинецея, размерными характеристиками, формой и характером опушения гипантия, окраской пыльников и т.д.

Цветок боярышника полный, актиноморфный, пятичленный, завязь нижняя, гинецей апокарпный с 1–5, реже 6 стилодиями (столбиками). Нектарник в виде диска расположен над завязью. Семязачатков 2, один из которых впоследствии элиминируется, андроец включает от 5–8 до 20 тычинок. Первичное положение пыльников на тычиночной нити ада-

Таблица 2

Продолжительность развития фаз цветка и длительность цветения боярышников

Вид	Продолжительность*				
	женской фазы, ч	мужской фазы, ч	жизни одного цветка, ч	жизни одного соцветия, ч	цветения одного растения**, ч
<i>C. laurentiana</i>	88,4±10,23	42,0±7,55	66,8±4,74	122,4±2,72	144,0
var. <i>brunetiana</i>					
<i>C. chlorosarca</i>	70,7±7,65	62,1±7,70	77,1±1,78	126,4±5,09	120,0
<i>C. sanguinea</i>	69,0±4,39	37,6±4,56	85,1±5,12	160,5±18,07	144,0
<i>C. volgensis</i>	31,4±2,31	9,3±3,47	48,5±1,64	168,0±69,89	144,0
<i>C. monogyne s.l.</i>	87,4±6,39	18,1±3,83	177,8±9,49	310,5±112,1	336,0
<i>C. arnoldiana</i>	76,8±1,18	47,7±2,99	74,3±4,94	116,0±11,8	192,0
<i>C. macrosperma</i>	42,9±4,79	20,5±2,78	46,1±2,94	79,0±16,74	168,0
<i>C. macracantha</i>	32,8±2,22	13,1±3,39	38,0±2,97	137,0±66,22	144,0
<i>C. crus-galli</i>	68,6±5,52	18,1±3,83	80,5±5,74	158,3±26,33	168,0
<i>C. calpodendron</i>	60,0±4,63	15,1±2,79	59,0±2,47	153,6±13,76	240,0

* Средняя дата и доверительный интервал в днях (кроме продолжительности цветения одного растения).

** Фаза отмечалась при отцветании большей части цветков.

ксиальное, тип высыпания пыльцы латрорзный, но вследствие изменения положения пыльников в процессе роста и одновременного разворачивания стенок пыльников высыпание пыльцы может выглядеть как экстрорзное или интрорзное.

Развитие цветка после начала расхождения лепестков протекает следующим образом: плотно упакованные и почти прижатые к цветоложу тычиночные нити с пыльниками начинают распрямляться и вытягиваться (у *C. chlorosarca* и *C. sanguinea* у части цветков наблюдались случаи “высовывания” отдельных пыльников из бутона). У евразийских видов, имеющих до 20 тычинок, они располагаются как бы в два круга: тычинки, находящиеся ближе к центру цветка, имеют значительно более короткие тычиночные нити, мало изменяющие свою длину в процессе роста в отличие от тычинок “внешнего круга”, значительно удлиняющихся по мере расхождения лепестков цветка. У 10-тычиночных североамериканских боярышников тычинки располагаются на одном уровне или чуть выше столбиков пестика, рост тычиночных нитей выражен в меньшей степени, чем у евразийских видов.

По мере расхождения лепестков происходит отгибание чашелистиков до горизонтального положения (у *C. arnoldiana*) или до соприкосновения с гипантием (у *C. chlorosarca* и *C. sanguinea*). Дисквидный нектарник имеет желтовато-зеленую окраску, переходящую в желтую с началом выделения нектара, вероятнее всего, приуроченного к началу функционирования рылец пестика. Подсыхание нектарников, в целом, совпадает с фазой подсыхания рылец пестика. У *C. arnoldiana* и видов серии *Sanguineae* с побурением пыльников наблюдается постепенное розовение дна нектарников, принимающих максимально интенсивную окраску к моменту подсыхания рылец пестика.

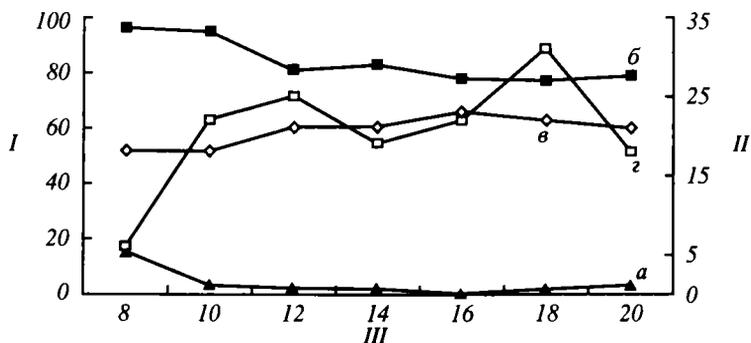


Рис. 2. Суточная динамика раскрытия цветков (на примере *Crataegus macracantha* на третий день цветения).

Iа – число раскрывшихся цветков, шт., б – относительная влажность воздуха, %, Пв – температура воздуха, °С, г – освещенность, тыс. лк, III – время суток, ч

К особенностям исследованных видов серии *Sanguineae* следует отнести постепенное сближение тычинок к центру цветка к концу его цветения и последующее смыкание их верхних частей в виде “шалашика” над рыльцами пестика. Характерная особенность мелкоцветковых видов серий *Sanguineae* и *Calpodendra* – блюдцевидные неглубокие цветки, лепестки которых очень быстро, в самом начале цветения, принимают горизонтальное положение или даже располагаются под отрицательным углом к оси цветка. Для североамериканских боярышников, в частности крупноцветковых видов серий *Molles*, *Tenuifoliae* и *Rotundifoliae*, характерны чашевидные цветки, лепестки которых сохраняют свою форму практически до опадения.

Не являются ли эти особенности, а также структура соцветий мелкоцветных и малоцветковых видов адаптациями к определенным группам насекомых-опылителей? Действительно, мелко-многоцветковые, плотные, широкие, с короткими и жесткими ответвлениями, устойчивые соцветия удобны для “работы” на них крупных и тяжелых и жесткокрылых, таких как различные виды бронзовок. Довольно часто они наблюдались нами на *C. chlorosarca*, *C. sanguinea*, *C. calpodendron* и *C. volgensis*. Значительно реже бронзовки встречались на *C. arnoldiana* и *C. laurentiana* var. *brunetiana*; цветки этих видов, располагающиеся в относительно рыхлых соцветиях, более приспособлены для некрупных насекомых, в частности перепончатокрылых (различных видов двукрылых, одиночных пчел и медоносной пчелы).

Согласно современным представлениям, североамериканские серии *Molles*, *Tenuifoliae*, *Rotundifoliae* эволюционно более молодые, чем евразийские серии *Oxyacanthae* и *Sanguineae* и североамериканская *Calpodendra* [14]. Ископаемые формы *Crataegus* обнаружены в отложениях мелового периода [14], когда высших перепончатокрылых еще не было или они были очень редки, тогда как жесткокрылые являлись многочисленной группой насекомых уже в верхнем юрском или нижнем меловом периоде, и именно они могли играть главную роль в качестве опылителей древних цветковых растений [15]. Возможно, что в их числе были и предковые формы современных видов серий *Oxyacanthae*, *Sanguineae* и

Таблица 3

Суточная динамика раскрытия цветков боярышников

Вид	Число раскрывшихся цветков на время суток (по часам), шт.							
	6	8	10	12	14	16	18	20
<i>C. monogyna s.l.</i>	1	41	5	4	1	0	3	1
<i>C. calpodendron</i>	41	75	14	3	4	0	1	0
<i>C. chlorosarca</i>	0	147	36	9	4	2	2	0
<i>C. sanguinea</i>	0	127	53	30	13	6	13	2
<i>C. macracantha</i>	2	48	4	6	5	0	3	5
<i>C. laurentiana</i> var. <i>brunetiana</i>	0	42	24	9	8	2	1	1
<i>C. volgensis</i>	1	58	2	0	0	1	0	0
<i>C. arnoldiana</i>	0	35	20	14	3	1	1	0
<i>C. crus-galli</i>	1	16	20	14	13	3	7	2
<i>C. macrosperma</i>	0	24	4	5	3	2	0	0

Примечание. Наблюдения проводили на выбранных для учета соцветиях в течение всего срока времени.

Таблица 4

Динамика раскрытия цветков боярышников по дням

Вид	Число раскрывшихся цветков по дням цветения, шт.									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>C. monogyna s.l.</i>	5	9	1	11	5	17	2	2	2	2
<i>C. calpodendron</i>	12	12	39	31	32	10	1	—	—	—
<i>C. chlorosarca</i>	32	127	24	6	—	—	—	—	—	—
<i>C. sanguinea</i>	39	97	74	23	6	3	2	—	—	—
<i>C. macracantha</i>	2	40	27	2	2	1	—	—	—	—
<i>C. laurentiana</i> var. <i>brunetiana</i>	8	16	20	29	10	4	—	—	—	—
<i>C. volgensis</i>	32	18	8	3	1	—	—	—	—	—
<i>C. arnoldiana</i>	6	30	26	10	2	1	—	—	—	—
<i>C. crus-galli</i>	1	14	12	18	12	9	6	4	—	—
<i>C. macrosperma</i>	2	20	12	4	—	—	—	—	—	—

Calpodendra. Серии же *Molles*, *Tenuifoliae* и *Rotundifoliae* формировались уже в позднеледниковую эпоху [4], и их морфологические адаптации были направлены в сторону широко распространившихся к этому времени других групп насекомых-опылителей, в частности двукрылых и перепончатокрылых.

Следует отметить, что оценка начала женской фазы, устанавливаемая по факту появления секрета на рыльце пестика, довольно субъективна. Тем не менее с достаточной долей уверенности можно говорить о том, что активное функционирование рылец пестика начинается в период раскрытия цветка или сразу же после расхождения лепестков. Изучение последовательности созревания рылец, и пыльников показало (табл. 2), что в целом наблюдается значительное запаздывание начала мужской фазы цветения и большая продолжительность женской фазы, что следу-

Таблица 5
Завязываемость семян и плодов боярышников

Вид	При свободном опылении			При удаленных столбиках и пыльниках			
	число, шт.		%	число, шт.		%	число завязавшихся семян, шт.
	цветков	завязавшихся плодов		цветков	завязавшихся плодов		
<i>C. monogyna s.l.</i>	163	92	56,4	143	42	29,4	0
<i>C. sanguinea</i>	224	98	43,7	63	0	0	0
<i>C. arnoldiana</i>	51	21	41,2	62	0	0	0
<i>C. macracantha</i>	74	30	40,5	147	0	0	0
<i>C. volgensis</i>	63	24	38,1	162	2	1,2	0
<i>C. laurentiana</i>	47	17	36,2	87	0	0	0
<i>var. brunetiana</i>							
<i>C. crus-galli</i>	76	27	35,5	315	0	0	0
<i>C. chlorosarca</i>	103	34	33,0	148	0	0	0
<i>C. macrosperma</i>	39	12	30,7	99	1	1,0	0
<i>C. calpodendron</i>	137	29	21,2	121	0	0	0

ет квалифицировать как дихогамия в форме частичной протогинии и рассматривать в качестве адаптации к гейтоно- и ксеногамии. Однако у части цветков исследованных видов наблюдалось растрескивание пыльников даже при не совсем раскрывшемся цветке, т.е. для боярышников возможна и гомогамия. Начало растрескивания пыльников от момента раскрытия цветка значительно варьирует: от $2,3 \pm 0,34$ ч у *C. macrosperma* до $36,8 \pm 2,59$ ч у *C. sanguinea*.

Динамика цветения. Динамика раскрытия цветков в течение суток характеризуется кривой с пиком в утренние часы (8–10 часов) и последующим относительно резким снижением активности распускания цветков у большинства наблюдаемых видов (рис. 2). Раскрытие цветков начинается с повышением температуры и освещенности и с понижением относительной влажности воздуха. Незначительное повышение активности распускания цветков наблюдается к 18 часам у 5 видов (табл. 3) и связано с изменениями температуры, освещенности и влажности (см. рис. 2).

Динамика суточного изменения количества распускающихся цветков на высоком уровне значимости коррелирует с температурой, влажностью и освещенностью или совокупностью этих факторов в различных сочетаниях, специфичной для разных видов. Временная приуроченность раскрытия цветков, вероятно, отражает адаптацию к насекомым-опылителям, главным образом пчелам, наиболее активным в период между 10–12 часами дня.

Большинство наблюдаемых видов боярышника характеризуется наибольшей активностью распускания цветков на 2–3-й день цветения с последующим постепенным ее снижением (табл. 4). В 2000 г. цветение *C. monogyna s.l.* и *C. crus-galli* проходило в период снижения температуры воздуха и при кратковременных осадках, вследствие чего имело волнообразный и более растянутый характер. На продолжительность и массовость распускания

цветков значительное влияние оказывают погодные условия, в первую очередь температурные колебания и осадки.

Данные результатов опытов по проверке завязываемости семян показали отсутствие апомиксиса, по крайней мере в его облигатной форме у исследованных видов боярышника (табл. 5). Для трех видов установлена факультативная партенокарпия, наиболее выраженная у *C. monogyna s.l.* Завязываемость плодов при свободном опылении в зависимости от видовой принадлежности колебалась от 21,2 (*C. calpodendron*) до 56,4% (*C. monogyna s.l.*).

ЛИТЕРАТУРА

1. Пономарев А.Н. Изучение цветения и опыления растений // Полевая геоботаника. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. Т. 2. С. 9–19.
2. Шамурин В.Ф. Суточная ритмика и экология цветения некоторых стевных растений // Ботан. журн. 1958. Т. 43, № 4. С. 548–557.
3. Кеван П.Г., Тихменев Е.А. Динамическая анемофилия и экология опыления широко распространенных злаков Онтарио (Канада) // Экология. 1996. № 4. С. 268–274.
4. Русанов Ф.Н. Интродуцированные боярышники ботанического сада АН УзССР // Дендрология Узбекистана. Ташкент: Фан, 1965. Т. 1. С. 8–254.
5. Эсенова Х. Интродуцированные виды рода *Crataegus* в условиях Туркмении: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ташкент, 1968. 22 с.
6. Русанов Ф.Н. Новые виды боярышника, интродуцированные в Ташкенте // Дендрология Узбекистана. Ташкент: Фан, 1972. Т. 4. С. 304–365.
7. Печеницын В.П. Автономный апомиксис у интродуцированных видов рода *Crataegus* // Интродукция и акклиматизация растений. Ташкент, 1973. Вып. 10. С. 131–137.
8. Бобореко Е.З. Боярышник. Минск: Наука и техника, 1974. 223 с.
9. Зейналов Ю.М. Биоэкологические особенности среднеазиатских видов боярышника в условиях Апшерона: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Баку, 1984. 24 с.
10. Федоров А.А., Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений: Цветок. Л.: Наука, 1975. 350 с.
11. Федоров А.А., Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений: Соцветие. Л.: Наука, 1979. 295 с.
12. Голубев В.Н., Волокитин Ю.С. Методические рекомендации к изучению антекологических особенностей цветковых растений: Морфологическое описание репродуктивной структуры: Ялта: ГНБС, 1986. 44 с.
13. Хохлов С.С. Задачи и методы исследования биологии бесполого размножения // Вопросы биологии семенного размножения. Саратов: Приволж. кн. изд-во, 1965. Т. 20, вып. 6. С. 17–31.
14. Циновскис Р.Е. Боярышники Прибалтики. Рига: Зинатне, 1971. 379 с.
15. Фезри К., Пэйл Л. ван дер. Основы экологии опыления. М.: Мир, 1982. 379 с.

Ботанический сад-институт УНЦ РАН,
Уфа

Поступила в редакцию 22.03.2001

SUMMARY

Vafin R.V. Anthecology of hawthorn (Crataegus L.) introduced species

The dates and patterns of flowering, flower and inflorescence structure were studied in 10 hawthorn species, introduced into the area of Ufa city. Different hawthorn species flower at different time, but sequence of blossoming remains constant year after year. Regular succession of flower expansion within the inflorescence has been determined. Two types of anther dehiscence, the asynchronic onset of male and female reproductive functions within the flower, absence of obligatory apomixis, availability of facultative parthenocarpy in some plant species proved to be the characteristic features of hawthorn species under study.

ДИНАМИКА ЦВЕТЕНИЯ НЕКОТОРЫХ СОРТОВ ОЗИМОЙ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ В УСЛОВИЯХ АНДИЖАНСКОЙ ОБЛАСТИ УЗБЕКИСТАНА

А.А. Имирсинова

Злаки – не только одно из крупнейших семейств (к ним относится свыше 10 000 видов), но и наиболее крупное семейство среди цветковых растений. В связи с этим они интенсивно изучаются в систематическом, биологическом, экологическом, физиологическом и других отношениях. Много внимания уделялось изучению цветения и опыления злаков, поскольку эти данные весьма важны для селекции. Отдельные вопросы биологии и экологии цветения злаков нуждаются в дополнительной разработке и уточнении. К числу таких вопросов относятся суточная и сезонная ритмика цветения.

В последние годы цветение и опыление злаков изучали в различных эколого-географических условиях [1]. Наша работа входит в цикл этих исследований. Перед нами стояла задача изучить суточную и сезонную ритмику и экологию цветения хлебных злаков в орошаемой зоне Узбекистана в зависимости от погодных условий.

Объектами исследований служили 6 сортов озимой мягкой пшеницы. Из них 2 местных сорта – Ёнбош и Маржон, а также 4 интродуцированных краснодарских сорта – Купава, Скифянка, Уманка и Юна.

Полевые исследования осуществляли на экспериментальном участке Андижанского НИИ зерна и зернобобовых культур в течение 1998–2000 гг.

Особенности биологии цветения растений изучали по методике А.Н. Пономарева [2, 3].

При изучении динамики цветения растений (сезонная и суточная) преследуются разные цели. Знание хода цветения и внутривидовых различий в его экологии и ритме, с одной стороны, помогает выявить пути формо- и видообразования [4], а с другой – представляет большой интерес для селекции растений.

Исследования показали, что в условиях Узбекистана колос у местных и краснодарских сортов пшеницы содержит минимальное число колосков – 19 (у сорта Скифянка) и максимальное – 25 (у сорта Купава). У сортов Маржон и Юна число колосков – 20 шт., сорта Ёнбош – 21, Уманка – 22 шт. Зацветание колоса этих гексаплоидных видов чуть выше или ниже середины, т.е. цветение проходит в акробазипетальном типе.

В колосе пшеницы цветки колосков открываются не одновременно, в колоске соблюдается очередность цветков согласно их морфогенезу. Период цветения колоса у разных сортов пшеницы продолжается от 4 до 8 дней в зависимости от генотипа и экологических условий.

При исследовании продолжительности цветения колоса разных сортов озимой мягкой пшеницы в условиях Узбекистана выявлено, что этот срок составляет 4–5 дней с наибольшей интенсивностью цветения на второй день (табл. 1). Известно, что продолжительность цветения колоса изменяется в зависимости от погодных условий, наследственных особенностей сортов и

Таблица 1
Сезонная динамика цветения изученных сортов пшеницы

Сорт	Год исследования	Число цветков, шт	Процент раскрывшихся цветков по дням				
			1-й	2-й	3-й	4-й	5-й
Ёнбош	1999	68	25,3	43,1	22,1	13,2	5
	2000	69	24,3	33,3	22,0	14,7	5,5
Маржон	1999	66	24,2	37,9	18,2	13,6	6,1
	2000	57	20,0	37,2	26,3	11,9	3,8
Купава	1999	77	24,6	37,7	22,1	9,1	6,3
	2000	79	24,0	37,7	22,3	9,4	6,3
Скифянка	1999	55	34,5	41,8	16,4	7,3	–
	2000	54	23,0	41,1	23,0	7,4	5,5
Уманка	1999	55	25,4	36,4	20,0	10,1	7,3
	2000	57	19,3	37,4	26,5	12,3	4,6
Юна	1999	75	28,0	40,0	18,7	13,3	–
	2000	77	23,6	37,7	22,1	9,9	6,7

Таблица 2
Суточная динамика цветения изученных сортов пшеницы

Сорт	Год исследования	Число цветков, шт.	Процент раскрывшихся цветков							
			Час							
			6	8	10	12	14	16	18	20
Ёнбош	1999	68	20,7	12,1	10,3	13,3	11,2	8,6	12,1	11,2
	2000	69								
Маржон	1999	66	16,0	12,0	20,0	12,0	12,0	8,0	4,0	16,0
	2000	57								
Купава	1999	77	17,2	10,3	6,9	13,8	13,8	10,3	10,3	17,2
	2000	79								
Скифянка	1999	55	19,1	14,8	14,8	10,4	6,1	9,6	9,6	15,6
	2000	54								
Уманка	1999	55	15,0	15,0	20,0	15,0	10,0	5,0	5,0	5,0
	2000	57								
Юна	1999	75	20,0	14,0	15,0	11,0	9,3	16,7	16,7	8,0
	2000	77								

колеблется от 2 до 6 дней. Например, весна 1999 г. была жаркой и сухой. В такую погоду у местных сортов Ёнбош, Маржон и краснодарских сортов Купава и Уманка продолжительность цветения колоса составила 5 дней, а у сорта Скифянка – 4 дня.

В 2000 г. погодные условия были в пределах нормы, и у всех изученных сортов период цветения колоса продолжался 5 дней.

Приуроченность цветения и опыления к тому или иному периоду суток у многих злаков столь определена и постоянна, что может служить видовым

признаком. Будучи строго синхронной у всех особей вида, она способствует их перекрестному опылению и тем самым поддерживает единство и целостность вида [5].

Суточная ритмика цветения имеет прямое отношение к таксономии и микроэволюции [4]. Она контролируется генотипом [1, 6] и запускается климатическими факторами [7, 8].

Изученные нами сорта пшеницы цветут в течение суток. Цветение начинается в 6 часов и продолжается в утренние часы (табл. 2). С понижением температуры и повышением относительной влажности воздуха число распустившихся и соответственно раскрытых цветков постепенно увеличивается, достигая своего пика в основном в утренние (6–10) и вечерние (8–20) часы. Так, в утренние часы при температуре 10–19° и относительной влажности воздуха 80–90% в колосе сорта Ёнбош обычно распускается 43,1% цветка, у остальных сортов – 38; 34,4; 48,7; 49,0%. В 14–16 часов у всех изученных сортов распускается очень мало цветков, так как в это время отмечаются самая высокая температура (24°) и самая низкая относительная влажность воздуха (60%). К 18–20 часам при температуре 16,5–14° и относительной влажности воздуха 70–80% в колосе всех изученных сортов можно наблюдать 11,2; 16,0; 17,2; 15,6; 5,0; 16,7% распустившихся цветков.

Как видно из табл. 2, в 2000 г. пик цветения колоса пшеницы также пришелся на утренние и вечерние часы, а при жаркой и сухой погоде дня этот показатель уменьшается.

Все изученные нами сорта *T. aestivum* L. цветут в течение суток, подтверждая, таким образом, их более высокую адаптивность к изменяющимся факторам: температуре и влажности. Это свидетельствует о том, что они менее приспособлены к перекрестному опылению. Данные сорта характеризуются утренним и вечерним максимумами цветения. В дневные часы при высокой температуре и снижении влажности воздуха интенсивность цветения падает.

Наши данные подтверждают многочисленные выводы, что суточная ритмика цветения у мягкой озимой пшеницы колеблется в зависимости от погодных условий.

На основании исследований можно сделать вывод, что основным пусковым фактором цветения является температура.

С повышением температуры и снижением влажности воздуха число распустившихся и соответственно раскрытых цветков постепенно уменьшается.

ЛИТЕРАТУРА

1. Пономарева А.Н. Цветение и опыление злаков // Учен. зап. Перм. ун-та им. А.М. Горького. 1964. Вып. 114. С. 115–179.
2. Пономарев А.Н. Изучение цветения и опыления растений // Полевая геоботаника. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. Т. 2. С. 9–19.
3. Пономарев А.Н. Экология энтомофильного опыления посевной люцерны (*Medicago sativa* L.) // Экология опыления. Пермь, 1975. Вып. 1. С. 3–36.
4. Левина Р.Е. Репродуктивная биология семян растений. М.: Наука, 1981. 96 с.
5. Пономарев А.Н., Русаков М.Б. Суточная ритмика опыления и видообразования у злаков // Ботан. журн. 1968. Т. 53, № 10. С. 1371–1382.

6. Челак В.Р. Система размножения пшеницы *Triticum* L. Кишинев: Штиинца, 1991. 320 с.
7. Leber H. Pollination activity of *Megachile rotundata* (Hymenoptera, Apoidea) // Environ. Entomol. 1982. Vol. 111, N 5. P. 997–1000.
8. Ашурметов О.А. Репродуктивная биология видов рода *Glycyrrhiza* L., *Meristotropis* Fisch. et Mey и *Alhagi Gagneb.*: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Ташкент, 1987. 47 с.

Андижанский НИИ зерна и зернобобовых культур,
Узбекистан

Поступила в редакцию 20.09.2002

SUMMARY

Imirsinova A.A. Flowering dynamics in some varieties of fall soft wheat, cultivated in Andizhan Province, Uzbekistan

Temperature has been considered to be the key starter of wheat flowering in the region.

ФЛОРИСТИКА И СИСТЕМАТИКА

УДК 582.886(479)

РОД *EPILOBIUM* (КИПРЕЙ) НА КАВКАЗЕ

А.К. Скворцов

До сих пор основным источником сведений о кипреях Кавказа служит труд А.А. Гроссгейма [1]. Из более поздних отечественных публикаций следует особенно отметить работы В.Е. Аветисян [2] и А.А. Морозовой [3]; из зарубежных непосредственный интерес представляют обработки П. Рэвена [4, 5] и основанная на них же трактовка рода во "Флоре Турции" [6]. А.А. Гроссгейм опирался преимущественно на довоенные сборы и материалы своего собственного гербария (этот гербарий ныне хранится в Тбилиси как отдельная коллекция).

Со времени этих публикаций накопилось довольно много новых материалов. Вместе с тем осталось от прежних времен и накопилось вновь немало неясностей и прямых ошибок.

Автор настоящей статьи заинтересовался кипреями еще в 1970-е годы. В 1981–1992 гг. удалось просмотреть материалы большинства гербариев бывшего СССР, имеющих значительные коллекции кавказских растений. Это гербарии Москвы (MW, МНА), Санкт-Петербурга (LE), Киева (KW), Тбилиси (TBI), Еревана (ER), Баку (BAK), Сухуми (SUKH), Батуми (BATU). В те же годы автор не раз имел возможность наблюдать кипрей Кавказа в природных условиях. Однако доработать все материалы до сих пор не удавалось. Теперь, благодаря поддержке РФФИ (грант № 04-48359) такая возможность становится реальной. ("Кавказ" принят мною в традиционном понимании: в пределах бывшего СССР.)

При подытоживании материалов выяснилось, что из районов Предкавказья сборов очень мало. Отчасти это, конечно, объясняется тем, что специфически горные виды в этих районах отсутствуют, из кипреев здесь встречаются только виды широкоареальные, не представленные на предлагаемых карточках. Но вместе с тем это вероятно свидетельствует и о недостаточности флористической изученности Предкавказья. Большинство исследователей флоры, не исключая и пишущего эти строки, устремлялись в высокогорья Большого Кавказа и Закавказья.

Уже в конце XIX века в литературе утвердилось мнение, что у кипреев широко распространена естественная межвидовая гибридизация. Но конкретные наблюдения показывают, что это справедливо лишь в небольшой степе-

ни. Гибриды действительно встречаются, но отнюдь не часто и не между любыми видами. Гораздо чаще дело идет о внутривидовой изменчивости. Как уже ранее отмечалось [7], установлению гибридной природы растения очень помогает то обстоятельство, что кипреи обладают страховым механизмом самоопыления: в конце цветения тычинки сгибаются и пыльники соприкасаются с рыльцем. В результате негибридных растений все семена в коробочке оказываются развитыми полно и ровно. А если этого нет и семена развиты неровно, много щуплых и пустых, то почти наверняка такое растение – гибрид. В предлагаемой статье гибриды специально не рассматриваются.

Аспекты номенклатуры и синонимии также затронуты лишь в минимально необходимой степени; более развернутое их изложение откладываю до общего полного обзора кипреев бывшего СССР. Соответственно не привожу здесь старой таксономической библиографии, кроме трудов Линнея [8] и монографии К. Хаускнехта [9, 10].

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. Рыльце крестообразно 4-раздельное, доли расходящиеся2
 – Рыльце цельное головчатое или булавовидное5
2. В опушении присутствуют простые (не железистые) отстоящие или более менее прилегающие или смятые колоски дл. 0,5–2 мм. Иногда опушение бархатистое или почти войлочное. Листья почти или вполне сидячие, без развитых черешков, пластинки продолговатые, на всем протяжении листа почти одинаковой ширины3
 – Нежелезистое опушение из очень коротких курчавых или серповидно согнутых волосков. Листья с явно сформированными черешками, пластинки их расширенные посередине или ниже середины4
3. Перезимовка и возобновление за счет подземных горизонтально ветвящихся корневищ. Листья (по крайней мере главного стебля) сидячие, по краям равномерно пильчатые. Цветки дл. (от основания чашечки до кончиков лепестков) 10–20 мм, ярко-розовые, при сушке обычно темнеющие; лепестки широкие, слабовеямчатые. Пыльники дл. 1,3–2 мм.1. *E. hirsutum*
 – Корневище укороченное. Пластинки листьев суженные к основанию (иногда заметен более менее отчетливый черешок), по краю неравномерно зубчатые или даже частично цельнокрайные. Цветки дл. 5–10 мм, розовые, но с оттенком в сиреневый; лепестки с резкой выемкой. Пыльники дл. 0,8–1 мм.2. *E. parviflorum*
4. В пазухах листьев главного стебля имеются укороченные побеги. Листья с черешками дл. 4–10 мм, ланцетные или овальные; наибольшая ширина пластинки находится у середины ее длины или чуть ниже4. *E. lanceolatum*
 – Укороченных побегов в пазухах листьев главного стебля нет (или они единичны). Листья на черешках дл. 1–4 мм; наибольшая ширина пластинки значительно ниже ее середины3. *E. montanum*
5. Семена дл. около 1 мм ($\pm 0,2$ мм) остроконечные, на спинке с продольными выступающими гребешками, на тупом конце с заметным придатком (коронкой)17. *E. ciliatum* s. l.
 – Семена на спинке гладкие или мелкобугорчатые6

6. Стебель высотой 3–10 (–15) см, восходящий, частично ползучий, укореняющийся; нецветущие ветви также ползучие, отчего образуются приземистые латки; часто верхушки стебля книзу согнутые. Листья на черешках дл. 1–3 мм, пластинки овально-продолговатые, тупые цельнокрайние или с единичными плохо выраженными зубчиками, разм. до 20 × 8 мм. Цветки дл. 4–6 мм. Все растение почти голое5. *E. alpinum*
 – Стебель более высокий, прямостоячий. Листья более крупные7
7. Имеются подземные белые ломкие столоны диам. 1–2 мм, с мясистыми чешуевидными листьями. Высокие (30–100 см) растения у ручьев и проточных болотцев лесного пояса8
 – Подземных столонов нет (а если есть, то иного характера и без мясистых чешуевидных листьев)9
8. Средние и нижние стеблевые листья (почти) сидячие, б.ч. в основании округлые или сердцевидные, б.ч. по краям резко зубчатые и с красной пигментацией. Цветочные бутоны овальные или шаровидные с насаженными 4 кончиками (рожками) и б.ч. с резким перепадом в опушении (в основании чашечки оно гуще). Цветки дл. до 14 мм, б.ч. густоокрашенные. Семена дл. 1,1–1,5 мм. Волоски у них б.ч. окрашенные, буроватые 13. *E. prionophyllum*.
 – Листья все явственно черешковые (черешки дл. 2–7 мм), в основании (широко) клиновидные. Цветочные бутоны постепенно заостренные, чашечки б.ч. без резкого перепада в опушении. Цветки дл. до 10 мм, бледно-розовые. Волоски семян белые14. *E. consimile*
9. Перезимовывание и возобновление за счет шаровидных (диам. 2–7 мм) луковичек, находящихся на поверхности почвы или у корней в почве10
 – Перезимовывающих шаровидных луковичек нет12
10. Зимующие почки (луковички) образуются на концах нитевидных столонов, отходящих от нижней части стебля, и располагаются на поверхности субстрата или только слегка погружены в субстрат. Листья цельнокрайние (или есть несколько неотчетливых зубчиков), туповатые. Семена сероватые, дл. 1,4–1,8 мм, на тупом конце с явным придатком (гребешком, коронкой)6. *E. palustre*
 – Зимующие луковички образуются на корневой системе и всегда погружены в субстрат. Листья с явственными зубчиками, семена бурые, без коронки, дл. 1,0–1,4 мм11
11. Стебель обычно неветвистый. Листья ориентированы почти вертикально, как бы прилегают к стеблю, вполне сидячие, по краям неравномерно зубчатые. Цветки мелкие (дл. до 6 мм), светло-розовые7. *E. confusum*
 – Стебель обычно ветвистый. Листья от стебля б.ч. горизонтально отклоненные, пластинки к основанию суженные и иногда образуют кратчайший черешок. В конце лета в пазухах листьев часто развиваются выводковые почки. Цветки дл. 8–13 мм, яркоокрашенные8. *E. gemmascens*
12. Растения альп и субальп. Стебли, как правило, неветвистые. Цветки средней величины или крупные (дл. 10–15 мм). Рыльце головчатое. Семена дл. 1,2–1,8 мм13
 – Растения низменностей или лесного пояса. Как правило, ветвистые, иногда очень сильно. Цветки небольшие (дл. 5–8 мм). Рыльце булавовидное14

13. Растения обычно выс. 10–30 см (изредка до 50 см), образуют плотную дерновинку за счет тесного переплетения коротких корневищ. Листья очередные или попарно сближенные, к основанию суженные в подобие черешка; наибольшая ширина пластинки около середины; верхушка туповатая. Семена 1,2–1,5 мм9. *E. algidum*

– Растение выс. 40–80 (–100) см. Листья в мутовках по 3, сидячие широким основанием, ланцетные или широколанцетные, острые. (Наряду с этим могут быть более слабые стебли ниже ростом и только супротивнопарными листьями.) Цветки дл. (от основания чашечки до кончика лепестков) 10–14 мм. Семена дл. 1,4–1,8 (–2,0) мм10. *E. alpestre*

14. В верхней части растения (в частности, на завязях и чашечке) имеются прямые кпереди прижатые волоски дл. 0,05–0,3 мм (от них могут быть и переходы к курчавым и серповидным). Листья в общем очертании продолговатые (длина : ширине = 3 : 1 и более), без развитых черешков, пластинка к самому основанию резко суженная или же вполне сидячая, на конце туповатая. Растение часто однолетнее15

– Прямых прижатых кпереди волосков нет. Листья с вполне явственными черешками, расширенные по середине длины или в нижней части, острые. Растение всегда многолетнее16

15. Опушение только из продольно прижатых волосков. Листья б.ч. сидячие. Цветочные бутоны ланцетные, постепенно суженные к вершине. Цветки дл. 4–7 мм. Семена дл. 0,8–1,0 мм, на обоих концах тупые, как бы обрубленные11. *E. tetragonum*

– Опушение переходное от продольно прижатого к курчавому. Листья к основанию суженные, реже вполне сидячие. На чашечках и завязи б.ч. примесь коротких железистых волосков. Цветочные бутоны овальные или почти шаровидные. Цветки дл. 3–5 мм. Семена дл. 1,0–1,2 мм 12. *E. minutiflorum*

16. Средние стеблевые листья на черешках дл. 1–3 мм, в основании округлые или даже несколько сердцевидные, наибольшая ширина значительно ниже середины длины. На чашечках б.ч. имеется резкий перепад опушения: густо опушенное основание и почти голый верх. Цветки розовые с сиреневатым оттенком, иногда почти белые. Семена дл. 1,2–1,4 мм15. *E. smyrneum*

– Средние стеблевые листья на черешках дл. 6–12 мм, в основании клиновидные. Наибольшая ширина пластинки около середины ее длины. В опушении чашечки резкого перепада обычно нет. Цветки розовые, оттенка фуксина, без сиреневатости. Семена дл. 1,0–1,2 мм16. *E. roseum*

1. *E. hirsutum* L. 1753. Sp. Pl.: 347. – *E. velutinum* Nevski 1937. Тр. ботан. ин-та АН СССР. Сер. 1 (Флора и Систем.) 4:312.

Описан из Западной Европы: “Habitat in Europae humidiuculis”.

Высокое (70–150 см и более) растение, встречающееся обычно густыми зарослями благодаря разветвлениям корневищ. Стебли прямые, довольно толстые и жесткие, ветви же обычно слабые и короткие. Очень варьирует по степени опушенности; на Кавказе нередко встречаются растения очень густоопушенные (они и были описаны как *E. velutinum*); но и все переходы к почти голым. Требуется достаточного увлажнения эвтрофного характера, но засоление переносит лишь незначительное.

В нижнем горном поясе (до 1200–1500) почти повсеместно. В частности, известен на Таманском полуострове, в районе Пригорско-Ахтарска, на Пи-

цундском мысу, в плавнях Кубани и Терека, в районе Кзыл-агачского запovedника и т.д. Вместе с тем неоднократно собран у оз. Севан. Наивысший зарегистрированный предел – в Нахичеванской республике в субальпах на выс. 2300 м.

С Кавказа ареал непрерывно продолжается как к северу, так и к югу. Вид широко распространен в Средней и Южной Европе, занесен в Сев. Америку и Японию.

2. *E. parviflorum* Schreb. 1771. Spicil. fl. Lip.: 146, 155. – *E. hirsutum* L. 1753. Sp. Pl.: 347, pp. (quoad var. B).

Описан из окрестностей г. Лейпцига в Германии: “In humidis ad Schoenefeld, Abt Nauendorf”. Тип, видимо, не сохранился (См. Raven 1962, p. 190).

Растение обычно выс. 25–80 см; главный стебель обычно простой (чем напоминает *E. hirsutum*), а крона узкая, из слабых ветвей. Характер и размещение опушения сильно варьируют. Как и размеры цветков, от почти таких же, как у *E. hirsutum*, до совсем мелких; окраска лепестков не столь яркая, как у *E. hirsutum*.

Встречается обычно небольшими группами на низменностях и в нижнем горном поясе (до 1500–1700 м) на разнообразных, часто антропогенных местообитаниях. Рассеянно почти по всему Кавказу; становится реже в сухих районах Армении, Азербайджана и Предкавказья, но все же ареал, видимо, можно считать непрерывным и за южные пределы бывшего СССР, и на север до Нижнего Поволжья, где снова становится более частым.

Также распространен почти по всей Европе, в Иране и Средней Азии.

3. *E. montanum* L. 1753. Sp. Pl.: 348.

Описан “с гор Европы” (“in Europae montosis”).

В отличие от большинства кипреев это вид целиком “сухопутный”, т.е. не привязан к водоемам, водотокам и переувлажненным почвам. Кроме того, этот вид – настоящий лесной, т.е. в известной мере тенелюбивый и предпочитающий рыхлые лесные почвы.

В мезофильных лесах, особенно буковых, но также и в дубовых, сосновых, еловых – вплоть до субальпийских березняков. Почти от самого уровня моря до выс. 2200–2400 м. Заболоченных и переувлажненных лесов или, наоборот, ксерофильных редколесий избегает.

В подходящих местообитаниях – по всему Кавказу. Общий ареал охватывает почти всю Европу, Малую Азию, Сибирь до Байкала. Загадочный, но, видимо, аборигенный остров ареала на Сахалине и в Японии.

4. *E. lanceolatum* Seb. et. Mauri 1818. Fl. Rom. Prodr.: 138 et tab. 1 fig. 2.

Описан из окрестностей Рима (“Circa Romam fequens boschetti della Caffarella... etc.”). Судьба типового материала неизвестна. За тип можно принять цитированное выше изображение.

Несомненно, родственен предыдущему, сходен с ним по морфологии и экологии. Однако более компактного облика, мельче в размерах всех частей и более тяготеет к сырым местам. Предпочитает небольшие высоты (обычно до 1000 м); самое высокое местонахождение – в Верх. Сванетии у с. Хвантъ на россыпях, 1450 м (Е. Гогина, 1964, МНА).

Общий ареал – Южная Европа, Малая Азия, Иран. Неоднократно соби-рался в горной части Крыма (рис. 1).

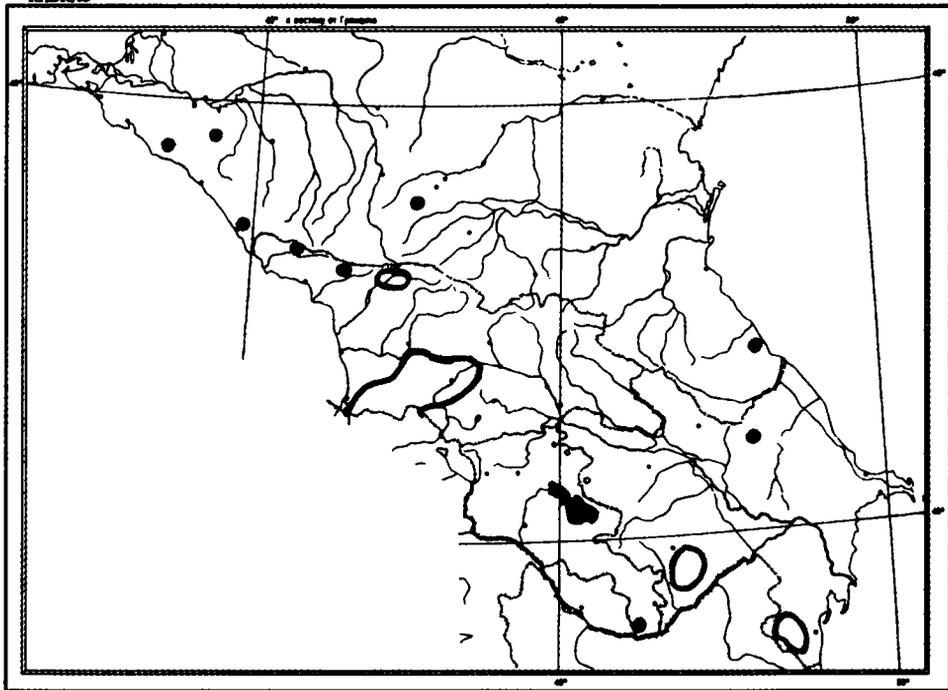


Рис. 1. Распространение на Кавказе *Epilobium lanceolatum*

5. *E. alpinum* L. 1753. Sp. Pl.: 348. – *E. anagallidifolium* Lam. 1786. Encycl. Method., Vol. 2:376.

Описан из Лапландии. Ряд авторов принимает название Ламарка. Однако я считаю, что диагноз, данный Линнеем в 1753 г., вполне удовлетворительно подходит к нашему растению и не подходит ни к какому другому, которое могло быть известно Линнею.

Растение повторно ветвится, причем большинство ветвей вегетативные, ползучие и укореняющиеся, отчего образуются приземистые латки, очень характерные для окраины мелких ручейков, стекающих от снежников и ледников. Гербарные образцы не всегда отражают эту ситуацию достаточно полно.

На Кавказе вид отмечен на высотах от 1800 до 3600 м (в Зангезуре). В географическом плане *E. alpinum* интересен как один из довольно немногочисленных представителей аркто-альпийской флоры на Кавказе. Общий его ареал – циркумполярный; в бывшем СССР – по всей Арктике и по гольцам Сибири.

6. *E. palustre* L. 1753. Sp. Pl.: 348.

Описан из Европы (“in Europae humidiusculis”).

На Кавказе рассеяно, спорадически, преимущественно в среднем и отчасти горном поясе: от 1200 до 2600 м на горных болотцах; видимо, предпочитает кислые субстраты, как больше отвечающие его бореальной природе. Соответственно этой природе не замечен у побережья Каспия или Черного моря, нет в Абхазии, нет в Гальше, нет в восточно-закавказской низменности. На Северном Кавказе и в Предкавказье иногда на низменностях (плавни Кубани и др.).

Общий ареал вида – почти все бореальные лесные регионы обоих полушарий.

7. *E. confusum* Hausskn 1879. Österr. Bot. Zeitschr. 29,5:151.

Описан из Армении и Казахстана (“in Armenia ruthenica versus Daratschitchag leg. C. Koch 1837 sub *E. virgato* – Ulutau in salicetis – НВ. Petrop.”). Лектотип: растение из Армении (Raven 1962:195) LE!

Обитает в основном на солонцеватых лугах с сезонным увлажнением, на разных высотах. Иногда выходит и в субальпы (до 2900 м в Нахичеванской республике).

Общий ареал вида: Малая Азия, Иран, Казахстан и Средняя Азия (рис. 2).

8. *E. gemmascens* C.A. Meyer 1831. Verzeichn. fl. Cauc.: 173.

Описан из центральной части Большого Кавказа. – Тип: “In subalpinis ad rivulorum margines prope castellum Kaischaur, alt. 500 ped., 15 Sept. 1829”. Собрал, очевидно, сам Мейер. LE!

Интересно, что Мейер свои собственные сборы этого вида еще в 1830 г. определял как *E. algidum*. Таков экземпляр (LE): “In locis humidis subalpinis prope pagum Lesa 1 Aug. 1830: *E. algidum* MB!”, к нему приложен ярлычок Хаускнехта (без даты): “*E. gemmascens* C.A.M. f. normalis major simplex НК”.

Крупноцветковые особи *E. gemmascens* и до сих пор нередко принимают за *E. algidum*. Но подземные части обоих различаются разительно. Несколько различна и экология. *E. gemmascens* хотя и встречается в альпийском поясе (самые верхние точки отмечены в Дагестане – 2600 м, в Осетии – 2800 м, на Арагаце – 3000 м), все же предпочитает субальпы и верхнюю часть лесного пояса (высоты 1200–1800 м). Обитает на скалах, оползнях, речных наносах, реже на субальпийских и альпийских лугах.

Общий ареал – Малая Азия, Южная Европа (рис. 3).

9. *E. algidum* Bieb. 1808. Fl. taur. – cauc. 1:297. – *E. ponticum* Hausskn. 1884. Monogr. Epilob.: 2002.

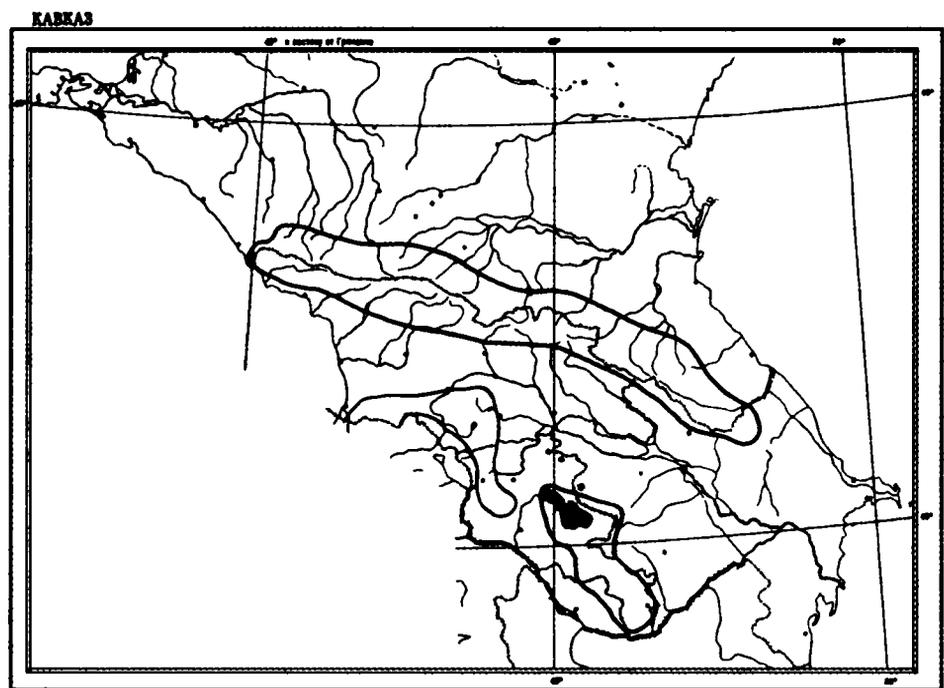
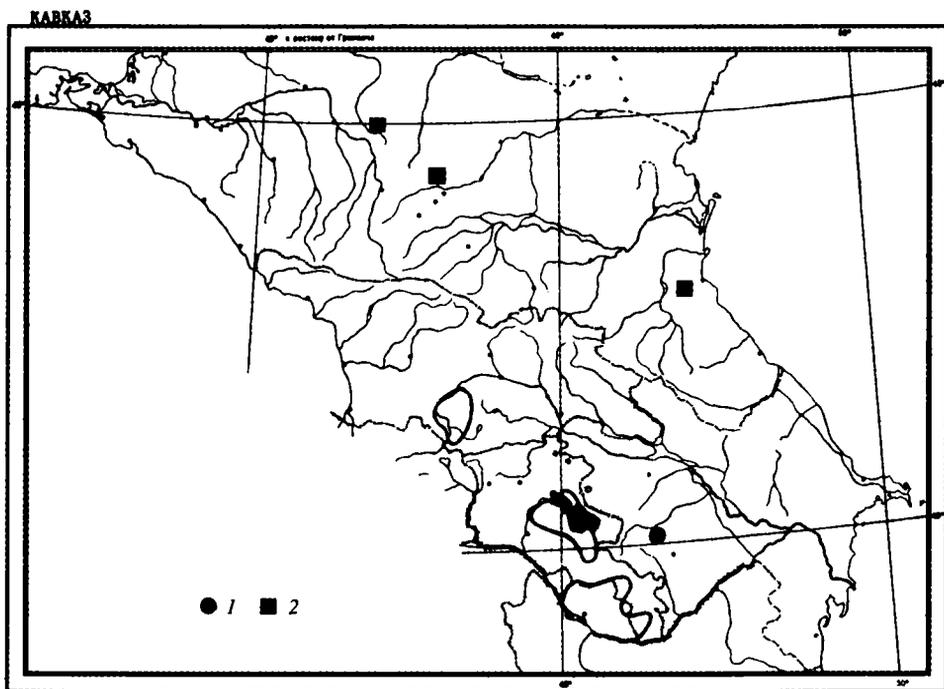
Описан с Большого Кавказа. Тип: “In caucasica Kaischaur circa fontes acidulos” (вероятно, сбор самого автора). LE!

Характерный (хотя и не очень массовый) вид высокогорий Большого и Малого Кавказа. Сравнительно с другими кипреями растения невысоки, обычно неветвисты, но крупноцветковые; растут небольшими плотными куртинками. На альпийских лугах, в субальпийских березняках, в условиях повышенного увлажнения, особенно на местах с поверхностно сочащейся водой. Отмечен на выотах от 1650 м (на северо-западе Кавказа) до 3500 м (на г. Арагац в Армении). На меньших высотах и в сухих районах отсутствует. К северо-западу доходит до массива Фишт-Оштен, и плато Лаганаки, к юго-востоку – до Зангезура и г. Шахдаг в Азербайджане. Не был собран в Талыше. Общее распространение – Малая Азия (рис. 4).

10. *E. alpestre* (Jacq.) Krockner 1787. Fl. Siles. 1:605 – *E. montanum* var. *alpestre* Jacq. 1762. Enum Vindob.: 64. – *E. trigonum* Schrank 1787. Baier. Fl. 1:644.

Описан из Австрийских Альп. Тип?

Отличается от всех прочих кипреев мутовчатым расположением листьев по 3 (изредка бывают мутовки и по 4 листа). Не привязан к водотокам или сырым местам, обычно встречается среди смешанного травостоя, иногда довольно высокого на лугах субальпийского или альпийского поясов. На Кав-



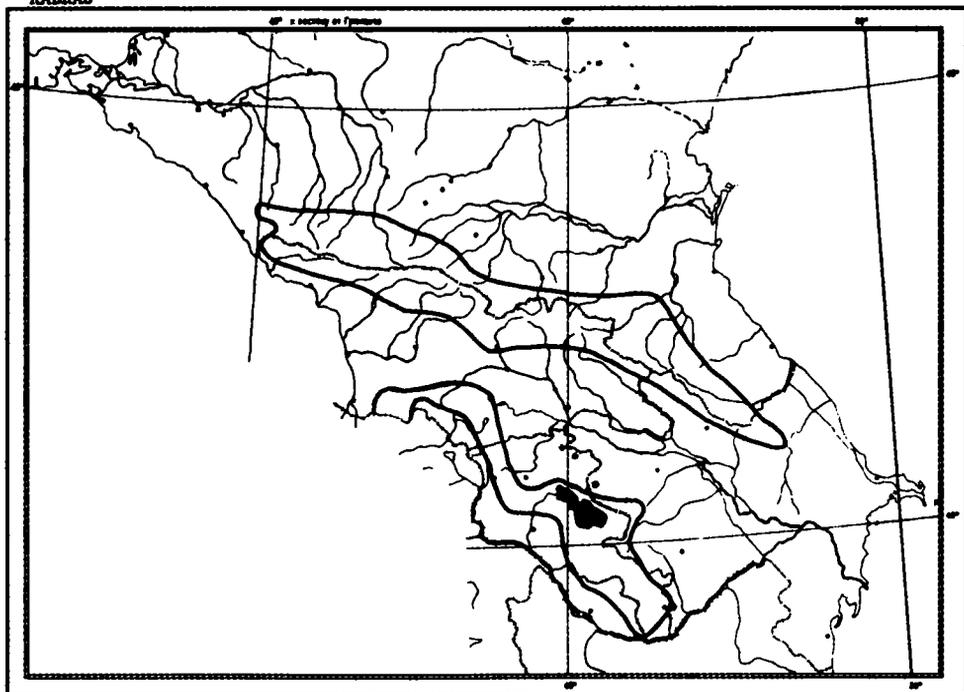


Рис. 4. Распространение на Кавказе *E. algidum*

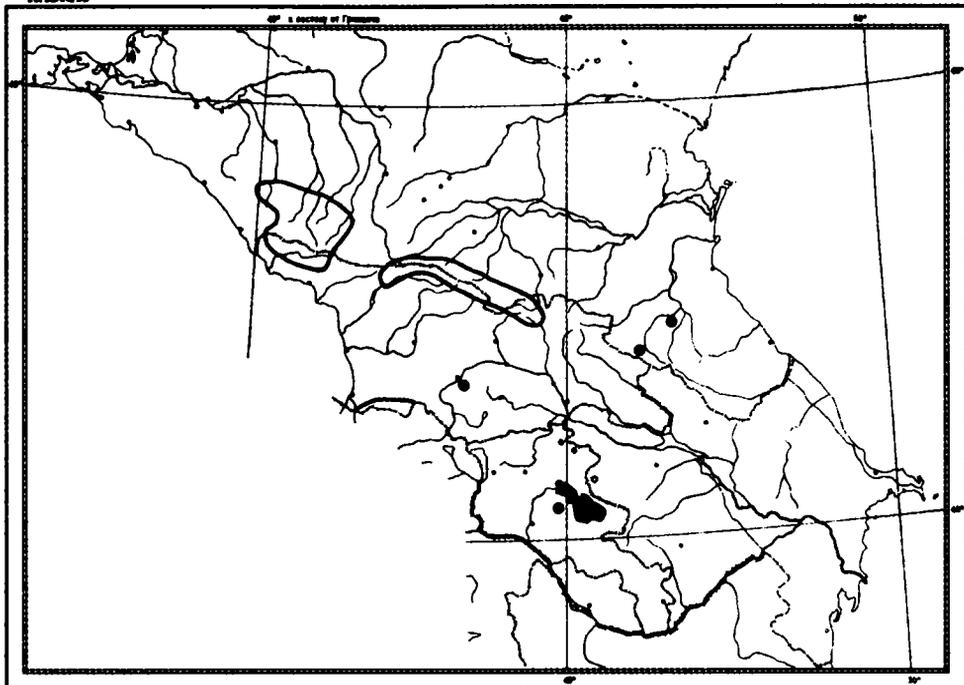


Рис. 5. Распространение на Кавказе *E. alpestre*

казе приурочен главным образом к западу, по Большому Кавказу доходит и до Дагестана (в Тляртинском районе Дагестана собран на высоте 3000). На Малом Кавказе представлен главным образом в Аджарии и в районе Боржоми – Бакуриани.

Неясен вопрос о наличии вида в Армении. В.Е. Аветисян [2. С. 151] пишет, что вид ошибочно указывался для района Севана на основании ошибочно определенных образцов *E. minutiflorum*, сборов Хоцятовского (конца XIX в.). Однако в Ереванском гербарии я видел (1985 г.) экземпляр вполне типичного *E. alpestre*, странным образом определенного именно как *E. minutiflorum* “Абовянский район, по пути храм Аменаприкч, левый берег р. Азат, 3.VII.1961. Э. Габриелян, В. Аветисян, Я. Мулкиджанян”. Подходящее ли это место для *E. alpestre* или же что-то спутано?

Общий ареал вида: Малая Азия, Средняя и Южная Европа. В бывшем СССР – в Карпатах, но нет в Крыму (рис. 5).

11. *E. tetragonum* L. 1753 Sp. Pl.: 348. – *E. lamyi* F. Schultz 1844. Bot. Zeit (Regensb.) 1844; 806. – *E. adnatum* Griseb / 1852 Bot. Zeit. 10; 851, 854.

Описан “из Европы” (“habitat in Europa”). Протокол заимствован Линнеем из труда: Sauvages, *Methodus foliorum seu flora Monspeliensis* 1751.

На задерненных субстратах на низменностях, особенно в приморской полосе, также в нижнем горном поясе (до 1700 м), рассеяно по всему Кавказу.

Общий ареал – Средняя и Южная Европа, Малая Азия, Средняя Азия.

12. *E. minutiflorum* Hausskn. 1879. Österr. Bot. Zeitschr. 29:55 et 1884 Monogr. Epilob.: 212.

Описан из “Северной Сирии” (ныне это Турция, в Газиянтеп), Анатоллии, Сев. Ирака, Тальша, Лектотип (Raven 1962 Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 24, 2:195) “Syria borealis ad Aintab in humidis fluv. Sadschur 26 Jun. 1865 Haussknecht N 812” JE (n.v.) В LE имеется образец “In locis humidis prope Lenkoran 23 Mai 1839 C.A. Meyer” (!), который, по-видимому, является паратипом.

По внешнему облику и по характеру местообитаний довольно сходен с *E. tetragonum*, но обычно более ветвист и цветки очень мелкие, окрашены бледнее и менее раскрыты. Встречается в самых теплых районах Кавказа на влажной (хотя бы часть сезона) солонцеватой незадерненной почве, на галечниках, в частности в долине Куры, Аракса, на побережье оз. Севан. Как и у *E. tetragonum*, существуют однолетние биотипы.

Основной ареал вида – за пределами Кавказа. Это Иран и республики Средней Азии (рис. 6).

13. *E. prionophyllum* Hausskn. 1879 Österr. Bot. Zeitschr. 29:58. – *E. anatolicum* Hausskn. 1879. Ibid.: 59. – *E. anatolicum* subsp. *prionophyllum* (Hausskn.) Raven 1962. Notes Roy. Bot. G. Edinb. 24, 2:193.

Описан из Грузии и Турции “In Georgia leg. C. Koch. – In. prov. Musch. ad usis Goschkar alt. 6000 ad radices Bingölldagh – Kotschy N 359”. Лектотип (Raven, l.c.) – Kotschy Iter cilicico-kurdicum N 349 (IE, G, W, LE!).

Сравнительно крупное (выс. до 1 м) ветвистое растение. Наиболее типичные местообитания – берега ручьев или ключевые болотца в верхней половине лесного пояса (особенно среди буковых или хвойных лесов), включая субальпы, где встречается среди березняков или по ручьям среди высокогорья или даже рододендронов. Максимальная высота отмечена на г. Маймех в Армении (2800 м).

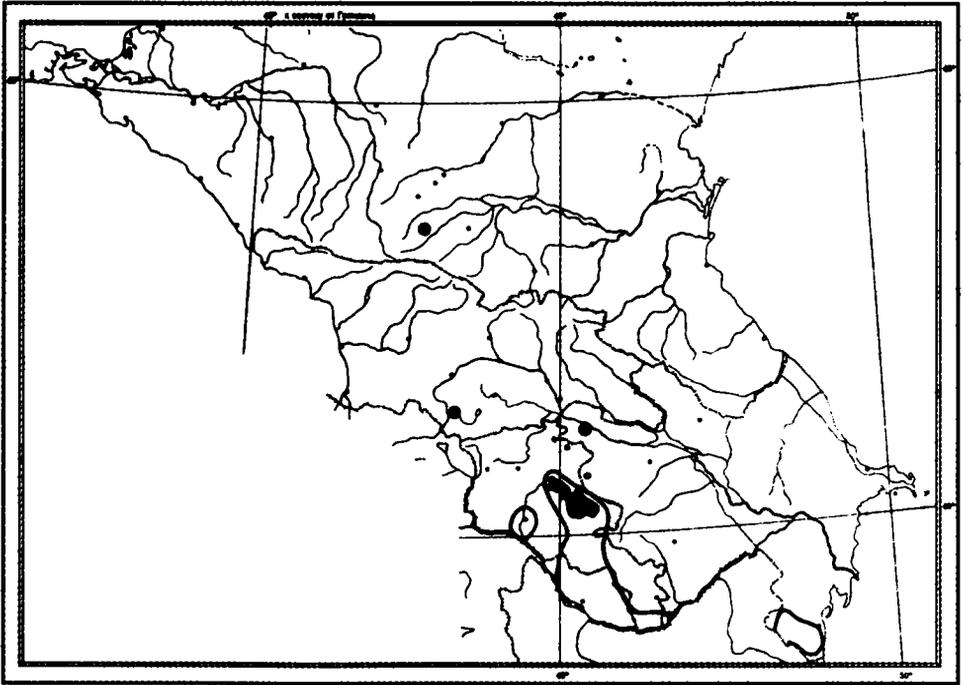


Рис. 6. Распространение на Кавказе *E. minitiflorum*

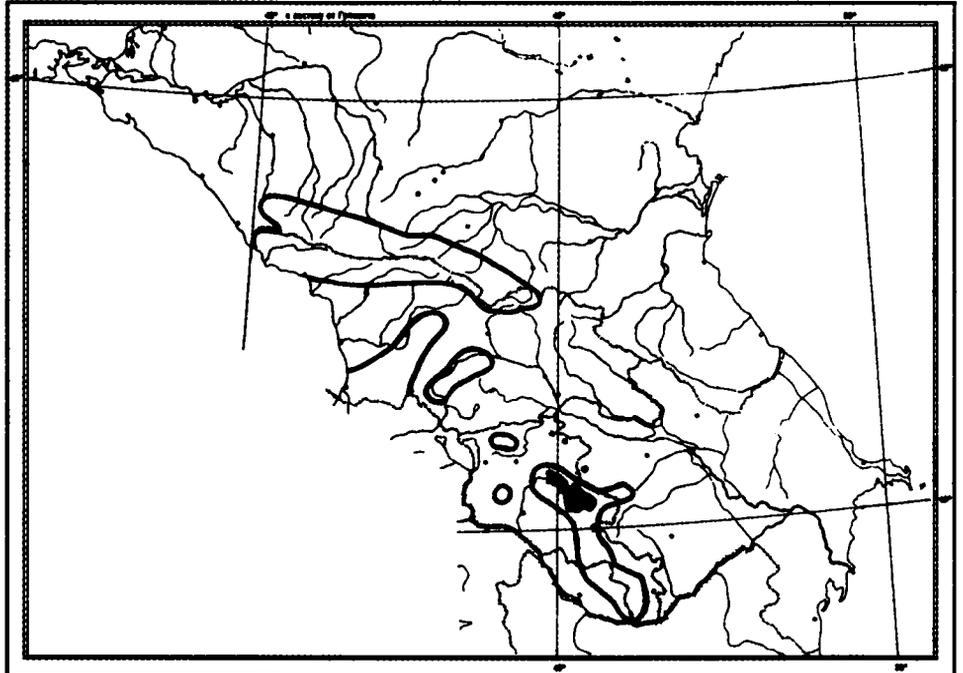


Рис. 7. Распространение на Кавказе *E. prionophyllum*

Кроме Кавказа, известен из Северо-Восточной Турции. В Крыму отсутствует (рис. 7).

14. *E. consimile* Hausskn. 1879. Österr. Bot. Zeitschr. 29,2:58. – *E. roseum* subsp. *consimile* (Hausskn.) Raven 1962. Notes Roy. Bot. G. Edinb. 24, 2:194.

Описан из Северо-Восточной Турции. Тип: “Ad Topscham Anatoliae – Wiedemann N 835” LE!

Родственен предыдущему виду, сходен с ним по общему облику, по экологии и географии. Однако, если судить по гербарным сборам, более редок, встречается более разбросанно. В частности, был собран на Бештау и в Хизинском районе Азербайджана (Алты-Агач – В. Петров 1838, ВАК). По высоте известен до 2000 м (район Риона, с. Шови – Скворцов 1976, МНА).

Общий ареал – Малая Азия и Крым; в Крыму довольно обычен по ручейкам в горных лесах (рис. 8).

15. *E. smyrnaeum* Boiss et Balansa 1856. Boiss. Diagn. pl. or. nov. ser. 2. N 2:59. – *E. nervosum* Boiss. et Buhse 1860. Nouv. Mem. Soc. Natur. Mosc. 12:88. – *E. roseum* β *subsessile* Boiss. 1872. Fl. or. 2:749. Notes Roy. Bot. G. Edinb. 24, 2:194.

Описан из района Измира (прежнее название – Смирна), Турция. Лекто-тип (Raven, l.c.): Smyrna, yaila de Bozdagh (Tmolus occid.) Jul. 1854 В. Balansa (G; LE!).

Растение, по общему облику сходное с *E. prionophyllum*, *E. consimile*, *E. roseum* и часто вместе с ними обитающее у ручьев, на ключевых болотцах, на выходах грунтовых вод. Но экологический диапазон у *E. smyrnaeum* шире: на Кавказе он встречается также и на антропогенно нарушенных местообитаниях – на пастбищах, разного рода задворках и т.п. Часто в субальпах, иногда даже в альпах (известен до 2500–2700 м в Армении). В то же время в районе Ленкорани был собран даже на приморском песке (“in arenosis maritimis” – А.А. Гроссгейм 1917, ТВИ).

Общая область распространения велика: кавказский ареал продолжается в Малую Азию и Иран. Кроме того, имеется обширный ареал в средних и восточных районах Европейской России, изолированный от кавказского широкой полосой: севернее Большого Кавказа вид не был собран даже на Ставропольской возвышенности; вновь появляется только на севере Волгоградской области. И еще существуют ареалы в Тянь-Шане и на Алтае (рис. 9).

16. *E. roseum* Schreb. 1771. Spicil. fl. Lips.: 147, 155. – *E. roseum* subsp. *roseum* Raven 1962. Notes Roy. Bot. G. Edinb. 24, 2:194.

Описан из Германии (окрестности Лейпцига). Тип, видимо, не сохранился. Внешним обликом похож на *E. consimile* и *E. smyrnaeum*; сходен и характер местообитаний: по берегам водоемов, в болотистых лесах, на влажных незадерненных субстратах. На Кавказе только редко и рассеянно на северных предгорьях.

Нахождение на Кавказе впервые отмечено А.А. Морозовой [3] (рис. 2).

17. *E. ciliatum* Raf. 1808. Med. Repos. 2, 5:361.

Описан из “Сев. Пенсильвании”. Тип, видимо, не сохранился.

Впервые был собран как сорное и заносное растение в Туапсе (Н. Костылева, 1980, МНА). *E. ciliatum* Raf. – это сложный комплекс, обитающий главным образом в Северной Америке и принимаемый американскими авторами [11] за один сборный вид. Однако занесенные в Россию и здесь нату-

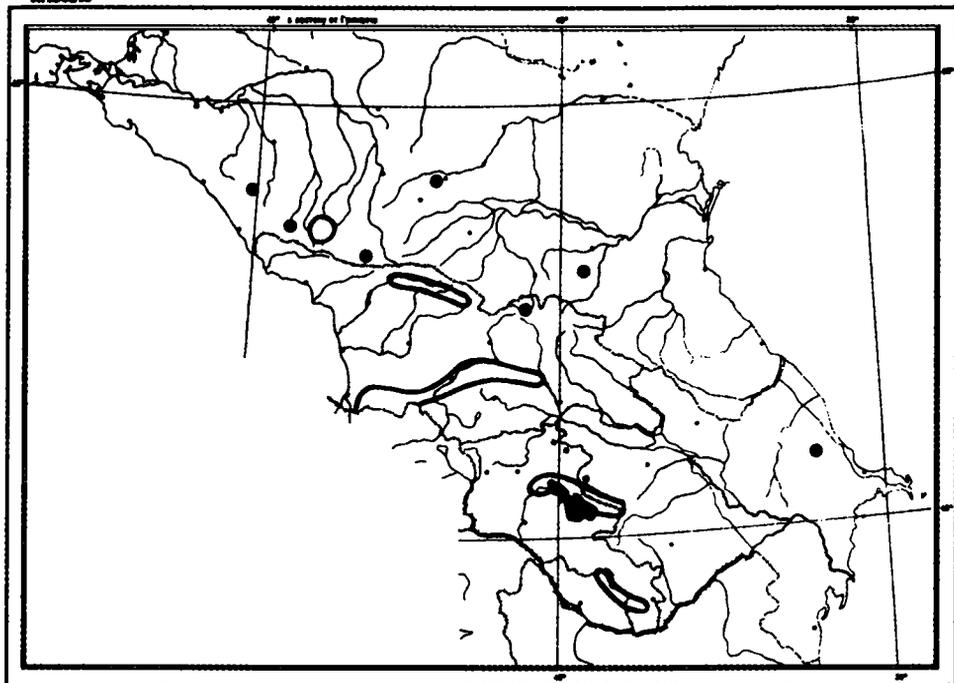


Рис. 8. Распространение на Кавказе *E. consimile*

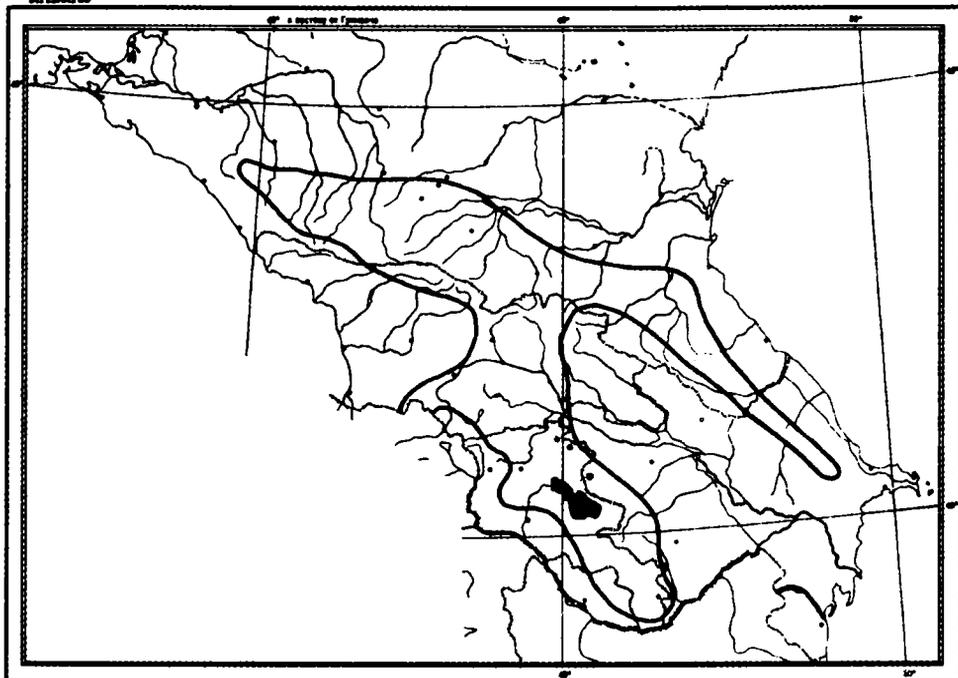


Рис. 9. Распространение на Кавказе *E. smyrnaeum*

рализовавшиеся три элемента этого комплекса – *E. adenocaulon* Hausskn, *E. pseudorubescens* A. Skvortsov и *E. bergianum* A. Skvortsov – ведут себя здесь как полноправные вполне “хорошие” виды [12]. Образец из Туапсе пока единичный и судить о его таксономической принадлежности трудно, поэтому оставляю за ним название *E. ciliatum* Raf. (s.l.)

Подлежат исключению из флоры Кавказа. 1. *E. frigidum*. Hausskn. 1879 Österr. Bot Zeitschr. 29,2:51. Приводится А.А. Гроссгеймом в обоих изданиях “Флоры Кавказа” и Е.И. Штейнберг во “Флоре СССР” (15:594) на основании единственного образца, собранного в Дагестане (р. Акуша, Алексеенко 1898 г.). Этот образец, однако, представляет собой миниатюрные растения *E. smyrnaeum* Boiss. Достоверные местонахождения *E. frigidum* имеются в Северо-Восточной Турции и Сев. Иране.

2. *E. subalgidum* Hausskn. 1879 Österr. Bot. Zeitschr. 29, 2:59 et 1884 Mon.: 217. Описание вида основано на двух образцах (LE): 1) выросших в СПб ботан. саду растениях из семян, полученных с Кавказа (хотя семена кипреев легко налетают на грядки и со стороны). Эти растения – по-видимому, гибриды с участием *E. montanum*; возможно, что второй родитель – *E. algidum* или *E. gemmascens*. И сам Хаускнехт склонен был принять *E. subalgidum* за гибрид с *E. montanum*; 2) растениях, собранных Шренком у оз. Алакуль в Казахстане и находящихся в гербарии Фишера под названием *E. roseum*. В действительности они принадлежат к *E. tetragonum*. В силу изложенного выше, название *E. subalgidum* Hausskn., очевидно, следует вовсе исключить из обращения как *nomen confusum*.

А.А. Морозова [3] приводит для Предкавказья *E. obscurum* Schreb. В изученных мною материалах с Кавказа ни одного образца этого вида не оказалось. Более того, даже нахождение этого вида в Предкавказье в качестве случайно заносного крайне мало вероятно, ибо по общему характеру ареала *E. obscurum* – вид атлантический.

ЛИТЕРАТУРА

1. Гроссгейм А.А. Сем. Onagraceae // Гроссгейм А.М. Флора Кавказа. 2-е изд. М.: Изд-во АН СССР, 1962. Т. 6. С. 236–249.
2. Аветисян В.Е. Сем. Onagraceae // Флора Армении. 1972. Т. 6.
3. Морозова А.А. Дополнения о распространении некоторых кипреев в СССР // Систематика, анатомия и экология растений Европейской части СССР. Л., 1979. С. 16–18.
4. Raven P.H. The genus *Epilobium* in Turkey // Notes Edinburgh Roy. Bot. Garden. 1962. Vol. 24, N 2. P. 183–203.
5. Raven P.H. Onagraceae // Flora Iranica. Wien: Akad. Verl. 1964. N 7. S. 19.
6. Chamberlain D.F., Raven P.H. Onagraceae // Davis P. Flora of Turkey. 1972. Vol. 4. P. 180–196.
7. Скворцов А.К., Русанович И.И. Гибридная структура клеток под сканирующим микроскопом / Природа. 1973. № 2. С. 89–93.
8. Linnaeus C. Species plantarum. Holmiae, 1753.
9. Haussknecht C. *Epilobia nova* // Österr. Bot. Ztschr. 1879. Bd. 2. S. 51–59, 89–91, 118–120, 148–151.
10. Haussknecht C. Monographie der Gattung *Epilobium*. Jena: Fischer, 1884.
11. Hoch P.C. Systematics and evolution of the *Epilobium ciliatum* complex in N. America: Diss. St. Louis, 1978. 176 p.
12. Скворцов А.К. К систематике и номенклатуре адвентивных видов рода *Epilobium* во флоре России // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1995. Т. 100, вып. 1. С. 74–78.

SUMMARY

Skvortsov A.K. The genus Epilobium (Onagraceae) in the Caucasus

The author's conclusions are based on materials, studied in the biggest herbaria in Russia, and on observations, carried out in natural habitats. The article contains a key for species determination and a brief note on species ecology and geography. The maps of natural area in the Caucasus are presented for ten species. In all, 16 indigenous plant species of *Epilobium* and 1 adventitious one have been detected in the Caucasus.

УДК 631.529 + 575.2: 582.998.2

ВНУТРИВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ГАЛИНСОГИ ВОЛОСИСТОЙ (*GALINSOGA CILIATA*) В ЕСТЕСТВЕННОМ И ВТОРИЧНОМ АРЕАЛАХ

Ю.К. Виноградова

Галинзога волосистая – *Galinsoga ciliata* (Rafin.) Blake (= *G. quadriradiata* auct.; *G. hispida* (DC.) Hieron.) – однолетнее растение из семейства *Asteraceae*. Естественно произрастает в Центральной Мексике, сорничает в большинстве умеренных и субтропических районов Нового Света, Европы, Юго-Восточной Азии и Африки [1].

За пределами естественного ареала этот вид был впервые обнаружен в 1836 г. в г. Филадельфии, распространился в США довольно широко и в 1893 г. достиг Канады (Монреаль). Через 30 лет *G. ciliata* стала в Онтарио и Квебеке обычным растением [2].

В Европе *G. ciliata* была занесена в середине XIX в. По одним данным [3], это связано с усилением экспорта американского зерна, однако мы придерживаемся мнения, что вид “сбежал” из культуры, поскольку первые упоминания о появлении его в Европе мы находим в каталогах ботанических садов.

Расселение *G. ciliata* в Европе шло очень быстро [4]: в 1850 г. она отмечена в ботаническом саду Вены, в 1858 г. – в Польше (Вроцлав), в 1866 г. – Германии (Бойтценбург), в 1872 г. – во Франции (ботанический сад Гренобля), в 1901 г. – в Чехословакии (Годонин), в 1914 г. – Австрии (Инсбрук), в 1917 г. – Швейцарии (Цюрих), в 1921 г. – Бельгии (Нинове), в 1934 г. – в Голландии (Амстердам).

В 70-х годах XX в. она уже встречалась [1] как адвентивное в Канаде, Коста-Рике, Доминиканской Республике, Сальвадоре, Гондурасе, Гватемале, Никарагуа, Панаме, Пуэрто-Рико, США, Аргентине, Боливии, Бразилии, Чили, Колумбии, Эквадоре, Перу, Венесуэле, Австрии, Бельгии, Чехословакии, Дании, Финляндии, Франции, Нидерландах, Польше, Португалии, Швейцарии, Англии, Германии, Камеруне, Юго-Западной Африке, Индии, Японии, Непале, на Филиппинах (рис. 1).

Дальнейшее расширение ареала *G. ciliata* практически прекратилось. До конца XX в. этот вид был обнаружен только в Испании и странах бывшей Югославии – в Словении, Хорватии, Черногории и Сербии [5, 6].

На территории бывшего СССР впервые зафиксирована в Санкт-Петербурге, где культивировалась в ботаническом саду с 1842 г. [7]. Гербарный образец, неверно определенный как *G. parviflora*, был собран в 1889 г. в ботаническом саду Тарту [RIG]. В 1905 г. галинзога была найдена в Любленской губернии [LE]. В Москве появилась в 1923 г. [MW]. В Литве известна с 1928 г. [8], в Батумском ботаническом саду – с 1939 г.

После Второй мировой войны галинзога волосистая появилась в западных областях Украины, в Белоруссии, Латвии, в Ленинградской, Калининградской и Ярославской областях [9; LATV, LE, герб. ЯГУ]. Поначалу этот вид встречался еще очень редко, и целенаправленные поиски, предпринятые, например, Ю.Д. Гусевым в Ленинградской области [7], часто были безуспешными: ему удалось найти лишь единичные экземпляры в 1958 г. в Иван-городе, а в 1961 г. – в Ленинграде.

В конце 1960-х годов началось массовое, взрывное распространение этого вида на Восточно-Европейской равнине и на Кавказе. *G. ciliata* была обнаружена в Нальчике, Пятигорске, Ростове-на-Дону, в Краснодарском крае и на территории Колхиды [10, 11]. На Украине отмечено продвижение вида в Черновицкую, Ровенскую и Сумскую области [8]. Как сорняк цветников галинзога отмечена в Пскове, Смоленске, Костроме, Ульяновске, Нижнем Новгороде, Пермской, Тверской и Брянской областях [LE; 12].

В 1980-х годах ареал галинзоги волосистой продолжал расширяться. В 1982 г. мы нашли в Вологде на клумбе всего два экземпляра [13], а уже через три года этот вид стал здесь массовым сорняком. *G. ciliata* была собрана в Новгородской, Рязанской, Липецкой и Калужской областях, в Саранске, в Кабардино-Балкарии [14–16] (рис. 2).

В 1984 г. обнаружена как сорняк цветников в Ленинабадском, а в 1986 г. – в Душанбинском ботанических садах [TAD].

Во время экспедиции 1985 г. в Ферганскую долину и Киргизию найдена нами в небольшом количестве в Андижане и Кара-Куле и массово – в Намангане, причем галинзоги мелкоцветковой в этих пунктах обнаружено не было. В Фергане встречались оба вида, при этом сорничали они на разных клумбах и в одной микропопуляции вместе не попадались.

Хотя *G. ciliata* появилась на территории бывшего СССР позже *G. parviflora*, расселялась она быстрее и в некоторых районах (например, на Северном Кавказе, в Латвии и Колхиде) превалирует над *G. parviflora*. Некоторые авторы [9, 11] объясняют это различием в биологических особенностях этих близких видов, указывая, что *G. ciliata* предпочитает более влажные районы. Однако наблюдения, проведенные нами в Средней Азии, говорят о том, что все не так однозначно: в Намангане, например, растет только *G. ciliata*, а в Коканде – исключительно *G. parviflora*.

G. ciliata – преимущественно сорняк цветников, но нередко встречается на огородах, улицах, во дворах, у железнодорожных платформ (в последнем местообитании встречается значительно реже, чем *G. parviflora*). Растение начинает цвести, когда высота его достигает 3 см, и продолжает цвести весь вегетационный сезон, производя огромное число семян. Имеются данные [2], что в США и Японии в благоприятных условиях за вегетационный сезон нередко сменяются 3–4 поколения.

G. ciliata – самоопылитель. Основное число хромосом 8. Большинство популяций являются тетраплоидами $2n = 32$, однако кариологический ана-

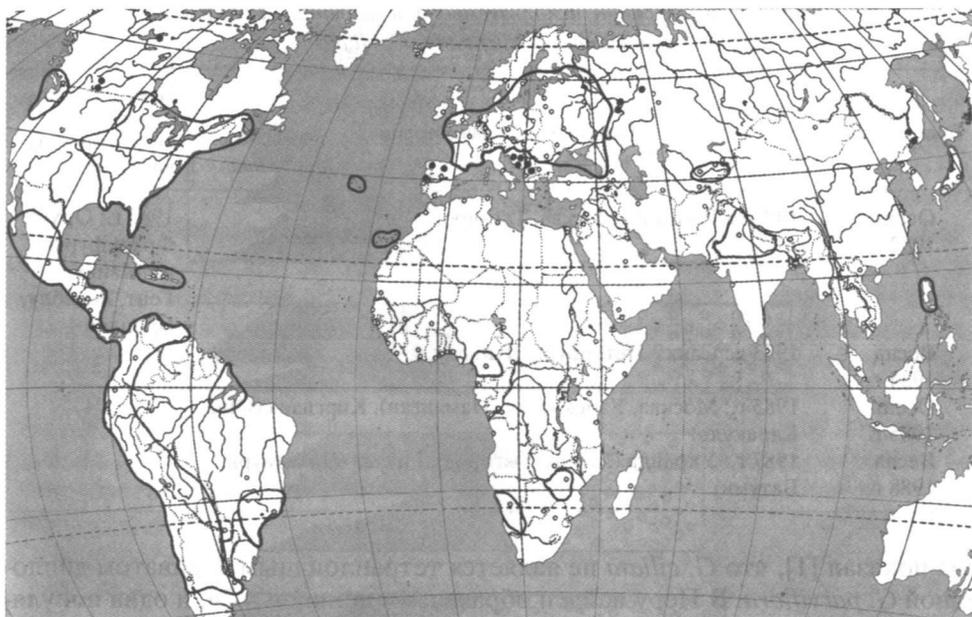


Рис. 1. Ареал *Galinsoga ciliata*

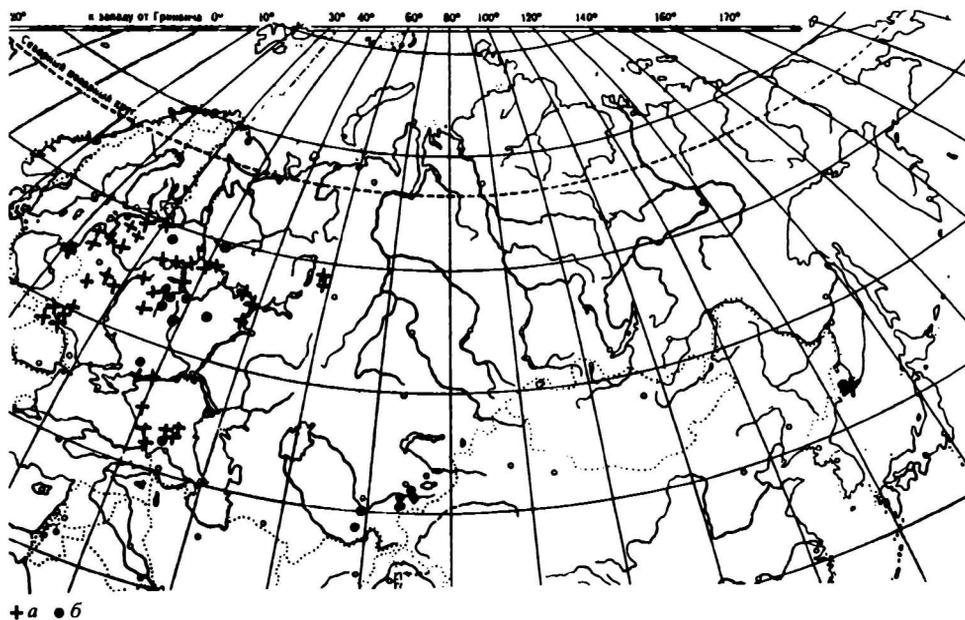


Рис. 2. Формирование вторичного ареала *G. ciliata* на территории бывшего СССР
 а – местонахождение вида до 1980 г., б – местонахождение вида позднее 1980 г.

*Происхождение семян, используемых для создания в ГБС РАН
сравнительных культур G. ciliata*

Время посева	Пункт сбора семян автором	Пункт, из которого семена были получены по делектусу
Осень 1982 г.	1982 г.: Вологда, Москва, Таганрог	1982 г.: Орхус, Франкфурт-на-Майне, Гент, Жамблу, Вроцлав
Весна 1984 г.	1983 г.: Санкт-Петербург, Душанбе	
Осень 1985 г.	1985 г.: Москва, Узбекистан (Наманган), Киргизия (Ош, Каракуль)	
Весна 1988 г.	1987 г.: Украина (Львов, Ужгород), Грузия (Чохатаури, Батуми)	

лиз показал [1], что *G. ciliata* не является тетраплоидным дериватом диплоидной *G. parviflora*. В Перу найден образец, имеющий $n = 24$, и одна популяция, насчитывающая $n = 32$.

Как показано американскими исследователями [18], в Новой Англии, где *G. ciliata* произрастает в течение 70 лет, сформировались два экотипа этого вида, различающихся по целому ряду морфологических и физиологических признаков. Первый (“внешний”) экотип произрастает на нарушенных природных местообитаниях. Вторым (“внутренний”) экотип сорничает в оранжереях. Растения внешнего экотипа выше, могут (хотя и плохо) расти в слабой тени, имеют более крупные семена, прорастающие одинаково быстро и при высокой, и при низкой температуре, и особенно быстро при суточных колебаниях температуры от 10° до 24° . Оранжерейный экотип не способен расти в тени, в условиях короткого дня продуцирует семена со слабой скоростью прорастания, лучше прорастает при константной температуре 24° . При экспериментальном выращивании обоих экотипов в условиях оранжереи слизи охотнее поедали растения “внешнего” экотипа.

В естественном ареале различают две разновидности *G. ciliata*. Первая распространена от северной части Южной Америки до Канады. Имеет короткое конусообразное цветоложе с цельными чешуйками, железистые волоски и цветоножку до 2 см длины. Вторая разновидность встречается от Южной Мексики до Колумбии. Отличается высоким коническим цветоложем с неглубоко трехраздельными чешуйками, нежелезистыми волосками и цветоножками 2–3,5 см длины. Имеется еще и розовоцветковая разновидность в Мексике и Южной Америке, морфологически сходная с двумя предыдущими разновидностями и имеющая различное число хромосом $n = 16$, $n = 24$ и $n = 32$. Во вторичном ареале в Европе встречаются все три разновидности [1].

Исследованные нами на территории бывшего СССР популяции *G. ciliata* показали очень широкую вариабельность всех этих признаков, практически не позволяющую четко определить, к какой разновидности следует отнести тот или иной образец. Нередко в одной корзинке имеются и цельные, и не-

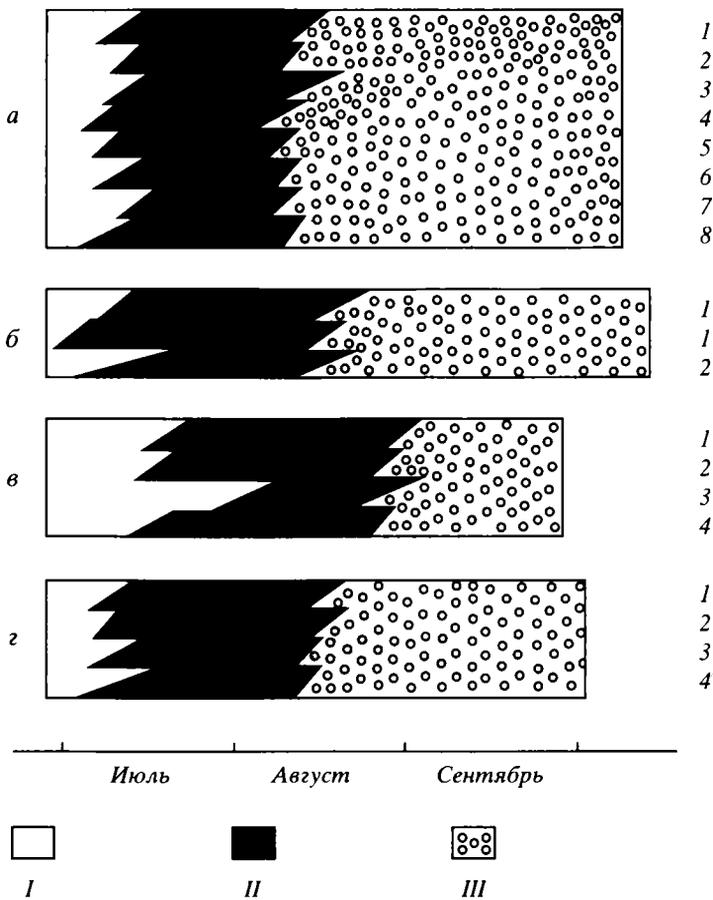


Рис. 3. Феноритмы сравнительных культур *G. ciliata*

а – посев осенью 1982 г.: 1 – Вологда, 2 – Москва, 3 – Таганрог, 4 – Орхус, 5 – Гент, 6 – Жамблу, 7 – Франкфурт-на-Майне, 8 – Вроцлав; б – посев весной 1984 г.: 1 – Санкт-Петербург, 2 – Душанбе; в – посев осенью 1985 г.: 1 – Москва, 2 – Наманган, 3 – Ош, 4 – Каракуль; г – посев весной 1988 г.: 1 – Львов, 2 – Ужгород, 3 – Чохатаури, 4 – Батуми; I – вегетация, II – цветение, III – плодоношение

глубоко трехраздельные чешуйки. В городе на одной клумбе произрастают растения с короткими, а на другой – с длинными цветоножками. Форма цветоложа, степень надрезанности чешуек и наличие железистых/нежелезистых волосков не коррелируют между собой. По всей видимости, наряду с самоопылением, которое обеспечивает существование изолированных инбридных популяций, нередки и случаи перекрестного опыления. Это подтверждается данными [1] по изучению хромосом подобных промежуточных форм в мейозе, которые показали, что промежуточные формы – гетерозиготы по крайней мере по двум хромосомным инверсиям. Разновидность с розовыми цветками нам не встречалась.

Генетическая закрепленность различных биотипов *G. ciliata* и амплитуда внутривидовой изменчивости были изучены на сравнительных культурах, полученных при выращивании растений на экспериментальном участке ГЭС РАН в однородных условиях из семян различного географического происхождения (см. таблицу).

В 1982 г. при осеннем посеве сравнительных культур все образцы проросли в середине мая, зацвели в середине июля и к 9 августа образовали первые плоды. Цветение и плодоношение образцов продолжалось вплоть до осенних заморозков (рис. 3).

В 1984 г. при весеннем посеве стратифицированными семенами искусственные популяции *G. ciliata* из крайней северной (Санкт-Петербург) и крайних южных (Таджикистан) точек вторичного ареала существенных различий в феноритме также не показали: разрыв между началом цветения петербургского и душанбинского образцов – 5 дней.

При осеннем посеве в сентябре 1985 г. первые всходы были отмечены во второй декаде мая у московского, каракульского и наманганского образцов *G. ciliata*. Образец ошского происхождения дал всходы на 1–1,5 нед позже. Отмечено и некоторое различие в феноритме: образец *G. ciliata* из Оша начал цвести на 2 нед позже остальных.

При весеннем посеве 1988 г. часть проростков выращивали при естественной длине дня, а часть – при коротком дне (9 ч) с 30 мая по 16 июня. Длина дня не оказала никакого влияния на феноритмы развития: и опытные, и контрольные экземпляры начали цвести в конце июля и плодоносить в конце сентября.

Изученные количественные признаки растений (высота побегов, степень ветвления, количество корзинок на одном экземпляре) за все годы наблюдений варьировали совершенно незначительно.

ВЫВОДЫ

G. ciliata культивировалась в ботаническом саду Санкт-Петербурга с 1842 г. В одичавшем виде стала встречаться в Европейской России с 20-х годов XX в. Массовое распространение на Украине и в Белоруссии началось в послевоенные годы, а в центральных и северо-западных районах России и в Средней Азии – в 70-е. Поэтому можно считать, что в настоящее время в Восточной Европе и Средней Азии произрастает по меньшей мере тридцатое поколение этого вида. Хотя *G. ciliata* появилась в нашей стране позднее, чем *G. parviflora*, однако расселялась быстрее и в ряде мест стала превалировать над *G. parviflora*, вытесняя ее.

В естественном ареале встречаются три разновидности *G. ciliata*. Они были зафиксированы и во вторичном ареале в Западной Европе. В обследованных нами популяциях разновидность с розовыми цветками не встречалась ни разу, а высокая вариабельность всех диагностических признаков практически не позволяла четко определить, к какой из двух разновидностей следует отнести тот или иной образец.

Поскольку самоопыление обеспечивает существование изолированных инбридных популяций этого вида, внутривидовая изменчивость морфологических признаков оказалась крайне низкой. При этом межвидовая изменчивость по степени вырезанности чешуек, длине цветоножек и наличию или отсутствию железистых волосков оказалась довольно значительной.

Во вторичном ареале в Северной Америке за 70 смен поколений сформировался оранжерейный экотип *G. ciliata*; в нашей же стране, где процесс

натурализации длился вдвое меньше, этот вид на всем протяжении вторичного ареала является гомогенным по важнейшим адаптивным признакам: ритму роста и фенологическому ритму развития.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 03-04-48094.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Canne J.M.* A revision of the genus *Galinsoga* / *Rhodora*. 1977. Vol. 79, N 819. P. 319–389.
2. *Warwick S.J., Sweet R.D.* The biology of Canadian weeds, 58. *Galinsoga* // *Canad. J. Plant Sci.* 1983. Vol. 63. P. 695–709.
3. *Schulz D.* Zur Ausbreitung der *Galinsoga* – Arten in Sachsen // *Ber. Arbeitsgemeinschaft. sachs. Bot.* 1987. Bd. 13. S. 65–72.
4. *Klopfer K., Schonfeld S.* Zur Verbreitungsgeschichte der *Galinsoga* – Arten in Mitteleurop // *Wiss. Ztschr. Pad. Hochschule. K. Lubknrecht Potsdam.* 1986. Bd. 30, N 1. S. 81–94.
5. *Trinajstić I.* Novi podaci a rasprostranjenosti adventivne vrste *Galinsoga ciliata* u Jugoslaviji // *Fragm. herbol. Jugosl.* 1983. Sv. 13, N 2. S. 63–66.
6. *Martinez X.* Algunas aportaciones a la flora Gallega // *An. Jardin bot. Madrid.* 1985. Vol. 42, N 1. P. 191–196.
7. *Гусев Ю.Д.* Расселение видов *Galinsoga* в Ленинградской области // *Ботан. журн.* 1966. Т. 51, № 4. С. 577–579.
8. *Протопопова В.В.* Адвентивні рослини лісостепу і степу України. Київ: Наук. думка, 1973. 192 с.
9. *Козловская Н.В.* Некоторые заносные растения Белоруссии // *Ботан. журн.* 1962. Т. 47, № 11. С. 1684–1686.
10. *Кушхов А.Х.* Некоторые новые для флоры КБ АССР и СО АССР растения // *Вопросы ботаники. Нальчик: Кабард.-Балкар. гос. ун-т,* 1980. С. 163–166.
11. *Понерт Й.* Критические замечки о флоре Колхиды // *Новости систематики высш. растений.* 1971. № 8. С. 292–294.
12. *Босек П.З.* Новые материалы по адвентивной флоре Брянской области // *Ботан. журн.* 1983. Т. 68, № 5. С. 672–674.
13. *Майтулина Ю.К.* Новые и редкие адвентивные растения Вологодской области // *Бюл. Гл. ботан. сада.* 1984. Вып. 132. С. 45–46.
14. *Тихомиров В.Н.* Три новых вида для флоры Рязанской области // *Биол. науки.* 1982. № 12. С. 52–53.
15. *Вьюкова Н.А.* Новые материалы к характеристике адвентивной флоры Липецкой области // *Бюл. МОИП. Отд. биол.* 1983. Т. 88, вып. 1. С. 128–133.
16. *Силаева Т.Б.* О новых адвентивных растениях флоры Мордовии // *Проблемы изучения адвентивной флоры СССР.* М.: Наука, 1989. С. 44–45.
17. *Кушхов А.Х.* Новинки адвентивной флоры для КБ АССР и сопредельных территорий // *Там же.* С. 77–78.
18. *Shontz N.N., Shontz J.P.* *Galinsoga ciliata*: Its arrival and spread in the Northeastern United States // *Rhodora.* 1970. Vol. 72. P. 386–392.

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

Поступила в редакцию 22.07.2002 г.

SUMMARY

Vinogradova Yu.K. Intraspecific variability of *Galinsoga ciliata* within the natural and secondary area

The history of secondary area forming has been described. Mass extension of *G. ciliata* through European Russia has begun since the 1970s, and thus not less than thirty generations have been replaced for the spell of naturalization. Populations of *G. ciliata* throughout the secondary area were determined to be homogeneous ones according to the main adaptive features: growth rhythm and phenological development rhythm. It is explained by poor genofond of the initial scanty invasive populations in combination with self-pollination. All the populations are characterized by extremely low intrapopulation variability and rather high interpopulation variability in terms of chaff form, pedicle length, presence or absence of glandular hairs and some other morphological features.

НОВЫЕ И РЕДКИЕ ВИДЫ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ ДЛЯ ФЛОРЫ ХАБАРОВСКОГО КРАЯ

С.Д. Шлотгауэр, М.В. Крюкова

В связи с катастрофическими пожарами 1997–2000 гг. в Хабаровском крае разработана программа по изучению состояния редких и исчезающих видов. Начиная с 2000 г., проводятся исследования и ревизия состояния фитогеофонда. Некоторые сведения о распространении редких таксонов оказались новыми.

Ниже приводим их список, документированный гербарными образцами, хранящимися в ИВЭП ДВО РАН, а дубликаты в Гербарии Главного ботанического сада РАН (МНА).

Adonis amurensis Regel et Radde. Ранневесенний эфемероид, на северо-востоке своего ареала достигающий устья Амура (оз. Кизи, г. Николаевск-на-Амуре) [1]. В районе Полины Осипенко обнаружен самый северный пункт обитания: водораздел рек Сомня – Усалгин, 420 м над ур. моря, южный склон, дубняк с лиственницей и кедровым стлаником, 10.06.2002 г.; там же, юго-восточный склон в истоках ручья Ошибочный, дубовый лес, 380 м над ур. моря, 11.06.2001 г.

Anemonoides raddeana (Regel) Holub. Изредка отмечался в ильмово-ясеневых и других лесных формациях долин крупных рек Приморья, Амурской области и о-ва Сахалин [1]. Во флоре нашего региона обнаружен впервые: район им. Лазо, в 80 км к юго-востоку от пос. Солонцовый, верхнее течение р. Катэн, близ устья р. Ахбио, ясенево-тополевый лес с чозенией, 5.06.2002 г.

Arsenjevia glabrata (Maxim.) Starodub. Характерный обитатель пойменных широколиственных лесов Приморья и Среднего Приамурья. Для нашего региона известны два пункта обитания в окрестностях г. Хабаровска [1, 2]. Нами обнаружен в районе им. Лазо, в пойменном тополевом долинном лесу среднего течения р. Катэн, вблизи устья р. Ахбио, 6.06.2002 г.

Armeria maritima (Mill.) Willd. В сводках приводится один пункт обитания в субокеаническом секторе региона на г. Кондер. Повторные исследования этого участка показали, что этот вид не исчез в связи с горнопромышленными разработками. Аяно-Майский район, гора Кондер, 870 м над ур. моря, склон юго-восточной экспозиции, щебенистые осыпи, 4.08.2001 г.

Astragalus tumnensis N.S. Pavlova et Bassargin. Приурочен к верхнему поясу горной растительности Северного и Центрального Сихотэ-Алиня, где известен в нескольких пунктах [3]. Нанайский район, бассейн р. Гоббили (правый приток р. Анюй), г. Таунга, 1490 м над ур. моря, каменисто-щебенистая тундра, 19.06.2002 г.; там же, разреженные заросли кедрового стланика, среди каменных россыпей, 19.06.2002 г.

Caragana ussuriensis (Regel) Pojark. Ранее указывался для лесных формаций Большехецирского заповедника и бассейна р. Хор [3]. Новый пункт сбора расположен на 80 км севернее. Нанайский район, окрестности пос. Нижняя Манома, привершинная часть берегового утеса р. Манома, 20.06.2002 г.

Cortusa sibirica Andrз. Очень редкий восточносибирский вид растения, известный по сборам И.К. Шишкина с р. Ботчи, позднее был приведен для флоры Охотского побережья (междуречье рек Кухтуй и Охота) [4]. Район им. Лазо, верхнее течение р. Катэн в 80 км юго-восточнее пос. Солонцовый, влажные участки скал у пещеры "Прощальная", 12.07.2002 г.; там же, 13.09.2002 г.

Dactylorhiza aristata (Fisch. ex Lindl.) Соб. Ранее не был указан для материковой части Дальнего Востока, является обычным видом океанических экосистем (Камчатка, Сахалин, Курилы) [5]. Обнаружен в двух новых пунктах: Тугуро-Чумиканский район, о-в Боль. Шантар, осоково-разнотравные луга приморских террас, 29.07.1986 г.; район им. Полины Осипенко, верхнее течение ручья Ошибочный (бассейн р. Сомня, левый приток р. Амгунь), дубовый лес с лиственницей в нижней части склона, 5.06.2001 г.

Daphne koreana Nakai. Основные пункты сбора этого вида зафиксированы в темнохвойных лесах побережья Татарского пролива и Японского моря, в субокеаническом секторе (западный макросклон Сихотэ-Алиня) он отмечается всего в нескольких точках, обитает в темнохвойных и кедрово-широколиственных и производных от них лесах [6].

Район им. Лазо, в 80 км юго-восточнее пос. Солонцовый, бассейн р. Кафэ, вблизи устья р. Сагды-Саланка, кедрово-широколиственный лес, 17.08.2002 г.

Enemion raddeanum Regel. В Приамурье был известен один пункт сбора – среднее течение р. Хор [1]. Обнаружен в этом же районе, на 200 км южнее: среднее течение р. Катэн, вблизи устья р. Ахбио, долинный ильмово-ясеневый лес, 4.06.2002 г.

Galium kamtschaticum Stell. ex Schult. et Schult. Обычный вид океанической зоны Дальнего Востока (Курилы, Камчатка, Сахалин, Шантарские острова), реже приводится для Сихотэ-Алиня, где обитает в темнохвойных и каменноберезовых лесах. Редок в кедрово-широколиственных лесах Приморья и Приамурья [6]. Комсомольский район, среднее течение р. Хосо (бассейн нижнего течения р. Гур), пойменный ильмово-ясеневый лес с кедром, 15.06.2002 г.; район им. Лазо, 80 км юго-восточнее пос. Солонцовый, верхнее течение р. Катэн, кедрово-широколиственный лес, 12.07.2002 г.

Galium odoratum (L.) Scop. Был известен из одного пункта – нижнего течения р. Хор [6]. Район им. Лазо, верхнее течение р. Кафэ, близ устья р. Сагды-Саланка, кедрово-широколиственный лес с *Coniogramma intermedia*, 12.09.2002; Комсомольский район, среднее течение р. Хосо (бассейн нижнего течения р. Гур), ильмово-ясеневый лес, 14.06.2002 г.; там же, истоки р. Чермал, смешанный лес, 18.06.2002 г.; там же, верхнее течение р. Болэ, кедрово-широколиственный лес, 19.06.2002 г.

Gypsophilla pacifica Koni. Для территории Хабаровского края не указывался [5]. Пока обнаружен на скалах с выходами метаморфизованных известняков. Район им. Лазо, среднее течение р. Хор, правый берег, гора Цангали, крупные останцы, 25.09.2000 г.; там же, верхнее течение р. Кафэ, близ впадения р. Сагды-Саланка, карнизы останца у пещеры "Прощальная", 17.09.2002 г.

Leibnitzia anandria (L.) Tucz. Является обычным растением остепненных склонов и дубовых лесов в Приморье и Еврейской автономной области. В нашем регионе известен один сбор из окрестностей г. Хабаровска [7]. Об-

наружен в двух новых пунктах: Бикинский район, окрестности пос. Лесопильное, сухой склон, опушка дубового леса, 25.08.2000 г.; район им. Лазо, устье р. Сагды-Саланка (бассейн верхнего течения р. Кафэ), карнизы останцов, 12.09.2002 г.

Liparis makinoana Schlechter. Очень редкое растение широколиственных лесов, известно из окрестностей пос. Пивань в Комсомольском районе и со среднего течения р. Бикин у пос. Красный Яр [5]. Район им. Лазо, в 80 км к юго-востоку от пос. Солонцовый, верхнее течение р. Кафэ, в устье р. Сагды-Саланка, кедрово-широколиственный лес, 12.09.2002 г.

Carex jaluensis Kom. Характерный представитель широколиственных и смешанных хвойно-широколиственных лесов маньчжурской флористической области, известный ранее из Южного Приморья [8, 9]. Нами обнаружен: Комсомольский район, бассейн нижнего течения р. Гур, истоки правого притока р. Чермал, расстроенный выборочными рубками кедрово-широколиственный лес разнотравно-лиановый, 12.07.2002 г. Этот пункт сбора является изолированным более чем на 800 км от основного ареала.

C. macrocephala Willd. ex Spreng. Юго-западнопацифический вид, известный с устья Амура и Шантарских островов [8, 9]. Аяно-Майский район, бухта Лантарь в 60 км юго-западнее пос. Аян, песчаные пляжи, 10.08.1993 г.; бухта Алдома в 50 км северо-восточнее пос. Аян, песчано-галечниковые косы р. Алдомы, 19.08.1993 г. Указанные пункты являются самыми северными на Охотском побережье.

Phlomidoides alpina (Pall.) Adyl. Очень редкий вид растения, встречающийся на каменистых склонах и опушках у границы лесного пояса. На Дальнем Востоке был известен из трех пунктов (южные отроги Тайканского хребта, Мяо Чана и на побережье Татарского пролива в устье р. Коппи) [2]. Нами обнаружен в Совгаванском районе, в северной части Ботчинского заповедника в несвойственной для него экологической нише: истоки ручья Сухого, осоково-разнотравный луг, в массе, 27.07.1999 г.; там же, щебнистые осыпи урочища “Каменистый отрог”, 5.08.1999 г.; там же, среднее течение р. Мульпа, борт долины, 2.08.2000 г.; там же, истоки ручья Теплового, опушка пихтово-елового леса, на каменных развалах, 8.08.2000 г.

Plagiorhegma dubia Maxim. Довольно часто встречается на южных, хорошо прогреваемых склонах бассейна нижнего течения р. Уссури. Между тем пункты сборов с территории Приамурья недостаточны – 3 точки [4]. Комсомольский район, среднее течение р. Хосо, расщелины и карнизы берегового утеса, 14.06.2002 г.; район им. Лазо, окрестности пос. Кутузовка, памятник природы “Сихотэ-Алинь”, дубовый лес, 5.09.2000 г.; там же, гора Цангали, смешанный лес в верхней части склона, 5.09.2000 г.; там же, верхнее течение р. Катэн вблизи устья р. Ахбио, склоны берегового утеса, хвойно-широколиственный лес, 5.06.2002 г.

Potentilla centigrana (Maxim.). В Нижнем Приамурье был известен один пункт обитания – с. Бойцово Бикинского района [5]. Обнаружен севернее, в районе им. Лазо: пойма среднего течения р. Долми (бассейн р. Хор), сырой ивовый лес на низкой пойме, 12.07.2000 г.; там же, нижнее течение р. Ко (бассейн р. Кафэ), тополево-ольховый лес, 17.06.2002 г.

Pterigocalyx volubilis Maxim. Указывался для окрестностей г. Хабаровска, где отмечался на лугах и в зарослях кустарников вдоль поймы Амура, а также на Хехцире в составе кедрово-широколиственных лесов [2]. Район

им. Лазо, бассейн верхнего течения р. Кафэ, в приустьевой части р. Сагды-Саланка, кедрово-широколиственный лес на пологом склоне, 17.08.2002 г. Находка в бассейне р. Кафэ устраняет имеющийся разрыв в сборах этого вида растения между приморской и приамурской популяциями.

Pterocypsella triangulata (Maxim.) Shih. В Хабаровском крае известна одна точка произрастания – пос. Лермонтовка Бикинского района [7]. Район им. Лазо, бассейн верхнего течения р. Кафэ, в приустьевой части р. Сагды-Саланка, широколиственные леса в затененных распадках останцов у пещеры “Прощальная”, 12.06.2002 г.; там же, среднее течение р. Хор, подножье г. Цангали, в нарушенном рубками смешанном лесу, 23.09.2002 г.

P. raddeana (Maxim.) Shih. Вяземский район, окрестности с. Шереметьево, сухие береговые обрывы Уссури, в разреженных дубняках, изредка, 12.08.1999 г. Новая точка сбора смыкает южную часть ареала с северной у Хабаровска [7].

Rhamnus ussuriensis ja Vassil. Была известна в Хабаровском крае из шести пунктов, включая и классическое местообитание в нижнем течении р. Уссури [3]. Район им. Лазо в 1 км к юго-востоку от пос. Солонцовый, верхнее течение р. Кафэ, в расщелинах останцов, 12.09.2002 г.

Rubia chinensis Regel et Maack. Хорошо представлен во флористических сборах с территории Южного Приморья и Еврейской автономной области, один пункт местообитания приводится для окрестностей г. Хабаровска [6]. Район им. Лазо, верхнее течение р. Кафэ в 80 км юго-восточнее пос. Солонцовый, смешанный лес на склоне останца, 13.09.2002 г.

Selaginella tamariscina (Belauv.) Spring. В бассейне р. Хор был известен со среднего течения (г. Цангали). Район им. Лазо, верхнее течение р. Кафэ, останцы в устье р. Сагды-Саланка, в массе, на карнизах и в расщелинах, 12.07.2002 г.; там же, 13.09.2002 г.

Schizonepeta multifida (L.) Briq. В связи с недостаточно полным изучением скальной растительности региона в сводке “Сосудистые растения” [2] приведены два пункта обитания этого вида растения (верхнее течение р. Горин и устье р. Бикина). Нанайский район, нижнее течение р. Манома, утес у пос. Нижняя Манома, 20.06.2002 г.

Smilacina hurta Maxim. На северном пределе своего ареала встречается в пойменных кедрово-широколиственных и широколиственных лесах. Обнаружена на 120 км севернее своего классического местообитания – оз. Гасси [10]. Комсомольский район, среднее течение р. Хосо (бассейн нижнего течения р. Гур), пойменный ильмово-ясеновый лес, 14.06.2002 г.; район им. Лазо, верхнее течение р. Кафэ близ устья р. Сагды-Саланка, кедрово-широколиственный лес, 12.09.2002 г.

Tilia mandshurica Rupr. Изредка входит в состав хвойно-широколиственных долинных лесов Приамурья, известны сборы с р. Хор и пос. Малышево [4]. Комсомольский район, среднее течение р. Хосо, долинный кедрово-широколиственный лес, 12.06.2002 г. Самая северная точка обитания вида растения, удаленная на 200 км от указанных в литературе.

Trillium camschatcense Ker-Gawl. Камчатско-японский субокеанический вид, распространенный на побережье Японского и Охотского морей, по Амуру проникает вглубь территории до устья рек Горин и Анюй [10]. Обнаружены новые точки: Комсомольский район, истоки р. Чермал, пологий склон северо-восточной экспозиции, широколиственный лес разнотравно-

папоротниковый, 19.06.2002 г.; среднее течение р. Хосо, пойменный разно-
травный ильмово-ясеневоый лес, 15.06.2002 г.

Vincetoxicum inamoenum Maxim. Этот вид представлен в сборах с террито-
рии Приамурья (скалы р. Тумнин, Гура и Хехцира) [6]. Крупная популяция
обнаружена в районе им. Лазо, в верхнем течении р. Кафэ у устья р. Сагды-
Саланка, в смешанном лесу средней и нижней части склонов береговых ос-
танцов, 12.07.2002 г.; там же, 13.09.2002 г.

ЛИТЕРАТУРА

1. Старобудцев В.Н. Ветреницы: Систематика и эволюция. Л.: Наука, 1990. 200 с.
2. Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб.: Наука, 1995. Т. 7. 392 с.
3. Сосудистые растения советского Дальнего Востока СПб.: Наука, 1989. Т. 4. 126 с.
4. Сосудистые растения советского Дальнего Востока СПб.: Наука, 1987. Т. 2. 442 с.
5. Сосудистые растения советского Дальнего Востока СПб.: Наука, 1996. Т. 8. 381 с.
6. Сосудистые растения советского Дальнего Востока СПб.: Наука, 1991. Т. 5. 387 с.
7. Сосудистые растения советского Дальнего Востока СПб.: Наука, 1992. Т. 6. 427 с.
8. Егоров Т.В. Осоки (*Carex*) России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: СПб. гос. хим.-фармацевт. акад.; Сант-Луис: Миссурийский ботан. сад, 1999. 772 с.
9. Кожевников А.Е. Сытевые (семейство *Syraceae* Juss.) Дальнего Востока России. Влади-
восток: Дальнаука, 2001. 275 с.
10. Сосудистые растения советского Дальнего Востока СПб.: Наука, 1988. Т. 3. 418 с.

Институт водных и экологических проблем ДВО РАН,
Хабаровск

Поступила в редакцию 21.11.2002

SUMMARY

*Shlotgauer S.D., Kryukova M.V. New and rare vascular plant species in the
flora of Khabarovsk Krai*

The list includes 32 vascular plant species. The investigation was carried out within the framework of Khabarovsk Krai Government's program on study of plant species, inscribed in the regional "Red Book". The program has been undertaken because of disastrous forest fires, occurred in 1997–2001.

УДК 581.55:582.734(471.314)

СТРУКТУРА ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ПЕЧЕНОЧНИЦЫ БЛАГОРОДНОЙ (*HEPATICIA NOBILIS*) ВО ВЛАДИМИРСКОЙ ОБЛАСТИ

Р.З. Саодатова

Исследование возрастной и пространственной структуры *Hepatica nobilis* Mill., как и других редких и исчезающих видов растений, необходимо для выяснения условий возможностей ее популяций в естественных условиях. В пределах двух ценопопуляций (ЦП1 и ЦП2) печеночницы благородной детально рассматривается их структура: возрастной состав и размещение особей по площади фитоценоза; дается характеристика выделенных возрастных групп.

Работу проводили в 2001–2002 гг. в лесопарковой части зеленой зоны г. Киржача Владимирской области, где данный вид включен в областной список редких и особо охраняемых растений.

Печеночница благородная – многолетнее травянистое растение с коротким корневищем, которое, по данным Р.П. Барыкиной и Т.А. Гулянян [1], нарастает моноподиально и характеризуется М.Г. Вахрамеевой, Л.В. Денисовой и С.В. Никитиной [2] по способу формирования как эпигеогенное. Надземные побеги развиваются по розеточному типу. И.Г. Серебряков [3] относит печеночницу благородную к двусосным растениям: ось I порядка – вегетативная, на которой ежегодно сменяются низовые (чешуевидные) и срединные (зеленые) листья; ось II порядка – генеративная, где формируются вначале верховые листья (прицветники), затем части цветка.

Hepatica nobilis приурочена к влажно- и сухолесолуговым местообитаниям, в зависимости от освещенности растет как в светлых, так и тенистых лесах, по отношению к кислотности почв занимает промежуточное положение между почвами со слабокислой и нейтральной реакциями, предпочитает почвы, бедные азотом [4].

Печеночница – лесное раннецветущее растение из семейства *Ranunculaceae*. Гемикриптофит. Во Владимирской области растет преимущественно в хвойных лесах.

Печеночница благородная – вид с европейским ареалом, некоторые исследователи [5, 6] относят его к группе евроазиатских видов и считают (цит. по [22]), что его ареал носит ярко выраженный дизъюнктивный характер, занимая территории в Европе и Восточной Азии. По Фишеру (цит. по [1]), на Корейском п-ове типичную форму сменяет разновидность *var. asiatica* (Nakai) Naga, в Японии – разновидность *var. japonica* Nakai. С.К. Черепанов [7] относит *H. nobilis var. asiatica* к виду *H. asiatica* Nakai, который обитает в России на Дальнем Востоке.

Во Владимирской области печеночница встречается в Александровском, Киржачском [8, 9], Петушинском [8, 10], Собинском, Кольчугинском и Юрьев-Польском районах [8]. По мнению А.Ф. Флерова [9], во Владимирской области находится восточная граница европейского распространения *Hepatica nobilis*. Хотя А.И. Юрьев [10] эту границу проводит в Московской области.

ЦП1 входит в состав сосново-елового чернично-кисличного сообщества (26-й квартал Киржачского лесничества). Древесный ярус образован: *Picea abies* (L.) Karst. высотой 26 м и диаметром 35 см и *Pinus sylvestris* L. высотой 26 м и диаметром 40 см, сомкнутость древостоя 0,6. В подросте ель. Разреженный подлесок состоит из *Sorbus aucuparia* L. Общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса 60%. *Vaccinium myrtillus* L. и *Oxalis acetosella* L. – виды, содоминирующие в травостое. С высоким обилием встречаются *Luzula pilosa* (L.) Willd., *Trientalis europaea* L., *Melampyrum pratense* L., *Maiantemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt, *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth. Единичные виды: *Convallaria majalis* L., *Veronica officinalis* L., *Fragaria vesca* L., *Dryopteris carthusiana* (Vill.) H.P. Fuchs, *Potentilla erecta* (L.) Raeusch., *Vaccinium vitis-idaea* L., *Linnaea borealis* L., *Galium mollugo* L., *Agrostis tenuis* Sibth., *Hieracium pilosella* L., *Hypopitys monotropa* Crantz. Обилие *Hepatica nobilis* – sol-sp (cumulatus). Проективное покрытие напочвенных мхов составляет 70%.

Другая ЦП2 является частью елово-соснового зеленомошно-кисличного сообщества (24-й квартал Киржачского лесничества). Сомкнутость древостоя 0,7; высота сосны и ели 20 м, диаметр 25–30 см. В подросте ель и береза. Редкий подлесок состоит из *Sorbus aucuparia*, *Rubus idaeus* L., *Sambucus racemosa* L., *Juniperus communis* L., *Frangula alnus* Mill. Общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса 70%. Доминируют в травостое *Oxalis acetosella* и *Hepatica nobilis*. Менее обильны – *Ajuga reptans* L., *Linnaea borealis*, *Calamagrostis arundinacea*, *Maiantum bifolium*. Единичные виды: *Fragaria vesca*, *Potentilla erecta*, *Agrostis tenuis*, *Solidago virgaurea* L., *Melampyrum pratense*, *Rubus saxatilis* L., *Vaccinium myrtillus*, *Trientalis europaea*, *Dryopteris carthusiana*. Проективное покрытие напочвенных мхов составляет 80%.

Согласно “Программе и методике наблюдений за ценопопуляциями видов растений Красной книги СССР” [11], исследование возрастного развития растений, относящихся к категории редких и исчезающих видов, оказывается весьма сложным в связи с тем, что такие исследования требуют полного выкапывания растений, что в нашем случае недопустимо. Поэтому мы попытались определить возрастные состояния особей печеночницы благородной по морфологическим признакам надземных органов. Число низовых и срединных листьев, размеры срединных листьев (длина черешка, ширина и длина листовой пластинки), число генеративных побегов и их длина легли в основу морфометрического анализа.

Для описания возрастной и пространственной структуры ценопопуляций были заложены учетные площадки размером 3 м², которые разбили на 12 площадок по 0,25 м² для более точного учета особей. В период цветения (вторая декада апреля) отмечали генеративные особи, позже – особи прегенеративного и постгенеративного периодов. Особи постгенеративного периода в ЦП1 не обнаружены. Каждую особь пронумеровали, а ее местоположение картировали. В ходе изучения семенного самоподдержания ЦП1 и ЦП2 проводили:

- 1) фиксацию плодов печеночницы благородной к моменту их созревания с помощью капроновых колпачков;
- 2) сбор плодов;
- 3) калибровку семян (исключали семена размером менее 3 мм);
- 4) подсчет генеративных побегов с недоразвитыми плодами, зрелых (семена размером более 3 мм) и мелких семян, определение фактической семенной продуктивности (ФСП) в расчете на побег;
- 5) посев семян на площадках питомника;
- 6) учет всхожести и выживаемости всходов.

Следует отметить, что данные по пп. 5 и 6 в настоящей работе не обсуждаются, так как опыты не завершены.

Для ЦП1 характерен левосторонний спектр с преобладанием виргинильных особей (табл. 1). Ценопопуляция неполночленная, поскольку в ее составе отсутствуют старые генеративные и особи постгенеративного периода. Н.В. Трулевич [12] отмечает, что отсутствие в составе ценопопуляции особей указанных выше групп является показателем ее реакции на действие неблагоприятных факторов. Индекс возвратности ($\Delta = 0,23$) соответствует, по Уранову [13], молодым нормальным популяциям. Полночленная ЦП2 имеет правосторонний спектр с максимумом на средневозрастных генератив-

Таблица 1
 Возрастные спектры ценопопуляции *Hepatica nobilis*

Номер ЦП	Показание	Возрастная группа, %						
		<i>J</i>	<i>Im</i>	<i>V</i>	<i>G1</i>	<i>G2</i>	<i>G3</i>	<i>SS</i>
1	Абсолютные, шт.	7	15	18	13	6	—	—
	Относительные, шт.	11,9	25,4	30,5	22,0	10,2	—	—
2	Абсолютные, шт.	4	17	46	69	85	80	30
	Относительные, шт.	1,2	5,1	13,9	20,8	25,7	24,2	9,1

Таблица 2
 Основные признаки возрастных групп ценопопуляций *Hepatica nobilis*

Признак возрастных групп	Возрастная группа					
	ЦП1	ЦП2	ЦП1	ЦП2	ЦП1	ЦП2
	<i>J</i>		<i>Im</i>		<i>V</i>	
Число генеративных побегов, шт.	1		1–2		1–3	
Число срединных листьев в розетке, шт.	1		1–2		1–3	
Средняя длина черешка, см	3,9	4,2	5,3	6,4	8,0	9,5
Средняя длина листовой пластинки, см	0,9	1,0	1,6	2,0	2,7	2,8
Средняя ширина листовой пластинки	1,5	1,9	3,0	3,6	4,8	5,2

Признак возрастных групп	Возрастная группа					
	ЦП1	ЦП2	ЦП1	ЦП2	ЦП1	ЦП2
	<i>G1</i>		<i>G2</i>		<i>G3</i>	<i>SS</i>
Число генеративных побегов, шт.	1–2		2–3		4 и >	1–3
Число срединных листьев в розетке, шт.	2–3(4)		4–5(6)		6 и >	1 и >
Средняя длина черешка, см	11,1	10,6	11,1	12,6	13,1	5,9
Средняя длина листовой пластинки, см	3,7	3,1	3,7	3,8	3,9	1,8
Средняя ширина листовой пластинки	6,7	5,7	6,8	7,0	7,2	3,4

ных растениях. Индекс возвратности ($\Delta = 0,55$) характеризует ее как зрелую нормальную популяцию.

В популяции печеночницы выделены следующие возрастные состояния.

Ювенильные растения развиваются на 2-й год жизни. К этому времени отмирают семядоли. По наблюдениям Р.П. Барыкиной и Т.А. Гулания [1], у единичных ювенилов, встреченных в природе, семядоли сохраняются. Ювенильные растения образуют розеточный побег с одним срединным листом ювенильного типа, которому предшествуют 2 низовых листа. Лист ювенильного типа имеет трехлопастную пластинку в очертании почковидной формы. Количественные признаки возрастных групп отражены в табл. 2. Длительность возрастного состояния – 1 год.

Имматурные растения развиваются на 3-й год жизни. Розеточный побег имеет 1 лист ювенильного типа и 1 лист “переходного” типа. Обοим предше-

ствуют 2–3 низовых листа. Если листья ювенильного типа в этом состоянии отмирают, то розетку формирует лист “переходного” типа.

Срединные листья растений всех выделенных возрастных состояний имеют одинаковую форму, указанную выше, а их количество и размеры с возрастом (от *J* до *G3*) увеличиваются. Длительность имматурного состояния – 1 год.

Виргинильные растения развиваются к 4-му году жизни. Розеточный побег образован 2–6 низовыми и 1–3 срединными листьями, среди последних возможно наличие листа “переходного” типа. Средняя продолжительность виргинильного состояния – 1 год.

Переход в **генеративный период** у печеночницы наступает на 5–7-й год. Срок зацветания зависит от условий местообитания [2].

При разделении генеративных особей на возрастные группы руководствовались признаками, предложенными А.И. Юрьевым [10]:

молодые генеративные – 2–3(4) листа, 1–2 генеративных побега;

средневозрастные генеративные – 4–5(6) листьев, 2–3 генеративных побега;

старые генеративные – 6–7 листьев и, возможно, более при вильчатом ветвлении корневища, 4 генеративных побега и более.

Число низовых листьев у генеративных особей составляет 4–7.

Смена моноподиального на симподиальное нарастание начинает происходить у старых генеративных особей и продолжается в постгенеративном периоде. В результате, отдельные старые генеративные и субсенильные особи характеризуются вильчатым ветвлением корневищ, что приводит к увеличению листьев у особей, состоящих из нескольких розеточных побегов. Размеры субсенильных листьев значительно уменьшаются. Субсенильные особи могут цвести, но число генеративных побегов не превышает трех.

Биометрические показания возрастных групп ЦП2 выше, за исключением молодых генеративных растений. Особи молодой генеративной группы ЦП1, видимо, находятся в более благоприятных условиях произрастания.

Изучение пространственной структуры ценопопуляций заключается в выделении скопления особей. Скопления могут быть мелкими – I порядка, средними – II порядка, крупными – III порядка. Выделение и исследование скоплений разных порядков проводили с помощью площадок разных размеров: I порядок – 300 площадок по 0,01 м² каждая; II порядок – 48 площадок по 0,0625 м²; III порядок – 12 площадок по 0,25 м².

Каждое скопление включает определенное число особей: скопления I порядка – 3 и более, II порядка – 7 и более и III порядка – 11 и более.

Площадки с меньшей численностью особей относятся к промежуткам между скоплениями разных порядков: промежутки I порядка – < 3 особей, II порядка – < 7, III порядка – < 11 особей.

В результате выявлено, что особи ЦП1 распределены по площади фитоценоза в виде скоплений трех порядков, а особи ЦП2 – двух.

Для количественной характеристики скоплений печеночницы благородной использовали параметры (табл. 3), предложенные Л.Б. Заугольной [14]. Плотность скоплений (S_c) – число особей на единицу площади (в данном случае – 0,01 м²) в пределах скоплений; плотность особей в промежутках между скоплениями (S_{Π}) определяется аналогично; дискретность скоплений выражается следующей формулой: $D_c = \frac{S_c - S_{\Pi}}{S_c}$. Показатель меняет-

Таблица 3
Количественная характеристика скоплений
в ценопопуляциях *Hepatica nobilis*

Номер ЦП	Порядок скоплений	Признак		
		Sc	Sp	Dc
1	I	3,00	1,13	0,62
	II	1,12	0,29	0,74
	III	0,50	0,32	0,36
2	I	3,42	1,32	0,61
	II	1,48	0,62	0,58

Таблица 4
Размеры площадей различных категорий
для ценопопуляций *Hepatica nobilis*

Категория площадей	Порядок скоплений				
	ЦП1	ЦП2	ЦП1	ЦП2	ЦП1
	I		II		III
Площадь, занятая скоплениями, %/м ²	1,67	14,3	6,25	56,25	25,0
	0,05	0,43	0,1875	1,6875	0,75
Пустая площадь, %/м ²	85,33	39,3	50,0	—	16,67
	2,56	1,18	1,5	—	0,5
Площадь, занятая промежутками, %/м ²	13,0	46,3	43,75	43,75	58,33
	0,39	1,39	1,3125	1,3125	1,75

от 0 до 1; максимальной величины он достигает в том случае, когда плотность особей в промежутках между скоплениями равна 0.

Протяженность скоплений не определяли ввиду того, что выделение скоплений проводили не на трансектах, а на ученых площадках размером 3 м². Учитывали размеры площадей разных категорий (табл. 4):

площадь, занятая скоплениями, выражается как $S \times N_c$, где S — площадь выявления скоплений разных порядков, т.е. 0,01 м², 0,0625 м², 0,25 м², N_c — число площадок со скоплениями;

пустая площадь — $S \times N_0$, где N_0 — число площадок, на которых особи данного вида отсутствуют;

площадь, занятая промежутками — $S \times N_p$, где N_p — число площадок с промежутками между скоплениями.

В ЦП1 иматурные особи преобладают по сравнению с другими возрастными группами в скоплениях разных порядков (табл. 5). Доля ювенильных и иматурных особей максимальна в скоплениях I порядка. В скоплениях II и III порядков процент этих групп постепенно снижается. Процент виргинильных, молодых и средневозрастных генеративных особей постепенно увеличивается от I к III порядку скоплений. Виргинильные особи с наибольшим относительным участием встречаются в промежутках между скоплениями разных порядков (табл. 6), хотя в самих скоплениях II и III порядков они уступают только иматурным растениям.

Таблица 5

Возрастные спектры *Heratica nobilis* в скоплениях разных порядков

Номер ЦП	Порядок скоплений	Возрастная группа, %							
		<i>J</i>	<i>Im</i>	<i>V</i>	<i>G1</i>	<i>G2</i>	<i>G3</i>	<i>SS</i>	
1	I	20,0	53,3	13,3	6,7	6,7	–	–	
	II	14,3	37,1	24,3	14,3	10,0	–	–	
	III	11,2	37,1	25,9	14,6	11,2	–	–	
2	I	0,7	6,1	19,7	23,8	21,8	18,4	9,5	
	II	0,4	4,4	13,2	22,8	25,2	23,6	10,4	

Таблица 6

Возрастные спектры *Heratica nobilis*
в промежутках между скоплениями разных порядков

Номер ЦП	Порядок скоплений	Возрастная группа, %							
		<i>J</i>	<i>Im</i>	<i>V</i>	<i>G1</i>	<i>G2</i>	<i>G3</i>	<i>SS</i>	
1	I	9,1	15,9	36,4	27,3	11,3	–	–	
	II	10,5	18,4	34,2	26,4	10,5	–	–	
	III	12,5	8,3	37,5	33,4	8,3	–	–	
2	I	1,6	4,4	9,2	18,5	28,8	28,8	8,7	
	II	3,7	7,4	16,1	14,8	27,2	25,9	4,9	

Таблица 7

Количественная оценка семенного самоподдержания
ценопопуляций *Heratica nobilis*

Показатель	2001 г.		2002 г.	
	ЦП1	ЦП2	ЦП1	ЦП2
Средняя величина ФСП, шт./г.п.	10	6	13	11
Доля генеративных побегов (г.п.) с недоразвитыми плодами, %	16	39	3	18

Наиболее высокие показатели дискретности скоплений I и II порядков. Почти в 2 раза этот показатель меньше в скоплениях III порядка.

В скоплениях I порядка ЦП2 преобладают молодые генеративные растения, а в скоплениях II порядка – средневозрастные генеративные. В промежутках между скоплениями I порядка резко уменьшается доля виргинильных особей и увеличивается доля старых генеративных особей. Последние вместе со средневозрастными особями значительно превышают остальные возрастные группы. Процент молодых генеративных особей уменьшается в промежутках между скоплениями II порядка ЦП2, где максимальных значений достигают средневозрастные генеративные особи.

Скопления обоих порядков ЦП2 довольно плотные. Плотность скоплений ЦП2 выше, чем в скоплениях ЦП1.

Площадь, занятая скоплениями I и II порядков, в ЦП2 превышает в 2,25 раза площадь, занятую скоплениями I–III порядков, в ЦП1. Соответст-

венно площадь, занятая промежутками, в ЦП2 меньше, чем в ЦП1, а именно в 0,75.

По высокой плотности скоплений, наибольшей площади, занятой скоплениями разных порядков, преобладанию взрослых особей можно судить о благополучном состоянии ЦП2. В пределах елово-соснового зеленомошно-кисличного фитоценоза располагается муравейник, от которого отходит сеть муравьиных троп. Следует не забывать, что плоды печеночницы разносятся именно муравьями, которые поедают придаток плода. Может быть, именно они являются главным фактором в формировании горизонтальной структуры ценопопуляций печеночницы.

По данным Г.П. Рысиной [5], семенная продуктивность у печеночницы благородной в Подмосковных лесах составляет 20–64 семян на побег. Величины ФСП, определенные нами, не совпадают с указанной выше (табл. 7). Возможно, разница связана с тем, что в нашем случае при определении фактической семенной продуктивности исключались мелкие семена. Если их учесть, то семенная продуктивность в среднем у обеих ценопопуляций составит 19,5 семян на побег. Кроме того, ЦП1 и ЦП2 находятся на границе ареала (в крайних условиях существования), что также отражается на семенной продуктивности растений.

Величина ФСП выше и доля генеративных особей с недоразвитыми плодами ниже в ЦП1. Наличие старых генеративных особей в ЦП2, видимо, объясняет более низкое семенное самоподдержание ценопопуляции, но это необходимо доказать с помощью опытов по определению ФСП для каждой генеративной группы.

В результате оценки возрастного состава ценопопуляций, пространственного размещения их особей предлагаем провести следующее мероприятие по охране печеночницы благородной – восстановление видového состава в ЦП1 путем посадки молодых особей, выращенных в условиях культуры из семян, собранных в ЦП2.

ВЫВОДЫ

В ходе изучения возрастной структуры ценопопуляций *Hepatica nobilis* во Владимирской области описано 7 онтогенетических состояний.

Среди нормальных ценопопуляций были обнаружены неполночленная молодая ЦП1 и полночленная зрелая ЦП2.

Особи обеих ценопопуляций в пределах фитоценозов в виде скоплений разных порядков: в ЦП1 выделены скопления трех порядков; в ЦП2 – скопления двух порядков.

Для количественной оценки скоплений использовали показатели не только плотности скоплений и их дискретности, но и размеров площадей, занятых скоплениями разных порядков. Аналогично оценивали и промежутки между скоплениями.

Отмеченные различия в пространственной организации ценопопуляций связаны с разным возрастом самих ценопопуляций. Предполагаем, что главный фактор – муравьи, определяющие структуру ценопопуляции, в ЦП2 представлены многочисленно, а в ЦП1 – единично.

Положение ЦП1 и ЦП2 на границе ареала, видимо, объясняет низкую семенную продуктивность по сравнению с подмосковными популяциями печеночницы благородной.

1. Барыкина Р.П., Гулянян Т.А. Морфолого-анатомическое исследование *Hepatica nobilis* Mill. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79. С. 94–109.
2. Вахрамеева М.Г., Денисова Л.В., Никитина С.В. Печеночница благородная // Биологическая флора Московской области. М.: Изд-во МГУ, 1978. Вып. 4. С. 71–78.
3. Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Сов. наука, 1952. 392 с.
4. Цыганов Д.Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука, 1983. 200 с.
5. Рысина Г.П. Ранние этапы онтогенеза лесных травянистых растений Подмосквья. М.: Наука, 1973. 216 с.
6. Клеопов Ю.Д. Анализ флоры широколиственных лесов европейской части СССР: Киев: Наук. думка, 1990. 352 с.
7. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб.: Мир и семья-95, 1995. 990 с.
8. Охраняемые растения Владимирской области. Владимир: ООО "Фолиант", 2002. Вып. 1.
9. Флеров А.Ф. Флора Владимирской губернии. М., 1902. 338 с. (Тр. о-ва естествоиспытателей при имп. Юрьев. ун-те).
10. Юрьев А.И. Полиморфизм печеночницы благородной в Подмосквье // Бюл. Гл. ботан. сада. 1994. Вып. 169. С. 91–95.
11. Программа и методика наблюдений за ценопопуляциями видов растений Красной книги СССР. М., 1986. 34 с.
12. Трулевич Н.В. Эколого-фитоценологические основы интродукции растений. М.: Наука, 1991. 216 с.
13. Ценопопуляции растений: (Развитие и взаимоотношения). М.: Наука, 1977. 134 с.
14. Заугольнова Л.Б. Неоднородность строения ценопопуляций во времени и пространстве (на примере *Alyssum lenense* Adam.) // Ботан. журн. 1976. Т. 64, № 2. С. 187–196.

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

Поступила в редакцию 15.09.2002

SUMMARY

Saadatova R.Z. Hepatica nobilis Mill. coenopopulation structure in Vladimir Province

The aim of the study on age and spatial coenopopulation structure of liverleaf, protected plant species of Vladimir Province flora, was to find out the ways for restoration of natural population. The individual plants within the coenopopulation were revealed to form aggregations of different orders. The aggregations and spacings were investigated in terms of age spectrum, density and occupied territory. Ants proved to be the factor, determining spatial structure of coenopopulations. Liverleaf populations, located at the margins of natural area, have been characterized by low seed production.

САБЕЛЬНИК БОЛОТНЫЙ (*COMARUM PALUSTRE*) В КАРЕЛИИ

А.С. Лантратова, Л.Г. Ганюшкина

Во флоре Карелии отмечено более 180 видов лекарственных растений. На болотах и заболоченных землях, занимающих около 30% территории республики, произрастает 17 видов лекарственных растений. К этой группе относится и сабельник болотный (*Comarum palustre* L.). – представитель семейства розоцветных [1, 2]. Это многолетнее травянистое растение широко распространено по всей Карелии. Надземный стебель приподнимающийся, у основания укореняющийся. Деревянистые корневища длинные, ползучие. Листья непарноперистые с 5–7 листочками, верхние тройчатые, листочки продолговатые, на верхушке острые, по краю пильчатые. Соцветия щитковидные по 2–5 цветка, располагаются на верхушке стебля, все части цветка темно-красные. Плод многоорешек.

Сабельник болотный как лекарственное растение высоко ценится в народной медицине – его применяют при лечении ревматизма, полиартрита, простудных, желудочных заболеваний, в качестве жаропонижающего, болеутоляющего и кровоостанавливающего средства.

Изучение его проводили на территории Южной Карелии путем рекогносцировочных, стационарных и лабораторных исследований.

Рекогносцировочными методами было установлено, что сабельник болотный имеет естественный ареал по всей территории республики. Наиболее продуктивные особи встречаются на юге Карелии. По мере продвижения к северу численность особей в ценозах резко сокращается и продуктивность снижается в 1,5–2 раза. Наиболее часто сабельник болотный встречается на увлажненных лугах в разнотравных, осоково-вейниковых, злаково-осоковых сообществах, приуроченных к болотным массивам различных типов, а также заболоченных редкостных лесах. Встречается он в виде отдельных популяций общей численностью не более 8–16 особей.

Стационарными исследованиями, проведенными в условиях неосушенных и осушенных болот установлено, что развитие начинается в первых числах мая при сумме эффективных температур 81,2–90° за счет развития аксиллярных почек густо окрашенных антоцианом, из которых постепенно формируются листья. Первые настоящие нормально развитые зеленые листья появляются во 2–3 декадах мая. До появления первых бутонов на репродуктивных побегах развивается 5–6 листьев. Их развитие продолжается до 10–15 июля. Уже в конце третьей декады июля старые нижние листья желтеют, краснеют, буреют. Массовое осеннее расцветивание листьев наступает в первой декаде сентября. Подсыхание листьев происходит во второй декаде сентября, полное отмирание – в конце сентября. Начало бутонизации наблюдается во второй декаде июля при сумме эффективных температур $248,4 \pm 16^\circ$, начало и массовое цветение – в первой декаде июля при сумме эффективных температур $375 \pm 17^\circ$.

В отличие от большинства видов растений болот, у сабельника в почках возобновления в год, предшествующий цветению, формируется лишь вегетативная часть побега будущего года. Соцветия образуются в начале вегетации, непосредственно перед зацветанием. Поэтому по срокам зацветания сабельник является довольно поздно цветущим растением. Массовое цветение и в теплую и даже жаркую погоду обычно продолжается до 7 дней. Семена созревают при сумме эффективных температур $750 \pm 12^\circ$ в конце и начинают осыпаться в августе при сумме эффективных температур $871,2 \pm 16^\circ$. Полное осыпание семян происходит не каждый год. Обычно часть семян остается на растениях до поздней осени, а иногда и до весны следующего года. Осенью у сабельника на надземных побегах отмирают только листья, стебель с почками возобновления перезимовывает под снегом или несколько возвышаясь над его поверхностью. Весной следующего года рост побега продолжается за счет терминальных или аксилярных почек, а побеги прошлого года постепенно полагают и в листовых узлах образуются адвентивные почки, дающие придаточные корни. Так каждый год надземный побег постепенно становится прямым продолжением надземной части растения – корневища.

Прохождение отдельных фенологических фаз, их продолжительность определяются характером не только погодных условий года, но степенью обводненности болотных массивов. Наблюдениями установлено, что наиболее продолжительные фазы и более раннее их наступление происходило на открытых болотных массивах, более поздние – в облесенной части болот. Кроме того, исследованиями установлено, что продолжительность прохождения такой фазы, как цветение, в облесенной части болота происходит в более короткое время, чем в необлесенной. Продолжительность вегетационного периода на открытых болотах заканчивалась раньше на 15–20 дней, чем в облесенной части.

Исследования показали, что процесс адаптации сабельника к условиям местообитания во многом определяется характером внутренней структурной организации его органов. Во всех его органах обнаружена хорошо развитая система воздухоносных полостей. Особенно крупные воздухоносные полости располагаются в корневищах, где они составляют около 50% общей площади их поперечного сечения.

Листовая поверхность сабельника в отличие от многих болотных растений снаружи покрыта волосками, имеющими розоватый оттенок в связи с высокой концентрацией антоцианов и алкалоидов.

На поперечном разрезе осевой части побега в зоне междоузлий видно, что до 25–30% его площади составляют воздухоносные полости. Побеги характеризуются типичной радиальной симметрией, в их наружной части до конца листопада имеются слои тонкостенных паренхимных клеток, заполненных хлоропластами, что обеспечивает зеленую их окраску почти до конца вегетации и возможность активного фотосинтеза.

Корневища, аналогично побегам, характеризуются также радиальной структурой, но в отличие от них центральная часть (30–50%) состоит из воздухоносных полостей, что обеспечивает дополнительный запас кислорода, необходимого для нормального течения дыхательного процесса подземной части растений.

Определение продуктивности сабельника показало, что наиболее интенсивно накопление фитомассы происходило в начале вегетационного

периода. Прирост фитомассы в период отрастания побегов до плодоношения (в течение 10 дней) составлял в среднем 50 г/м², а от бутонизации до массового цветения – 100 г/м². Средняя масса растений достигала 325,5 г/м².

Накопление абсолютно-сухого вещества закономерно увеличивалось от начала к концу вегетации: в листьях – от 23 до 36%, побегах – от 15 до 34%, корневищах – от 29 до 35%.

Содержание углеводов в различных органах растений в течение года варьировало. В листьях максимальное количество углеводов отмечено в фазу цветения: глюкозы – 3,8%, сахарозы – 3,0%, крахмала в листьях довольно мало – 0,25–0,5%.

В побегах сабельника на протяжении всего периода вегетации наблюдалось значительное количество растворимых сахаров, особенно сахарозы – 2,5% и крахмала – 2,0%.

В корневищах в процессе развития содержание растворимых сахаров (глюкозы, сахарозы, мальтозы) колебалось от 3,2–3,7%. Одновременно происходило постепенное увеличение содержания крахмала от 1,9 до 2,7%.

Значительную роль в поддержании жизненного тонуса растения играют витамины, в частности витамин С. Довольно большое содержание витамина С наблюдается в листьях, до 81,3, и в побегах, 16,8 мг%, в фазу отрастания побегов, максимум его накопления происходил в период бутонизации – 22,8 мг% и цветения – 97,5 мг%. Низким содержанием витамина С отличались корневища, его содержание в фазу плодоношения не превышало 14,6 мг%.

Как известно, жизненные функции растительного организма находятся в большой зависимости от общей кислотности клеточного сока, которая выполняет функции регулирования катионно-анионного равновесия и тем самым сохраняет оптимальные условия для работы ферментных систем. Исследования показали, что наибольшая общая кислотность в листьях в начале вегетационного периода достигала 136 мл/экв., несколько меньше в побегах – 49 мл/экв., самая низкая в корневищах – 22 мл/экв.

Известно, что содержание дубильных веществ и флавонолов имеет большое практическое значение для правильной организации заготовок и использовании растений в лекарственных целях.

Анализ вегетативных органов показал, что они весьма богаты дубильными веществами: в листьях – 9,4–13,9%, в побегах – 7,1–11,5%, корневищах – 7,0–9,4%.

Максимальное содержание флавонолов наблюдалось в фазу цветения. Наибольшим его количеством характеризовались листья – 18%, соответственно в побегах – 0,81, корневищах – 0,41%.

Исследованиями установлено, что сабельник болотный в условиях Карелии является растением, хорошо адаптированным к жизни на болотах и в заболоченных лесах.

Полученные данные свидетельствуют о довольно высоком содержании физиологически активных веществ в надземной части растения. В связи с этим их заготовку можно проводить во второй половине вегетационного периода. При сборе корневищ в качестве лекарственного сырья следует учитывать численность популяции, сохраняя не менее 50% особей.

ЛИТЕРАТУРА

1. Раменская М.Л., Андреева В.Н. Определитель высших растений Мурманской области и Карелии. Л., 1982. 435 с.
2. Юдина В.Ф., Холопцева Н.П., Либман Л.А. Полезные растения Карелии. Л.: Наука, 1988. 280 с.

Петрозаводский государственный университет

Поступила в редакцию 15.09.2002

SUMMARY

Lantratova A.S., Ganyushkina L.G. Comarum palustre L. in Karelia

Comarum palustre L., a valuable officinal plant, was studied under natural conditions of Karelia and laboratory ones. Plant numbers in coenopopulations and productivity tended to decrease as plants extended to the north. Dynamics of physiological active substances in various plant organs was determined to be dependent on phenological stage. The optimum date of laying-in of raw materials proved to be the second half of August.

ЦВЕТОВОДСТВО, ОЗЕЛЕНЕНИЕ

УДК 635.924(73):58.006

КОЛЛЕКЦИЯ ДЕКОРАТИВНЫХ МНОГОЛЕТНИКОВ ФЛОРЫ СЕВЕРНОЙ АМЕРИКИ В ГЛАВНОМ БОТАНИЧЕСКОМ САДУ РАН: СОСТАВ, СИСТЕМАТИКА, ГЕОГРАФИЯ, ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ

Е.С. Радионова

Сходство климатических особенностей и растительного покрова умеренных зон США и Средней полосы России определило интерес к созданию в отделе декоративных растений ГБС РАН коллекции травянистых североамериканских декоративных многолетников.

Эта коллекция создавалась на основе образцов, привезенных из естественных местообитаний растений, в ГБС РАН в 1976–1990 гг. И.В. Белолоповым, Б.Н. Головкиным, Р.А. Карписоновой, И.М. Красноборовым, В.И. Некрасовым, Л.С. Плотниковой, А.К. Скворцовым, И.А. Смирновым и др. Из США было привезено несколько сот видов, из которых около 100 вошли в состав коллекции: “Теневого сада” и “Декоративные многолетники”.

Коллекционные растения произрастают на тенистых и открытых участках сада в зависимости от их ценоотической приуроченности. Они изучаются уже 3 года (2000–2002 гг.). В последние годы коллекция пополняется за счет растений, выращенных из семян (по делектусам). Общее число видов коллекции насчитывает 93 вида. На первом году выращивания из ее состава выпали *Dodecatheon pauciflorum* Greene, *Liatris ligulistylis* (A. Nels.) K. Schum., *Sisyrinchium californicum* (Ker-Gawl.) Dryand., *Monarda punctata* L., *Melica ciliata* Linn.

Цель создания коллекции – обогащение культурной флоры Средней России новыми или малоизвестными устойчивыми декоративными растениями, которыми так богата Северная Америка. Были установлены особенности природных местообитаний экспериментальных растений по литературным данным [1, 2], изучены и описаны жизненные формы растений. На основе этих данных составлена таблица, характеризующая коллекцию (см. таблицу).

Таким образом, впервые в средней полосе России изучается большой набор видов Северной Америки. Коллекция включает 59 родов из 26 семейств, из которых наиболее представлены *Asteraceae* (14 родов), *Liliaceae* (11 родов), *Saxifragaceae* (10 родов). 14 семейств коллекции представлены единич-

Состав коллекции травянистых растений из США

Вид	Тип растительности	Срок цветения в Москве	Жизненная форма [4]	Провинция по А.Л. Тахтаджану [3]
<i>Actaea</i> <i>pachypoda</i> Ell.	Широколиственные леса	Май	Короткокорневищное	Аппалачская
<i>A. rubra</i> (Ait.) Willd.	То же		"	Аппалачская, Скалистых гор, Ситкано-Орегонская
<i>Allium tricoccum</i> Ait.	Хвойно-широколиственные леса	Апрель	Луковичное	Атлантической низменности, Аппалачская
<i>Amsonia amsonia</i> (L.) Britt.	Луга	Май-июль	Кисте корневое	Аппалачская, Североамериканских прерий
<i>Anemone canadensis</i> L.		Июнь	Корнеотпрысковое	Канадская, Аппалачская, Атлантической низменности
<i>Arisaema triphyllum</i> (L.) Scott.	Широколиственные леса	Май-июнь	Клубневое	Аппалачская, Атлантической низменности
<i>Aruncus dioicus</i> (Walt.) Fern.	То же	Июнь-июль	Короткокорневищное	Канадская, Ситкано-Орегонская
<i>Asarum canadense</i> L.		Май-июнь		Канадская, Аппалачская и Атлантической низменности
<i>As. caudatum</i> Lindl.	Хвойно-широколиственные леса	То же		То же
<i>Aster cordifolius</i> L.	Луга	Сентябрь-октябрь	Длиннокорневищное	Аппалачская, Атлантической низменности
<i>A. divaricatus</i> L.	Широколиственные леса	Август-сентябрь		То же
<i>A. dumosus</i> L.	Прерии	Октябрь		Аппалачская, Атлантической низменности, Североамериканских прерий
<i>As. ericoides</i> L.		Август-октябрь		Аппалачская, Североамериканских прерий
<i>Baptisia australis</i> (L.) R.Br.	Луга	Июнь-июль	Кисте корневое	Аппалачская, Атлантической низменности
<i>Caulophyllum thalictroides</i> (L.) Michx.	Широколиственные леса	Май	Короткокорневищный	То же

Вид	Тип растительности	Срок цветения в Москве	Жизненная форма [4]	Провинция по А.Л. Тахтаджану [3]
<i>Chelone obliqua</i> L.	Луга	Август-сентябрь	Кистекорневое	Сонорская
<i>Cimicifuga racemosa</i> (L.) Nutt.	Широколиственные леса	Июль-август		Атлантической низменности, Аппалачская
<i>Coptis trifolia</i> (L.) Salisb.	Хвойные леса	Не цвел	Ползучее	Канадская, Аппалачская
<i>Coreopsis grandiflora</i> Hogg.	Прерии	Июль	Короткокорневищное	Сонорская
<i>Diarrhena americana</i> Beauv.	Широколиственные леса	Июль-август	Рыхлокустовое	Аппалачская, Атлантической низменности
<i>Dicentra eximia</i> (Ker-Gawl.) Torr.	То же	Апрель-июнь	Длиннокорневищное	Аппалачская
<i>Dioscorea villosa</i> L.	Мелколиственные леса	Май-июнь		Аппалачская, Атлантической низменности
<i>Diphylleia cymosa</i> Michx.	Широколиственные леса	Май-июнь	Короткокорневищное	То же
<i>Disporum lanuginosum</i> (Michx.) Nicholson	То же	Май	Длиннокорневищное	
<i>Echinacea angustifolia</i> DC.	Прерии	Июль-сентябрь	Стержневое	Сонорская
<i>E. pallida</i> Nutt.		Июль-август		Североамериканских прерий, Сонорская
<i>E. purpurea</i> (L.) Moench.		Июль-сентябрь		Североамериканских прерий
<i>Erigeron glaucus</i> Ker-Gawl.	Скальное растение	Июль-август	Длиннокорневищное	Калифорнийская
<i>E. speciosus</i> (Lindl.) DC.	Луга	Июнь-июль	"	Скалистых гор
<i>Erythronium americanum</i> Ker-Gawl.	Широколиственные леса	Апрель	Луковичное	Аппалачская, Атлантической низменности
<i>Eupatorium maculatum</i> L.	Болота	Июль-август	Длиннокорневищное	Канадская, Аппалачская
<i>E. rugosum</i> Houtt.	Луга	Август-сентябрь	"	Нагорно-Мексиканская, Аппалачская
<i>Gaillardia aristata</i> Pursh.	Прерии	Июнь-август	Двухлетнее, стержневое	Большого бассейна, Скалистых гор
<i>Hepatica acutiloba</i> DC.	Широколиственные леса	Май	Короткокорневищное	Аппалачская, Атлантической низменности

Вид	Тип растительности	Срок цветения в Москве	Жизненная форма [4]	Провинция по А.Л. Тахтаджану [3]
<i>H. americana</i> L.	То же	"	"	То же
<i>Heuchera cylindrica</i> Dougl.	Луга	Июнь-июль		Канадская, Скалистых гор
<i>H. glabra</i> Willd.		Июнь-июль		Скалистых гор, Большого бассейна, Североамериканских прерий
<i>H. sp.</i>		Май-июнь		То же
<i>H. pilosissima</i> (Fisch. and Meyer)		То же		Скалистых гор, Ситкано-Орегонская
<i>H. sanguinea</i> Engelm.	Прерии	Май-июль		Нагорно-Мексиканская, Атлантическая
<i>H. villosa</i> Michx.	Скальное растение	Май-июнь		Большого бассейна, Североамериканских прерий
<i>Hydrophyllum canadense</i> L.	Хвойно-широколиственные леса	То же	Длиннокорневичное	Канадская, Атлантической низменности, Аппалачская
<i>H. macrophyllum</i> Nutt.	Широколиственные леса			Аппалачская, Атлантической низменности
<i>H. virginianum</i> L.	Хвойно-широколиственные леса			Канадская, Североамериканских прерий, Аппалачская
<i>Jeffersonia diphylla</i> (L.) Pers.	Широколиственные леса	Апрель-май	Короткокорневичное	Аппалачская
<i>Liatris punctata</i> Hook.	Прерии	Июль-август	Длиннокорневичное	Североамериканских прерий
<i>L. phycnostachya</i> Michx.		Август	"	Аппалачская, Североамериканских прерий
<i>L. spicata</i> (L.) Willd.	Луга	Июль-август		Аппалачская, Атлантической низменности
<i>Lilium michauxii</i> Poir.	Широколиственные леса	Июль	Луковичное	То же
<i>L. superbum</i> L.	То же	Июль-август		
<i>L. siphilitica</i> L.	Луга	То же	Стержневое	Аппалачская, Большого бассейна

Вид	Тип растительности	Срок цветения в Москве	Жизненная форма [4]	Провинция по А.Л. Тахтаджану [3]
<i>Lysichitum americanum</i> Hult. et St. John.	Луга, болота	Апрель	Короткокорневищное	Ситкано-Орегонская
<i>Menispermum canadense</i> L.	Хвойно-широколиственные леса	Не цвет	Длиннокорневищное	Канадская, Аппалачская
<i>Mitella diphylla</i> L.	Широколиственные леса	Апрель-май	Ползучее	Канадская, Скалистых гор, Аппалачская, Атлантической низменности
<i>Monarda didyma</i> L.	Прерии	Июль	Длиннокорневищное	Аппалачская
<i>Oenothera fruticosa</i> L.	Луга	Июнь-июль	Стержневое	Аппалачская, Атлантической низменности
<i>O. tetragona</i> Roth.	Прерии	Август-сентябрь		Североамериканских прерий, Атлантической низменности
<i>Osmunda claytoniana</i> L.	Широколиственные леса	Июнь	Короткокорневищное	Канадская, Аппалачская, Большого бассейна, Скалистых гор
<i>O. regalis</i> L.	То же			Канадская, Аппалачская, Атлантической низменности
<i>Oxalis</i> sp.		Июнь	Длиннокорневищное	Аппалачская
<i>Pachysandra procumbens</i> Michx.		Апрель-май	"	Аппалачская, Атлантической низменности
<i>Penstemon confertus</i> Dougl.	Луга	Июнь-август		Скалистых гор
<i>P. digitalis</i> Nutt.	Прерии	Май-июль	Столоновое	Североамериканских прерий
<i>Podophyllum peltatum</i> L.	Широколиственные леса	Май	Длиннокорневищное	Аппалачская, Атлантической низменности
<i>Polemonium reptans</i> L.		Июнь-июль		Большого бассейна, Скалистых гор
<i>Polygonatum biflorum</i> (Walt.) Ell.		Май-июнь		Скалистых гор, Аппалачская, Атлантической низменности

Вид	Тип растительности	Срок цветения в Москве	Жизненная форма [4]	Провинция по А.Л. Тахтаджану [3]
<i>Polystichum acrostichoides</i> (Michx.) Schott.	Хвойно-широколиственные леса	Июль	Короткокорневищное	То же
<i>Sanguinaria canadensis</i> L.	Широколиственные леса	Апрель-май	Длиннокорневищное	Аппалачская, Атлантической низменности
<i>Sanicula marilandica</i> L.	Хвойно-широколиственные леса	Июнь-июль	Кистекорневое	Канадская, Аппалачская, Атлантической низменности
<i>Saxifraga odontoloma</i> Piper.	Широколиственные леса	То же		Канадская, Аппалачская, Скалистых гор
<i>S. pennsylvanica</i> L.	Луга	Май-июнь		Аппалачская
<i>Smilacina racemosa</i> (L.) Desf.	Широколиственные леса	То же	Длиннокорневищное	
<i>S. stellata</i> (L.) Desf.	То же			Аппалачская, Скалистых гор
<i>Streptopus amplexifolius</i> (L.) DC.			Короткокорневищное	То же
<i>S. roseus</i> Michx.		Май		
<i>Symplocarpus foetidus</i> (L.) Salisb. ex Nutt.		Апрель		Аппалачская
<i>Tellima grandiflora</i> (Pursh) Dougl.	Хвойные леса	Май-июнь		Канадская, Аппалачская, Скалистых гор, Большого бассейна
<i>Thalictrum dioicum</i> L.	Хвойно-широколиственные леса	Май	Кистекорневое	Канадская, Аппалачская, Скалистых гор
<i>Tiarella cordifolia</i> L.	Хвойные леса	Апрель-май	Ползучее	Канадская, Аппалачская
<i>Tolmiea menziesii</i> (Pursh) Torr. et A. Gray	То же	Май-июнь	Стержневое	Канадская, Аппалачская, Скалистых гор
<i>Tradescantia ohioensis</i> L.	Луга	Июнь-июль	Короткокорневищное	Аппалачская, Атлантической низменности, Большого бассейна
<i>T. virginiana</i> L.		То же		Аппалачская, Атлантической низменности

Вид	Тип растительности	Срок цветения в Москве	Жизненная форма [4]	Провинция по А.Л. Тахтаджану [3]
<i>Trillium undulatum</i> L.	Широколиственные леса	Апрель-май	"	То же
<i>T. erectum</i> L.	То же	То же		Канадская, Аппалачская
<i>T. grandiflorum</i> (Michx.) Salisb.				Канадская, Аппалачская, Скалистых гор
<i>Uvularia grandiflora</i> Smith.			Длиннокорневищное	Канадская, Аппалачская
<i>U. perfoliata</i> L.		Май	"	Аппалачская, Атлантической низменности
<i>Uvularia sessilifolia</i> L.				Аппалачская, Скалистых гор
<i>Vancouveria hexandra</i> (Hook.) Morr. et Decne.	Хвойные леса	Май-июнь		Ситкано-Орегонская
<i>Viola canadensis</i> L.	Хвойно-широколиственные леса	Июнь-июль	Короткокорневищное	Канадская, Аппалачская, Скалистых гор
<i>V. cucullata</i> Ait.	Широколиственные леса	То же		Аппалачская, Атлантической низменности
<i>V. pubescens</i> Ait.	Хвойно-широколиственные леса			Канадская, Аппалачская, Скалистых гор
<i>V. rotundifolia</i> Michx.	То же			То же

ными видами, к ним относятся такие семейства, как *Alliaceae*, *Arocynaceae*, *Campanulaceae*, *Dioscoreaceae*, *Lamiaceae*, *Rosaceae* и др.

Из таблицы видно, что наибольшее число включенных в эксперимент растений, таких как *Actaea rubra*, *Asarum canadense*, *Cimicifuga racemosa*, *Hepatica acutiloba*, *Mitella diphylla* и т.п., принадлежит к широколиственным лесам (41 вид); небольшая часть коллекции представлена растениями хвойных лесов (6 видов), самые распространенные из них *Tellima grandiflora*, *Tiarella cordifolia*, *Vancouveria hexandra*. К хвойно-широколиственным лесам относится порядка 10 видов, таких как *Thalictrum dioicum*, *Polystichum acrostichoides*, *Menispermum canadense*, *Hydrophyllum virginianum*, Луговые растения представлены в коллекции 18 видами: *Baptisia australis*, *Chelone obliqua*, *Heuchera cylindrica*, *Penstemon confertus*, *Tradescantia ohioensis*. К прериям относятся в общей сложности 13 видов растений, таких как *Aster dumosus*, *Aster ericoides*, *Coreopsis grandiflora*, *Echinacea purpurea*, *Heuchera sanguinea*, *Liatris punctata* и др. Остальные 3 типа растительности представлены всего несколькими видами: болота (*Eupatorium maculatum*, *Lysichitum americanum*), скальные (*Erigeron glaucus*, *Heuchera villosa*), мелколиственные леса (*Dioscorea villosa*).

Представлено все разнообразие жизненных форм [4]. В обширную группу выделяются длиннокорневищные растения (32 вида): *Dicentra eximia*, *Erigeron speciosus*, *Hydrophyllum canadense*, *Polygonatum biflorum* и короткокорневищные растения (34 вида) *Actaea rubra*, *Coreopsis grandiflora*, *Diphylleia cymosa*, *Jeffersonia diphylla*. Все остальные группы выделенных жизненных форм достаточно малочисленны по числу видов: кистекорневые растения (8), стержневые растения (8), луковичные (4), ползучие (2), столоновые (1), корнеотпрысковые (1), клубневые (1), рыхлокустовые (1) представлены единично (см. таблицу).

По принадлежности к флористическим провинциям преобладают виды из Аппалачской провинции (20%) и провинции Атлантической низменности (20%), еще 12% принадлежат к Канадской провинции, выходя за пределы США. 3% видов относятся к Сонорской провинции, это такие виды как *Chelone obliqua*, *Coreopsis grandiflora*, *Echinacea angustifolia*. К Калифорнийской провинции относится всего один вид: *Erigeron glaucus* (1%). Около 10% коллекции принадлежит центральным провинциям США: Североамериканским прериям, Большому бассейну, Нагорно-Мексиканской провинции. Это почти все виды рода *Heuchera*, *Echinacea*, *Gaillardia*. Небольшой процент (5%) коллекции составляют виды Скалистых гор и Ситкано-Орегонской провинций, среди них *Lysichitum americanum*, *Heuchera pilosissima* и некоторые др. Оставшиеся виды (29%) произрастают как в провинциях западного побережья: Скалистых гор, Ситкано-Орегонской, Калифорнийской, так и в восточных провинциях: Аппалачской, Атлантической низменности.

Таким образом, в коллекции представлены растения почти всех типов растительности, 10 из 15 флористических провинций Северной Америки, всех географических провинций США, за исключением Флориды; многих жизненных форм.

Изучение и испытание столь обширной коллекции позволит установить наиболее перспективные виды декоративных многолетников и рекомендовать их в культуру в средней полосе России.

ЛИТЕРАТУРА

1. Gleason H.A. Illustrated flora of the Northeastern United States and adjacent Canada. N.Y.: New York Bot. Garden, 1974. Vol. 1–3.
2. Wild flowers of the United States. N.Y.: Falcon, 1964–1973. Vol. 1–6.
3. Тахтаджян А.Л. Флористические области Земли. Л.: Наука, 1978. 248 с.
4. Серебряков И.Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника М.; Л.: Наука, 1964. Т. 3. С. 146–202.
5. Карписонова Р.А. Травянистые растения широколиственных лесов СССР. М.: Наука, 1985. 203 с.

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

Поступила в редакцию 1.08.2002

SUMMARY

Radionova E.S. Collection of ornamental perennial plants of North-American flora in the Main Botanical Garden RAS (composition, taxonomy, geography, life forms)

The article presents detailed analysis of MBG's collection. Further investigations will permit to determine the natural plant associations, being a source of introduction.

ОСОБЕННОСТИ РОСТА И РАЗВИТИЯ ДЕНДРАНТЕМЫ НАКТОНГЕНСКОЙ (*DENDRANTHEMA NAKTONGENSE*) В КУЛЬТУРЕ НА ДАЛЬНЕМ ВОСТОКЕ

А.И. Недолужко

Дендрантема нактонгенская – *Dendranthema nakdongense* (Nakai) Tzvel. из семейства *Asteraceae* – является типичным представителем восточноазиатской флоры. На российском Дальнем Востоке она распространена только в Юго-Западном Приморье, встречаясь в разреженных лесах из сосны густоцветковой *Pinus densiflora* Siebold et Zucc. и в дубняках (*Quercus dentata* Thund. и *Q. mongolica* Fisch ex Ledeb.), а также среди кустарников и травянистой растительности на дренированных склонах. За пределами России растет в Северо-Восточном Китае, на Корейском полуострове и в Японии (только острова по побережью Корейского пролива).

Дендрантема нактонгенская неприхотлива и в высокой степени морозоустойчива. Отдельные популяции вида отличаются высокой декоративностью. В культуре значительно улучшает свои декоративные качества и рекомендована для использования в озеленении и на срез [1, 2]. Однако широкого распространения в качестве культивируемого растения дендрантема нактонгенская пока не получила в силу слабой изученности биоморфологии и отсутствия достаточного количества посадочного материала.

Цель настоящей работы – изучить биоморфологические особенности и тип жизненной формы дендрантемы нактонгенской и определить возможность практического применения данного вида в озеленении и селекции. В связи с этим были поставлены следующие задачи: изучить особенности онтогенеза и проследить за развитием растений при семенном размножении; на основе определения жизненной формы дендрантемы нактонгенской выявить оптимальные способы вегетативного размножения.

Исследования проводили в условиях культуры в Ботаническом саду-институте Дальневосточного отделения РАН. Для изучения онтогенеза семена собирали в природных условиях, в последующие годы материал размножали вегетативно для поддержания его в чистоте. Посев семян проводили в чашке Петри в трехкратной повторности по 30 шт. и в теплице, полученные сеянцы в конце мая никировали и высаживали в открытый грунт. В течение первого года жизни для морфологического анализа по мере роста растений брали пробы на различных этапах роста и гербаризировали. При наблюдении за ростом и развитием использовали классификацию возрастных состояний, предложенную Т.Н. Работновым [3] с дополнениями [4–6]. В течение второго и третьего годов жизни отмечали наступление фенологических фаз.

Основными критериями при выделении возрастных состояний у дендрантемы нактонгенской считали изменение характера листовой пластинки и типа корневой системы. Нами выделено 4 возрастных периода: латентный (семена), прегенеративный (проростки, ювенильные, имматурные, виргинильные растения), генеративный, постгенеративный.

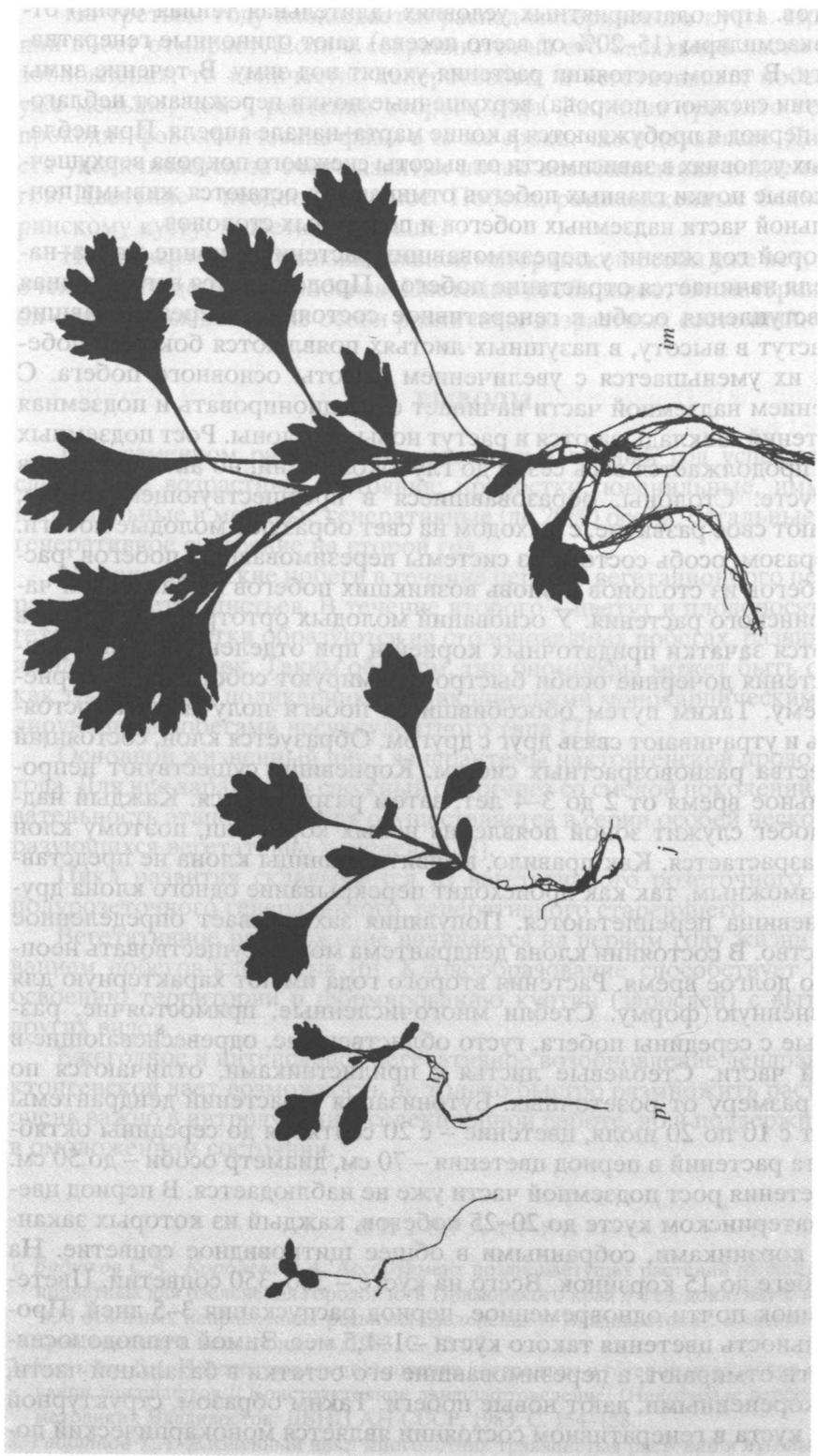
Семена дендрантемы серо-коричневого цвета с пятью слабо выраженными ребрами, длиной 2–2,2 мм, шириной 0,8 мм. Семена не имеют периода покоя. Через сутки после намачивания они ослизняются, на 3–4-е сутки дружно прорастают без предварительной обработки. Всхожесть свежесобранных семян составляет 96%. В условиях теплицы всходы появляются на 5–7-й день. Прорастание надземное. Всхожесть – 66,6%. Семенная оболочка остается в почве.

Проростки. Длина проростка – 1,7 см, размер семядолей у всходов: длина – 0,3 см, ширина – 0,2 см. Семядоли стеблеотъемлющие, светло-зеленые, гладкие, без опушения и без жилкования. Длина первичного корешка – 1,2 см. Длина гипокотилия – 0,3 см. Гипокотиль с антоциановой окраской и без нее. Уже на 6–8-й день после всходов появляется первая пара листьев на удлинённых черешках, которые имеют 1–2 зубчика с каждой стороны. Семядоли увеличиваются в размерах: длина – 0,8 см, ширина – 0,5 см; первичный корень удлиняется до 3–3,5 см, появляются боковые корни (1–2 шт.), от основания гипокотилия отходят придаточные корни (1–2 шт.). На 20-й день после всходов появляется вторая пара листьев на удлинённых черешках, имеющая уже по 2 зубчика с каждой стороны, таким образом листовая пластинка состоит из пяти сегментов. Опушение с обеих сторон. Корневая система представлена уже мочкой, состоящей из придаточных корней (4–6 шт.). Растения приобретают способность интенсивно образовывать корни на гипокотиле, в узлах базальной части побега у оснований развивающихся пазушных почек. Главный корень не доминирует, вторая пара листьев имеет 1,5 см в длину и 1,2 см в ширину. Расположение листьев первой и второй пары супротивное. Семядоли уже не увеличиваются в размерах, но еще функционируют (см. рисунок).

Ювенильные. В возрасте 1,5 мес у сеянцев начинают отмирать семядоли, растение переходит в ювенильное состояние. Начиная с пятого листа листовая пластинка имеет форму, близкую к взрослым растениям, листорасположение очередное. Листья ювенильного типа по сравнению с листьями взрослого растения мелкие и менее рассеченные, листовая пластинка цельнокрайняя, состоит из пяти лопастей. Из пазух боковых листьев, начиная снизу, пробуждаются почки. Усиливается ассимиляционная активность растений, что способствует более быстрому достижению ими функциональной зрелости. Корневая система достигает в длину 15–17 см. Главный корень замещается многочисленными придаточными корнями.

Имматурные. С 2,5–3 мес. начинают закладываться столонообразные побеги, растения переходят в имматурное состояние. По всей длине главного стебля пробуждаются пазушные почки. Наряду с ювенильными листьями появляются листья с 5–6 лопастями, расчлененные с зубчатым краем.

В возрасте 4–5 мес растения переходят в виргинильное состояние, они образуют розетку с характерной для вида формой листьев и тонкое разветвленное корневище, состоящее из большого числа придаточных корней и подземных светлоокрашенных столоновидных побегов, несущих чешуевидные листья и завершающихся почкой, с выходом на поверхность которой начинают формироваться листья. К концу первого года жизни это уже взрослые вегетативные растения, для которых характерно наличие корневой системы смешанного типа глубиной до 15–17 см, полностью сформированной надземной части, состоящей из нескольких укороченных облиствен-



Начальные этапы онтогенеза дендротоксы наконгенской
pl – проростки, j – ювенильные особи, im – иммагурные особи

ных побегов. При благоприятных условиях (длительная теплая осень) отдельные экземпляры (15–20% от всего посева) дают одиночные генеративные побеги. В таком состоянии растения уходят под зиму. В течение зимы (при наличии снежного покрова) верхушечные почки переживают неблагоприятный период и пробуждаются в конце марта–начале апреля. При неблагоприятных условиях в зависимости от высоты снежного покрова верхушечные и боковые почки главных побегов отмирают, а остаются живыми почки в базальной части надземных побегов и подземных столонов.

На второй год жизни у перезимовавших растений в конце марта–начале апреля начинается отрастание побегов. Продолжается вегетативная фаза до вступления особи в генеративное состояние. Перезимовавшие побеги растут в высоту, в пазушных листьях появляются боковые побеги, длина их уменьшается с увеличением высоты основного побега. С пробуждением надземной части начинает функционировать и подземная часть растений. Закладываются и растут новые столоны. Рост подземных столонов продолжается весь сезон до глубокой осени, но активно идет в июне–августе. Столоны, образовавшиеся в предшествующем сезоне, продолжают свое развитие, с выходом на свет образуют молодые побеги. Таким образом, особь состоит из системы перезимовавших побегов, растущих побегов из столонов и вновь возникших побегов из базальной части материнского растения. У оснований молодых ортотропных побегов развиваются зачатки придаточных корней и при отделении от материнского растения дочерние особи быстро формируют собственную корневую систему. Таким путем обособившиеся побеги получают самостоятельность и утрачивают связь друг с другом. Образуется клон, состоящий из множества разновозрастных систем. Корневища существуют непродолжительное время от 2 до 3–4 лет, затем разрушаются. Каждый надземный побег служит зоной появления новых корневищ, поэтому клон быстро разрастается. Как правило, выявить границы клона не представляется возможным, так как происходит перекрывание одного клона другим, корневища переплетаются. Популяция захватывает определенное пространство. В состоянии клона дендрантема может существовать неопределенно долгое время. Растения второго года имеют характерную для вида жизненную форму. Стебли многочисленные, прямостоячие, разветвленные с середины побега, густо облиственные, одревесневающие в базальной части. Стеблевые листья с прилистниками, отличаются по форме и размеру от розеточных. Бутонизация у растений дендрантемы протекает с 10 по 20 июля, цветение – с 20 сентября до середины октября. Высота растений в период цветения – 70 см, диаметр особи – до 50 см. После цветения рост подземной части уже не наблюдается. В период цветения в материнском кусте до 20–25 побегов, каждый из которых заканчивается корзинками, собранными в общее щитковидное соцветие. На одном побеге до 15 корзинок. Всего на кусте – 300–350 соцветий. Цветение корзинок почти одновременное, период распускания 3–5 дней. Продолжительность цветения такого куста – 1–1,5 мес. Зимой отплодоносившие побеги отмирают, а перезимовавшие его остатки в базальной части, будучи укорененными, дают новые побеги. Таким образом, структурной единицей куста в генеративном состоянии является монокарпический побег моноциклического типа.

На третьем году наблюдается распад материнского куста. Прошлогодний побег отмирает. Если и сохраняются на его базальной части почки возобновления, то количество генеративных и вегетативных побегов будет уже меньше, чем у растений второго года. Растения третьего года жизни проходят фенологические фазы в те же сроки, что и двулетние. Диаметр куста увеличивается за счет развития почек возобновления подземных побегов. Цветение – неодновременное. Побег, расположенные ближе к материнскому кусту, зацветают раньше.

На четвертом году жизни главной материнской особи уже нет, но вокруг очень много дочерних побегов. Цветение необильное. От материнской особи отделяются дочерние особи различных возрастных состояний.

ВЫВОДЫ

При семенном размножении растения в первый год успевают пройти следующие возрастные состояния: проростки, ювенильные, имматурные, виргинильные и молодые генеративные (до 20%) особи, остальные проходят генеративное состояние на второй год.

Монокарпические побеги в течение первого вегетационного периода образуют розетку листьев. В течение второго – цветут и плодоносят либо вегетативные розетки образуются на столоновидных побегах, развивающихся из пазушных почек. Таким образом, тип биоморфы может быть определен как травянистый поликарпик с дициклическими монокарпическими ассимилирующими побегами несуккулентного типа [7].

Основной жизненный цикл дендрантемы нактонгенской продолжается 4 года. Для нее характерен сложный онтогенез со сменой поколений, последовательность этапов развития осуществляется в серии особей нескольких образующихся вегетативно поколений [8].

Цикл развития складывается из вегетативного розеточного растения, полурозеточного генеративного, генеративного стареющего.

Вегетативное размножение начинается на первом году жизни с образованием побегов-клонистов [6]. Клонообразование способствует быстрому освоению территории и формированию куртин (зарослей) с вытеснением других видов.

Ежегодное и интенсивное вегетативное возобновление дендрантемы нактонгенской дает возможность не только быстро размножить растение, что очень важно в интродукции и селекционной работе, но и поддерживать клон в омоложенном состоянии.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бидюков С.А., Королева Р.А. Ассортимент поздноцветущих растений из семейства сложноцветных для озеленения городов юга Приморского края // Тез. докл. науч.-практ. конф. "Об основных направлениях развития озеленения г. Владивостока". Владивосток: Примкрайсовет науч.-техн. обществ, 1983. С. 10–13.
2. Королева Р.А. Перспективы использования дендрантем и гетеропаппусов при конструировании ландшафтов // Конструктивное ландшафтоведение: (Некоторые вопросы теории и методики). Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1983. С. 154–158.
3. Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3, Геоботаника. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. Вып. 6. С. 77–204.

4. Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–34.
5. Ценопопуляции растений: (Основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. 216 с.
6. Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: Ланар, 1995. 224 с.
7. Серебряков И.Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. М.; Л.: Наука, 1964. Т. 3. С. 146–202.
8. Смирнова О.В. Структура травяного покрова широколиственных лесов. М.: Наука, 1987. 207 с.

Ботанический сад-институт ДВО РАН,
Владивосток

Поступила в редакцию 11.04. 2002

SUMMARY

Nedoluzhko A.I. Dendranthema nakdongense (Nakai) Tzvel. growth and development patterns under cultivation in the Far East

The collection of *D. nakdongense* in the Far East Garden-Institute was established by seeds, collected in natural habitats. The data on plant growth and development under cultivation have been obtained for the first time.

УДК 635.965.283 (571.14)

ЦВЕТЕНИЕ АЗИАТСКИХ ГИБРИДОВ ЛИЛИЙ В СИБИРИ

О.А. Сорокопудова, Т.Б. Баендцева, Г.А. Прищепина

Из всего мирового разнообразия сортов лилий Азиатские гибриды являются наиболее перспективными для озеленения населенных мест Сибири [1–3]. Основу коллекции лилий на сибирских пунктах интродукции составляют Азиатские гибриды селекции ВНИИ садоводства им. И.В. Мичурина (г. Мичуринск Тамбовской области) как наиболее зимостойкие, с высоким коэффициентом размножения. Сорты, созданные в данном учреждении селекционерами М.Ф. Киреевой, Н.В. Ивановой в 1970–1980-е годы, служили объектами исследований авторов данной статьи.

Климат Сибири – резко континентальный, характеризуется продолжительной суровой зимой и коротким теплым летом. Большая территория этого региона (площадь около 10 млн км²) обуславливает наличие множества специфических агроклиматических микрорайонов. Краткая характеристика метеорологических условий (главным образом, температурного режима) в четырех сибирских пунктах интродукции лилий приведена в табл. 1 в сравнении с условиями крупнейшего центра селекции Азиатских гибридов в России [5–9].

Наиболее теплообеспеченным районом Сибири является Алтайский край. В Барнауле цветение лилий наблюдается значительно раньше, чем в других пунктах интродукции: раньше, чем в Бердске, на 11–16 дней и раньше, чем в Улан-Удэ, почти на месяц (табл. 2). Календарные сроки цветения лилий в Барнауле приближаются к срокам цветения соответст-

Таблица 1
Метеорологические условия в центрах интродукции лилий

Показатель	ЦЧЗ		Сибирь		
	Мичуринск, Т	Барнаул, А	Западная	Восточная	Якутск, Я
Широта (с округлением до 0,5°)	53° с.ш.	53,5° с.ш.	55° с.ш.	Улан-Удэ, З	62° с.ш.
Сумма температур выше 5 °С	2650–2850	2250–2450	2100–2250	1900–2100	1750 и более
10 °С	2400–2500	2000–2200	1800–1950	1600–1800	1500 и более
Период со среднесуточной температурой воздуха					
выше 5 °С, дни	180–185	160–170	155–160	142–151	130 и более
выше 10 °С, дни	145–154	125–135	115–125	105–113	97 и более
Безморозный период, дни	150–156	110–115	110–115	85–100	90 и более
Дата перехода температуры воздуха через					
5° весной	14–16.04	22–26.04	26–29.04	30.04–5.05	12.05 и ранее
5° осенью	14–17.10	5–9.10	3–5.10	25–29.09	20.09 и позже
0° осенью	5–7.11	22–25.10	19–22.10	10–14.10	4.10 и позже
Среднемесячная температура воздуха, °С					
апрель	4,8	1,6	-0,1	-0,8	-5,4
май	13,9	10,7	9,8	7,8	5,4
июнь	18,0	16,3	16,1	15,6	14,8
июль	20,2	18,6	18,4	18,8	18,2
август	18,7	16,3	15,9	15,7	14,7
сентябрь	12,2	10,8	9,9	7,9	6,2
октябрь	5,2	2,6	1,3	-1,3	-5,7
Характеристика районов по влагообеспеченности вегетационного периода	Незначительно засушливый ГТК, 1,1–1,0	Недостаточно увлажненный ГТК, 1,2–1,0	Недостаточно увлажненный ГТК 1,2–1,0	Очень засушливый ГТК менее 1,0	Засушливый Мд менее 0,20
Примечание. Т – Тамбовская область, А – Алтайский край, Н – Новосибирская область, З – Забайкалье, Бурятия, Я – Якутия, ГТК – гидротермический коэффициент, Мд – показатель атмосферного увлажнения Д.И. Пашко.					

Таблица 2

Сроки цветения*¹ Азиатских гибридов лилий в пунктах интродукции

Сорт* ²	Показатель* ³	Пункт интродукции			Срок цветения
		Барнаул	Бердск	Улан-Удэ	
Вишенка	1	26.06	12.07	24.07	СР* ⁴
	2	25	22	15	
Рябинка	1	3.07	15.07	3.08	СР
	2	21	20	14	
Жизель	1	–	15.07	4.08	СР
	2	–	20	14	
Ночка	1	–	16.07	4.08	СР
	2	–	20	20	
Волхова	1	3.07	17.07	–	С
	2	21	20	–	
Розовая Дымка	1	–	17.07	5.008	С
	2	–	20	15	
Калинка	1	4.07	18.07	5.08	С
	2	20	22	14	
Золотые Годы	1	4.07	19.07	–	С
	2	19	20	–	
Желтая Птица	1	6.07	19.07	5.08	С
	2	19	20	15	
Вероника	1	–	20.07	6.08	С
	2	–	21	12	
Вечерняя Заря	1	7.08	20.07	8.08	С
	2	23	22	13	
Виринея	1	9.08	20.07	–	С
	2	21	21	–	
Макси	1	9.08	20.07	8.08	С
	2	19	22	18	
Аэлита	1	11.07	23.07	9.08	СП
	2	20	19	18	
Малиновка	1	–	26.07	12.08	СП
	2	–	16	12	

*¹ Представлены средние данные за 3 года наблюдений*² Сорта расположены по срокам цветения – от более ранних к более поздним.*³ 1 – начало цветения, 2 – продолжительность цветения, дни.*⁴ СР – среднеранний, С – средний, СП – среднепоздний.

вующих сортов в Мичуринске (ЦЧЗ) [10]. Однако осенний период в Барнауле на 2 нед короче, чем в Мичуринске. После окончания цветения и до конца осени почки возобновления Азиатских гибридов активно растут и развиваются, к зиме полностью завершается заложение зачатков вегетативной сферы побега возобновления. Продолжительность осеннего периода влияет на число заложённых метамеров – чем он короче, тем менее развитые почки возобновления формируются (луковицы имеют меньшие размеры), что отражается на стабильности и продолжительности цветения. Под “обильностью цветения” мы подразумеваем показатель числа цветков в соцветии. Обильность и продолжительность цвете-

ния находятся в прямой зависимости. Таким образом, чем короче осенний период, тем меньше цветков в соцветии развивается на побеге возобновления в следующем году и короче период цветения. В Мичуринске Азиатские гибриды цветут около месяца, в Барнауле и Бердске – 2,5–3 нед., в Бурятии и Якутии [3] – 2–2,5 нед. Темпы роста и развития, календарные сроки цветения сортов лилий в Якутске и Улан-Удэ очень близки, несмотря на разницу в географическом расположении (Якутск расположен на 10° севернее Улан-Удэ) и, как следствие, в теплообеспеченности. По-видимому, ускорение темпов роста и развития лилий в Якутске происходит благодаря большей продолжительности светового дня в летний период.

Во всех районах исследования у изученных сортов сроки цветения (среднеранние, средние и среднепоздние¹) совпадали – в менее теплообеспеченных районах сроки цветения календарно сдвигались к более поздним без нарушения последовательности зацветания сортов относительно друг друга. Для увеличения продолжительности периода цветения Азиатских гибридов лилий в насаждениях Сибири целесообразно подбирать в групповые посадки сорта с разными сроками цветения. В современном сортименте Азиатских гибридов отечественного и иностранного происхождения доминируют сорта со средними сроками цветения [11]. В менее представительных группах сортов со среднеранними и среднепоздними сроками цветения в окраске и форме цветков нет того разнообразия, какое мы наблюдаем в группе сортов со средними сроками цветения. Поэтому целесообразно вести селекцию на среднеранние и среднепоздние сроки цветения. Для Сибири особо ценными являются сорта с ранними и среднеранними сроками цветения: во-первых, их ритмы роста и развития наиболее подходят для сибирских условий (ориентир – дикорастущие виды Сибири: *L. martagon* subsp. *pilosiusculum* (Frey) Pjlin ex B. Fedtsch., *L. pumilum* Delile, *L. bushianum* Lodd., *L. pensylvanicum* Ker-Gawl.); во-вторых, такие сорта позволят создать непрерывный конвейер в цветении лилий в будущем. В настоящее время первыми начинают цвести немногочисленные интродукционные виды лилий Кавказа и Сибири и лишь через 1–1,5 мес зацветают Азиатские гибриды основного сортимента. Таким образом, в Сибири актуальна селекция Азиатских гибридов на ранние сроки цветения.

ЛИТЕРАТУРА

1. Астанкович Л.М. Азиатские гибриды лилий для цветков Сибири // Декоративные растения для зеленого строительства. Новосибирск: Наука, 1986. С. 34–37.
2. Беляева Т.Н. Интродукционная оценка и отбор лилий, перспективных для селекции и выращивания в лесной зоне Западной Сибири // Проблемы эволюционной цитогенетики, селекции и интродукции: (Материалы науч. чтений, посвящ. 100-летию проф. В.П. Чехова). Томск, 1997. С. 93–94.
3. Данилова Н.С. Сардаана, саранка и другие лилии на вашем участке: Рекомендации любителям-цветоводам. Якутск: ЯНЦ СО РАН, 2000. 10 с.
4. Большая советская энциклопедия. М.: Сов. энциклопедия, 1973. Т. 12. С. 338.
5. Агроклиматические ресурсы Алтайского края. Л.: Гидрометеиздат, 1971. 155 с.

¹ В ранние и поздние сроки цветут некоторые виды лилий и сорта другого происхождения.

6. Агроклиматические ресурсы Новосибирской области. Л.: Гидрометеиздат, 1971. 155 с.
7. Агроклиматические ресурсы Бурятской АССР. Л.: Гидрометеиздат, 1974. 167 с.
8. Агроклиматические ресурсы Якутской АССР. Л.: Гидрометеиздат, 1973. 112 с.
9. Агроклиматические ресурсы Тамбовской области. Л.: Гидрометеиздат, 1974. 102 с.
10. *Киреева М.Ф.* Лилии. М.: Фитон, 2000. 160 с.
11. *Sorokopudova O.A.* Principles of working out a collection of species and hybrids of genus *Lilium* L. in Siberia // Genetic collections, isogenic and alloplasmis lines: Intern. conf. Novosibirsk: ICandG, 2001. P. 230–232.

Новосибирская зональная плодово-ягодная
опытная станция им. И.В. Мичурина СО РАСХН,
Бердянск, Новосибирская область

Поступила в редакцию 11.04.2002

Бурятская плодово-ягодная опытная станция СО РАСХН,
Улан-Удэ, Бурятия

Алтайский ГСУ,
Барнаул, Алтайский край

SUMMARY

Sorokopudova O.A., Baendueva T.M., Prishchepina G.A. Flowering of Asiatic hybrids of lilies in Siberia

Flowering of Asiatic hybrids of lilies in Siberia is shorter and later than in locations at the same geographical latitudes in East-European Russia. Selection of earlyflowering Asiatic hybrids is an urgent scientific problem under natural conditions of Siberia.

УДК 581.44:582.894

РИТМ РОСТА, СТРУКТУРА ПОБЕГОВ И ПОБЕГОВЫХ СИСТЕМ У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА *CORNACEAE*

О.Б. Михалевская, А.В. Сычева

Многочисленными исследованиями установлено, что между ритмом роста и структурой побега существует тесная связь, так как периодически изменяющаяся скорость роста определяет изменение размеров метамеров, слагающих побег, и, следовательно, всю структуру побега в целом [1–3]. Побег, выросший за один период ритмичного роста, получил название элементарного побега [4, 6]. Однако выявление элементарных побегов в многолетней побеговой системе некоторых видов, примером которых могут служить виды *Cornus* L., представляет большие трудности. Цель настоящей работы – исследование структуры побеговых систем и ритма роста побегов у *Cornus alba* L. (*Swida alba* (L.) Opiz), *Cornus sanguinea* L. (*Swida sanguinea* (L.)) и *Cornus mas* L.

Наблюдения за ростом и развитием побегов вели в течение двух лет. У каждого вида было исследовано не менее 200 годичных побегов и по 70–90 почек с разных побегов, взятых в разные сроки. У *C. alba* и *C. sanguinea* побеги брали с растений в городских посадках Москвы, у *C. mas* – в дендрарии Главного ботанического сада РАН. У каждого метамера побега измеряли длину междоузлия и двух листьев, отходящих от узла, или отмечали наличие листовых рубцов. Измеряли высоту пазушных и верхушечных почек. Часть почек анализировали под бинокулярной лупой.

У *Cornus alba* распускание почек начиналось в конце апреля, они не имеют почечных чешуй (рис. 1) и закрыты снаружи парой густо опушенных зачатков листьев, из-под которых видна вторая пара таких же зачатков. Иногда имеется еще и третья пара мелких зачатков листьев. Под ними находится зачаток верхушечного соцветия, который имеется весной у всех верхушечных и многих пазушных почек. Его нет только у мелких пазушных почек в самых нижних метамерах побега. Верхушечные почки без зачатка соцветия мы обнаружили только у единичных побегов поросли, образующейся в нижней части кустов, которые еще не начинали цвести. Вегетативные почки содержат от 1 до 3 зачатков метамеров, каждый из которых представляет собой пару супротивно расположенных бугорков – листовых примор-

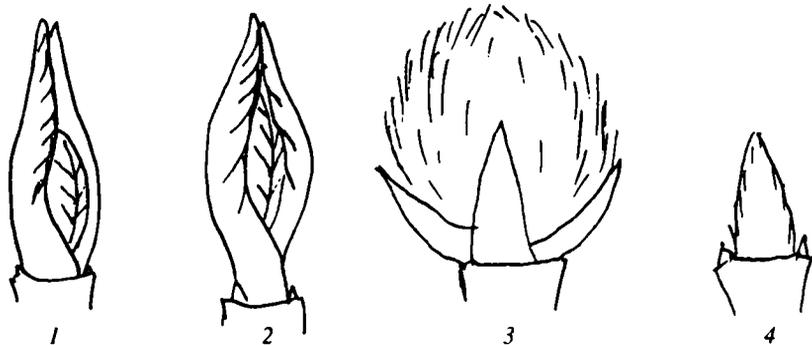


Рис. 1. Верхушечные почки

1 – генеративная почка *Cornus alba*, 2 – генеративная почка *C. sanguinea*, 3 – генеративная почка *C. mas*, 4 – вегетативная почка *C. mas*

дией или пару формирующихся зачатков листьев. В генеративных почках также содержатся 2–3 зачатка вегетативных метамеров с листьями и зачаток верхушечного соцветия. У многих побегов верхушечных почек не было совсем, а на их месте были небольшие рубцы, оставшиеся после отмирания и опадения верхушек побегов, которое происходило при окончании роста побегов. Такое отмирание верхушек при завершении роста побега, получившее в зарубежной ботанической литературе название абортации – *abortion* [7–9] – наблюдается, например, у липы, ивы, вяза и др.

Из-за отсутствия вегетативных верхушечных почек нарастание многолетней оси побегов происходит симподиально за счет верхних боковых побегов. Моноподиальное нарастание мы обнаружили лишь у единичных побегов, образующихся в нижних частях кроны кустов. Во всех других случаях на верхушках годичных приростов образуется вилка из двух боковых силлептических побегов, вырастающих еще во время роста их материнского побега из пары пазушных почек в узле, расположенном под соцветием. Эти боковые силлептические побеги бывают разной длины. Они могут быть короткими, иметь одну пару листьев и верхушечную почку с зачатком соцветия, а могут быть достаточно длинными, до 50 см, и с несколькими парами листьев. У некоторых из таких побегов мы обнаруживали по 8–9 пар листьев. У этих побегов во время их роста в апикальной меристеме происходит заложение новых зачатков метамеров с листьями, так как среди просмотренных нами покоящихся почек *C. alba* мы не обнаружили ни одной, содержащей более 3 пар зачатков листьев. Такое заложение в апикальной меристеме новых зачатков листьев, их рост и развертывание еще до прекращения роста побега получило название неоформации. Побегов с неоформированными листьями у *C. alba* обычно немного и развиваются они из верхней пары пазушных почек. Однолетние боковые побеги *C. alba*, выросшие в одном и том же году на материнском побеге, сильно различаются по длине. Верхние всегда гораздо длиннее нижних. Это свидетельствует о сильно выраженной акротонии у этого вида. Нижние боковые побеги, развивающиеся из вегетативных пазушных почек, формирующихся в нижних узлах материнского побега, имеют обычно одну пару листьев. На втором году жизни они развиваются из вегетативной верхушечной почки моноподиально, но формиру-

ют генеративную верхушечную почку или абортируют верхушку и в дальнейшем их нарастании происходит только симподиально.

Подавляющее большинство годичных побегов *C. alba* имеет по 2–3 вегетативных метамера и соцветие. Такие побеги составили 65% из исследованных нами 240. Побеги с числом метамеров более 5 составили всего 7%. Длина годичных побегов варьирует гораздо шире, чем число метамеров в них. У побегов, содержащих по 3 вегетативных метамера, длина варьировала от 4 до 18 см.

Изменение длины последовательных междоузлий и листьев в пределах годичного прироста побега было небольшим, сначала они увеличивались, потом уменьшались. У побегов с соцветиями междоузлия под соцветиями всегда были самыми длинными в побеге.

Границу между последовательными годичными приростами побега установить удавалось далеко не всегда, потому что у *C. alba* нет почечных чешуй, а следовательно, и почечных колец, по которым легко определяются границы годичных приростов. Особенно трудно было установить эту границу в тех случаях, когда нарастание оси побега происходило моноподиально из генеративной верхушечной почки, нижние метамеры в которой всегда вегетативные и несут листья. Если моноподиально нарастающие годичные приросты побега были достаточно длинными и из многих метамеров, то граница между ними угадывалась по двум соседним наименее длинным междоузлиям, первое из которых было последним в предшествующем приросте, а второе – первым в последующем.

Видимый рост побегов с разворачиванием на них новых листьев, как и формирование новых соцветий и их цветение, наблюдается у *C. alba* в течение всего лета (вплоть до начала октября). Первая самая большая волна роста и цветения происходила в мае. Почти все майские побеги заканчивали свой рост уже в июне. Дольше росли только те побеги, на которых развивались неоформированные листья. На закончивших рост побегах продолжался рост боковых силлептических побегов, которые вырастали из пазушных почек, расположенных в узле под соцветием. Рост этих побегов начинался еще во время роста материнского побега. Потом эти силлептические побеги начинали цвести и на них в свою очередь развивались боковые силлептические побеги, продолжающие рост после окончания роста их материнских побегов. Такое появление новых растущих и цветущих побегов продолжалось в течение всего вегетативного периода, хотя количество их по мере приближения к осени все время уменьшалось. Осенью в кроне кустов *C. alba* можно было обнаружить побеги со зрелыми плодами белого цвета, с незрелыми плодами зеленого цвета, с мелкими завязями, с цветущими и с еще не распустившимися соцветиями. Таким образом, если характеризовать растение в целом, то у *C. alba* можно констатировать непрерывный рост побегов и цветение в течение всего вегетационного периода.

У *Conus sanguinea* почки, как и у *C. alba*, открытые, без почечных чешуй. Емкость вегетативных почек равна 2 или 3. У верхушечных почек она чаще равна трем, у пазушных – двух зачаткам метамеров. Мы не обнаружили ни одной почки с большей емкостью среди 97 просмотренных. В генеративных почках, кроме 2–3 пар зачатков листьев, имеется зачаток верхушечного соцветия. Генеративными бывают как верхушечные, так и пазушные почки. В верхушечных чаще имеются 3 пары зачатков листьев, а в пазуш-

ных – 2 пары. Четыре пары зачатков листьев в генеративных почках мы обнаружили только у 5 из 56 просмотренных генеративных почек.

Годичные приросты побегов *C. sanguinea* сильно различались как по длине (от 0,5 до 58 см), так и по числу метамеров в них (от 1 до 9). Около 60% побегов содержали всего 2–3 метамера, 20% – по 4 метамера и более. Наличие побегов с годичными приростами, содержащими более 3–4 метамеров, свидетельствует о неоформации у них новых метамеров во время роста побега. Неоформация чаще наблюдалась у верхних боковых побегов, которые обычно длиннее, чем нижние, что свидетельствует об акротонии.

Нарастание многолетней оси у побегов *C. sanguinea* в основном симподиальное, потому что апикальная меристема у этого вида, как и у *C. alba*, превращается в соцветие или абортируется. Сохраняется она только у нижних самых мелких боковых побегов, которые на следующий год часто отмирают. На крупных побегах вегетативные верхушечные почки образуются хотя и чаще, чем у *C. alba*, но все-таки достаточно редко. Только у 3 из 39 побегов с длиной более 5 см, исследованных нами в осенне-зимний период, была обнаружена вегетативная верхушечная почка, в то время как у остальных побегов на верхушке были плоды или рубец соцветия или абортированной верхушки.

Самые длинные боковые побеги обычно были на генеративных материнских побегах и формировались из пазушных почек под соцветием. Это были силлептические боковые побеги с длинным гипоподием. Но метамеров в этих побегах обычно было не более трех и в их верхушечных почках закладывался зачаток соцветия.

У *C. sanguinea* не наблюдалось такого непрерывного цветения, как у *C. alba*, и цветение его начиналось позже – в первой половине июня. Второй волны цветения у него было, хотя в августе иногда встречались единичные цветущие побеги.

Почки *Cornus mas* в отличие от *C. alba* и *C. sanguinea* закрытые (рис. 1). Снаружи они защищены парой чешуй, которые образуются в результате недоразвития на листовом примордии зачатка листовой пластинки. Под чешуями в почке находятся одна или две пары зачатков с листовыми пластинками. Емкость вегетативных почек не превышает 3. Генеративные почки содержат всего 4 пары чешуй, из которых две верхние пары отличаются от нижних большей шириной и притупленными верхушками. Они образуют обертку зачатка соцветия, содержащего 15–17 зачатков цветков. У второй снизу пары чешуй всегда имеются в пазухах зачатки пазушных почек. У других чешуй генеративной почки таких зачатков нет.

Все побеги *C. mas* имеют верхушечные почки, и абортации верхушек у них не наблюдается. Поэтому нарастание многолетней оси у вегетативных побегов моноподиальное. При распускании верхушечной почки междуузелие под чешуями, закрывающими почку, не вытягивается и всегда остается коротким, не более 3 мм в длину. Следующие за ним междуузлия обычно вытягиваются и бывают гораздо длиннее. Это единственное короткое междуузлие, расположенное под почечными чешуями, позволяет точно определять границы между годичными приростами и элементарными побегами. Оно аналогично почечному кольцу, по которому определяют границы элементарных побегов у многих древесных растений (рис. 2).

В пределах элементарного побега *C. mas* длина последовательных междуузлий сначала увеличивается, потом уменьшается. Так же изменяются и

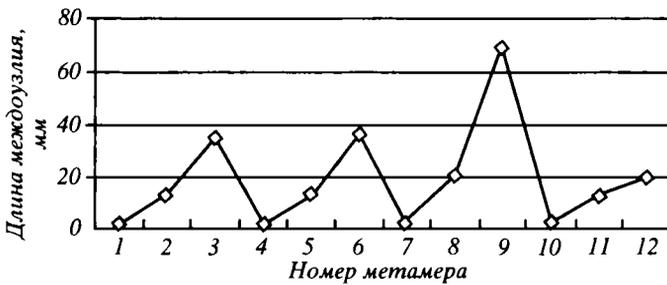


Рис. 2. Изменение длины междоузлий у последовательных метамеров на оси четырехлетнего побега *C. mas*
Самые короткие междоузлия у метамеров с почечными чешуями

размеры листьев. Число метамеров в элементарных побегах чаще всего равно трем, но встречаются побеги с большим числом метамеров. Хотя побеги с пятью и большим числом метамеров оказалось всего около 10% среди исследованных нами побегов, они свидетельствуют о том, что у *C. mas* тоже происходит неоформация зачатков метамеров, как и у *C. alba* и *C. sanguinea*.

Боковые элементарные побеги, вырастающие из вегетативных пазушных почек, обычно содержат меньше метамеров и гораздо короче верхушечных элементарных побегов, вырастающих из вегетативных верхушечных почек. Они чаще всего состоят из 2, иногда из 3 метамеров. Заложения новых метамеров во время их роста не происходит. Но в следующем году их рост усиливается и может происходить неоформация. Это свидетельствует о сильном апикальном доминировании, при котором растущая верхушка побега ингибирует рост побегов из пазушных почек. Такого сильного апикального доминирования у *C. alba* и *C. sanguinea* не проявлялось.

Рост побегов, завершающийся образованием верхушечных почек, заканчивается у *C. mas* обычно в июле, второго прироста побегов в том же году мы не наблюдали.

Зачатки соцветия у *C. mas* закладываются в пазушных и верхушечных почках. Чаще всего соцветия закладываются в верхушечных почках коротких боковых побегов обычно на втором году жизни. Это определяет боковое положение генеративных побегов в побеговой системе *C. mas*.

Цветет *C. mas* весной до развертывания листьев во второй половине апреля. После отцветания на генеративных побегах появляются небольшие листья. Они развертываются на маленьких боковых побегах, вырастающих после цветения из пазушных почек второй пары чешуй, расположенных ниже обертки отцветающего соцветия. За счет этих боковых побегов продолжается жизнь генеративных побегов в следующем году. На них формируются верхушечные почки, как генеративные, так и вегетативные. В результате этого на генеративных побегах *C. mas* можно обнаружить несколько порядков ветвления (рис. 3).

Сравнение трех исследованных видов выявило большие различия между ними. Прежде всего обращают на себя внимание различия в структуре генеративных побегов, в их положении в побеговой системе и в сроках цветения. У *C. alba* и *C. sanguinea* генеративные побеги имеют сходную структуру, так как всегда содержат 2–3 нижних метамера с зелеными листьями, выше которых располагается соцветие, под которым развиваются боковые силлепы

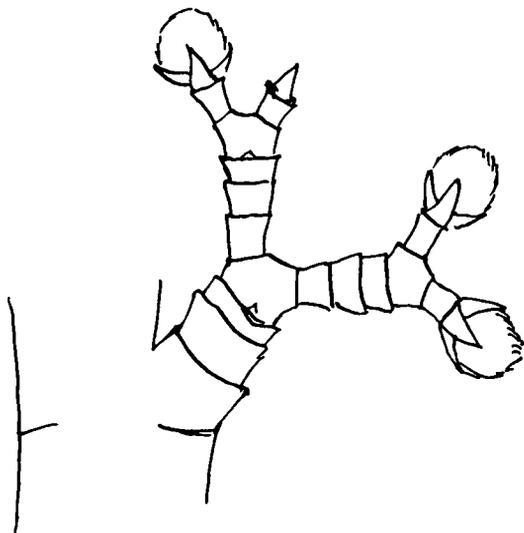


Рис. 3. Генеративный побег *C. mas*

ются у них после цветения в результате развития боковых побегов из пазушных почек чешуй, расположенных под соцветием. Эти появившиеся после цветения листья благодаря своему фотосинтезу улучшают питание растущих плодов. По расположению генеративных побегов в побеговой системе, занимающих, как правило, боковое положение, *C. mas* также сильно отличается от двух других исследованных видов, у которых соцветия верхушечные.

Второе существенное различие между исследованными видами проявляется в структуре покоящихся зимующих почек, несмотря на то что емкость вегетативных почек у них одинакова, так как у всех они содержат по 2–3 зачатка метамеров. Но у *C. alba* и *C. sanguinea* почки открытые, не имеют специализированных почечных чешуй, а у *C. mas* почки закрытые, так как защищены снаружи одной парой чешуй.

Третье существенное различие наблюдается в способах нарастания многолетних осей скелетных ветвей. У *C. alba* и *C. sanguinea* они всегда нарастают симподиально из-за образования верхушечных соцветий или абортации верхушек побегов. У *C. mas* нарастание оси моноподиальное, так как на верхушках интенсивно растущих побегов всегда формируется вегетативная верхушечная почка. Благодаря моноподиальному нарастанию побегов и наличию почечных чешуй, сидящих на метамере, у которого не вытягивается междоузлие, у *C. mas* можно точно выявить границы элементарных побегов, отражающих ритм в росте побегов, так как каждый элементарный побег вырастает за один цикл роста, соответствующий одному периоду этого ритма (см. рис. 3).

Многочисленными исследованиями ритмов роста растений установлено, что регуляция их эндогенна, т.е. определяется внутренними причинами, а не изменениями внешних условий. Обсуждая эту проблему, И.Г. Серебряков пришел к выводу, что эндогенный ритм роста растений лишь подгоняется в процессе эволюции к сезонному ритму изменения внешних условий. Эндогенный ритм роста побегов проявляется и при постоянных внешних условиях в эксперименте, а также у тропических деревьев в условиях бессезонного климата [10].

тические побеги. Но сходные по структуре генеративные побеги этих видов различаются динамикой своего развития. У *C. alba* они формируются в течение всего вегетационного периода, обеспечивая цветение с мая по октябрь, а у *C. sanguinea* наблюдается в основном одна волна цветения в середине июня.

У *C. mas* генеративные побеги имеют совсем другую структуру и цветут они до разворачивания листьев, раньше, чем первые два вида. Генеративные побеги *C. mas* можно было бы назвать специализированными, так как в период цветения у них нет зеленых листьев. Но зеленые листья появляются у них после цветения в результате развития боковых побегов из пазушных почек чешуй, расположенных под соцветием. Эти появившиеся после цветения листья благодаря своему фотосинтезу улучшают питание растущих плодов. По расположению генеративных побегов в побеговой системе, занимающих, как правило, боковое положение, *C. mas* также сильно отличается от двух других исследованных видов, у которых соцветия верхушечные.

Однако среди тропических деревьев были обнаружены виды, у которых растущие побеги с разворачивающимися листьями можно было находить в кроне на протяжении всего года. У этих видов почки были открытыми без почечных чешуй и в структуре побегов не было ритмических изменений длины междоузлий и размеров листьев, хотя каждый из побегов время от времени останавливал свой рост, но не в одно время со всеми остальными побегами. В коллекции Сингапурского ботанического сада, исследованной японским ученым К. Когйба [11], таких видов оказалось около 20% и он назвал их "постоянно растущими" (evergrowing).

Вполне возможно, что у этих видов в эндогенном механизме регуляции роста их побегов отсутствует составляющая, которая определяет ритмичность роста, и побеги их растут, хотя и с остановками, но не ритмично.

Побеги *C. alba* похожи своей структурой на побеги постоянно растущих деревьев, описанных К. Когйба. Вполне возможно, что и эндогенный механизм регуляции их роста такой же, несмотря на то что растут они в условиях сезонного климата и рост всех их побегов останавливается осенью и возобновляется весной. У *C. sanguinea* сходство с тропическими постоянно растущими видами выражено меньше, так как у него не наблюдается такого, как у *C. alba*, постоянного образования новых побегов и соцветий на протяжении всего вегетационного периода. Структура побегов, сходная со структурой побегов постоянно растущих тропических деревьев, была обнаружена также еще у одного из видов, растущих в Подмоскowie, — у *Viburnum lantana* L. [12].

У *C. mas* эндогенный механизм регуляции роста побегов иной, чем у *C. alba*, и определяет ритмичность роста побега, которая четко отражается в структуре благодаря формированию метамеров с почечными чешуями и короткими междоузлиями.

ВЫВОДЫ

Сравнение динамики развития структуры побегов и побеговых систем у растущих в Подмоскowie *Cornus alba*, *C. sanguinea* и *C. mas* выявило большие различия между этими видами в структуре генеративных побегов и их положении в побеговой системе (1), в структуре почек и способов нарастания скелетных многолетних осей (2), в сроках и периодичности роста побегов и цветения (3), в выявлении морфологических границ элементарных побегов (4).

Сравнение структуры побегов с динамикой их развития у исследованных видов позволяет предположить о различиях в эндогенной регуляции роста и морфогенеза их побегов. У *C. mas* эндогенная регуляция ритма роста побегов обеспечивает формирование четких морфологических границ элементарных побегов, соответствующих периодам их роста. У *C. sanguinea* и *C. alba* границы элементарных побегов морфологически четко не выявляются. Цветение и рост всех побегов у *C. sanguinea* происходят в большинстве случаев один раз и почти одновременно в первой половине вегетационного периода, в то время как у *C. alba* рост и цветение всех побегов происходят не одновременно и многократно возобновляются в течение вегетационного периода. Это дает основание предполагать, что у *C. alba* отсутствует эндогенная регуляция ритмичности роста побегов и тип их роста аналогичен типу роста постоянно растущих тропических деревьев.

1. Ботаника: Морфология и анатомия растений. М.: Просвещение, 1988. 480 с.
2. Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Сов. наука, 1952. 391 с.
3. Сабинин Д.А. Физиология развития растений. М.: Изд-во АН СССР, 1963.
4. Грудзинская И.А. Летнее побегообразование у древесных растений и его классификация // Ботан. журн. 1960. Т. 45, № 7. С. 968–978.
5. Грудзинская И.А. О периодичности развития: (Побегообразование у дуба) // Итоги и перспективы исследований развития растений. Л.; М.: Изд-во АН СССР, 1959. С. 82–102.
6. Гатцук Л.Е. Геммаксиллярные растения и система соподчиненных единиц их побегового тела // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79, вып. 1. С. 100–112.
7. Kozlowski T.T. Growth and development of trees. N.Y.; L., 1971. Vol. 1. 443 p.
8. Zimmermann M.H., Brown C.L. Trees structure and function. B. ets.: Springer, 1974. 336 p.
9. Halle F., Oldemann R.A.A., Tomlinson P.B. Tropical trees and forests: An architectural analysis. B. etc.: Springer, 1978. 441 p.
10. Серебряков И.Г. Соотношение внутренних и внешних факторов в годичном ритме развития растений // Ботан. журн. 1966. Т. 41, № 7. С. 923–928.
11. Koriba K. On the periodicity of tree-growth in the tropics, with reference to the mode of branching, the leaf-fall, and the formation of the resting bud // Gardens Bull. Singapore. 1958. Vol. 17, pt 1. P. 11–81.

Московский государственный педагогический университет

Поступила в редакцию 14.08.2002

SUMMARY

Mikhalevskaya O.B., Sycheva A.V. Growth rhythm, shoot and shoot system structure in some species of the family Cornaceae

The structure of buds, shoots and shoot systems were studied and described in details in three plant species of Cornus: *C. alba* (L.) [*Swida alba* (L.) Opiz.], *C. sanguinea* L. [*S. sanguinea* (L.) Opiz.] and *C. mas* L., cultivated in Moscow Province. The resemblance of shoot development between evergrowing tropical trees and *C. alba* is discussed.

УДК 581.14:582.594.2

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ТИПЫ ОРХИДНЫХ

Г.Л. Коломейцева

Адаптация орхидных к экстремальным условиям среды обитания всегда вызывала большой интерес у исследователей, поскольку это семейство – одно из наиболее высокоорганизованных и специализированных среди всех цветковых растений. Благодаря огромному разнообразию в строении побегов особенно привлекательно для построения различных архитектурных моделей выглядят эпифитные виды орхидных. Попытки создать универсальную морфологическую классификацию побеговых систем семейства орхидных предпринимались неоднократно [1, 2]. На сегодняшний день хорошо разработана и освещена в литературе биоморфология проростков и генеративно зрелых особей орхидных умеренной зоны [3, 4], но наиболее многочисленные и разнообразные тропические орхидные до сих пор исследованы лишь фрагментарно, а теоретические модели их архитектоники далеко

не всегда построены на основании изучения живых растений. Вместе с тем исследование морфологических параметров для правильной интерпретации проявления какого-либо признака в норме и при отклонении от нее – важный вопрос для успешной интродукции тропических орхидных в условиях закрытого грунта. Для того чтобы по возможности наиболее полно представить себе огромное морфологическое разнообразие семейства орхидных и правильно систематизировать признаки, часто недостаточно иметь рисунки побегов, которые не всегда точны или не отражают процессов развития. Чтобы избежать множества ошибок и недоразумений, необходимо опираться, по возможности, на изучение живого материала. Кроме того, важно четко определить и охарактеризовать используемые в работе биоморфологические понятия и основные совокупности исследуемых критериев, а также выявить и систематизировать детали, не укладывающиеся в предложенные ранее схемы, поскольку зачастую неправильная характеристика или ложная интерпретация единственного фактора могут сделать неработоспособной всю систему.

Наше исследование основано на многолетнем изучении живых орхидных, привезенных из тропиков Юго-Восточной Азии [5, 6], интродуцированных в Фондовой оранжерее ГБС РАН (Москва) и принадлежащих к пяти подсемействам – *Cypripedioideae* Lindl., *Neottioideae* Lindl., *Orchidoideae*, *Epidendroideae* Lindl., *Vandoideae* Endl. [7].

В комплекс признаков, способных исчерпывающе охарактеризовать строение вегетативной сферы орхидных, мы включили такие соподчиненные морфологические единицы, как тип структуры побеговой системы; элемент побеговой системы (модуль); элемент модуля (побег); сезонный элементарный побег (побег ритма); метамер.

Ниже мы рассмотрим стабильность этих пяти морфологических категорий в условиях культуры и обсудим их значимость для оценки успешности интродукции.

ТИП СТРУКТУРЫ ПОБЕГОВОЙ СИСТЕМЫ (ТСС)

Тип структуры побеговой системы является самой крупной морфологической категорией, рассматриваемой в этой работе. Под типом структуры побеговых систем орхидных мы понимаем осевую основу особи (степень детерминированности апикальной меристемы, нарастание и ветвление) и направление роста. Используемый нами термин “тип структуры побеговой системы” близок к понятиям “архитектурная модель” [8], “форма роста” [9] или “система моноподиальных побегов главной оси” [10].

Осевая основа особи – это структурная основа растения, определяющая развитие и взаимосвязь его элементов. При этом рост каждого элемента определяется тем, детерминирована или нет его апикальная меристема, а сама структура может состоять из отдельных повторяющихся элементов (модулей) или состоять из одного элемента, эквивалентного понятию “особь”.

У тех орхидных, побеговая система которых состоит из повторяющихся элементов, связь побегов внутри особи осуществляется посредством корневищных участков. Некоторые авторы [9] предлагают разделять все орхидеи на растения с корневищем (симподиальные) и без корневища (моноподиальные), и считать их осевую основу соответственно корневищной или бескор-

невищной. Однако не подлежит сомнению (хотя и никем не доказано), что моноподиальное нарастание в подсемействе *Vandoideae* – признак, приобретенный в результате метаморфоза от симподиальных предков, у которых верхушечная меристема ювенильного побега стала функционировать более стабильно. В результате роль корневища как осевого органа у *Vandoideae* стал играть моноподиально нарастающий стебель.

Собственно, корневище можно охарактеризовать как модифицированную часть стебля, имеющую особые взаимоотношения с субстратом. Поэтому, если корневище описывают как “видоизмененный многолетний подземный или надземный ползучий побег (или систему побегов) с укороченными междоузлиями и чешуевидными листьями, который нарастает симподиально или моноподиально и постепенно отмирает с базальной стороны” [11], то это определение полностью подходит для характеристики стебля (или корневищного побега) моноподиальной орхидеи. Это действительно видоизмененный побег или система побегов, нарастающих симподиально и постепенно отмирающих с базальной стороны. С некоторой натяжкой его даже можно назвать “ползучим”, если за поверхность субстрата принять не землю, а вертикально стоящий ствол дерева или скалу. Малая длина междоузлий, по видимому, также не может считаться обязательным признаком корневища, во всяком случае, этот признак не имеет существенного значения в условиях влажного тропического климата, тем более что почти всегда корневищные междоузлия с почками плотно прикрыты листовыми влагалищами. Микоризомы сапрофитных видов орхидных с некоторой натяжкой можно считать не стеблеклубнями, а корневищами, как это делает И.В. Татаренко [4].

Осевая основа особи, состоящей из единственного элемента (назовем ее немодулярной), характеризуется как непрерывной деятельностью одной и той же апикальной меристемы (открытый побег), так и образованием терминального соцветия (закрытый побег). Обычно открытый побег с пазушными соцветиями является поликарпическим и его рост никогда не завершается образованием генеративных органов. Если развитие растения с немодулярной осевой основой завершается образованием терминального соцветия, то говорят о закрытом моноподиальном побеге (монокарпическом). Такое растение после цветения погибает, как это происходит у некоторых сапрофитных орхидных, например из рода *Gastrodia* R.Br. Обычно моноподиальное растение (как поликарпическое, так и монокарпическое) полностью отождествляют с понятием “побег” или “полициклический побег”.

Осевая основа особи, состоящей из повторяющихся модулей, характеризуется постоянным “перевершиниванием” побегов, которое может быть обусловлено как развитием терминального соцветия (закрытый побег), так и паренхиматизацией апикальной меристемы (открытый побег).

Нарастание и ветвление. Характеризуя нарастание и ветвление орхидных, прежде всего следует остановиться на противоречивом употреблении этих терминов в литературе. Путаница связана, как правило, с точкой зрения авторов, которые не всегда четко разграничивают процессы образования скелетной оси особи (нарастание) и образование на ней боковых побегов единого морфологического порядка (ветвление), а если такое разграничение имеет место, то термины иногда употребляются наоборот [12]. Разграничивая процессы нарастания и ветвления, мы опираемся на определе-

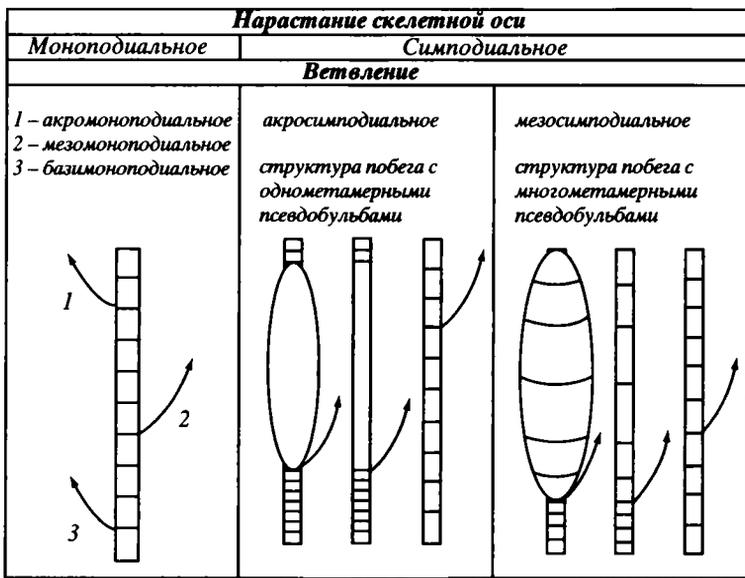


Рис. 1. Способы ветвления орхидных

ние, данное в справочнике “Биоморфология растений” [11], и используем термин “нарастание” для характеристики оси побега, а термин “ветвление” для характеристики места образования боковых побегов. Иными словами, нарастание мы рассматриваем как процесс, а ветвление – как результат формирования скелетной оси особи.

Моноподиальное нарастание отражает процесс роста растения, скелетная ось которого формируется в результате деятельности одной и той же апикальной меристемы. Основной побег при этом растет неопределенно долго вдоль главной оси растения.

Моноподиальное ветвление – образование боковых (акро-, мезо- и базимонаподиальных) побегов на вершине, в середине или в основании главного побега соответственно. У одних моноподиальных орхидных в культуре вообще никогда не наблюдается ветвления, другие моноподиальные орхидные легко ветвятся в основании или по всей длине главного побега (рис. 1).

Симподиальное нарастание – отражает процесс роста растения, скелетная ось которого нарастает в результате “перевершинивания”. Симподиальное нарастание представляет собой не что иное, как последовательное образование элементов структуры побеговой системы вдоль одной оси. Эти элементы могут состоять из одинаковых или из разнородных побегов, они могут нарастать непрерывно или моноритмично – в любом случае увеличение их числа отражает не только результат, но и процесс.

Симподиальное ветвление – взаиморасположение боковых акро-, мезо- и базисимподиальных побегов на вершине, в середине или в основании материнского побега соответственно. У некоторых орхидных в отличие от большинства цветковых растений имеется истинное дихотомическое верхушечное ветвление, но большинство видов характеризуется боковым ветвлением. Среди орхидных можно встретить как растения с пазушным (аксиллярным) ветвлением, так и виды с частичным внепазушным ветвлением (что

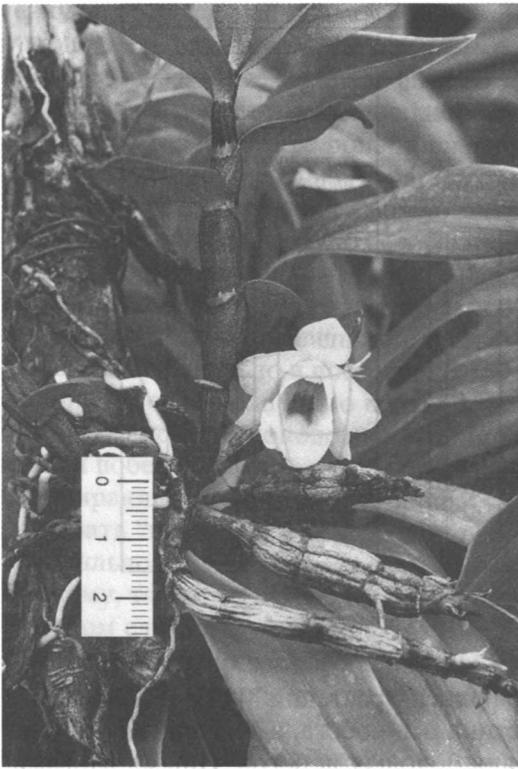


Рис. 2. Монохазальное ветвление *Dendrobium chrysanthum* на вертикально расположенном субстрате

таем употребление этих терминов в применении к вегетативному телу растения не совсем корректным, поскольку дочерние вегетативные побеги развиваются не из общего меристематического очага, как это происходит в дихазальных соцветиях, а из почек последовательно расположенных метамеров. Воспользовавшись тем не менее терминами монохазий, дихазий и плейохазий, которые в течение последних десятилетий наиболее часто употреблялись биоморфологами для характеристики симподиального ветвления, мы еще раз хотим подчеркнуть, что термин “дихазий” в действительности применим только к дихотомически ветвящимся видам, таким как, например, *Epipogium aphyllum* [4]. Условное “монохазальное” ветвление у симподиально нарастающих орхидных наблюдается значительно чаще, чем условное “дихазальное” ветвление (рис. 2).

Следует отметить, что нарастание – необходимый процесс для регулярного роста особи, в то время как ветвление – явление необязательное, часто либо видоспецифичное, либо во многом зависящее от условий окружающей среды. В условиях культуры редкие случаи “плейохазального” ветвления обычно наблюдаются у растений, содержащихся при наиболее оптимальных агротехнических режимах.

Направление роста – следующий признак, характеризующий тип структуры побеговой системы орхидных. Проявление этого признака в основном

встречается значительно реже). Мы попытались критически переосмыслить данные морфологических исследований, посвященных ветвлению симподиальных орхидных [9, 13, 14], и пришли к выводу, что наличие у побега орхидных псевдобульбы или утолщенного корневища часто вводит исследователей в заблуждение. Поскольку ветвятся именно побеги, а не псевдобульбы, легко подсчитать число метамеров корневища и сравнить их с количеством метамеров псевдобульбы (т.е. сравнить не утолщенную и утолщенную части побегов). На рис. 1 показано, что у большинства эпифитных орхидных ветвление не базисимподиальное, а акро- и мезосимподиальное.

Для характеристики числа замещающих побегов одного порядка Е.С. Смирнова [15, 16] предложила использовать термины “монохазий, дихазий и плейохазий”, применявшиеся ранее лишь к соцветиям. Мы счита-

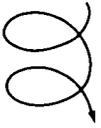
Нарастание скелетной оси	Направление роста скелетной оси	Схема роста	Схема изменения ориентации побега в пространстве
<i>Моноподиальное</i>	<i>Ортоетропное</i>		
	<i>Геотропное</i>		
<i>Симподиальное побеги коротко-корневищные</i>	<i>Ортоетропное</i>		
	<i>Геотропное</i>		
	<i>Ортоетропное</i>	 	 

Рис. 3. Изменение направления роста побегов эпифитных орхидных при интродукции

зависит от того, насколько тесно связано растение с субстратом. Большинству наземных (или подземных) орхидных свойственна анизотропность, а их стеблевые подземные клубни и стеблекорневые тубероиды способны перемещаться под землей на весьма небольшие расстояния, часто ограниченные очень коротким корневищным участком – одним или несколькими междоузлиями.

Некоторым орхидным, имеющим более длинное подземное корневище, свойственна геофилия – способность погружать корневищные участки побегов в почву при неблагоприятных условиях температуры и влажности. В культуре это свойство проявляется так же явно, как и в естественной природной среде. Например, слишком мелко посаженное растение *Eulophia nuda* Lindl. проявляет качества эпигеогенности, развивая систему побегов, в

Тип структуры побеговой системы орхидных с боковым ветвлением

Нарастание скелетной оси	Моноподальное	Симподальное		
Характеристика роста побега	Открытый неде-терминированный	Открытый детерминированный	Закрытый детерминированный	
Характеристика ветвления				
1. по месту образования боковых побегов	Акротония Мезотония Базитония	Неопределенное	Акротония Мезотония Базитония	Акротония Мезотония Базитония
2. по числу замещающих побегов	Неопределенное	Неопределенное	Монохазий Дихазий Плейхазий	Монохазий Дихазий Плейхазий
Направление роста	Гетеротропное	Анизотропное	Гетеротропное	Гетеротропное
Тип модуля	Гомометамерный с надземным стеблем	Гетерометамерный 1) микорризомный 2) со стеблекорневым тубероидом	Гетерометамерный с надземным клубнем (псевдобульбой) или стеблем	Гетерометамерный 1) с надземным клубнем (псевдобульбой) или стеблем 2) с парными стеблекорневыми тубероидами

которой каждый последующий симподиум все глубже опускается внутрь субстрата, пока не достигнет дна горшка. При этом с каждым годом ассимилирующие листья и цветонос должны преодолевать все большее расстояние до поверхности субстрата.

В отличие от наземных эпифитные виды орхидных приподняты над поверхностью земли иногда на десятки метров, поэтому у них выработались особые взаимоотношения не столько с горизонтально, сколько с вертикально расположенным субстратом. Очевидно, что в условиях эпифитного образа жизни достижение истинной плагитропности – весьма проблематичная задача. Можно констатировать, что эпифитным орхидным свойственно проявление либо строго отрицательного, либо строго положительного геотропизма. Здесь, как и у других растений, особую роль в становлении определенного направления роста играет апикальная меристема побега. Ее полярность обусловлена генетически, и апекс побега постоянно контролирует направление роста. Как среди моноподиальных, так и среди симподиальных орхидей имеются виды с отрицательным и положительным тропизмом (или ортотропные и геотропные виды). Длинный корневищный участок многих симподиальных орхидных способствует быстрой переориентации побега в пространстве при случайном изменении свойственного ему положения. Например, если кусок коры, к которому приросли корни орхидеи, отшелушился со ствола дерева – хозяина, эпифитная орхидея может перевернуться в воздухе и повиснуть “вверх ногами”. При этом часть корней крепко удерживает растение на дереве, а с течением времени развивается молодой побег с отрицательным геотропизмом, четко направленный вверх. У некоторых видов (*Nephelaphyllum* Bl., *Bulbophyllum* Thou.) корневище растущего побега осуществляет функции поиска опоры, изгибаясь вниз и перемещаясь в пространстве под собственной тяжестью. Если опора не найдена, корневище как бы “провисает” в воздухе, но вершина растущего стебля всегда ориентирована вверх. Длинное корневище может быть направлено не только вертикально вверх, но и спирально закручиваться по стволу дерева-хозяина. На рис. 3 показаны возможные варианты роста ортотропных и геотропных побегов.

Следует заметить, что тропизм большинства короткорневищных эпифитных орхидных (например, *Dendrobium*), растущих на вертикальной поверхности, можно определить только по направлению роста самого молодого побега, поскольку базальные, более старые, побеги со временем меняют свою ориентацию в пространстве, опуская вершину вниз под силой тяжести.

Рассмотрев четыре составляющих понятия “Тип структуры побеговой системы” (ТСС) – осевую основу, нарастание, ветвления и направление роста, мы свели их в таблицу.

ЭЛЕМЕНТ ПОБЕГОВОЙ СИСТЕМЫ (МОДУЛЬ)

Тип модуля. Мы выделяем 5 типов модулей (ТМ), учитывая однородность составляющих их метамеров, а также гео- или аэрофитизм:

- 1) гомометамерный с надземным стеблем – ТМ-1;
- 2) гетерометамерный с надземным клубнем (псевдобульбой) или стеблем – ТМ-2;
- 3) гетерометамерный с подземным корневищем – ТМ-3;
- 4) гетерометамерный с подземным стеблекорневым тубероидом – ТМ-4;

5) гетерометамерный с подземным микоризомным стеблевым клубнем – ТМ-5.

Практически все моноподиальные орхидные из подсемейства *Vandoideae* имеют гомометамерные побеги с типом модуля ТМ-1, у разных видов они могут различаться числом и длиной составляющих их метамеров, а также облиственностью (часть видов в процессе эволюции утратила ассимилирующие листья и перешла к фотосинтезу с помощью корней). Но величина метамеров (впрочем, как и длина главного побега и степень его разветвленности) – признак нестабильный, особенно в условиях культуры, и не может выступать в качестве характеристики элемента побеговой системы.

Корневища гетерометамерных побегов можно разделить на многометамерные и однометамерные. Многометамерные корневища присущи большинству симподиальных орхидных и состоят из двух участков: основного (стелющегося по субстрату) и участка поворота к вертикальному росту (или так называемой дуги укороченных междоузлий), на котором расположены основные почки возобновления. Многометамерные корневища свойственны типу побегов с надземными или подземными клубнями или стеблями (ТМ-2), а также некоторым корневищно-клубнелуковичным орхидным с ТМ-3, в то время как однометамерные корневища составляют корневищный участок почти всех наземных орхидных со стеблекорневыми тубероидами (ТМ-4). Микоризомы ТМ-5 представляют собой метаморфизированные подземные стебли сапрофитных орхидных, возникшие из протокорма в результате разрастания и ветвления, а также под действием эндомикоризной инфекции.

Категория “тип модуля”, безусловно, одна из самых стабильных характеристик побеговой системы орхидных в условиях культуры и ее изменчивость проявляется очень редко. Например, в работе В. Стоутомаера [17], посвященной изучению развития африканского рода *Disa* Berg., элемент модуля которого определен нами как ТМ-4, наряду с обычными вегетативно-генеративными побегами (со стеблекорневым тубероидом и однометамерным корневищем) в условиях культуры описано развитие стерильных многометамерных подземных побегов, не образующих клубней и служащих для вегетативного размножения. Такие побеги можно рассматривать как модификацию типа модуля-2, а именно как гетерометамерные побеги с подземными стеблями. Но в системе побегов они выступают не в качестве “модуля”, а в качестве “элемента модуля”, т.е. более мелкой составляющей.

Структура модуля. Представление о том, что единичный побег является элементарной единицей побеговой системы орхидных, уже давно укоренилось в литературе, было даже введено понятие “элементарной единицы побеговой системы” (ЭЕС) [9]. Предлагая выделять в пределах каждой системы побегов орхидных одну структурную единицу, Е.С. Смирнова различает однопорядковую ЭЕС (если ее составляет вегетативно-генеративный побег с терминальным соцветием) и двупорядковую ЭЕС (если функции побегов двух смежных порядков разграничены: побег одного порядка – вегетативный, а последующего – генеративный и соцветие всегда боковое). Слабым местом такого представления об элементе структуры побеговой системы орхидных является далеко не полное отражение взаимного расположения вегетативных и генеративных частей побегов, их чередования и способов развития.

Как известно, любой побег высшего растения состоит из стебля, а также листьев и почек, расположенных вдоль оси стебля в определенном порядке. В семействе орхидных побег многофункционален и характеризуется весьма разнообразными метаморфозами. На первых этапах развития у всех орхидных из семени образуется протокорм, который по мере роста дает вначале главный (ювенильный или побег первого порядка), а затем боковые побеги последующих порядков [18]. Нарастая симподиально или моноподиально, элементарные единицы последовательных порядков создают системы ноникающих или лазающих побегов, подземных или надземных корневищ, клубнелуковиц или стеблекорневых тубероидов (в зависимости от вида). Все эти разнообразные метаморфизированные вегетативные побеги в сочетании с генеративными побегами составляют побеговую систему особи каждого конкретного вида и входят в нее в качестве многократно повторяющихся единиц. Но при этом понятия “побег” и “единица побеговой системы” отнюдь не равнозначны, а представление о том, что побеговая система всех генеративно зрелых растений из семейства *Orchidaceae* с симподиальным нарастанием может рассматриваться только как многократно повторяющийся ряд из однотипных (единичных) вегетативно-генеративных побегов не соответствует действительности. Наши исследования орхидных Юго-Восточной Азии показали, что у некоторых представителей семейства систему побегов составляют не одночленные, а двучленные элементы побеговой системы (или модули). Поскольку основными интродуцированными растениями, исследованными в этой работе, были эпифитные тропические орхидеи, в качестве примера для обсуждения модуля и более мелких морфологических категорий мы выбрали ТМ-2, т.е. орхидеи с надземным клубнем (псевдобульбой) или стеблем.

Структура модуля ТМ-2. Свойство некоторых тропических орхидных развивать симподиумы, состоящие из чередующихся вегетативных и генеративных побегов, ранее было отмечено в литературе [9]. Однако авторы не замечали, что боковое соцветие, развивающееся из последней корневищной почки вегетативного побега, не что иное, как отдельный, обособленный, хотя и недоразвитый член симподиума с терминальным соцветием. Более того, вполне вероятно, что боковые цветоносы корневищного происхождения значительного числа симподиальных орхидных также представляют собой недоразвитые вегетативные побеги с терминальным соцветием и гетерантным типом развития. Даже у *Bulbophyllum* Thou. – рода, обычно характеризующегося боковым соцветием, довольно часто можно наблюдать формирование терминального соцветия на недоразвитом вегетативном участке побега. Это подтверждается нашими наблюдениями, а также исследованиями Д. Вермеулена [19]. Он отмечает, что хотя в литературе принято противопоставлять “терминальные” и “боковые” соцветия, это не совсем корректно (рис. 4).

Таким образом, нарастание в системе побегов орхидных может быть представлено не только как повторение однородных единичных вегетативно-генеративных побегов (одночленный модуль), но и как повторение групп, состоящих из чередующихся стерильного (вегетативного) и фертильного (вегетативно-генеративного) побегов (двучленный модуль). При этом в каждом двучленном модуле фертильный побег отходит от корневищного или стеблевого участка предыдущего стерильного побега и состоит из оси с

редуцированными или недоразвитыми листьями и недоразвитой псевдобульбой с терминальным соцветием. Наши наблюдения показали, что двучленные модули с чередующимися стерильными и фертильными побегами довольно широко распространены среди орхидных из подсемейств *Epidendroideae* и *Vandoideae*, произрастающих в тропических районах Юго-Восточной Азии.

У менее продвинутых таксонов (*Collabium* Bl., *Mischobulbum* Schltr., *Nephelaphyllum* Bl., *Thelasis* Schltr.) годовой прирост состоит из двух последовательных побегов, первый из которых недоразвит и несет терминальное соцветие, а второй побег – обязательно вегетативный и никогда не развивает ни терминального, ни бокового цветоноса (рис. 5). Если условия не позволяют растению вступить в генеративную фазу, то первый побег с терминальным цветоносом не развивается, а вместо него появляется вегетативный побег. Этот второй стерильный побег развивается с запозданием, и фаза его развития соответствует времени появления стерильного побега второго порядка у вступившего в генеративную фазу растения.

Почти такое же явление наблюдается у более высоко организованных видов орхидных с одночленной псевдобульбой, характеризующихся генеративно опережающим циклом развития, в частности у *Coelogyne* Lindl. Основное отличие состоит в том, что недоразвитый побег с терминальным соцветием (фертильный побег двучленного модуля) не всегда дает начало побегу следующего порядка. Часто дочерний побег появляется не из почки недоразвитого побега с терминальным соцветием, а из более молодой почки корневищного участка материнского вегетативного побега. Можно предположить, что ряд изменений в развитии генеративной сферы трибы *Coelogyneae* Pfitz. завершился формированием синантного побега, у которого развитие терминального соцветия может осуществляться только в момент активного нарастания апикальной части побега при временном отсутствии жесткого сочленения с ассимилирующими верхушечными листьями (рис. 6).

Понимая, насколько обособленной единицей в системе побегов тропических орхидных может быть генеративный побег (зачастую развивающий не только собственные листья, но и корни), имеется определенный соблазн рассматривать боковые соцветия всех без исключения орхидных в качестве отдельных единиц симподиума с терминальным соцветием. В настоящее время мы еще не располагаем достаточным количеством фактического материала, чтобы считать отдельными побегами боковые цветоносы некоторых родов из подсемейства *Vandoideae* Endl. (*Acriopsis* Reinw. ex Bl., *Cymbidium* Sw., *Grammatophyllum* Bl., *Thecostele* Rchb.f. и др.), однако не исключаем вероятности того, что по мере накопления фактов, соцветия этих орхидных будут рассматриваться как вегетативно-генеративные побеги с терминальными цветоносами.

Элемент модуля ТМ-2. Для того чтобы условно отобразить взаимное расположение вегетативных и генеративных побегов в каждом модуле, мы разделили составляющие их элементы на 1) акроботрические (с терминальным соцветием), 2) плевроботрические (с боковым соцветием) и 3) стерильные. Из этих элементов было построено 5 вариантов структуры модулей, каждому из которых был присвоен индекс, представляющий собой римскую цифру:

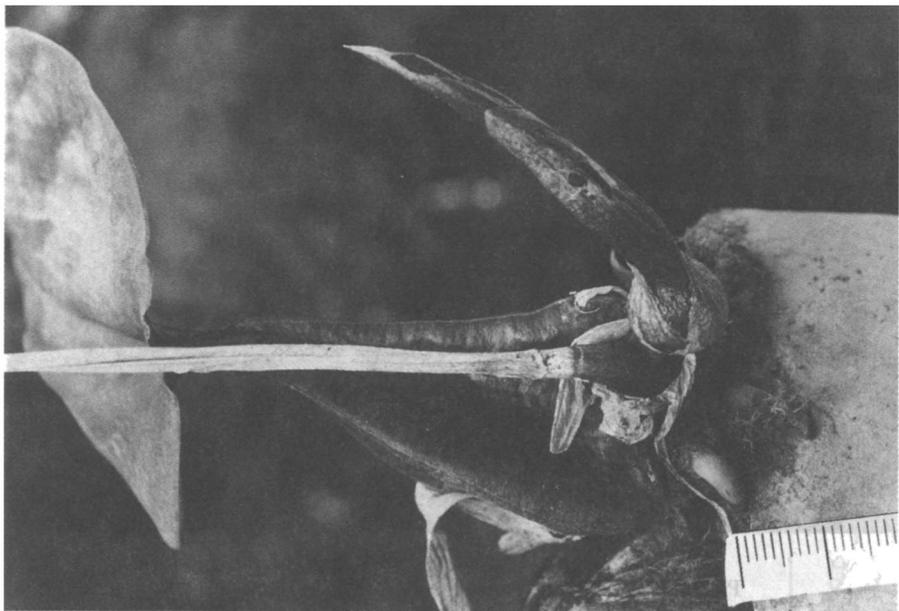


Рис. 5. Коловантное соцветие *Mischoyulbum cordifolium*
(модуль 1)



Рис. 4. Акроботрическое соцветие *Viborhulium restinatum* – достаточно редкое явление для рода



Рис. 6. Коловантное соцветие *Coelogyne cristata*

Модуль I (двучленный) = побег стерильный + побег акроботрический;
Модуль II (двучленный) = побег стерильный + побег плевроботрический (с корневищными соцветиями);

Модуль III (одночленный) = побег акроботрический;

Модуль IV (одночленный) = побег плевроботрический (со стеблевыми соцветиями);

Модуль V (одночленный комбинированный) = побег акроботрический + побег плевроботрический (со стеблевыми соцветиями).

Разделив все генеративные побеги орхидных на терминальные и боковые (пазушные), мы хотим особо обратить внимание на расположение боковых соцветий на побеге. Они могут развиваться из боковых почек на определенных метамерах псевдобульбы или из почек “дуги укороченных междоузлий” (участка поворота к вертикальному росту), имеющих корневищное происхождение. Первую группу боковых соцветий мы условно называем “стеблевыми”, а вторую группу – “корневищными”.

Для категории “элемент побеговой системы” (или “модуль”) была разработана таблица, отражающая не только строение и тип развития модулей, но и метамерность их надземных клубней или стеблей (однометамерные, многометамерные), а также учитывающая природу их срединных листьев (с сочленением или без сочленения) (рис. 7).

Модуль-I представляет собой двучленный симподий или два последовательно развивающихся побега. Первый – вегетативный (стерильный), более крупный, с нормально развитыми корнями и листьями, но никогда не развивающий собственного соцветия. Второй – вегетативно-генеративный (фер-

Тип псевдобульбы	Однометамерная с листьями без сочленения	Многометамерная с листьями без сочленения	Однометамерная с сочлененными листьями	Многометамерная с сочлененными листьями
Структура модуля и характеристика соцветия				
Модуль I Соцветие терминальное				
Модуль II Соцветие боковое корневищное				
Модуль III Соцветие терминальное				
Модуль IV Соцветие боковое стеблевое				
Модуль V Соцветия терминальное + боковое стеблевое				

Рис. 7. Структура модуля ТМ-2 и листовые формации эпифитных тропических орхидных

тильный) – представляет собой побег с нормально развитым корневищем, недоразвитой псевдобульбой, с более мелкими, чем обычно, либо редуцированными листьями, который развивает собственную корневую систему и несет терминальное соцветие. В системе побегов с двучленными модулями стерильные и фертильные побеги обычно чередуются.

Модуль-II также состоит из двух побегов – стерильного и фертильного. Но в отличие от модуля-I симподиум модуля-II нарастает только за счет вегетативных (стерильных) побегов. Вегетативные участки фертильных побегов у этого модуля еще более неразвиты, чем у модуля-I. Как правило, их листья редуцированы до пленчатых чешуй, они не имеют живых почек в основании и не развивают корней. Правильно оценить природу этих генеративных побегов помогают сбои в развитии, когда фертильный побег в основании развивает маленькую псевдобульбу, корни и живые почки.

Модуль-III представляет собой вегетативно-генеративный побег с терминальным соцветием. При изучении этого модуля важным моментом явля-

ется уяснение соотношения сроков развития вегетативной и генеративной частей побега относительно друг друга.

Развитие модуля-IV характерно для орхидей с побегами, лишенными терминального соцветия и характеризующимися детерминированным ростом (например, для некоторых секций из родов *Dendrobium* и *Eria*).

Модуль- V представляет собой побег, на котором одновременно развиваются как терминальное, так и боковые стеблевые соцветия. Такой тип элементов побеговой системы мы назвали комбинированным. Он свойствен видам из родов *Dendrobium* (секции *Formosae* Hook.f., *Phalaenanth* Schltr., *Spatulata* Lindl., *Dendrocoryne* Lindl.), *Eria* (секции *Secundae* Leavitt., *Cylindrolobus* Lindl.), *Appendicula*.

В культуре модуль не может рассматриваться как стабильная характеристика побеговой системы орхидных. Различные отклонения экологических факторов от нормы обычно блокируют развитие фертильных побегов в двучленном модуле, что приводит к образованию систем, состоящих из модулей сразу нескольких типов либо только из стерильных побегов (рис. 8).

Если специальные условия, индуцирующие цветение, отсутствуют, растение может десятилетиями развивать исключительно стерильные побеги, никогда не вступая в генеративную фазу. Переход растения к цветению является одним из самых значимых показателей успешности интродукции, поэтому очень важно правильно оценить условия, необходимые для стимулирования цветения: время и продолжительность периода покоя, степень колебания температурных режимов (годовых и суточных), освещенности и влажности.

Зная строение модуля того или иного вида, можно заранее определить, у каких видов развитие генеративной и вегетативной сферы происходит одновременно, а у каких – в разное время. Так, у многих видов *Coelogyne* Lindl. и *Pleione* D. Don развитие заложенного ранее терминального соцветия с почти полностью сформированным цветоносом может осуществляться только в момент активного нарастания апикальной части побега при временном отсутствии жесткого сочленения с ассимилирующими верхушечными листьями. Цветение у них всегда происходит одновременно с развитием вегетативной части побега. В то же время у многих родов орхидных соцветия развиваются только после полного формирования вегетативного побега.

Тип образования терминальных соцветий. Описание единицы структуры системы не сможет адекватно отразить ее строение, если не будет учтено развитие генеративной и вегетативной частей относительно друг друга. В особенности это относится к модулю III, который нужно рассматривать, обязательно учитывая ритмы взаимного развития вегетативных и генеративных побегов. Л.В. Аверьянов [20] различает протерантные (генеративно опережающие), синантные (развивающиеся одновременно), гистерантные (вегетативно опережающие) и гетерантные (неявно-терминальные) соцветия. Для характеристики развития соцветий орхидных Е.С. Смирновой [9] была предложена градация на структурно-временные группы с генеративно опережающим и вегетативно опережающим ритмами развития. При этом ритм развития терминального соцветия определяется в соответствии с визуальной картиной соотношения степе-

Модуль	Структура модуля	Схема нормального развития модуля	Схема угнетенного развития модуля
I			
II			
III			
IV			
V			

	<i>Псевдобульба одночленная</i>
	<i>Псевдобульба многочленная</i>
	<i>Терминальное соцветие</i>
	<i>Боковое соцветие</i>
	<i>Коловантное соцветие</i>

Пунктиром выделен отдельный модуль

Рис. 8. Схема нормального и угнетенного развития ТМ-2 при интродукции

ни развитости терминального соцветия и выхода листьев из трубки (максимально опережающий, умеренно опережающий и минимально опережающий). Из-за отсутствия четкого критерия, отделяющего один тип ритма развития от другого, в системе Е.С. Смирновой не всегда можно уловить разницу между максимально опережающим и умеренно опережающим ритмами развития. В связи с этим мы отдали предпочтение системе Л.В. Аверьянова, где четким признаком разделения протерантных, синантных и гистерантных побегов является наличие или отсутствие промежутка времени между развитием генеративной и вегетативной частей вегетативно-генеративных побегов. Опираясь на этот критерий, можно констатировать, что не только подавляющее число орхидных с генеративно опережающим ростом характеризуется синантным типом развития, но и то, что развитие соцветий у большинства примитивных подсемейств (*Apostasioideae* Reichb., *Neottioideae*, *Orchidoideae*) также происходит одновременно (лишь с небольшим запозданием) с вегетативной частью побега.

Для большинства орхидных Юго-Восточной Азии не характерно явное опережающее развитие генеративного побега относительно вегетативного. У большинства орхидных из подсемейств *Epidendroideae* (особенно из трибы *Coelogyneae* Pfitz.), развитие терминального соцветия происходит одновременно с развитием вегетативной части побега.

Гистерантный тип развития свойствен всем орхидным, развивающим чехол (*Cypripedioideae*, а также некоторые трибы *Epidendroideae*). У них между формированием вегетативной части побега и развитием соцветия всегда имеется промежуток времени.

Гетерантный тип образования соцветия мы склонны охарактеризовать как неявнотерминальный. Это те самые цветоносы корневищного происхождения, которые мы обсуждали выше у модуля II. После цветения вегетативная часть этого типа вегетативно-генеративных побегов, как правило, отмирает, оставаясь скрытой чешуевидными листьями или их остатками.

В дополнение к уже описанным ранее типам образования терминальных соцветий мы вводим пятый тип – коловантный (от греч. коловос – поврежденный, ущербный и антос – цветок), описывающий образование соцветия фертильного побега двучленного модуля I. Вегетативный участок вегетативно-генеративного побега, который развивается под этим соцветием, всегда имеет недоразвитые элементы побега и (или) листьев, что в корне отличает этот тип образования соцветий от всех остальных, которые либо развиваются на вершине нормально вызревших вегетативных побегов, либо вегетативная часть этих вегетативно-генеративных побегов полностью формируется после цветения.

Хотя признак “тип образования соцветия” является достаточно стабильным, в условиях культуры у орхидей изредка наблюдается нехарактерное развитие цветоносов. Особенно часто это проявляется при формировании корневищных фертильных побегов у модуля-II. У некоторых видов (*Coelogyne cristata* Lindl., *Calanthe vestita* Lindl., *Oncidium sarcodes* Lindl.) в случае сбоя ритма развития наблюдается появление терминального соцветия с коловантным типом развития.

СЕЗОННЫЙ ЭЛЕМЕНТАРНЫЙ ПОБЕГ (ПОБЕГ РИТМА)

Категория “сезонный элемент побега” эквивалентна понятиям “побег ритма” или “элементарный побег” в понимании Л.Е. Гатцук [10]. Побег ритма представляет собой сезонный прирост побега, образующийся за один цикл видимого роста. Сезонный элемент побега свойствен, в основном, моноподиальным эпифитным и сапрофитным видам орхидных, в то время как у симподиальных видов, произрастающих в условиях сезонного климата, развитие одного побега в течение нескольких сезонов – явление достаточно редкое. Многолетнее нарастание побега свойственно, например, одному из самых крупных представителей симподиальных орхидей Юго-Восточной Азии – *Grammatophyllum speciosum* Bl., каждый побег которого благодаря этому явлению может достигать нескольких метров в длину.

Главный побег орхидных с моноподиальным нарастанием может непрерывно развиваться в течение нескольких десятилетий. Даже в условиях сезонного климата, при уменьшении продолжительности светового дня (зимой), апикальная меристема главного побега большинства эпифитных видов из подсемейства *Vandoideae* производит не менее развитые метамеры, чем в летний период.

МЕТАМЕР

Обсуждая структуру побегов орхидных, прежде всего следует отметить, что разные ботанические школы совершенно по-разному представляют себе строение их метамеров. Так, Р.Л. Дресслер [21] считает метамером участок побега, узел которого (вместе с листом и пазушной почкой) лежит ниже междоузлия. Мы в соответствии с представлениями российской ботанической школы [22] считаем, что узел лежит выше междоузлия и влагалище листа прикрывает не собственное, а следующее, более молодое междоузлие (рис. 9). Правильное понимание структуры метамера, в свою очередь, во многом определяет выявление закономерностей побегообразования. Так, например, у симподиальных гетерометамерных орхидных в соответствии с представлениями американской школы основную почку возобновления несет утолщенный метамер псевдобульбы, в то время как в соответствии с нашими представлениями эта почка имеет корневищное происхождение.

Обсуждая тип модуля 2 с гетерометамерными корневищными побегами, характеризующимися надземными клубнями или стеблями (ТМ-2), необходимо еще раз остановиться на особенностях строения надземного клубня (псевдобульбы, воздушного клубня, туберидия). Довольно расплывчатая формулировка, приведенная в новейшем словаре “Биоморфология растений” [11], определяет псевдобульбу как “надземный клубень орхидных, образующийся в результате разрастания одного (клубень одночленный) или нескольких (клубень многочленный), часто верхних междоузлий бокового побега; нередко с ассимилирующими листьями и/или цветносом на верхушке”. Более четкое определение можно дать только в том случае, если уяснить, какие собственно листья несут метамеры, образующие надземный клубень, в чем состоит разница между клубнем одночленным и многочленным, у каких надземных клубней цветнос терминальный, а у каких – боковой.

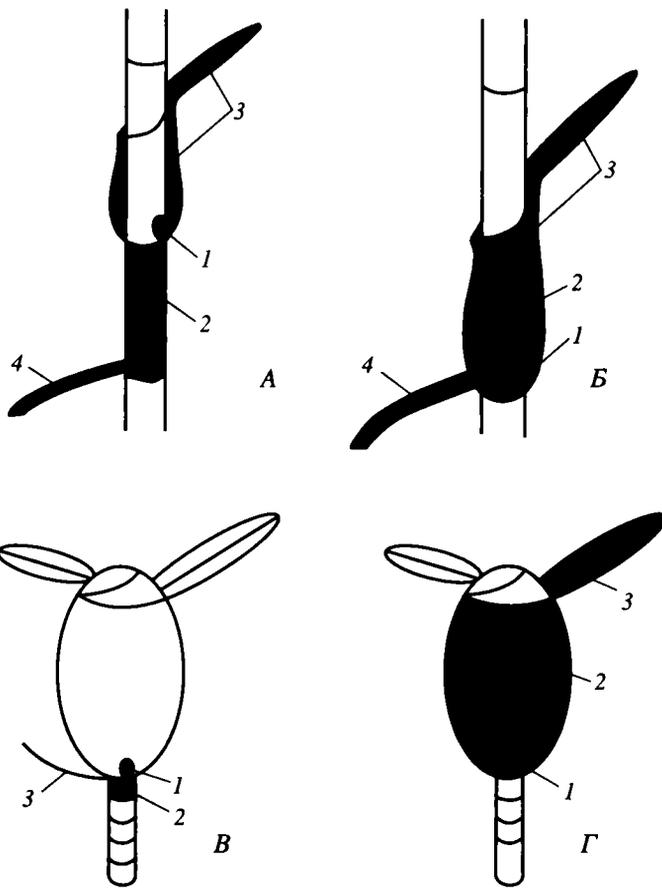


Рис. 9. Строение метамера моноподиально (А, Б) и симподиально (Б, Г) растущей эпифитной орхидеи согласно представлениям российской (А, Б) и американской (Б, Г) морфологических школ

1 – почка, 2 – междоузлие, 3 – лист, 4 – корень

Как установлено нашими исследованиями, разница между одночленными и многочленными надземными клубнями (псевдобульбами) состоит в том, что они образованы метамерами с листьями разной природы. Если одночленные псевдобульбы образованы метамером, несущим сидячий ассимилирующий лист, то многочленные псевдобульбы несут только ассимилирующие влагалищные листья (без сидячих листьев на вершине псевдобульбы). Как правило, одночленная псевдобульба образуется в результате разрастания предпоследнего междоузлия двулистного или последнего междоузлия однолистного симподиального побега. В том случае, если на верхушке одночленной псевдобульбы имеется второй сидячий лист или дополнительный чешуевидный лист (чехол), закладывается верхушечный цветonos. Если лист только один – цветonos на верхушке не развивается, так как отсутствует дополнительный метамер. Многие орхидеи с одночленными псевдобульбами развивают верхушечный цветonos одновременно с началом разворачивания ассимилирующих сидячих листьев (синантный тип развития).

Два верхушечных междоузлия одночленной псевдобульбы представляют собой чрезвычайно жесткую структуру с ограниченным числом почек. В общем случае их число равно числу листьев – одна или две. У примитивных однолистных родов (*Collabium* Bl., *Mischobulbum* Schltr., *Nephelaphyllum* Bl.) на вершине вегетативных побегов вообще нет никаких почек, у более продвинутых однолистных или двулистных родов (*Cattleya* Lindl., *Laelia* Lindl., *Epidendrum* L.) роль второго ассимилирующего листа играет так называемый чехол. “Чехол”, помимо защитной функции, имеет дополнительную задачу – он создает еще одно междоузлие на вершине одночленной псевдобульбы, там, где развивается терминальное соцветие. Как дополнительный лист “чехол” может развиваться одновременно с соцветием или прежде него и почти всегда располагается выше основных ассимилирующих листьев побега. Возможно, не так уж не правы были составители “Атласа описательной морфологии высших растений” [23], когда определили надземные клубни орхидей как “утолщенный участок стебля, верхушечная почка которого редуцирована, и несет только один или два нормально развитых листа”. Это определение, конечно, с оговоркой, что верхушечные почки могут быть не только редуцированы, но и заторможены или уже реализованы (т.е. образовали соцветия еще до полного формирования псевдобульбы), вполне подходит для орхидных с одночленными псевдобульбами.

Многочисленные псевдобульбы могут состоять из более или менее гомобластных (равномерных) метамеров (*Cymbidium* Sw.) или иметь один или несколько увеличенных метамеров (листопадные виды *Calanthe* R.Br.). При этом их листовая серия не имеет ассимилирующих черешковых или сидячих листьев и состоит только из чешуевидных (корневищный участок) и сочлененных влагалищных листьев (клубневой участок).

Рассматривая особенности утолщенных многочисленных псевдобульб из подсемейства *Epidendroideae*, необходимо обсудить и терминологию аналогичных им стеблей, не имеющих утолщений. Р.Л. Дресслер [21] не очень удачно назвал орхидные с такими стеблями “прутиковидными эпифитами без псевдобульб”. Тонкие стебли, которые нельзя назвать ни псевдобульбами, ни туберидиями, ни просто воздушными клубнями, имеются у многих родов подсемейства *Epidendroideae*, в особенности с терминальными соцветиями (*Appendicula* Bl., *Agrostophyllum* Bl., *Polystachya* Hook., *Arundina* Bl. и др.). Поскольку употребленный Р.Л. Дресслером термин кажется нам неудачным, а термины “тростниковый стебель” (reed stem) [21] или “стеблеветвь” (ramicaul) [24] явно отражают не толщину стебля, а строение многочисленной псевдобульбы с сочлененными влагалищными листьями, мы относим этот вид побегов, как упоминалось выше, к “гетерометамерным корневищным побегам с надземным стеблем”.

Гетерометамерные корневищные побеги с надземным клубнем (псевдобульбой) или стеблем у более высоко организованных *Epidendroideae*, как правило, имеют корневища с утолщенными междоузлиями. Эти корневища напоминают клубни стеблевого происхождения, характерные для наименее продвинутых групп орхидных (*Neottioideae*, например), стеблеклубневые анизотропные участки которых значительно более однородны по своей структуре.

Стеблеклубневые анизотропные побеги бывают надземными или подземными, они могут иметь только чешуевидные листья либо наряду с чешуевидными могут нести и ассимилирующие черешковые или сидячие листья. Такие побеги присущи почти всем видам из подсемейств *Neottioideae* Lindl., а также некоторым сапротрофным трибам (*Gastrodieae* Lindl.).

Обсуждая происхождение “тростникового стебля” орхидных (или многометамерного корневищного побега с надземным клубнем или стеблем) из подсемейства *Epidendroideae*, Дресслер выдвигает версию о его вторичном происхождении от подземных сапрофитных или от клубнелуковичных предков. Не исключается также версия, что “тростниковое” нарастание возникло вторично от утолщенных псевдобульб через задержку роста семян. Гипотеза о том, что происхождение многометамерного корневищного побега с надземным клубнем или стеблем у представителей подсемейства *Epidendroideae* производно от клубневых орхидных, базируется на их тесной связи с клубневыми родами (и у тех и у других по 8 поллиний, одинаковое строение семян типа *Bletia*). Кроме того, учитывается тот факт, что клубни имеются в некоторых примитивных группах этого подсемейства (например, в родах *Nervilia* Gaud. и *Arethusa* L.) [21].

Листовые формации. Наше особое внимание к составу листовой серии орхидных объясняется корреляцией типов листьев с несущими их метамерами. Обычно листовая серия любого побега делится на три крупные категории и включает низовые, срединные и вершинные листья. Согласно этой схеме, листья четко расположены по ярусам. К низовым листьям относятся чешуевидные и влагалищные листья, развивающиеся на корневищном участке побега, к срединным листьям – основные ассимилирующие листья побега, а вершинные листья составляют листовую серию соцветия.

Опираясь в основном на эту схему, в листовой серии орхидных мы выделили один вид низовых листьев – чешуевидные, два вида срединных листьев – ассимилирующие (без сочленения) и влагалищные (сочлененные), а также два вида вершинных листьев – стерильные и цветonoсные брактееи. Более детальные исследования показали, что деление листьев по ярусам не всегда соответствует классической схеме. Так, например, у некоторых видов рода *Eria* Lindl. один из чешуевидных листьев находится над псевдобульбой, а у множества видов с многометамерной псевдобульбой (*Dendrobium* Sw., *Cymbidium* Sw.) в составе листовой серии вообще нет срединных (сидячих и черешковых) ассимилирующих листьев, все они заменены сочлененными влагалищными листьями.

Поскольку строение любого побега удобно отображается в виде условной записи (диаграммы или формулы), мы ввели несколько индексов, соответствующих составу листовой серии побегов орхидных. Листовые формации вегетативных побегов орхидных представлены ассимилирующими листьями (индекс А), временно ассимилирующими (или сочлененными влагалищными) (индекс В) и не ассимилирующими (или чешуевидными) (индекс Ч). Мы не будем рассматривать здесь такие параметры листа, как строение листовой пластинки, жилкование, форма развития в почке. Основным признаком, по которому мы делим листовую серию вегетативного побега на категории А, В или Ч, – наличие или отсутствие влагалищной части и отдельного слоя (сочленения) на листовой пластинке.

Обычно ассимилирующие черешковые и сидячие листья – пликатные или кондупликатные, у более примитивных подсемейств в основании черешков или листовых пластинок отсутствует отделительный слой, их листья никогда не опадают, а остаются на побеге до тех пор, пока не сгниют полностью. Однако у большинства видов из подсемейства *Epidendroideae* ассимилирующие листья имеют влагалищную часть, отграниченную от листовой пластинки отделительным слоем, который может отсутствовать у некоторых высоко эволюционировавших видов – *Dichaea* Lindl., *Epidendrum* L. [21]. Сочленение (или отделительный слой) делит влагалищный лист на две части – неоппадающее влагалище и опадающую листовую пластинку. Сочлененные влагалищные листья могут развиваться как на корневищном, так и на стеблевом участке побега орхидных. Влагалищные листья, как правило, бифациальные, хотя встречаются и унифациальные (например, у дендробиумов из секции *Aporum* (Bl.) Lindl.).

Чешуевидные листья представляют собой тонкие бесцветные пленчатые чешуи, они остаются зелеными весьма непродолжительное время, в особенности, если развиваются на корневищном участке побега. В некоторых случаях чешуевидный лист развивается на дополнительном междоузлии, расположенном в верхней части одночленной псевдобульбы, которое обеспечивает развитие терминального генеративного побега. Такой чешуевидный лист может располагаться как под срединными ассимилирующими листьями (и тогда он выглядит либо как чешуевидный, либо как видоизмененный срединный лист), так и над ними, в терминальной части псевдобульбы. Это уже упоминавшийся выше “чехол”, который иногда относят к листовой формации генеративного побега [9]. Отсутствие сочленения, форма и особое, всегда определенное расположение в терминальной части побега, позволяет отнести “чехол” не к видоизмененным чешуевидным или влагалищным листьям, а к отдельной листовой формации и присвоить ему индекс Чх.

Лежащие над “чехлом” органы мы относим к формациям генеративного побега. Если “чехол” отсутствует, критерием для выделения генеративной части побега служит первое удлиненное междоузлие соцветия. В составе листовой серии генеративного побега мы выделяем срединные и цветоносные брактей.

Листовая серия подавляющего числа моноподиальных орхидных из подсемейства *Vandoideae* состоит из сочлененных влагалищных листьев (индекс В). Как правило, каждый метамер моноподиального орхидного развивает только один генеративный побег. Однако имеются исключения, когда каждый метамер несет два соцветия и более.

Значительно меньше родов эпифитных моноподиальных орхидных имеют несочлененные ассимилирующие листья, плотно сидящие на стебле (*Dichaea* Lindl., *Vanilla Pl. ex Mill.*) или в составе их листовой серии вообще нет никаких листьев – все они редуцированы (*Taeniophyllum* Bl.). Метамерам с редуцированными листьями присваивается индекс Р (редуцированный лист).

Описание метамеров побега, несущего листья разных формаций, включает следующие индексы:

А – метамер с ассимилирующим листом без сочленения;

В – метамер с влагалищным сочлененным листом;

Ч – метамер с чешуевидным листом;

Чх – метамер с чехлом;

Р – метамер с редуцированным листом;

Бс – метамер со срединной брактей;

Бц – метамер с цветоносной брактей.

Используя эти индексы, нетрудно описать структуру побега в виде формулы, как это впервые для семейства орхидных предложила Е.С. Смирнова [9].

Очевидно, что в общем случае место каждого метамера в системе побега более или менее определено. Например, для генеративно зрелого растения *Coelogyne cristata* (вида с однометамерной псевдобульбой) члены формулы должны выстроиться в следующем порядке: Ч, А, Бс, Бц. А подсчитав число метамеров, несущих листья той или иной формации, формулу можно записать следующим образом: $12Ч + 2А + 10Бс + (3-6)Бц$. Чтобы еще более полно отобразить структуру любого побега, можно охарактеризовать длину и толщину метамеров, отметить особыми значками вегетативную и генеративную части и т.д. Применение этой методики позволяет описывать морфологическую структуру побегов не только генеративнозрелых, но и ювенильных растений, ее можно с успехом использовать и для онтогенетических исследований начальных стадий развития сеянцев.

СТРУКТУРНО-МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ЕДИНИЦА ПОБЕГОВОЙ СИСТЕМЫ КАК КРИТЕРИЙ УСПЕШНОСТИ ИНТРОДУКЦИИ

Опираясь на рассмотренные выше комплексы признаков вегетативной сферы орхидных, мы предлагаем использовать их для характеристики адаптационной изменчивости растений в условиях культуры. Ненормальное или угнетенное развитие каждого интродуцированного вида можно охарактеризовать, сопоставив его “идеальную модель” с реально проявляющимися аномалиями в развитии побеговой системы.

Если рассматривать иерархическую пирамиду соподчиненных морфологических структур побеговых систем орхидных с позиции их изменчивости в условиях интродукции, то нельзя утверждать, что более крупные категории (например “тип структуры побеговой системы” (ТСС) или “элемент побеговой системы”) более стабильны, чем мелкие категории (“модуль” или “побег”).

В качестве примера попробуем рассмотреть категорию “тип структуры побеговой системы”, которая очень близка к понятию “форма роста”. Эта категория включает в себя несколько составляющих, в том числе направление нарастания и структуру осевой основы особи, строение составляющих ее побегов, а также направление их роста.

Однозначное или неоднозначное определение категории “тип структуры побеговой системы” для эпифитных орхидных во многом зависит от точки зрения автора. Если он рассматривает “форму роста” как отражение своеобразия жизненной формы растения, то в разных условиях один и тот же вид может иметь совершенно разные жизненные формы. Самыми нестабильными параметрами у эпифитных орхидных являются длина

корневищных участков побегов, способ ветвления и направление роста. Если категория “форма роста” рассматривается как основополагающий комплекс признаков для построения морфологической модели любого вида орхидных [9], то необходимо разработать довольно громоздкую систему с дробной градацией, в которой могли бы быть учтены все возможные отклонения признаков. На практике это неосуществимо, поскольку невозможно учесть все нюансы в развитии структуры оси (например, длиннокорневищное растение при определенных условиях развивает корневище с короткими метамерами, а неветвящиеся ранее побеги начинают активно ветвиться), в особенностях габитуса растений, порой одновременно развивающих и прямостоячие, и полегающие, и лазящие, и ползучие побеги. И, конечно, совершенно невозможно предугадать изменение в направлении роста у эпифитных растений.

В категории “тип модуля” количество вариантов, вероятно, может быть меньше, если не брать в расчет отношение растения к горизонтальному земельному субстрату и долговременность существования корневища. Если не учитывать эти два признака, можно сузить количество “типов модуля” до трех, ограничившись “гомометамерным стеблем”, “гетерометамерным стеблем с псевдобульбой или клубнем”, а также “микоризомным стеблем”. Однако до тех пор, пока морфологи не придут к единому мнению относительно природы стеблекорневых тубероидов, клубней и стеблевых клубней в семействе орхидных, более осторожным подходом будет распределение этих побегов по разным “типам модулей” и рассмотрение их отдельно друг от друга.

Наиболее подробно изученный в этой работе тип модуля-2 (с гетерометамерным клубнем (псевдобульбой) или стеблем) имеет сложную структуру и может быть как одночленным, так и многочленным. Блокирование развития соцветий в ТМ-2 целиком зависит от неблагоприятных условий культивирования и проявляется как на уровне категории “модуль”, так и на уровне категории “элемент модуля” или “побег”.

ВЫВОДЫ

Система соподчиненных элементов побегового тела растений из семейства *Orchidaceae* включает в себя 6 категорий (тип структуры побеговой системы, тип модуля, структура модуля, элемент модуля (побег), сезонный элемент побега и метамер), с помощью которых можно производить биоморфологический анализ, даже не наблюдая растения в их естественной среде обитания. На основании сравнения “идеальных” теоретически построенных моделей и развивающихся в условиях интродукции реальных растений можно с большой степенью достоверности судить об имеющихся отклонениях как в их вегетативной, так и в генеративной сферах.

Самая стабильная характеристика при описании побеговых систем орхидных – “тип модуля”, она не может изменяться ни в природе, ни в условиях культуры. В настоящей работе наиболее подробно изучена структура типа модуля – ТМ-2, состоящего из гетерометамерных корневищных побегов с надземным клубнем (псевдобульбой) или стеблем, поскольку именно этот

тип модуля характерен для большинства эпифитных орхидных. Все более мелкие категории системы соподчиненных элементов вегетативной сферы орхидных в той или иной степени вариабильны, их изменчивость зависит как от экологических условий, в которых содержится растение, так и от его возраста.

Нарастание в системе побегов орхидных может быть представлено как повторение не только однородных единичных вегетативно-генеративных побегов (одночленный модуль), но и групп, состоящих из чередующихся стерильного (вегетативного) и фертильного (вегетативно-генеративного) побегов (двучленный модуль). Двучленные модули с чередующимися стерильными и фертильными побегами довольно широко распространены среди орхидных из подсемейств *Epidendroideae* и *Vandoideae*, произрастающих в тропических районах Юго-Восточной Азии.

У категории “тип модуля-2” (ТМ-2) одночленные и многочленные надземные клубни (псевдобульбы) образованы метамерами с листьями разной природы. Одночленные псевдобульбы образованы метамером, несущим сидячий ассимилирующий лист, а метамеры многочленных псевдобульб почти всегда несут только ассимилирующие влагалищные листья.

Листовые формации орхидных состоят из шести видов листьев, включая один вид низовых листьев – чешуевидные, два вида срединных листьев – ассимилирующие (без сочленения) и влагалищные (сочлененные), два вида верхних листьев – стерильные и цветоносные брактееи, а также особый вид листьев неопределенной природы – “чехол”.

Помимо уже описанных в литературе четырех типов образования терминальных соцветий орхидных (протерантный, синантный, гистерантный и гетерантный) [20], нами был выявлен еще один тип – коловантный, описывающий образование фертильного побега двучленного модуля. Вегетативный участок коловантного соцветия всегда имеет недоразвитые элементы побега и(или) листьев, что в корне отличает этот тип образования соцветий от всех остальных, развивающихся на уже вызревших или еще только формирующихся полноценных вегетативных побегах.

ЛИТЕРАТУРА

1. Смирнова Е.С. Методика определения морфологических структур у орхидных // Бюл. Гл. ботан. сада. 1984. Вып. 132. С. 71–77.
2. Rasmussen H. The vegetative architecture of *Orchids* // *Lindleyana*. 1986. Vol. 1, N 1. P. 42–50.
3. Виноградова Т.Н. Ранние стадии развития тайника сердцевидного в природных условиях // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1996. Т. 101, вып. 4. С. 82–91.
4. Татаренко И. Орхидные Приморского края: Биология, экология, вопросы охраны: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1991.
5. Коломейцева Г.Л., Кузнецов А.Н. Дендробиумы флоры Вьетнама в коллекции ГБС РАН // Тез. докл. Междунар. конф. “Охрана и культивирование орхидей”. Киев: Наук. думка, 1999. С. 103–105.
6. Коломейцева Г.Л., Кузнецов А.Н. Коллекция орхидных флоры Вьетнама в Фондовой оранжерее ГБС РАН // Тез. докл. Междунар. конф. “Ботанические сады: состояние и перспективы сохранения, изучения, использования биоразнообразия растительного мира”. Минск: БГПУ, 2002. С. 129–130.
7. Dressler R.L. The orchids – natural history and classification. Cambridge (Mass.): Harvard Univ. press, 1981. 332 p.

8. Halle F., Oldeman R.A.A., Tomlinson P.B. Tropical trees and forests: An architectural analysis. B.: Springer, 1978. 312 p.
9. Смирнова Е.С. Морфология побеговых систем орхидных. М.: Наука, 1990. 209 с.
10. Гатцук Л.Е. Геммаксиллярные растения и система соподчиненных единиц их побегового тела // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79, вып. 1. С. 100–113.
11. Жмылев П.Ю., Алексеев Ю.Е., Карпухина Е.А., Баландин С.А. Биоморфология растений: Иллюстрированный словарь. М.: Гриф и К, 2002. 240 с.
12. Васильев А.Е., Воронин Н.С., Еленевский А.Г., Серебрякова Т.И. Ботаника: Анатомия и морфология растений. М.: Просвещение, 1978. 408 с.
13. Тихонова М.Н. Строение и формирование побегов у некоторых видов тропических орхидей рода *Coelogyne* Lindl. // Ботан. журн. 1970. Т. 55, № 3. С. 422–429.
14. Тихонова М.Н. О развитии побегов у *Bletilla striata* и *Calanthe vestita* // Там же. 1971. Т. 56, № 1. С. 1697–1699.
15. Смирнова Е.С. Признаки строения вегетативной сферы тропических и субтропических однодольных растений // Журн. общ. биологии. 1968. Т. 29, № 6. С. 678–687.
16. Смирнова Е.С. Классификация морфологических типов цветковых растений // Тропические и субтропические растения. М.: Наука, 1976. Вып. 3.
17. Stoutair W. Cultivating disas in Ohio // Amer. Orch. Soc. Bull. 1981. Vol. 50, N 10. P. 1195–2000.
18. Залукаева Г.Л. Возрастная и экологическая дифференциация корней эпифитных орхидных // Бюл. Гл. ботан. сада. 1995. Вып. 171. С. 106–116.
19. Vermeulen J.J. A taxonomic revision of *Bulbophyllum*, Section *Adelopetalum*, *Lepanthanthe*, *Macrouris*, *Pelma*, *Peltopus*, and *Uncifera* (Orchidaceae). Leiden: Univ. press, 1993. 324 p. (Orchid Monographs: Vol. 7).
20. Аверьянов Л.В. Определитель орхидных (Orchidaceae Juss.) Вьетнама. СПб.: Мир и семья, 1994. 432 с.
21. Dressler R.L. Phylogeny and classification of the Orchid family. Portland (Oreg.) Dioscorides press, 1993. 314 p.
22. Гатцук Л.Е. Комплементарные модели побега и их синтез // Ботан. журн. 1995. Т. 80, № 6. С. 1–4.
23. Федоров А.А., Кирпичников М.Э., Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений: Стебель и корень. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. 52 с.
24. Stern W.L., Pridgeon A.H. Ramicaul a better term for the pleurothallid 'secondary stem' // Fieldiana. 1984. Vol. 53, N 4. P. 397–401.

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

Поступила в редакцию 24.10.2002

SUMMARY

Kolomeitseva G.L. Morphological types of orchids

The original system of morphological classification has been developed in terms of shoot structure varieties of orchids from tropical regions of South-Eastern Asia. The system includes six categories (type of shoot system structure, type of module, module structure, element of module (shoot), seasonal element of shoot and metamere) and permits to analyse shoot biomorphology both in natural habitats and under cultivation. The structure of dimeric module (it represents a pair of alternate shoots: vegetative and vegetative-generative ones) have been described in the family Orchidaceae for the first time, as well as the differences between pseudobulbs of epiphytic tropical orchids. The leaf formations of orchids have been characterized. Stability and variability of above mentioned morphological categories in plants under introduction have been substantiated.

СТРОЕНИЕ И ПОЛОЖЕНИЕ ПЕРВЫХ ФИЛЛОМОВ НА ГЛАВНОЙ И БОКОВЫХ ОСЯХ У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВ *BETULACEAE* и *SALICACEAE*

М.В. Костина

Первые филломы¹ (один или два), появляющиеся на боковой ветви и так или иначе отличающиеся от последующих филломов, называют предлистьями, или профиллами. Для большинства представителей однодольных характерен один двукилевой предлист, расположенный адаксиально (т.е. предлист развернут спинной стороной к оси материнского побега). У двудольных боковые побеги обычно начинаются с двух предлистьев, медианы которых лежат в трансверсальной плоскости побега. Однако среди двудольных встречаются виды с одним предлистом, а некоторые однодольные могут иметь два предлиста [1–3].

У одного и того же растения строение и положение первых филломов на главном побеге, в вегетативной сфере и в области соцветия могут существенно различаться [4]. У березовых положение и характер первых филломов можно рассматривать на четырех типах побегов: на главном побеге; на вегетативных побегах, развивающихся из пазушных почек, а так же на силлептических вегетативных побегах; на побегах, завершающихся мужскими и женскими сережками; на силлептических побегах, развивающихся непосредственно в соцветиях – сережках.

Всходы представителей семейства березовых, как и у большинства двудольных, имеют две семядоли. Семядоли березовых простые, цельнокрайние, без прилистников [5]. Типично и положение первых филломов в соцветиях березовых – сережках. Эти филломы имеют вид небольших чешуй без прилистников. Как известно, мужские и женские сережки березовых представляют собой тирсы. На главной оси сережки располагаются дихазии; выходящие из пазух кроющих листьев – прицветников. Первые два филлома – прицветнички, формирующиеся на оси дихазия, располагаются в трансверсальной плоскости или несколько смещены в сторону кроющего листа. Если дихазий многоярусный, то на его боковых разветвлениях развиваются два прицветничка второго порядка, также расположенных трансверсально. Кроющий лист дихазия у березовых может сростаться с прицветничками оси первого и второго порядков или прицветнички сростаются между собой [3].

Однако наблюдения показывают, что положение первых филломов на всех остальных боковых осях березовых необычно для двудольных. В данной работе рассмотрено положение и строение первых филломов на силлептических вегетативных побегах, в пазушных почках и на разветвленной системе побегов с женскими и мужскими сережками.

¹ В морфологической литературе в качестве обобщающего термина для обозначения листовых членов растения используется термин филлом. Этот термин охватывает и вегетативные листья, и чешуи, и прицветники, и придаточные органы цветка [1].

У видов семейства *Salicaceae*, как и у ряда представителей семейства *Betulaceae*, первая почечная чешуя занимает не типичное для двудольных положение. Существует несколько точек зрения на происхождение двукилевой чешуи у ивовых. Более детальное сравнение почечных чешуй у представителей обоих семейств позволит точнее выяснить причины их сходства и различия.

В данной работе использовали гербарные материалы ГБС РАН (МНА) и БИН РАН (LE), а также растения, произрастающие в коллекциях ГБС РАН.

Строение, положение и характер первого филлома в почках у видов родов *Alnus* В. Ehrh., *Betula* L., *Corylus* L., *Carpinus* L., *Ostrya* Scop. При характеристике подродов рода *Alnus* обычно используют такие признаки, как число и форма почечных чешуй, наличие или отсутствие у пазушных почек ножки. У видов подрода *Alnaster* (Spach) Endl. формируются сидячие почки с тремя или большим числом неравных чешуй. У видов подродов *Gymnothyrus* (Spach) Regel и *Gremastogyne* (Winkl.) Schnd. развиваются почки на ножках с двумя-тремя почти равными почечными чешуями. J. Furlow [6] отмечая прилистниковую природу почечных чешуй у ольхи, подробно не рассматривал их строение и положение.

У ольхи серой (*Alnus incana* (L.) Moench.) (подрод *Gymnothyrus*) ножка пазушной почки, длиной около 1 см, образована первым междуузлем бокового побега – гипоподием. По сути дела, почку на ножке можно рассматривать как побег, состоящий из гипоподия и верхушечной почки. Кроме того, у ольхи образуются укороченные побеги, состоящих из нескольких чешуевидных филломов и верхушечной почки.

Наблюдения показывают, что у ольхи серой первый филлом пазушной почки состоит из двух прилистников, имеющих почти одинаковые форму и размеры, и небольшой листовой пластинки (рис. 1, Аа). Прилистники целиком прикрывают почку и выполняют функции почечных чешуй. Так же устроен и расположенный выше филлом. Один из его прилистников полностью превращен в почечную чешую, а у второго прилистника только верхняя его часть выполняет защитную функцию. Таким образом, пазушные почки ольхи серой имеют три полноценные почечные чешуи, представляющие собой прилистники.

Первый филлом в пазушной почке занимает адаксиальное положение. Диаграмма пазушной почки ольхи серой представлена на рис. 1, Б. Так же устроены пазушные почки у ольхи черной (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) и *Alnus cremastogyne* Burkill.

Верхушечные почки у ольхи серой тоже защищены прилистниками, с тем различием, что листовая пластинка хорошо развита уже у первого филлома. При распускании верхушечной почки все междуузлия почки удлинняются и годичное кольцо отчетливо не выражено.

У ольхи кустарниковой – *Alnus fruticosa* Rupr. (подрод *Alnaster*) первая почечная чешуя занимает адаксиальное положение (рис. 2, Аа). В пазухе этой чешуи почка не образуется. У следующего филлома пазушной почки формируются два отдельных прилистника и листовая пластинка между ними (рис. 2, Аб). Один из этих прилистников полностью превращен в почечную чешую. Почечные чешуи этого вида отличаются размерами – первая более короткая. У первой почечной чешуи кили не выражены, но число жилок

примерно в два раза больше, чем у второй. По всей вероятности, первая чешуя образовалась в результате срастания прилистников, а вторая почечная чешуя, как уже указывалось, представляет собой один прилистник. Диаграмма пазушной почки представлена на рис. 2, Б.

Почечные чешуи верхушечной почки ольхи кустарниковой, как и у ольхи серой, представляют собой несросшиеся прилистники, между которыми располагается листовая пластинка.

Строение пазушной почки лещины было подробно рассмотрено А. W. Eichler [3] и W. Troll [7]. По их мнению, первые две чешуи, находящиеся в трансверсальном положении, представляют собой два предлиста. Следующий филлом имеет два прилистника и недоразвитую листовую пластинку, последующие филломы, помимо прилистников, имеют нормально развитые листовые пластинки.

Полученные в данной работе результаты показывают, что между первыми двумя чешуями в почках лещины иногда развивается почка. Следовательно, данные чешуи представляют собой не предлистья, расположенные трансверсально, а являются прилистниками адаксиально расположенного филлома, у которого не развивается листовая пластинка.

По наблюдениям Т. Г. Полозовой [8], верхушечная почка ростовых побегов *Betula nana* L. имеет в основании 1–2 недоразвитых листа, каждый из которых снабжен парой прилистников; последние служат почечными чешуями. У пазушных почек листовая пластинка первого филлома, расположенного адаксиально, сильно редуцирована и обнаруживается только при сильном увеличении в виде треугольника или языковидного выроста между прилистниками. Так же устроен и первый филлом в пазушных почках у *B. pendula* [9].

У граба обыкновенного (*Carpinus betulus* L.) и хмелеграба виргинского (*Ostrya virginica* (Mill.) Willd.), как и у других рассмотренных выше видов, первые чешуи представляют собой прилистники первого филлома с неразвившейся листовой пластинкой, занимающего адаксиальное положение.

Следует обратить внимание и на то, что у всех рассмотренных в данной работе представителей семейства березовых, следующие за профиллом два филлома расположены трансверсально, т. е. начальная стадия развертывания листовой спирали на боковых побегах происходит у них одинаковым образом. У берез и ольхи с четвертого филлома начинает развертываться листовая спираль, присущая этим видам. У лещины, граба, хмелеграба развивается не два, а большее число таких трансверсально расположенных филломов с редуцированными листовыми пластинками и прилистниками, выполняющими функцию почечных чешуй.

Интересно отметить, что тот вариант строения и расположения первых филломов, который, как ошибочно полагали А. W. Eichler [3] и W. Troll [7], имеет место у лещины, встречается у дуба черешчатого (*Quercus robur* L.). У дуба в пазушных почках два первых филлома – предлистья – располагаются трансверсально и представляют собой небольшие почечные чешуи. Следующие за предлистьями филломы имеют редуцированные листовые пластинки и хорошо развитые прилистники, выполняющие функцию почечных чешуй [10]. Трансверсальное положение занимают чешуевидные филломы и на силлептических побегах.

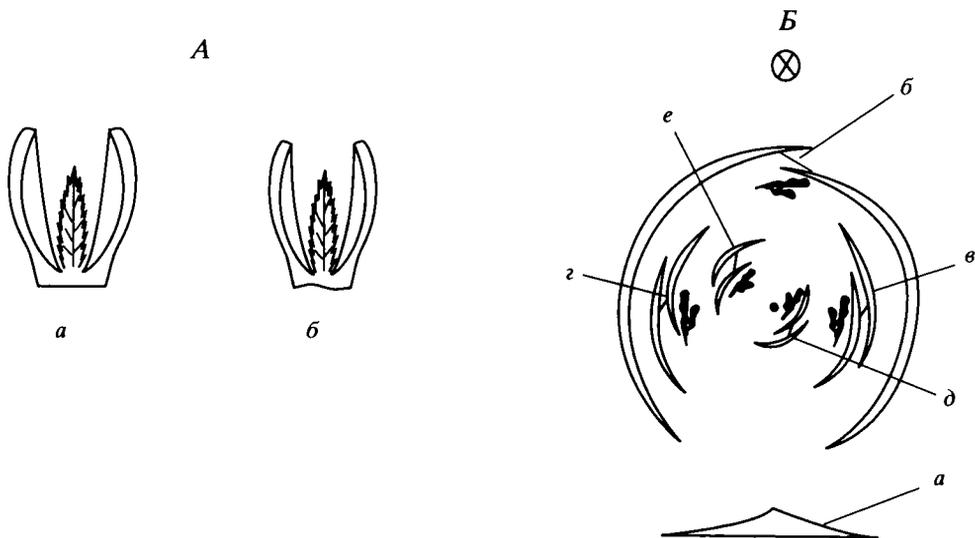


Рис. 1. Строение почечных чешуй *Alnus incana* (объяснение в тексте)

Б - диаграмма пазушной почки: а - кроющий лист, б - первый филлом с листовой пластинкой и прилистниками, выполняющими функцию почечных чешуй, е-е - расположенные выше филломы с листовыми пластинками и прилистниками

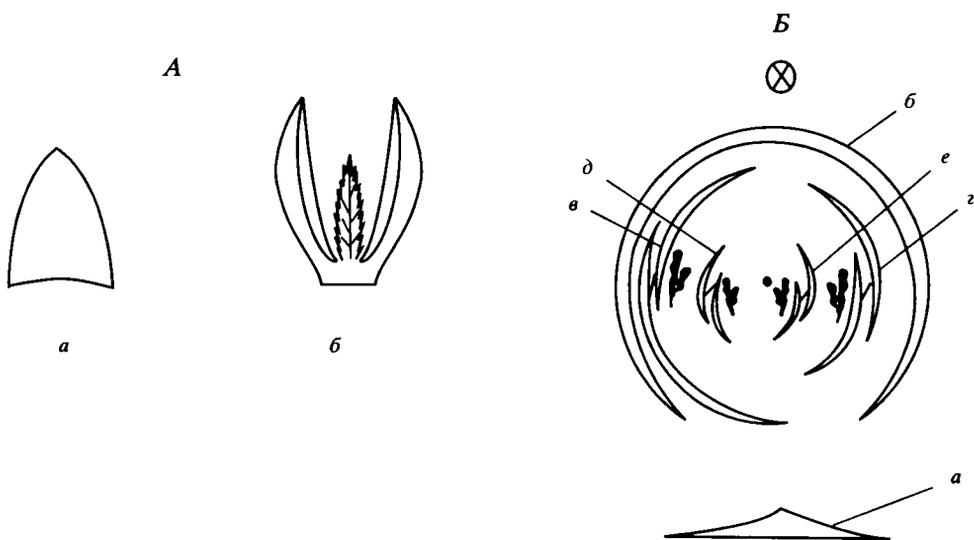


Рис. 2. Строение почечных чешуй *Alnus fruticosa* (объяснение в тексте)

Б - диаграмма пазушной почки: а - кроющий лист, б - первая почечная чешуя, е - второй филлом с листовой пластинкой и прилистниками, один из которых выполняет функцию почечной чешуи, z-e - то же

Положение первого филлома на силлептических вегетативных побегах у представителей родов *Alnus*, *Betula*, *Corylus*. Силлептическими называют побеги, развивающиеся из пазушных почек без периода покоя и одновременно с продолжающимся ростом материнского побега. В умеренном климате такие побеги часто формируются у местных видов березы, ольхи, из-

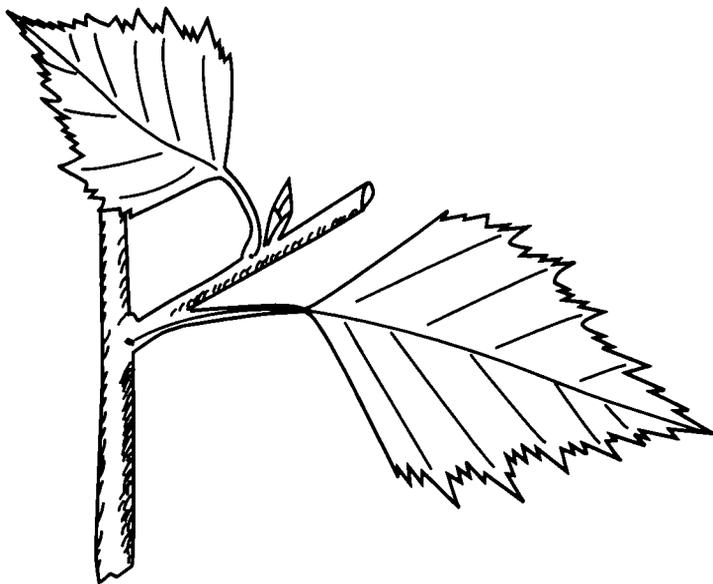


Рис. 3. Силлептический побег *Betula pendula* с адаксиально расположенным первым филломом

редка их можно наблюдать у лещины. У граба обыкновенного и хмелеграба виргинского, произрастающих в ГБС РАН, образования силлептических побегов отмечено не было.

Структура и развитие силлептических побегов у *Betula pendula* Roth. были подробно рассмотрены О.Б. Михалевской и В.Б. Костиной [9]. У силлептических побегов этого вида первый филлом представляет собой нормально развитый лист, с пластинкой и прилистниками и пазушной почкой. Длина первого междоузлия бокового силлептического побега – гипоподия – варьирует от 2 до 30 мм; длина второго междоузлия всегда значительно больше, чем длина первого. По нашим наблюдениям, первый филлом у *Betula pendula* занимает не типичное для двудольных адаксиальное положение (рис. 3).

У ольхи серой и ольхи черной первый филлом также занимает адаксиальное положение и представляет собой лист срединной формации. Но в отличие от березы самым длинным междоузлием на силлептическом побеге у этих видов является гипоподий. На адаксиальное положение первого филлома у ольхи черной указывал F. Bugnon [11].

У *Alnus fruticosa*, произрастающей в коллекции ГБС РАН, образование силлептических побегов происходит крайне редко. Первый филлом на таких побегах, как и в почках возобновления, представляет собой чешую и расположен адаксиально. В пазухе этого филлома почка не формируется.

Адаксиальное положение, как показывают наблюдения, занимает на силлептических побегах первый филлом и у лещины, который также представляет собой нормально развитый лист.

Положение и характер первого филлома на боковых осях с женскими и мужскими сережками у ольхи. У видов ольхи подрода *Gymnothyrsus* побеги текущего года завершаются системой мужских сережек, состоящей из тер-

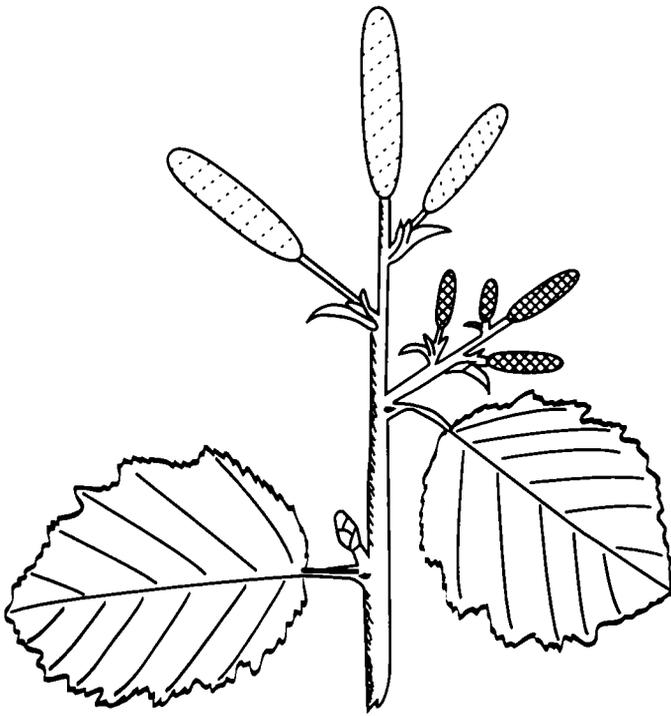


Рис. 4. Разветвленная система мужских и женских сережек *Alnus incana* на побеге текущего года с адаксиально расположенным первым филлом на боковой оси с женскими сережками

минальной и некоторого числа боковых сережек. Обычно под мужскими сережками в том же вегетационном сезоне развиваются боковые оси, на которых формируется терминальная женская сережка и одна или несколько боковых. Наблюдения показывают, что у ольхи серой и ольхи черной на осях с женскими и мужскими сережками первый филлом, состоящий из двух маленьких чешуевидных прилистников и небольшой чешуевидной пластинки между ними, занимает адаксиальное положение (рис. 4).

В подроде *Alnaster* женские сережки перезимовывают в почках. Весной из этих почек развиваются небольшие олистенные побеги, которые у многих видов завершаются разветвленной системой осей с женскими сережками. Первый филлом на таких боковых осях занимает адаксиальное положение и представляет собой двукилевую чешую. Расположенные выше филломы имеют прилистники и небольшие листовые пластинки.

Таким образом, у *Alnus fruticosa* первые чешуи, которые образуются на всех типах боковых побегов, кроме боковых побегов в сережках, имеют одинаковое строение и в их пазухах почки не формируются.

Строение проводящей системы в области узла у представителей семейства *Betulaceae*.

Как известно, боковые побеги связаны своей проводящей системой с несущей их осью. Двудольные обычно имеют два тяжа проводящих тканей – два веточных следа (или два следа почек на ранних стадиях развития), которые закладываются как листовые следы двух предлистьев [1].

В этой связи интересна работа R. Garrison [12], который подробно рассматривает формирование проводящей системы пазушных почек у *Betula papyrifera* Marsh. Как отмечает R. Garrison, листья срединной формации у изученной им березы имеют трехлакунные, трехпучковые узлы: центральный пучок идет в листовую пластинку, а боковые – к прилистникам. У этого вида, как и у большинства двудольных, формируются два веточных следа. R. Garrison считает, что эти веточные следы закладываются как листовые следы двух предлистьев, расположенных трансверсально и выполняющих функцию почечных чешуй. Однако у березовых первые две почечные чешуи представляют собой прилистники адаксиально расположенного филлома с неразвитой листовой пластинкой. Следовательно, веточные следы ведут к прилистникам первого филлома, а не к предлистьям. Таким образом, при формировании первого филлома развиваются только два боковых пучка, идущих к прилистникам, а центральный пучок не образуется.

Как уже отмечалось, все филломы березовых, кроме семядолей и прицветничков в сережках, имеют прилистники. Таким образом, у березовых можно отметить следующую закономерность в размещении первых филломов на побегах: если на побегах березовых развиваются филломы с прилистниками, то первый филлом занимает адаксиальное положение. Если филломы не имеют прилистников, как прицветнички в сережках и семядоли, то первые два филлома на побегах располагаются трансверсально. Таким образом, у березовых адаксиальное положение первого филлома может быть обусловлено особенностями связи ветви с проводящей системой несущей ее оси.

Строение и положение почечных чешуй у представителей семейства *Salicaceae*. В связи с образованием двукилевой чешуи у некоторых видов ольхи интересно провести сравнение с почечной чешуей, формирующейся у видов родов *Salix* L. и *Populus* L.

Как известно, у видов родов *Salix* и *Populus* пазушные почки прикрыты двукилевой чешуей. В отличие от видов семейства березовых у представителей семейства ивовых и на силлептических побегах формируется двукилевая чешуя, обращенная к кроющему листу. У видов рода *Salix* двукилевая чешуя колпачком одевает пазушную почку. Строение этой чешуи было подробно рассмотрено W. Troll [13], который полагал, что чешуя ив произошла в результате срастания двух первых филломов, несколько смещенных к кроющему листу. Двойственную природу такой чешуи подтверждают две почки, расположенные в основании килей. У видов рода *Populus* также формируется двукилевая чешуя, в пазухе которой располагаются две почки, что особенно хорошо заметно на силлептических побегах. У тополей почечная чешуя не образует колпачка и не полностью прикрывает почку.

У видов семейства *Salicaceae* можно наблюдать некоторые общие черты разветвления листовой спирали. Так, у тополя бальзамического первые три чешуи в почке располагаются двурядно. В отличие от первой почечной чешуи в пазухе второй (рис. 5, Аб) – и третьей (рис. 5, Ав) развивается по одной почке. Далее формируются листья с прилистниками (рис. 5, Аг) и листовая спираль начинает разветвляться по формуле 2/5. Диаграмма пазушной почки тополя бальзамического показана на рис. 5, Б. У осины пять почечных чешуй, включая и первую двукилевую,

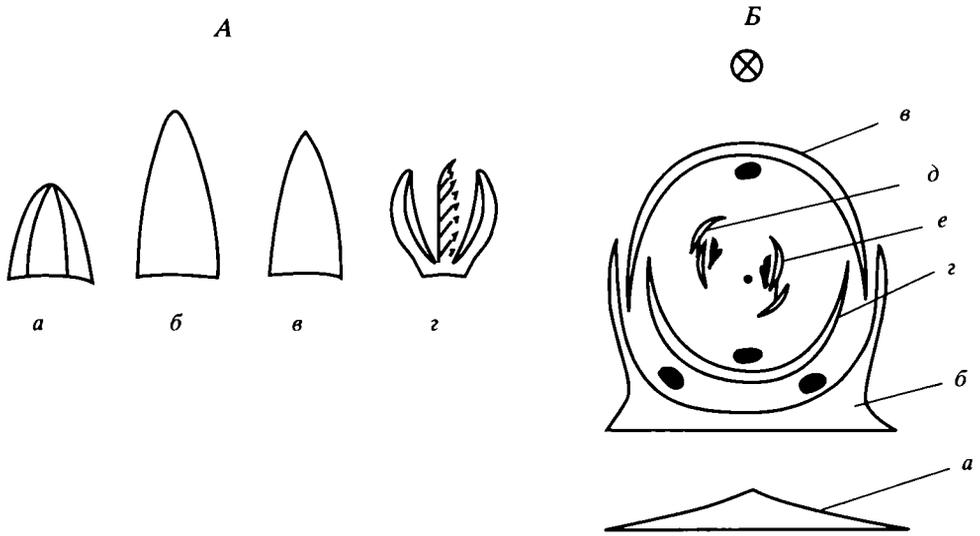


Рис. 5. Строение почечных чешуй тополя бальзамического (объяснение в тексте)

Б – диаграмма пазушной почки: а – кроющийся лист, б – первая почечная чешуя, в пазухе которой расположены две почки, в – вторая почечная чешуя с одной почкой, г – третья почечная чешуя с почкой, д-е – расположенные выше филломы с листовыми пластинками и прилистниками

располагаются двурядно, далее листорасположение постепенно переходит к формуле 2/5. У разных видов ивы формируется от одной до трех-четырех чешуй, расположенных двурядно.

Строение проводящей системы в области узла у представителей семейства *Salicaceae*. А.А. Паутов, Ю.О. Сапач, О.В. Яковлева [14] у *Populus tremula* L. и *P. alba* L. описывают очень схожий с *Betula papyrifera* структурный ряд проводящих пучков в области узла. Строение узла почечных покровов у *Populus tremula* и *P. alba* очень нестабильно. Первая почечная чешуя имеет двухпучковый, двухлакунный узел. У следующих почечных чешуй, кроме двух латеральных, формируется несколько центральных пучков. Некоторые из центральных пучков прерываются в коре, другие примыкают к стеле, не образуя листовых лагун. Наконец, узел листьев срединной формации – трехлакунный и трехпучковый. Из этого факта А.А. Паутов, Ю.О. Сапач, О.В. Яковлева делают вывод, что у ивовых первая почечная чешуя образована сросшимися прилистниками абаксиально расположенного филлома. Листовая пластинка этого филлома редуцирована. Полностью редуцирован и ее листовой след, отсутствует связанная с ним пазушная почка, которая должна занимать центральное положение. Две почки, расположенные напротив килей в пазухах двукилевой почечной чешуи, по мнению А.А. Паутов, Ю.О. Сапач, О.В. Яковлева, являются коллатеральными. Существует и другая точка зрения, по которой почки у ивовых развиваются в пазухах прилистников [15].

Таким образом, происхождение двукилевой почечной чешуи у представителей семейства *Salicaceae* вызывает немало споров. Во многом это обусловлено тем, что у всех видов этого семейства и на всех типах боковых побегов, как силлептических, так и пролептических, вегетативных и генеративных, формируются однотипные двукилевые почечные чешуи.

При выяснении природы почечных чешуй в других таксонах двудольных, как, например, в родах *Alnus* или *Carya* Nutt. (сем. *Juglandaceae* Lindl.), складывается более простая ситуация. Это связано с тем, что у представителей этих таксонов могут формироваться разные варианты почечных чешуй, сравнение которых позволяет установить их происхождение. Ситуация с почечной чешуей у представителей рода *Alnus* была подробно рассмотрена в данной работе.

У видов рода *Carya*, как убедительно показал A.S. Foster [16], почечная чешуя образовалась в результате срастания предлистьев. A.S. Foster для доказательства природы этой чешуи использовал ту же аргументацию, что и W. Troll [13] для объяснения природы почечной чешуи у представителей семейства *Salicaceae*. Но в отличие от видов семейства *Salicaceae* у одних видов рода *Carya* формируются две трансверсально расположенные почечные чешуи, а у других – адаксиальная двукилевая почечная чешуя.

Приведенный выше материал показывает, что между листом и его частями – листовой пластинкой и прилистниками у березовых, а возможно и у ивовых могут существовать разные соотношения. Прилистники этих таксонов, возможно, принимают непосредственное участие в установлении связи бокового побега с материнским. Эту функцию у двудольных обычно выполняют два предлиста.

ВЫВОДЫ

Адаксиальное расположение первого филлома, как уже отмечалось, встречается в разных семействах двудольных: *Lauraceae*, *Annonaceae*, *Menispermaceae*, *Lardizabalaceae*, *Calycanthaceae*, *Myristicaceae*, *Monimiaceae*, *Ranunculaceae*, *Berberidaceae*, *Magnoliaceae*, *Piperaceae*, *Vitaceae*, *Aristolochiaceae*, *Umbelliferae* [1–3, 16, 17]. По всей вероятности, и в других систематических группах двудольных можно найти виды с адаксиальным положением первого филлома. Так, по наблюдениям автора данной статьи, у видов рода *Trifolium* (L.) первый филлом занимает адаксиальное положение. Интересный вариант супротивного листорасположения наблюдается у *Tribulus terrestris* L. (сем. *Zygophyllaceae*). Первая пара листьев на боковых побегах у этого вида располагается в медианной плоскости. Следующие пары листьев располагаются не накрест супротивно, а друг над другом и также лежат в медианной плоскости.

Адаксиальное положение предлиста может характеризовать таксоны раннего ранга. В одних случаях все семейство может иметь адаксиальное положение предлистьев, например семейство березовых, в других – отдельные роды, или группа близкородственных видов, или отдельные виды.

Положение первых филломов на боковых побегах может меняться в пределах одного растения. Так, Rob. E. Fries [17], отмечает, что у одних представителей семейства *Annonaceae* на вегетативных побегах первые филломы расположены трансверсально, а у других видов – первый филлом занимает адаксиальное положение. На боковых побегах, завершающихся соцветием или цветком, первый филлом обычно находится в адаксиальном положении не только у видов, для которых характерно адаксиальное положение первого филлома на вегетативных побегах, но и у многих видов, имеющих трансверсально расположенные первые филломы на вегетативных побегах.

У *Ranunculus lingua* L. и других лютиков с цельными листьями на побегах, образующихся в базальной части главной оси, первый филлом располагается адаксиально, а в области соцветия первые два филлома занимают трансверсальное положение [3, 18]. При этом по мере повышения порядка ветвления можно наблюдать постепенное смещение положения первого филлома от адаксиального к трансверсальному.

Во многих случаях для видов с адаксиальным положением первого филлома характерно двурядное листорасположение: *Asarum europaeum* L., виды рода *Trifolium*, многие представители семейства *Annonaceae*.

Всем встречающимся у двудольных случаям адаксиального положения первого филлома нельзя дать однозначного объяснения, связать с какой-либо одной группой признаков. В данной работе была сделана попытка объяснить адаксиальное положение первого филлома у березовых усилением роли его прилистников в формировании связи между проводящими системами материнского и дочернего побегов. Но у других видов с адаксиальным положением первого филлома листья могут быть с прилистниками или без них, листовые основания могут иметь разную величину. Видимо, адаксиальное положение первого филлома может быть вызвано разными причинами, связанными со строением листьев, с характером связи почки с главной осью и т.д. Таким образом, изучая расположение и особенности предлистьев, как полагает В.В. Чуб [18], исследователи на самом деле изучают процесс становления листовых спиралей и причины, лежащие в их основе.

Автор выражает искреннюю благодарность А.К. Скворцову за просмотр рукописи, ценные замечания и рекомендации.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, грант № 99-04-48202.

ЛИТЕРАТУРА

1. Эсау К. Анатомия растений. М.: Мир, 1969. С. 310–417.
2. Eichler A.W. Blutendiagramme. Leipzig, 1875. Bd. 1. 347 S.
3. Eichler A.W. Blutendiagramme. Leipzig, 1878. Bd. 2. 575 S.
4. Скворцов А.К., Костина М.В. О морфологии и гомологии профиллов // Систематика и эволюция злаков: Материалы Междунар. совещ., 13–17 сент. 1994. Краснодар; М., 1994. С. 72–77.
5. Корчагина И.А. Сравнительно-морфологическое исследование всходов некоторых березовых // Ботан. журн. 1965. Т. 50, № 3. С. 335–349.
6. Furlow J.J. The systematics of the American species of *Alnus* (*Betulaceae*) // New Engl. Bot. Club. 1979. Vol. 81, N 825. P. 1–248.
7. Troll W. Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie. Т. 2. Die Blühende Pflanze. Jena: Fischer, 1957. 420 S.
8. Полозова Т.Г. К биологии и экологии карликовой березки (*Betula pumila* L.) в восточно-европейской тундре. М.; Л., 1966. 176 с.
9. Михалева О.Б., Костина В.Б. Структура, развитие и силлептическое ветвление вегетативных побегов *Betula pendula* Roth. // Бюл. Гл. ботан. сада. 1997. Вып. 174. С. 73–79.
10. Минина Е.Г. Биологические основы цветения и плодоношения дуба // Тр. Ин-та леса. 1954. Т. 17. С. 5–97.
11. Bugnon F. Valeur morphologique des préfeuilles adossées chez les Dicotylédones. II. *Bupleurum rotundifolium* et *Alnus glutinosa* // Bull. Sci. Bourgogne. 1952–1953. N 14. P. 129–134.
12. Garrison R. Origin and development of axillary buds: *Betula papyrifera* Marsh. and *Euptelea polyandra* Sieb. et Zucc. // Amer. J. Bot. 1948. Vol. 36. P. 379–389.
13. Troll W. Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie. Т. 1. Der vegetative Aufbau. Jena: Fischer, 1954. 258 S.

14. Паутов А.А., Сапач Ю.О., Яковлева О.В. К вопросу о природе почечных покровов у ивовых // Гомологии в ботанике: Опыт и рефлексия: Тр. IX школы по теорет. морфологии растений "Типы сходства и принципы гомологизации в морфологии растений". СПб.: СПб. союз ученых, 2001. С. 293–294.
15. Ploshinskaya M.E. Origin of budscale of *Salix* L. // 12. Symp. "Morphologie, Anatomie, Systematik". Mainz: Johannes Gutenberg-Univ., 1995.
16. Foster A.S. Investigations on the morphology and comparative history of development of foliar organs. IV. The prophyll of *Carya buckleyi* var. *arkansana* // Amer. J. Bot. 1932. Vol. 19. P. 710–728.
17. Fries R.E. Ein unbeachtet gebliebenes Monokotyledonenmerkmal bei einigen Polycarpicae // Dt. Bot. Ges. Ber. 1911. Bd. 29. S. 292–301.
18. Чуб В.В. Проблема гомологизации предлиста и семядоли // Гомологии в ботанике: Опыт и рефлексия: Тр. IX школы по теорет. морфологии растений "Типы сходства и принципы гомологизации в морфологии растений". СПб.: СПб. союз ученых, 2001. С. 164–168.

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

Поступила в редакцию 8.09.2002

SUMMARY

Kostina M.V. Structure and position of the first phyllomes at terminal and lateral axes in the families Betulaceae and Salicaceae

Various ratios are believed to occur between leaf and its parts (lamina and scale leaves) in plants of the families Betulaceae and Salicaceae. Scale leaves of plants under investigation may take part in establishment of connection between lateral shoot and maternal one, although in dicotyledons this function is usually carried out the prophylli.

УДК 581 : 582.489

НОВЫЕ ДАННЫЕ ПО РЕПРОДУКТИВНОЙ БИОЛОГИИ НЕКОТОРЫХ ХВОЙНЫХ РАСТЕНИЙ

И.А. Ругузов, Л.У. Склонная, А.И. Ругузова

В настоящее время особый интерес вызывают проблемы поливариантности систем семенного размножения высших растений в связи с охраной аллелофондов¹, генофондов, фенофондов тех или иных видов. Упрощение строения и миниатюризация гаметофитов цветковых растений уже обеспечивает репродуктивный успех многим семенным растениям и позволяет выживать в техногенных, биологически опасных, средах. В связи с этим повышенное внимание следует обратить на структурно-функциональное исследование системы мужской гаметофит–женский гаметофит–зигота у голосеменных растений, так как эта их система обеспечила выживание и в антропогенных условиях. Появившись на 300 млн лет раньше цветковых, они ус-

¹ Понятия аллелофонд, генофонд, фенофонд введены Н.В. Тимофеевым-Ресовским, А.В. Яблоковым, Н.В. Глотовым [1] и, по существу, означают весь набор растений, с которыми приходится работать.

пешно расселились на обширных пространствах суши и во многих экологических условиях продолжают занимать доминирующее положение.

До сегодняшнего дня в ботанической литературе всего мира существует твердое убеждение, что для всех семенных растений характерен единственный тип развития мужского гаметофита – эндоспоровый. Экзоспоровое развитие мужского гаметофита описано для некоторых водорослей [2].

Объектами исследований послужили виды *Coniferales*: *Cedrus atlantica* Manetti, *C. deodara* (D. Don) G. Don, *C. libani* A. Rich, *Pinus pallasiana* Lamb., *P. stankewiczii* (Fom.) Sukacz., *Pseudotsuga menziessi* Mirb.) Franco, *Larix kurilensis* Mayr (Pinaceae); *Sequoia sempervirens* Endl, *Sequoiadendron giganteum* Lindl., *Metasequoia glyptostroboides* Hu et Cheng, *Taxodium distichum* Rich, *Cryptomeria japonica* D. Don (Taxodiaceae); *Calocedrus decurrens* (Torr.) Florin, *Thuja occidentalis* L., *Juniperus excelsa* Bieb., *J. foetidissima* Willd., *J. oxycedrus* L. (Cupressaceae); *Cephalotaxus drupacea* Sieb. Et Zucc. (Cephalotaxaceae); *Taxus baccata* L. (Taxaceae).

Развитие мужской репродуктивной сферы у всех видов изучали от стадии мейоцитов до формирования спермиев. Микростробилы и семязачатки фиксировали по Карнуа (6 : 3 : 1). Постоянные препараты готовили по общепринятой в цитоэмбриологии методике [3]. Мейоз, формирование микроспор и пыльцевых зерен изучали также на постоянных препаратах-мазках, приготовленных по методике, разработанной в НБС-НИЦ [4]. Окраска препаратов метиловым зеленым и пиронином, с подкраской алциановым синим [5]. Анализ препаратов проводили на микроскопе Jenaval. При изучении морфологии мужских и женских шишек использовали бинокулярную лупу МБС-1. Рисунки выполнены с помощью рисовального аппарата РА-4, фотографии – стереоскопической микрофотонасадкой МФ-5.

Система элементов и процессов развития мужского гаметофита семенных растений начинается с деления ядра микроспоры. Микроспоры формируются в результате процесса мейоза в микроспороцитах, когда из одной диплоидной клетки микроспороцита образуется тетрада гаплоидных микроспор. Еще до распада тетрад у хвойных растений наблюдается четкая морфологическая неоднородность. С одной стороны, это тетраэдральная или изобилатеральная тетрада энантиоморфных, бобовидных или овальных микроспор с двумя летательными мешками² и дистальной бороздой прорастания. Энантиоморфность микроспор в тетраде легко прослеживается по положению летательных мешков относительно полярной оси и(или) экваториального диаметра тетрады (*Abies*, *Cedrus*, *Picea*, *Pinus*, *Podocarpus*). В других – это овальные или шаровидные равнополярные микроспоры с апертурой, прикрытой выступающей лептомой (*Taxaceae*, *Cephalotaxaceae*, *Taxodiaceae*, *Cupressaceae*). В случае *Larix*, *Pseudotsuga* это удлинненно-овальные микроспоры со скрытой дистальной бороздой прорастания. В последних двух случаях энантиоморфность микроспор не прослеживается даже в тетрадах. Отличительная особенность спородермы микроспор *Larix*, *Pseudotsuga*, *Taxaceae*, *Cephalotaxaceae*, *Taxodiaceae*, *Cupressaceae*, выявленная на ультраструктурном уровне, – это наличие перины, т.е. слоя, который просто накла-

² Термин “летательные мешки” вместо “воздушные мешки” приводится в словаре ботанических терминов И.А. Дудка, [6]. Он больше отражает функцию и содержание обсуждаемого элемента.

дывается на поверхность эктэскины, а в ее построении цитоплазма микроспор не принимает участия [7]. Гранулярная структура спородермы отмечена для видов лиственницы и псевдотсуги, а наличие орбикул – у видов, микроспоры которых снабжены летательными мешками. Характерно, что прорастание микроспор у видов, пыльца которых снабжена двумя летательными мешками, а также у псевдотсуги и лиственницы (без летательных мешков) начинается задолго до вылета пыльцы из микроспорангиев. Образуется проталлильная ткань из 2–8 клеток (*Abies*, *Cedrus*, *Picea*, *Pinus*, *Pseudotsuga*, *Larix*), которые располагаются у париетальной поверхности спородермы и дегенерируют, или 16–32 функционирующих, рассеянных по всему объему пыльцевого зерна (*Araucaria* [18]). Морфологические признаки ядерной дифференциации у них наблюдаются только в антеридиальной и базальной клетках [9]. После образования проталлиальных клеток происходит деление антеридиальной инициали с образованием антеридиальной клетки и клетки трубки. Таким образом, проталлиальные деления выполняют функцию пролиферации, которая всегда предшествует дифференциации. Особенность таких пыльцевых зерен состоит в том, что весь онтогенез мужского гаметофита проходит в объеме спородермы *in vivo* и *in vitro*. Только спермиогенез происходит в пыльцевой трубке, которая доставляет гаметы к яйцеклетке (рис. 1). Таким образом, наблюдается эндоспоровый тип развития мужского гаметофита, как и у всех цветковых растений. Морфологические признаки дифференциации ядра выявлены у видов *Taxaceae*, *Cephalotaxaceae*, *Taxodiaceae*, *Cupressaceae* в микроспорах и антеридиальных клетках. У видов этих семейств проталий не образуется. *In vivo* и *in vitro* у видов *Juniperus* и *Taxus* мужской гаметофит начинает развиваться только после освобождения пыльцевых зерен от экзины в капельной жидкости (рис. 2). Таким образом, наблюдается экзоспоровый тип развития мужского гаметофита. У видов *Taxodiaceae*, *Cephalotaxaceae* и остальных видов *Cupressaceae* одно деление при формировании мужского гаметофита проходит в микроспорангии, а дальнейшее развитие – на нуцеллусе семяпочки, когда пыльцевые зерна освободятся от экзины. Мы называем это переходным типом развития мужского гаметофита. Можно проследить постепенный переход от эндоспорового типа развития мужского гаметофита к экзоспоровому. У *Pseudotsuga* и *Larix* только в освобожденных от экзины пыльцевых зернах формируется пыльцевая трубка и происходит спермиогенез. У *Sequoiadendron*, *Thuja*, *Calocedrus*, *Cephalotaxus* в пыльцевых зернах, освободившихся от экзины, проходят деление антеридиальной клетки и гаметогенез. У *Cryptomeria*, *Metasequoia* и *Sequoia* пыльца состоит из двуклеточных и одноклеточных пыльцевых зерен. У видов этих родов в пыльцевых зернах, освободившихся от экзины, проходит два или три деления при формировании мужского гаметофита. Установлена нуцеллярная и папиллярная природа опылительной капли у видов с экзоспоровым и переходным типом развития мужского гаметофита. Таким образом, микроспоры голосеменных детерминируют три типа развития мужского гаметофита: эндоспоровый, переходный и экзоспоровый.

Открытое явление морфофункциональной неоднородности микроспор и трех типов развития мужского гаметофита голосеменных объяснило три принципа естественного подбора родительских пар в панмиктических популяциях голосеменных. Это дополнение к естественному отбору предполага-

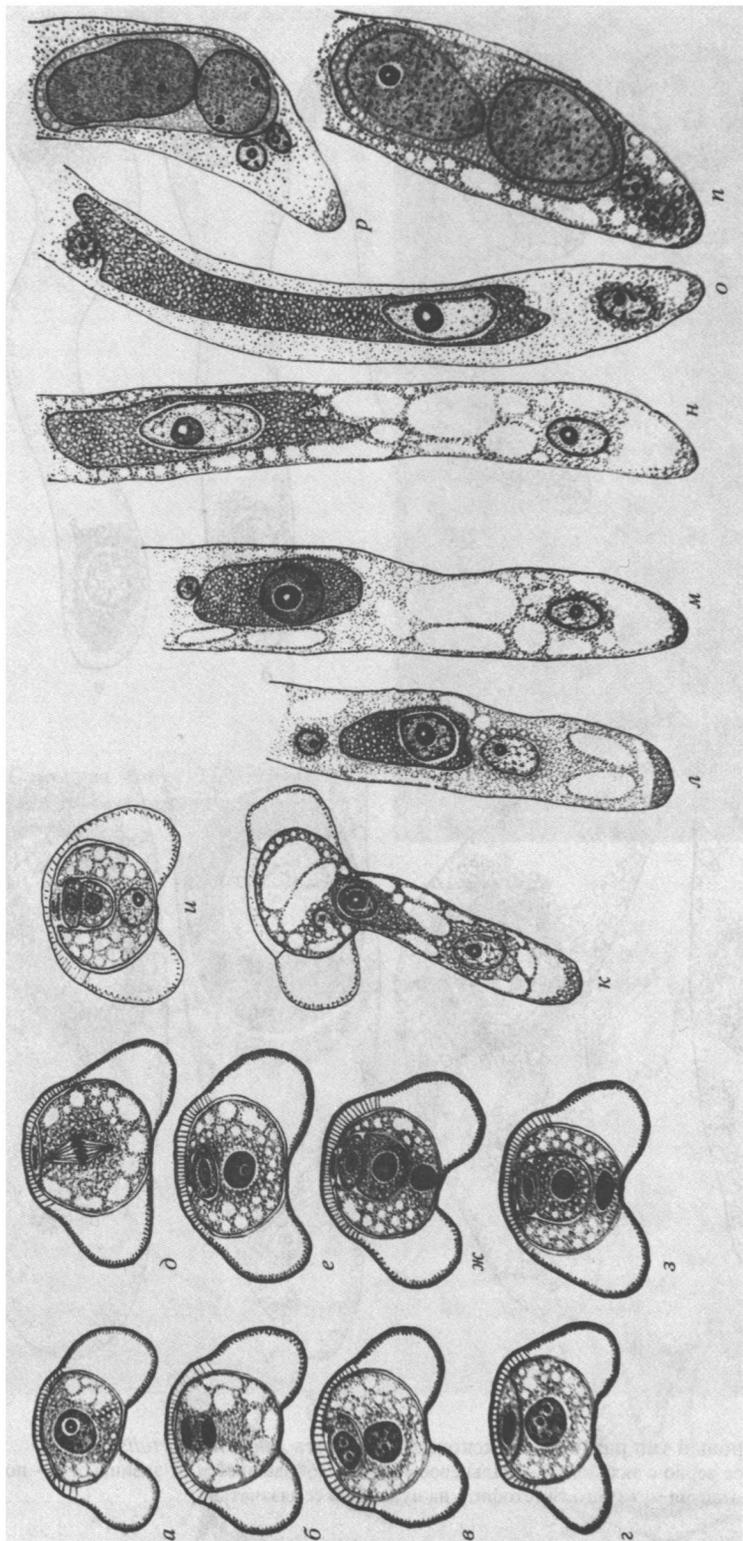


Рис. 1. Эндоспорный тип развития мужского гаметофита *Cedrus libani*
 а-р – последовательные стадии развития мужского гаметофита. а-з – в микроспорангии, и-р – на нуцеллусе семязачатка

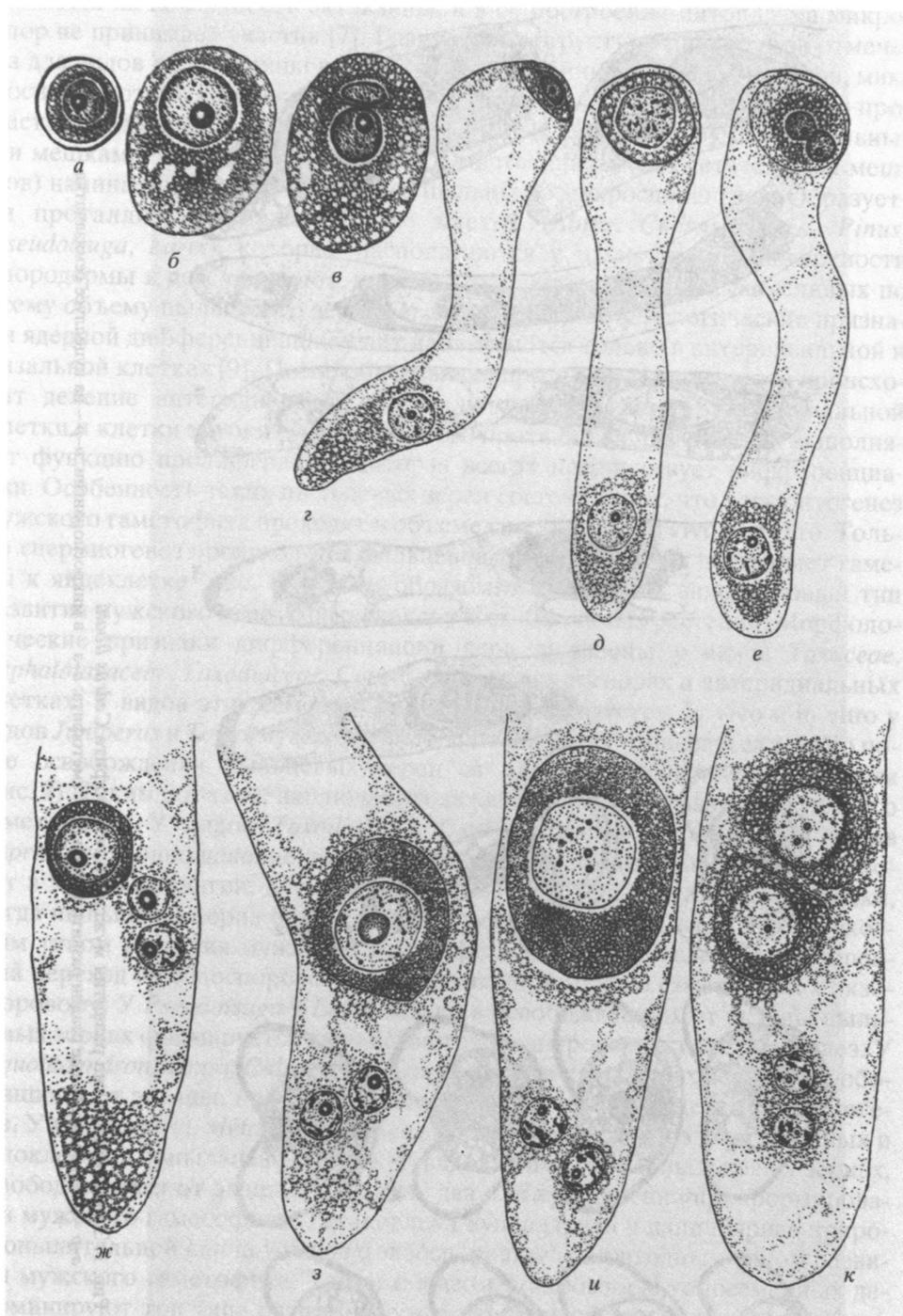


Рис. 2. Экзоспоровый тип развития мужского гаметофита *Juniperus foetidissima*
 а – пыльцевое зерно с экзиной, б – пыльцевое зерно, освободившееся от экзины, в–к – последовательные стадии развития мужского гаметофита на нуцеллусе семязачатка

Рис. 3. Женская шишка *Cedrus deodara* в период опыления

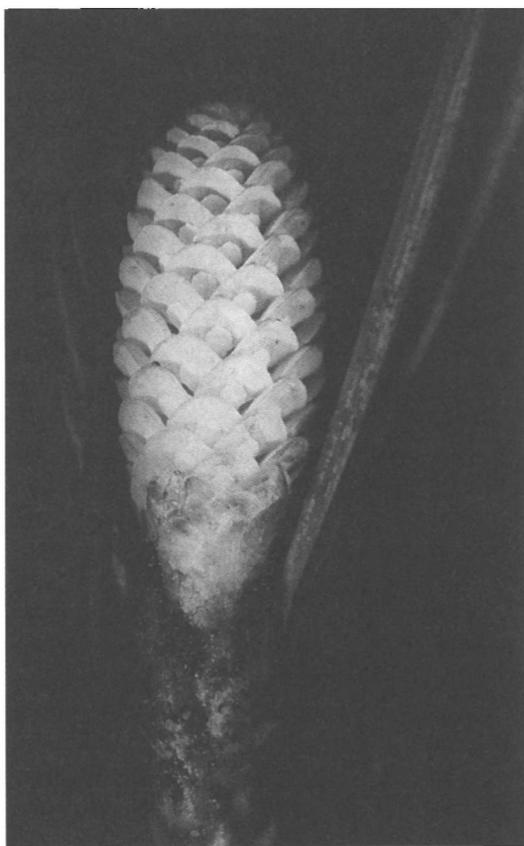
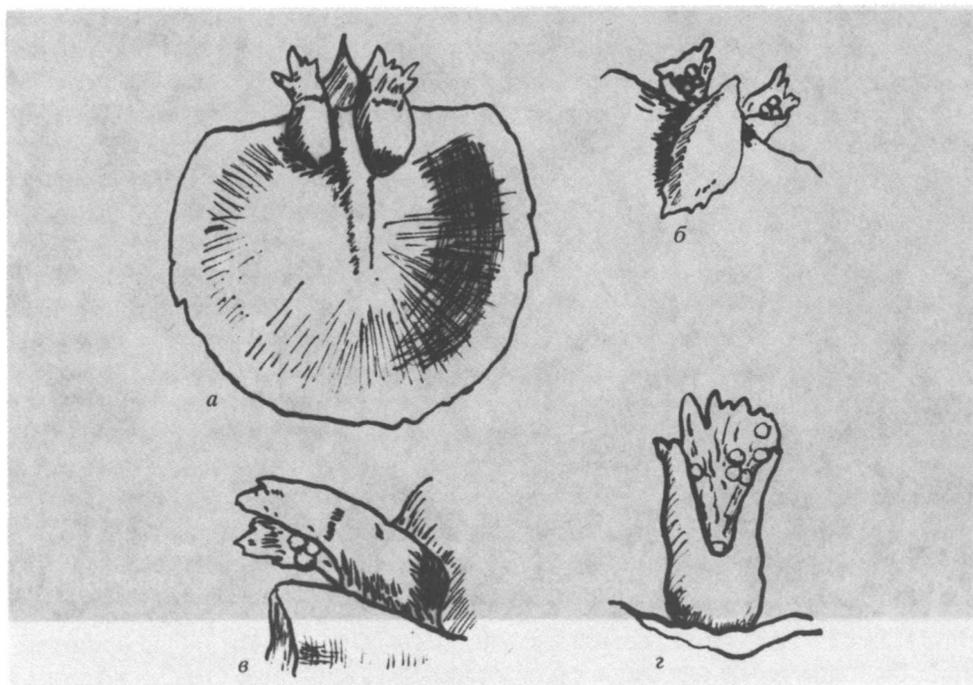


Рис. 4. Семенная чешуя *C. deodara* с семяпочками (а, б) и семяпочки в период опыления (в, г)



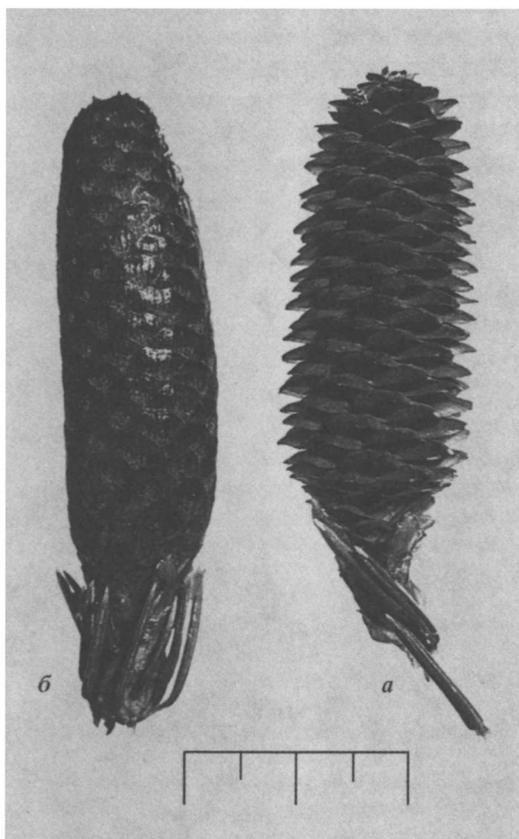


Рис. 5. Женские шишки *Picea abies*
 а – в период опыления, б – спустя две
 недели после опыления



Рис. 6. Женская шишка *Cryptomeria
 japonica* в период опыления
 На микропиле семязачатков видны
 опылительные капли

Рис. 7. Побег с женскими шишками
Thuja occidentalis в период опыления

На микропипе семязачатков видны
опылительные капли

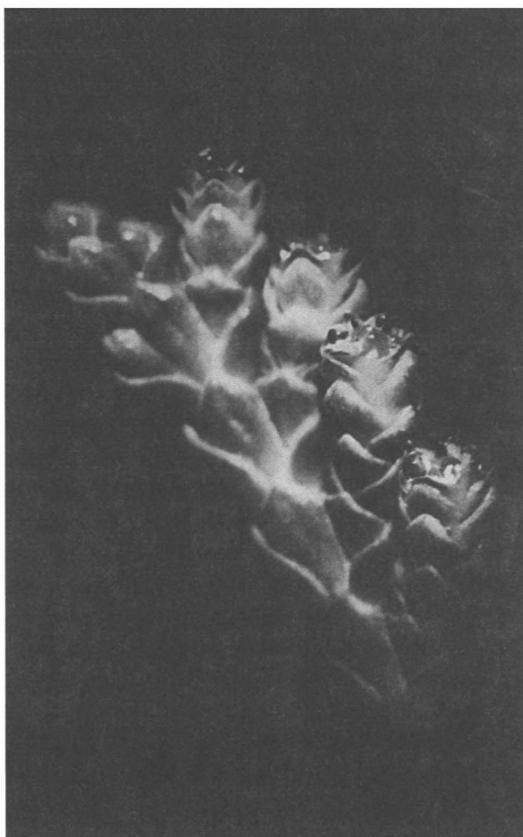


Рис. 8. Побег *Juniperus oxycedrus* с
женской шишкой в период опыления

На микропипе семязачатков видны
опылительные капли



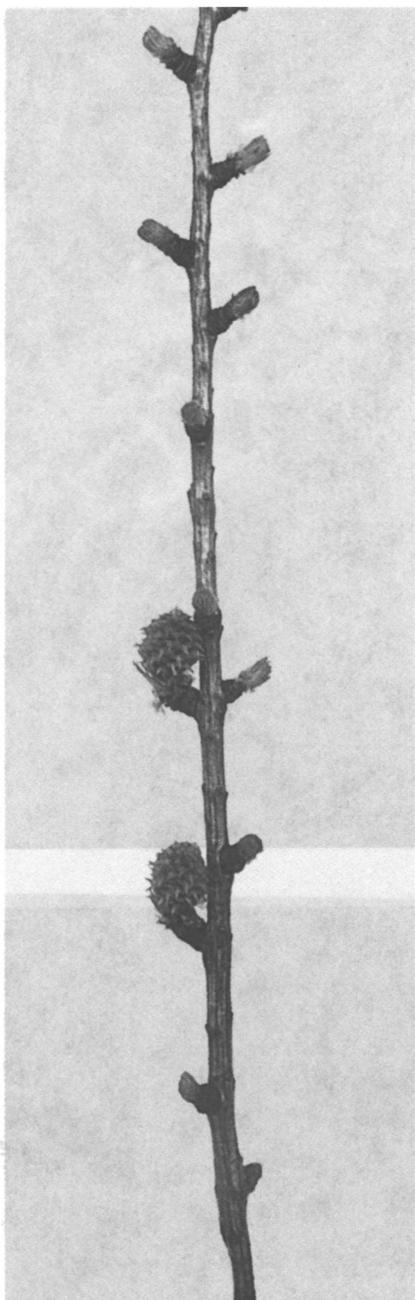


Рис. 9. Побег с женскими шишками *Larix kurilensis* в период опыления

Рис. 10. Побег *Larix kurilensis* с женской шишкой в период опыления



ет, что по крайней мере у некоторых групп организмов подбор родительских пар может осуществляться путем выбора партнера по критерию наилучшего соответствия “супружеских” генотипов, с точки зрения свойств потомков [10]. У хвойных генетических систем несовместимости не выявлено [11]. Все они анемофильные растения.

Первый принцип естественного подбора пар – прицельный аэротактный. Он характерен для видов с эндоспоровым типом развития мужского га-

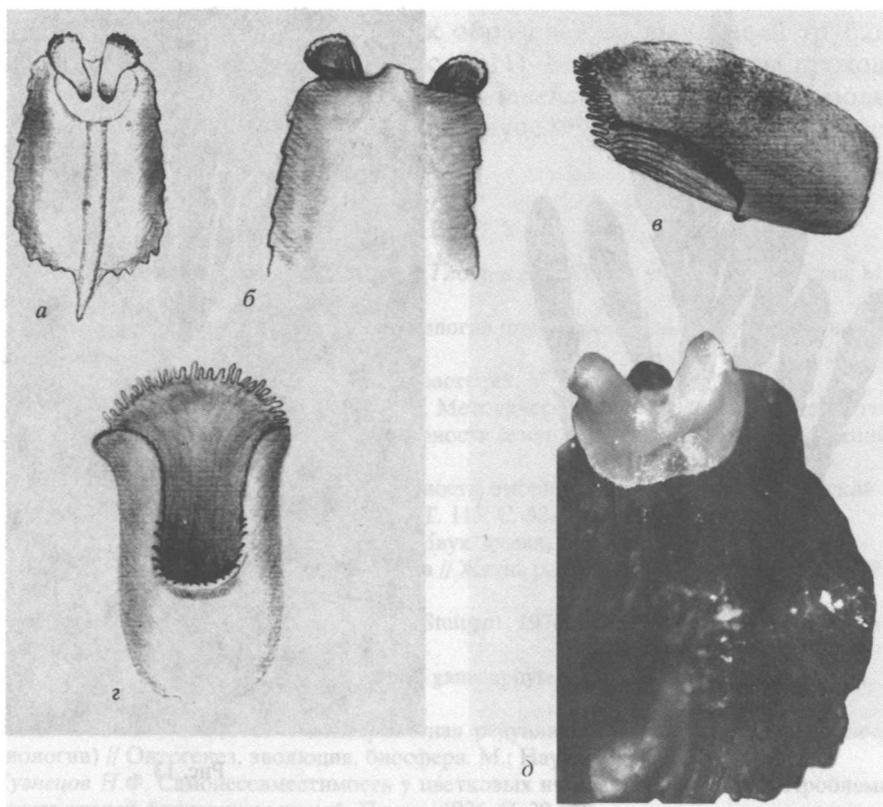


Рис. 11. Семенная чешуя *Larix kurilensis* с семяпочками в период опыления (а, б, д) и семяпочки во время опыления (в, з)

На конце микропиллярной трубки видны папиллы

метофита. Подбор пар осуществляется с помощью ветра и строения женской шишки, биометрией и аэродинамическими свойствами пыльцевых зерен [12] (рис. 3–5).

Второй принцип естественного подбора пар – гидротактный. Он характерен для видов с экзоспоровым и частично с переходным (*Calocedrus*, *Thuja*, *Cryptomeria*, *Taxodium*, *Cephalotaxus*) типами развития мужского гаметофита. Подбор пар осуществляется с помощью ветра на опылительной капле нуцеллярной природы. Такая опылительная капля полифункциональна и обеспечивает доставку соответствующих женскому организму пыльцевых зерен непосредственно на нуцеллусы семяпочек [13] (рис. 6–8).

Третий принцип естественного подбора пар – совмещенный. Он характерен для видов *Pseudotsuga*, *Larix*, *Sequoiadendron*, *Sequoia* и *Metasequoia*. Подбор пар осуществляется с помощью ветра и сил гравитации, устройством женской шишки, соответствующие женскому организму пыльцевые зерна доставляются в микропиле семяпочек, но не на нуцеллус. У *Pseudotsuga* и *Larix* папиллы, расположенные в верхней части микропиллярной трубки, вырабатывают капельную жидкость, в которой происхо-

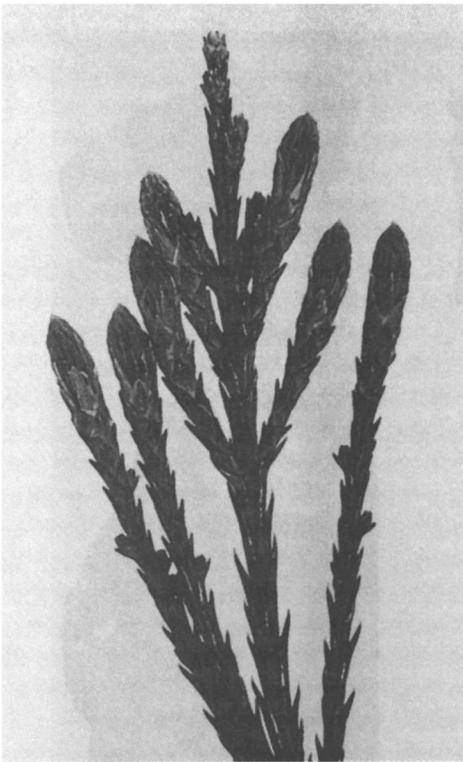


Рис. 12



Рис. 13

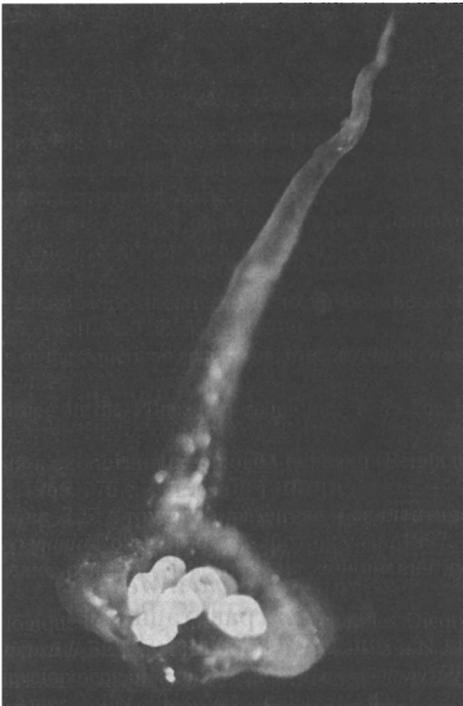


Рис. 14

Рис. 12. Побег с женскими шишками *Sequoiadendron giganteum* в период опыления

Рис. 13. Женская шишка *Sequoiadendron giganteum* в период опыления

Рис. 14. Семенная чешуя *Sequoiadendron giganteum* с семяпочками во время опыления, на микропиле семязачатков видны опылительные капли

дят подготовка пыльцевых зерен к образованию пыльцевой трубки, ее формирование и спермиогенез (рис. 9–11). Все эти процессы проходят в уже закрытой шишке. У *Sequoia*, *Sequoiadendron* и *Metasequoia* роль пилл выполняют апикальные клетки нуцеллуса, которые секретируют опылительную каплю (рис. 12–14).

ЛИТЕРАТУРА

1. Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В. Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973. С. 164–165.
2. Кордюм Е.Л. Эволюционная цитозембриология покрытосеменных растений. Киев: Наук. думка, 1978. 219 с.
3. Паушева З.П. Практикум по цитологии растений. М.: Колос, 1980. 304 с.
4. Ругузов И.А., Левон Ф.М., Склонная Л.У. Методические рекомендации по оценке генетического груза и повышению жизнеспособности семян охраняемых хвойных растений. Ялта: Никит. ботан. сад, 1986. 25 с.
5. Шевченко С.В., Чеботарь А.А. Особенности эмбриологии маслины европейской (*Olea europaea*) // Тр. Никит. ботан. сада. 1992. Т. 113. С. 52–61.
6. Словарь ботанических терминов. Киев: Наук. думка, 1984. 307 с.
7. Мейер Н.Р., Тахтаджян А.А. Спородерма // Жизнь растений. М.: Просвещение, 1978. Т. 4. С. 327–328.
8. Singh H. Embryology of gymnosperms. В.; Stuttgart, 1978. 304 p. (Encycl. Plant Anat.; Vol. 10, N 2).
9. Terasaka O. Nuclea differentiation of male gametophytes in gymnosperms // Cytologia. 1982. Vol. 47, N 1. P. 27–46.
10. Маленков А.Г. Гомеостаз и конвариантная редупликация: (Об основах теоретической биологии) // Онтогенез, эволюция, биосфера. М.: Наука, 1989. С. 30–44.
11. Кузнецов Н.Ф. Самонесовместимость у цветковых и хвойных растений // Проблемы репродуктивной биологии растений. Пермь, 1996. С. 32–33.
12. Ругузов И.А., Склонная Л.У., Кузнецов С.И. Сравнительное изучение строения женской шишки сосны крымской и кедра гималайского в связи с семенной продуктивностью в Крыму // Биология семян интродуцентов. М.: Наука, 1985. С. 130–135.
13. Ругузов И.А., Склонная Л.У., Чеботарь А.А. Об опылительной капле у хвойных // Ботан. журн. 1992. Т. 77, № 12. С. 40–52.

Никитский ботанический сад –
Национальный научный центр,
Ялта, Крым, Украина

Поступила в редакцию 2.10.2002

SUMMARY

Ruguzov I.A., Sklonnaya L.U., Ruguzova A.I. New data on reproductive biology of some coniferous plants

Reproductive development was studied in 19 coniferous plant species. Development of male gametophyte proved to be inhomogeneous. Two types of male gametophyte development were detected: endosporous type (peculiar to the most of angiosperms) and exosporous one (transitional type from gymnosperms to angiosperms).

ОПЫТ КЛОНАЛЬНОГО МИКРОРАЗМНОЖЕНИЯ ГОЛУБЫХ ЖИМОЛОСТЕЙ

А.Г. Куклина, Е.А. Семерикова, О.И. Молканова

Голубые жимолости (*Lonicera caerulea* L., *L. iliensis* Pojark., подсемейство *Caeruleae* Rehd., сем. *Caprifoliaceae*) относятся к малораспространенным ягодным кустарникам, интерес к которым постоянно возрастает. Традиционное вегетативное размножение (черенкование, отводки и др.) позволяет получить ограниченное количество посадочного материала, что препятствует распространению этой культуры. Преодолеть подобные трудности возможно внедрением биотехнологического метода размножения.

В Главном ботаническом саду им. Н.В. Цицина РАН (Москва) в группе новых технологий размножения растений используется прогрессивный способ клонального микроразмножения плодовых, ягодных и декоративных культур [1–3]. Изучение клонирования жимолости проводилось как в нашей стране, так и за рубежом [4–6], однако применение этого способа размножения для конкретных сортов требует дополнительных исследований.

Задачей данного исследования было выявление оптимальных условий клонального микроразмножения (состав питательных сред, концентрации фитогормонов и др.), изучение роста и развития микрочеренков сортов жимолости подсемейства *Caeruleae* в сравнении с традиционным методом вегетативного размножения.

Материалом для работы послужили шесть сортов жимолости синей (*L. caerulea* L.) – Синичка, Московская 23 и Фортуна, полученные в ГБС РАН (Москва) путем отбора из синтетической доместифицированной популяции [7] и крупноплодные сорта Нимфа и Амфора, выведенные во ВНИИР (Ленинградская область) на основе камчатских жимолостей. В качестве контроля был выбран сорт Старт, как один из первых сортов (получен в 1960-х г. в Барнауле), происходящий от камчатских жимолостей и характеризующийся невысокой урожайностью. В наших опытах впервые исследованы съедобные формы эндемичного вида жимолости илийской (*L. iliensis* Pojark.).

В опыте использовали по 10 растений каждого сорта. Определяли коэффициент размножения (КР), число междоузлий на побеге (шт.), высоту побега (см), длину придаточных корней (см), а также их число (шт.). Материалы обрабатывали при помощи пакета компьютерных программ Excel 97.

В основу микроразмножения жимолости была положена активация пазушных меристем, что наиболее надежно в отношении генетической стабильности клонируемых форм и сводит к минимуму риск появления самоклональных вариантов.

В период с ноября по апрель в 2000 г. и в марте 2001 г. в ГБС РАН заготавливали молодые одревесневшие побеги всех перечисленных сортов жимолости, длиной 15–20 см с покоящимися почками. В качестве первичных эксплантов использовали непосредственно конус нарастания (апекс) с листовыми примордиями и латеральные почки зеленых побегов, основываясь на выводах Т. Suzuki [4], согласно которым у жимолости регенеративная

Таблица 1

Развитие микрочеренков сортовой жимолости на различных питательных средах

Вид, сорт	Питательная среда	Характеристика регенеранта на 20-й день			Расчетный КР
		Высота побега, см	Число междоузлий на побеге, шт.	Наличие боковых побегов	
<i>Lonicera caerulea</i>					
Старт	MS	2,5	3,0	Есть	54
	WPM	2,8	3,1	Нет	54
Амфора	MS	2,1	2,0	Есть	12
	WPM	2,8	2,9	Нет	24
Нимфа	MS	3,5	2,0	Есть	20
	WPM	3,8	2,0	Нет	22
Синичка	MS	3,2	3,0	Есть	21
	WPM	3,5	3,1	Нет	24
Московская 23	MS	3,4	3,1	"	39
	WPM	4,0	3,2	"	45
Фортуна	MS	3,3	2,3		44
	WPM	3,7	3,0		84
<i>Lonicera iliensis</i>					
	MS	3,2	3,4	Есть	57
	WPM	4,0	3,0	Нет	48

способность верхушечных почек выше, чем у других ягодных культур (малина, вишня, голубика и пр.). Для жимолости характерны почки смешанного строения, поэтому цветочные зачатки были удалены. Вычленение верхушечных апексов проводили под бинокляром, затем их переносили в стерильные условия ламинара.

Почки на побегах обрабатывали фунгицидом – 0,5%-ным бенлатом и стерилизовали 0,7%-ным гипохлоридом кальция. Оптимальная продолжительность стерилизации составляла 13 мин.

Для выращивания и укоренения микрочеренков жимолости в условиях *in vitro* использовали питательные среды MS [8] и WPM [9] с сахарозой, агар-агаром, физиологически активными веществами: 6-бензил-аденинсульфатом (БАП) на стадии размножения и индолилмасляную кислоту (ИМК) на стадии укоренения. При культивировании эксплантов в течение 20–25 дней поддерживалась температура 18–25°, 16-часовой фотопериод и освещенность 2500–4000 лк. Субкультивирование регенерантов (пассажи) на питательной среде в виде сегментов побега с 1–2 междоузлиями осуществляли каждые 3–4 нед.

На этапе микроразмножения *in vitro* проводили сравнительное изучение влияния минерального состава питательных сред MS и WPM на развитие эксплантов жимолости (табл. 1). Отмечено, что на среде WPM у сортов Фортуна (рис. 1, а) и Амфора расчетный КР увеличивается в 2 раза по сравнению с культивированием их на среде MS. В то время как для сортов Старт, Синичка и Нимфа минеральный состав питательных сред не оказал заметного влияния на КР.

Как видно из табл. 1, на среде WPM у всех испытанных растений при высоте микрочеренка 3–4 см ветвления не отмечается. Однако на среде MS у

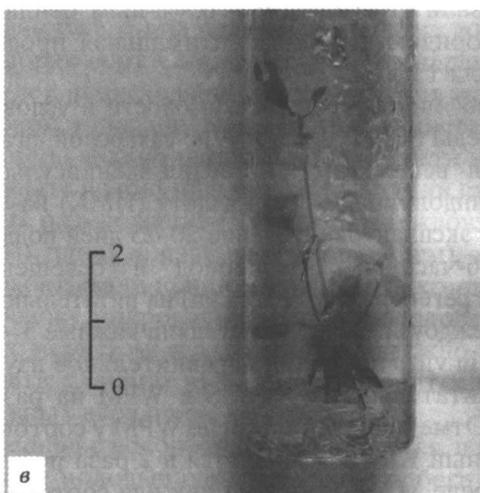
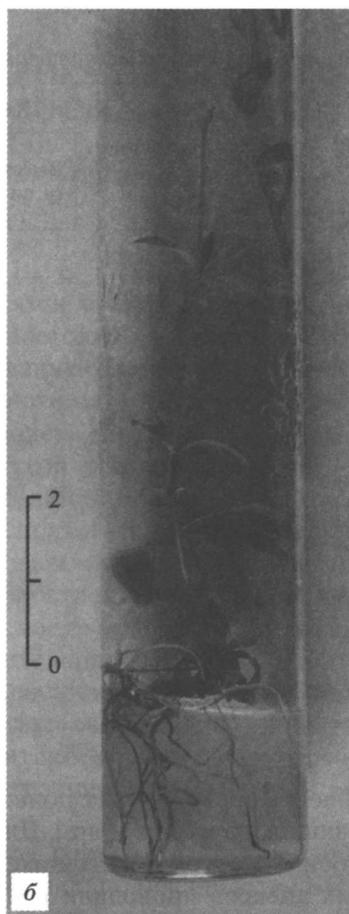
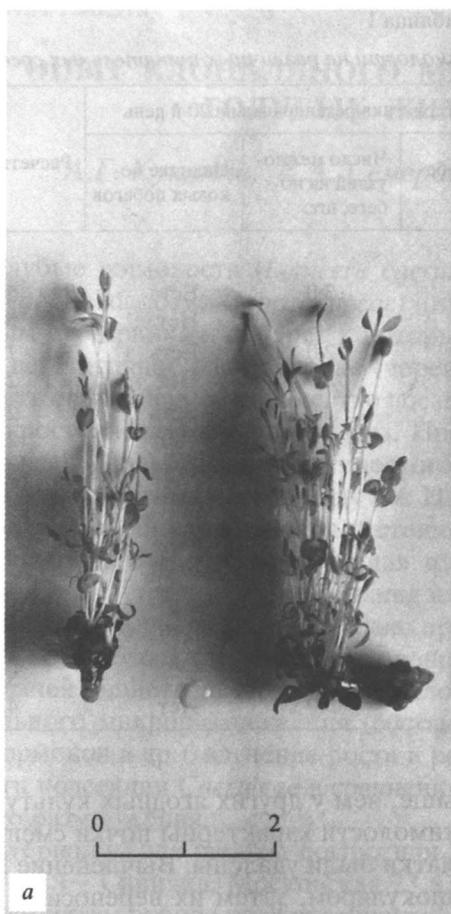


Рис. 1. Микрочеренки жимолости *in vitro*
а – сорт Фортуна на питательной среде WPM, б – жимолость илийская, в – сорт Фортуна в период укоренения

Таблица 2

Укоренение микрочеренков жимолости после культивирования на среде *in vitro* при различных концентрациях БАП

Сорт	БАП 0,8 мг/л			БАП 2,5 мг/л		
	Укоренение микрочеренков, %	Число корней, шт.	Средняя длина корней, см	Укоренение микрочеренков, %	Число корней, шт.	Средняя длина корней, см
<i>Lonicera caerulea</i>						
Старт	100	2,1	2,4	10	1,0	0,2
Амфора	100	1,4	3,0	0	0	0
Нимфа	100	1,6	3,3	0	0	0
Синичка	100	2,1	3,0	0	0	0
Московская 23	100	1,9	4,7	0	0	0
Фортуна	100	2,1	4,1	0	0	0
<i>Lonicera iliensis</i>						
	100	4,5	2,1	90	4,0	0,7

сортов Амфора, Нимфа, Синичка, а также у жимолости илийской происходит засыхание верхушечной почки и появляются боковые побеги.

При укоренении микрочеренков (выс. 1–1,5 см) в пробирке лучшие результаты были получены на питательной среде с 1/2 солей MS, при концентрации ИМК 1 мг/л (рис. 1, б, в). Все сорта при таком содержании фитогормонов характеризовались высоким уровнем укоренения (96–100%).

Важным аспектом исследования было выявление наиболее оптимальной концентрации фитогормона БАП в питательной среде (табл. 2). Оказалось, что концентрация БАП 0,8 мг/л на первых этапах культивирования (до 20 дней) дает увеличение размеров побегов и КР (с 4 до 16). Если культивирование происходит в течение 1 мес, то КР начинает снижаться и высота побегов достигает 2,8 см. На этом этапе требуется большее количество цитокинина БАП – 2,5 мг/л (КР 8–22). Однако длительное культивирование *in vitro* при повышенном содержании цитокининов приводит к избыточному накоплению его в тканях растения, что способствует подавлению темпов размножения и появлению витрифицированных (оводненных) побегов, не способных к укоренению. В таких условиях не утратили способность к укоренению только жимолость илийская (90%) и сорт Старт (10%).

В ходе эксперимента в одинаковых условиях проявились генетическая специфичность сортов и форм жимолости в способности к размножению и развитию при укоренении микрочеренков *in vitro* (рис. 2). Наиболее интенсивно развивались микрочеренки сортов Московская 23 и Фортуна, они выделялись как по высоте побегов, так и по мощности корневой системы. Побеги жимолости илийской были самыми низкими (2,9 см), а их корни короткими (2,1 см), но у них отмечено наибольшее число придаточных корней (4, 5 шт.) по сравнению с сортами Синичка и Фортуна (2, 1 шт.), Нимфа и Амфора (1, 5 шт.).

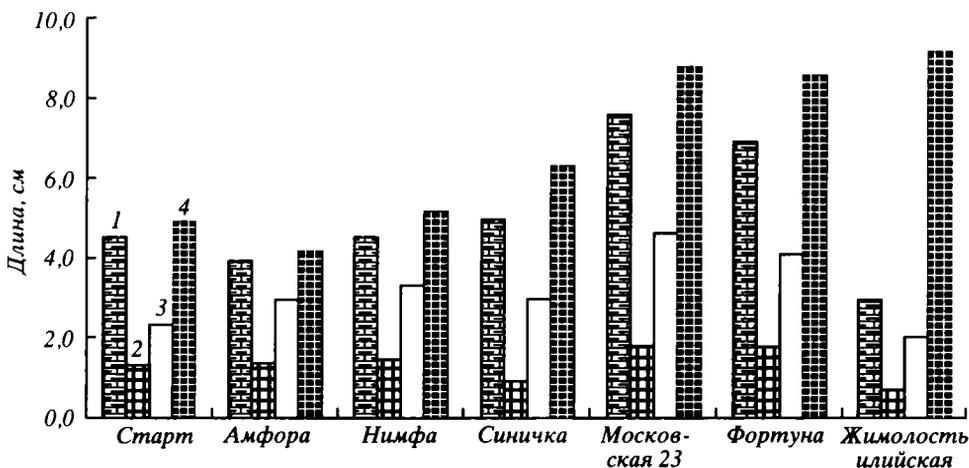


Рис. 2. Морфометрические данные сортов жимолости на стадии укоренения *in vitro*
 1 – высота побега, см; 2 – средняя длина междоузлия, см; 3 – средняя длина придаточных корней, см;
 4 – суммарная длина придаточных корней, см

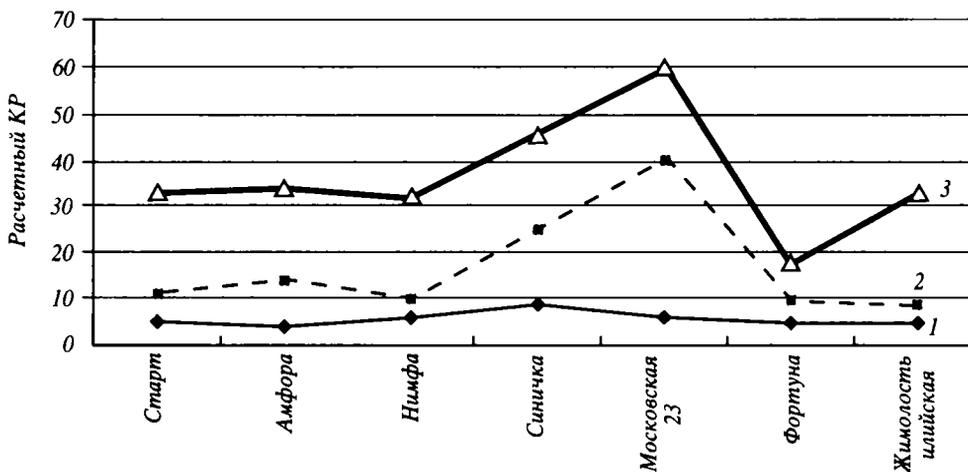


Рис. 3. Зависимость коэффициента размножения (КР) жимолости от числа (1–3) пассажей

В период субкультивирования регенерантов максимальная пролиферация пазушных меристем и наибольший расчетный КР отмечен у всех сортов к третьему пассажу (рис. 3).

Перед переносом культиваров жимолости в нестерильные условия желателен этап адаптации *in vivo*. Для этого укорененные растения пересаживали в стерильный субстрат – мох сфагнум (рис. 4, а, б) или смесь торфа с перлитом (мелкозернистым песком) в соотношении 1 : 1. Для высокой приживаемости обязательно требуется искусственный туман, который поддерживается в течение 2 нед при помощи “влажной камеры” (влажность воздуха 75–80%).

Растения-регенеранты (выс. 4,5–5,2 см) с развитой корневой системой весной 2001 г. были высажены в ящики, заполненные субстратом из торфа

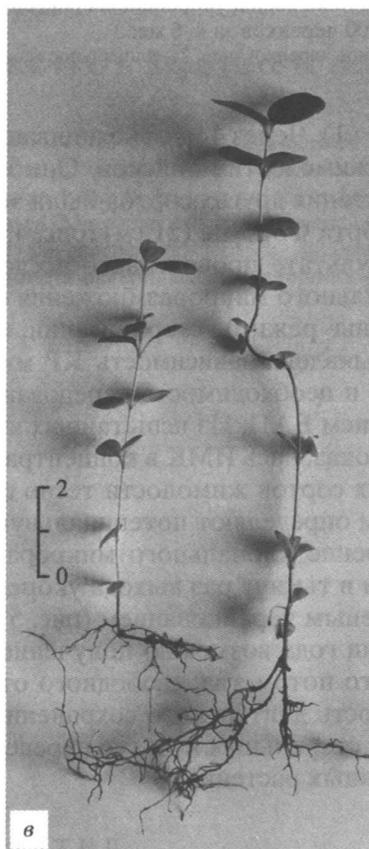
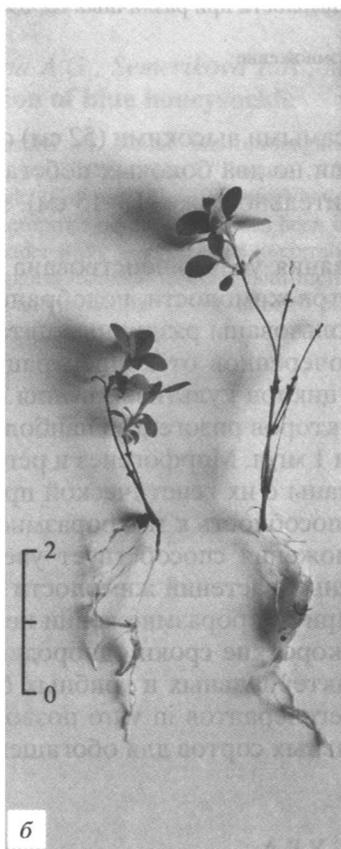
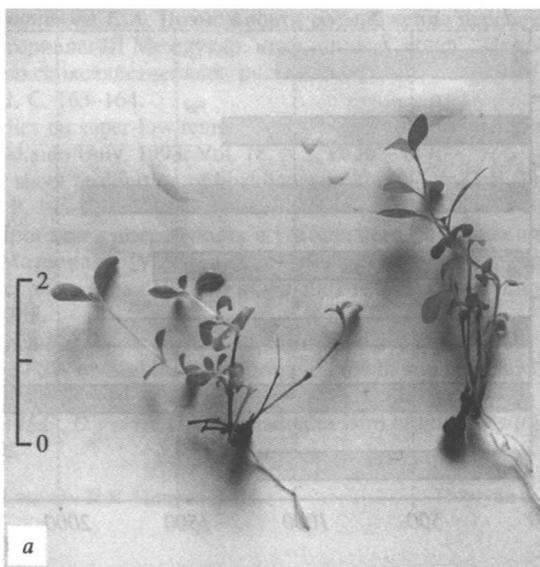


Рис. 4. Микрочеренки жимолости в период адаптации *in vivo*
***а* – сорт Синячка, *б* – сорт Амфора, укорененные в сфагнуме, *в* – сорт Фортуна, укорененный в грунте**

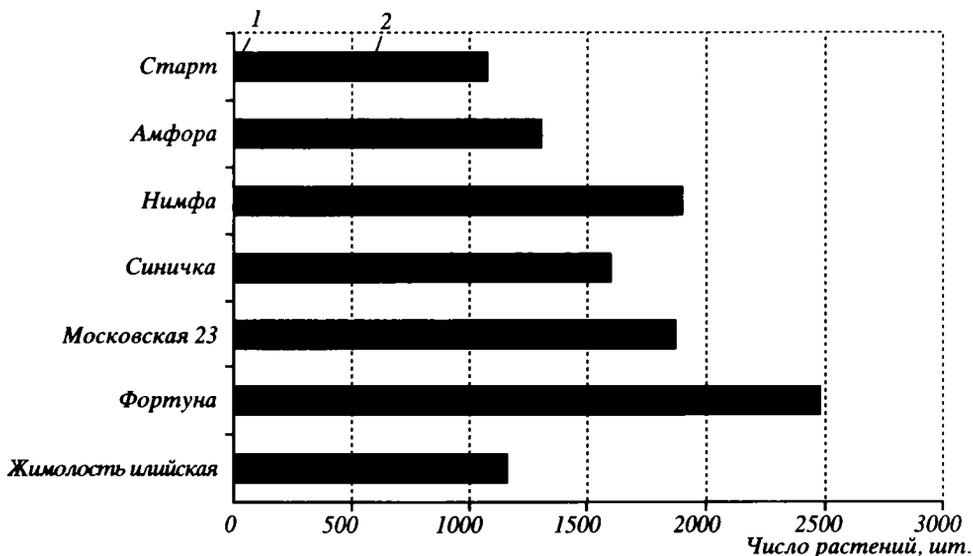


Рис. 5. Расчетный выход укорененных растений жимолости при различных способах размножения (из 100 черенков за 4–6 мес.)

1 – зеленое черенкование, 2 – клональное микроразмножение

и песка (3 : 1). Через 4 мес выращивания самыми высокими (52 см) оказались образцы жимолости илийской. Они имели по два боковых побега высотой 30 см. Растения других сортов были значительно ниже (13–15 см), за исключением сорта Фортуна (21 см) (рис. 4, в).

В результате проведенного исследования усовершенствована технология клонального микроразмножения сортов жимолости, подобраны и оптимизированы режимы стерилизации, использованы различные питательные среды. Выявлена зависимость КР микрочеренков от концентрации фитогормонов и необходимость чередования циклов культивирования с различным уровнем БАП. Из испытанных индукторов ризогенеза наиболее эффективным оказалась ИМК в концентрации 1 мг/л. Морфогенез и регенерация изученных сортов жимолости тесно связаны с их генетической природой и во многом определяют потенциальную способность к микроразмножению.

Внедрение клонального микроразмножения способствует увеличению более чем в тысячу раз выхода укорененных растений жимолости в сравнении с зеленым черенкованием (рис. 5). При микроразмножении независимо от времени года возможно получение в короткие сроки однородного оздоровленного потомства, свободного от бактериальных и грибных болезней. Возможность длительного сохранения регенерантов *in vitro* позволяет создать банк стерильных культур перспективных сортов для обогащения генофонда ценных растений.

ЛИТЕРАТУРА

1. Суворова В.В., Кузнецова С.М., Удачина Е.Г., Слюсаренко А.Г. Масс-клональное размножение гибридной рябины // Бюл. Гл. ботан. сада. 1990. Вып. 156. С. 78–83.
2. Молканова О.И., Чурикова О.А., Коновалова Л.Н., Окунева И.Б. Клональное микроразмножение интродуцированных сортов *Syringa vulgaris* L. // Вестн. МГУ. 2002. № 4. С. 8–14.

3. *Куклина А.Г., Семерикова Е.А.* Возможности размножения перспективных сортов жимолости синей // Материалы III Междунар. науч.-произв. конф. "Интродукция нетрадиционных и редких сельскохозяйственных растений" (14–19 июня 2000 г., Пенза). Пенза: РАСХН, 2000. Т. 1. С. 163–164.
4. *Syzuki T.* Basic studies on super-low-temperature cryopreservation of horticultural plants tissues // Mem. Fac. Agr. Hokkaido Univ. 1993. Vol. 18, N 2. P. 165–217.
5. *Karhu S.T.* Axillary shoot proliferation of blue honeysuckle // Plant Cell. Tissue and Organ Culture. 1997. Vol. 48, N 3. P. 195–201.
6. *Упадышев М.Т.* Проблемы интродукции и ускоренного размножения нетрадиционных садовых культур // Материалы IV Междунар. симпоз. "Новые и нетрадиционные растения и перспективы их использования" (20–24 июня 2001 г., Москва–Пушино). М.: Изд-во РУДН, 2001. Т. 3. С. 353–355.
7. *Скворцов А.К., Куклина А.Г.* Голубые жимолости. М.: Наука, 2002. 160 с.
8. *Murashige T., Skoog F.* A revised medium for rapid growth and bioassays with tobacco tissue cultures // Physiol. plant. 1962. Vol. 15, N 3. P. 473–497.
9. *Jones O.P., Yopgoot H.E., O'Farrel D.* Propagation in vitro of brut trees // Rep. Edest. Mallng Res. Station. 1976. P. 79.

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

Поступила в редакцию 12.09.2002 г.

SUMMARY

***Kuklina A.G., Semerikova E.A., Molkanova O.I.* Experience of clonal micropropagation of blue honeysuckle**

The results of clonal micropropagation of several cultivars of *Lonicera caerulea* L. ("Moscovskaya 23", "Sinichka", "Fortuna", "Amphora", "Nympha", "Start") and selected forms of *L. iliensis* Pojark. (Caerulea, Caprifoliaceae) have been analysed. In the long run the technology of honeysuckle micropropagation in vitro has been improved. Morphogenesis and regeneration of cultivars and forms under study were detected to correlated to the genetic characteristics. Application of clonal micropropagation methods supplies both high coefficient of reproduction for promising cultivars of honeysuckle and production of non-infected plants.

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

УДК 502.75

СОХРАНЕНИЕ БИОРАЗНООБРАЗИЯ РАСТЕНИЙ РОССИИ EX SITU¹

З.Е. Кузьмин, Ю.Н. Горбунов

Согласно данным “Национальной стратегии по сохранению биоразнообразия России” [1], общее состояние биоразнообразия Российской Федерации особенно в сравнении с развитыми западноевропейскими странами оценивается как сравнительно благополучное. Несмотря на это, ряд экосистем и видов живых организмов находится на грани исчезновения. Около 15% российской территории, на которой проживает 2/3 населения страны, характеризуются как экологически неблагополучные, со значительной степенью разрушения естественных экосистем и деградации почв. Большое число видов являются редкими и находящимися под угрозой исчезновения и требуют особого внимания (в “Красную книгу РФ” занесено 516 видов растений).

Анализ причин снижения биоразнообразия растений показал, что степень стабильности флоры полностью зависит от факторов, нарушающих естественный ход флорогенеза, – из этого процесса выпадают виды, не обладающие устойчивостью к действию различных деструктивных факторов. К числу последних могут быть отнесены естественные и искусственные (антропогенные) факторы, влияние которых испытывают как отдельные растения, так и их популяции и сообщества.

Все лимитирующие факторы можно разделить на две основные категории: **прямого и косвенного** воздействия: *к первой категории* относятся факторы, вызывающие сокращение возможностей выживания популяций, как следствия прямых потерь (хозяйственная переэксплуатация экономически важных видов и нерациональное использование их природных запасов; гибель видов при уничтожении природных экосистем в результате сельскохозяйственного освоения новых земель, строительства, добычи полезных ископаемых, гибель популяций при пожарах и др.); *ко второй категории* можно отнести такие воздействия, как изменение физических характеристик

¹ Доклад на Международной конференции “Сохранение и воспроизводство растительного компонента биоразнообразия”, посвященной 75-летию Ботанического сада Ростовского государственного университета, 28–31 мая 2002 г.

среды обитания (изменение свойств почвы, зарегулирование стока рек, тепловое загрязнение и др.), химическое загрязнение (аварийные разливы нефти, автомобильные и промышленные выбросы, ненормированное использование химических удобрений и средств защиты растений и др.), биологическое загрязнение (непродуманное переселение видов, саморасселение чужеродных видов, распространение болезней и вредителей).

Как известно, существует два методических подхода к сохранению биоразнообразия растений: сохранение дикорастущих видов в естественных условиях (*in situ*) и искусственных (*ex situ*). Метод *in situ* является более предпочтительным, но его не всегда можно применить. В тех случаях, когда среда обитания исчезающих видов растений необратимо нарушена, в природных условиях эти виды сохранить невозможно. Поэтому в последние годы все большее значение приобретает сохранение редких и исчезающих видов растений *ex situ*. Ботанические сады и дендрарии превратились в важные центры сохранения биоразнообразия. По данным Генерального секретаря Международного совета ботанических садов по охране растений П. Джексона, в ботанических садах мира выращивается более 80 000 видов, что составляет около 1/3 всех известных в настоящее время видов растений [2].

Среди методов (способов) сохранения биоразнообразия растений *ex situ* нами выделяются как основные четыре: 1) сохранение генофонда редких и исчезающих видов растений методом интродукции; 2) разработка приемов репродукции и воспроизводства растений; 3) сохранение генофонда редких и исчезающих видов растений в генетических банках; 4) репатриация (реинтродукция) редких видов растений [3].

Особое значение имеет **интродукция растений**.

В условиях усиливающейся деградации растительного покрова, которая приводит к потере видового и внутривидового разнообразия растений, одной из форм охраны является создание коллекций растений в ботанических садах. Восстановление состава и численности растений на территории их природных ареалов может быть осуществлено на основе достаточно крупных интродукционных популяций.

Природоохранное направление интродукция приобретает в связи с возникшей проблемой сохранения биологического разнообразия флоры и растительности, испытывающих сейчас антропогенный стресс. Значение интродукции в этом отношении определяется возможностью сохранения в культуре редких и исчезающих видов, но в еще большей степени возможностью создания страховых коллекционных фондов указанных растений. Материал этих фондов может быть использован в качестве исходного в дальнейших интродукционных работах, при создании культурных популяций раритетов, а также в целях репатриации.

Выполненные нами исследования и обобщение имеющихся литературных данных показывают, что для успешности интродукции редких и исчезающих видов растений большое значение имеют выбор объектов интродукции, определение районов интродукции, выбор участков сбора исходного материала, привлечение посадочного материала и оценка уровня адаптации растений при интродукции. Все эти вопросы подробно изложены в работе "Переселение растений: Методические подходы к проведению работ" [4].

В Главном ботаническом саду им. Н.В. Цицина РАН за 57-летнюю историю его существования в результате активной интродукционной работы собраны богатейшие коллекции растений природной и культурной флоры, представляющие собой ценнейший генофонд, имеющий национальное значение. Создание коллекционных фондов всегда было одной из приоритетных задач Сада на всех этапах его деятельности, начиная с периода организации. Если проследить динамику численности коллекционных фондов растений ГБС, то можно отметить, что их состав в основном стабилизировался к 1972 г. и в период 1972–1993 гг. находился в пределах 20–21 тыс. таксонов: около 11 тыс. видов, разновидностей, форм и 10 тыс. сортов и гибридов [5]. Эта стабилизация определялась несколькими причинами, главными из которых являлись предельно допустимая насыщенность растениями коллекционных и экспедиционных участков, выпад и выбраковка ряда интродуцентов.

В последние годы объем коллекционных фондов ГБС постепенно уменьшался. Учитывая сегодняшнюю ситуацию, наиболее оптимальным, по-видимому, будет уровень в 16–17 тыс. таксонов. В 2001 г. издан “Каталог растений Главного ботанического сада имени Н.В. Цицина Российской академии наук”, в который включены растения 16 332 таксонов: 8 224 вида, 456 подвидов, разновидностей и форм, 7 652 сорта, относящихся к 2 032 родам и 275 семействам. По видовому и сортовому разнообразию наиболее широко представлены семейства *Rosaceae*, *Orchidaceae*, *Liliaceae*; среди родов – *Rosa*, *Lilium*, *Iris*, *Paeonia* (соответственно 1960, 445, 442, 432 таксона). Среди интродуцированных видов флоры России важно отметить довольно широкое наличие в коллекциях редких и находящихся под угрозой исчезновения растений – около 140 видов, включенных в “Красную книгу РСФСР”. В открытом грунте выращиваются растения свыше 10 900 видов и сортов, в закрытом – более 5 340. По объему и разнообразию, широкой представленности видов природной флоры коллекционный фонд ГБС является уникальным собранием биологического разнообразия растительного мира и представляет собой национальное достояние страны [6].

Что касается **разработки приемов репродукции и воспроизводства растений**, отметим, что во всех ботанических садах широко проводятся исследования по разработке и совершенствованию семенного и вегетативного размножения интродуцированных растений. К этим традиционным способам размножения в настоящее время добавилось клональное размножение. Интерес к использованию методов культуры изолированных тканей для сохранения генофонда редких и исчезающих видов растений все более возрастает. В ГБС такие исследования проводятся около 20 лет. Разработаны методы микроклонального и масс-клонального размножения многих редких цветочно-декоративных и плодово-ягодных растений: орхидных, бромелиевых, вересковых, облепихи, рябины гибридной, малино-ежевичного гибрида и др. [7, 8].

В целом можно отметить, что разработка эффективных способов и технологий размножения редких растений позволяет обеспечить их устойчивое воспроизводство в условиях *ex situ* и как следствие длительное сохранение генофонда.

Необходимым компонентом сохранения биоразнообразия растений являются **банки зародышевой плазмы (*germplasm*)**: семян, меристем, пыльцы,

зародышей, культур тканей, клеток и другого генетического материала. Банки долговременного хранения геномов позволяют не только сохранить редкие и исчезающие виды, но и сберечь их внутривидовое разнообразие. Генные банки – незаменимые источники материала для селекции культурных растений, размножения редких и исчезающих видов растений и последующего их возвращения в природу путем создания искусственных популяций и фитоценозов.

Наиболее простым и полноценным объектом для долговременного сохранения генофонда растений являются семена. Вопросами продолжительного сохранения жизнеспособности семян в ботанических садах начали заниматься в 1950-х годах: в Великобритании в Королевском ботаническом саду Кью в 1974 г. был основан банк долговременного хранения семян с режимом -4° . К настоящему времени созданием банков семян дикорастущих видов начинает заниматься Международный институт генетических ресурсов растений (International Plant Genetic Resources Institute – IPGRI). По данным этой организации, из 1500 ботанических садов мира долговременное хранение семян налаживается в 152 (в настоящее время количество ботанических садов, в которых имеются банки долговременного хранения, составляет 162, на хранении находится свыше 256 тыс. образцов). Для банков семян дикорастущих растений IPGRI рекомендует режимы -4° и -18° . Предлагается также использовать криоконсервацию семян дикорастущих растений (до -196°), но основным режимом в банках ботанических садов продолжает оставаться неглубокое замораживание (до -25°) [9, 10].

Долговременное хранение семян в ГБС осуществляется в трех температурных режимах (работа проводится под руководством д.б.н. В.Л. Тихоновой):

1) низкие положительные температуры (5° , холодильники) с 1982 г. – к настоящему времени собран генофонд по 490 видам (1390 образцов);

2) неглубокое замораживание ($-18^{\circ} \div -20^{\circ}$, морозильная камера) с 1998 г. – заложены семена 150 видов растений.

3) криоконсервация (-196°) с 1986 г. – сохраняются семена 230 видов (265 образцов); техническая база – криобанк Института физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН.

Приоритетными для долговременного хранения являются редкие и исчезающие виды, хозяйственно ценные (лекарственные, декоративные, технические, пищевые и др.), родичи культурных растений. Среди образцов, хранящихся в банке долговременного хранения семян ГБС, есть виды из Красной книги Российской Федерации, Красных книг многих регионов РФ, Украины, Белоруссии, Латвии, Польши, Швеции, Финляндии и многих других государств. Большое внимание уделено сбору и сохранению генофонда лекарственных растений: 200 образцов семян лекарственных растений (80 видов); в режиме неглубокого замораживания – 50 видов; в криобанке – 80 видов (100 образцов).

Репатриация (реинтродукция) растений – один из приемов сохранения генофонда природной флоры и восстановления продуктивности естественного растительного покрова. В целом репатриация предполагает возвращение растений в места их бывшего обитания. С точки зрения ботанической географии, ее можно трактовать как целенаправленное восстановление участков природных ареалов отдельных видов растений и их природных сооб-

ществ с присущей им эколого-географической обстановкой. Методические подходы к работам по репатриации освещены в работе “Переселение растений...” [4].

Принимая во внимание угрозу выпадения из состава флоры России редких и исчезающих видов растений, необходимо создавать на базе ботанических садов и других растениеводческих учреждений резервные и страховые фонды посевного материала видов растений этой категории для последующего их использования в целях репатриации.

Важно также отметить, что рассматривая вопрос о переселении растений в природные местообитания, необходимо четко разграничить работы, связанные с обогащением местной флоры инорайонными полезными видами растений, и работы, направленные на восстановление когда-то обитавших в регионе видов растений и их ценопопуляций: последние как раз и составляют задачу репатриации, а это имеет важное значение для сохранения биоразнообразия растительного мира.

Очень важным обстоятельством при репатриации являются “генетическая чистота” переселяемого вида растений и его стабильность. Переселение нового экотипа и генетические изменения в популяции репатрируемого вида могут вызвать его экспансию и тем самым представлять серьезную опасность. Безусловно, лучше использовать растения, которые ранее были интродуцированы в ботаническом саду или другом учреждении из природы (из района его обитания), чем полученные по делектусам семена.

Еще один фактор, имеющий большое значение для решения проблемы сохранения биоразнообразия растений, который необходимо отметить, – это **мониторинг**. Организация мониторинга за редкими и исчезающими видами растений необходима как в естественных местообитаниях, так и в ботанических садах и других интродукционных центрах, где выращиваются эти растения.

Создание системы мониторинга флористического разнообразия, охватывающей различные по масштабам и уровню объекты, в совокупности с ценотическим мониторингом позволит выявить многообразие процессов антропогенной трансформации растительного покрова в условиях урбанизированных ландшафтов. Мониторинг ценопопуляций редких видов должен быть долговременным, так как это даст возможность получить четкую картину той или иной популяции, проследить ее динамику, определить тип популяции и, возможно, установить причины редкости вида и факторы отрицательного воздействия на развитие растений.

Учитывая то обстоятельство, что одни редкие и исчезающие виды растений являются таковыми для всей флоры России, другие – для того или иного региона, мониторинг должен осуществляться дифференцированно: на популяционном и региональном уровнях. Такой же подход целесообразен и для мониторинга коллекционных фондов ботанических садов, так как каждый ботанический сад, в первую очередь, должен иметь в составе своих коллекций редкие и исчезающие виды региональной и местной флор, территориально соответствующих его расположению.

Ботанические сады должны регулярно проводить инвентаризацию фондов и издавать каталоги, которые позволяют проследить динамику коллекций, проанализировать состояние растений, особенно редких и исчезающих

видов. Такая работа будет более эффективной при создании баз данных по коллекционным растениям, особенно при организации мониторинга на региональном и национальном уровнях.

Что же касается мониторинга за популяциями репатрированных видов растений, его проведение является неотъемлемой частью работы, так как без него нельзя получить информацию по биологии исследуемых видов в природе, установить причины редкости тех или иных видов и выработать научно обоснованные рекомендации по их сохранению.

Исследования выполнены при финансовой поддержке подпрограммы "Биологическое разнообразие".

ЛИТЕРАТУРА

1. Национальная стратегия по сохранению биоразнообразия России. М.: РАН, МПР РФ, 2001. 30 с.
2. Ревин П. Речь на XVI Международном ботаническом конгрессе // Информ. бюл. Совета ботан. садов России и Отд-ния Междунар. совета ботан. садов по охране растений. 2000. Вып. 11. С. 38–47.
3. Андреев Л.Н., Горбунов Ю.Н. Сохранение редких и исчезающих растений *ex situ*: достижения и проблемы // Изучение и охрана разнообразия фауны, флоры и основных экосистем Евразии: Материалы Междунар. конф., г. Москва, 21–23 апр. 1999 г. М., 2000. С. 19–23.
4. Коровин С.Е., Кузьмин З.Е., Трулевич Н.В., Швецов А.Н. Переселение растений: Методические подходы к проведению работ. М.: ГБС РАН, 2001. 75 с.
5. Интродукция растений в Главном ботаническом саду им. Н.В. Цицина РАН: К 50-летию основания. М.: Наука, 1995. 189 с.
6. Каталог растений Главного ботанического сада имени Н.В. Цицина Российской академии наук. М.: ГБС РАН, 2001. 347 с.
7. Ковалева И.С., Данилова Т.В., Молканова О.И. Усовершенствование методики микроклонального размножения малино-ежевичного гибрида Тайберри // Бюл. Гл. ботан. сада. 2000. Вып. 179. С. 136–143.
8. Суворова В.В., Кузнецова С.М., Удачина Е.Г., Слюсаренко А.Г. Масс-клональное размножение гибридной рябины // Бюл. Гл. ботан. сада. 1990. Вып. 156. С. 78–83.
9. Тихонова В.Л. Долговременное хранение семян // Физиология растений. 1999. Т. 46, № 3. С. 467–476.
10. Тихонова В.Л., Баранова А.Е. Возможности долговременного сохранения генофонда лекарственных растений в банках семян // Роль ботанических садов в сохранении биоразнообразия. Ростов н/Д: Изд-во Рост. ун-та, 2002. С. 290–293.

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

Поступила в редакцию 24.10.2002

SUMMARY

Kuzmin Z.E., Gorbunov Yu.N. Conservation of plant biodiversity in Russia *ex situ*.

The causes of plant biodiversity decrease have been analysed. All the limiting factors were separated into two principal categories: of direct action and of indirect one. Four methods of biodiversity conservation *ex situ* were picked out: 1) conservation of rare and endangered plant species genofond by introduction; 2) design of plant reproduction methods; 3) conservation of rare and endangered plant genofond in genetic banks; 4) repatriation (reintroduction) of rare plant species. The importance of long-term monitoring of floristic biodiversity both in natural habitats and in introduction centers has been emphasized.

ОПЫТ РЕПАТРИАЦИИ КАЛУЖНИЦЫ БОЛОТНОЙ (*CALTHA PALUSTRIS*) В МУЗЕЕ-УСАДЬБЕ “ЯСНАЯ ПОЛЯНА”

М.В. Старкова

Репатриация растений и создание искусственных популяций в подходящих экотопах приобретает в последнее время все большую актуальность [1–5]. Это связано с нарастающими темпами “освоения” человеком природной среды и усилением антропогенного воздействия на растительный и животный мир. В последние годы все больше видов декоративных и лекарственных растений, ранее считавшихся обычными, переходит в разряд “нуждающихся в охране”, особенно в густонаселенной центральной части России. Восстановление местообитаний исчезающих растений приобретает особый смысл на территориях старинных музеев-усадб. Являясь одновременно охраняемыми территориями и культурными центрами, они обеспечивают не только сохранение биологического разнообразия, но и демонстрацию его широкому кругу посетителей [6].

Вид *Caltha palustris* сокращает свою численность из-за осушения болот и маленьких рек в связи с хозяйственной деятельностью человека и неумеренным сбором в букеты. Это декоративное растение, одно из немногих цветущих в Тульской области в конце апреля, и хотя оно не является еще редким или исчезающим, необходимо сохранить его природные местонахождения.

Калужница болотная – многолетнее травянистое полиморфное растение высотой 15–40 (до 60) см. Стебли полые, вверху ветвистые, приподнимающиеся или лежащие, слегка изогнутые в узлах. Корневище шнуровидное [7].

Листья блестящие, крупные, несколько мясистые, от сердцевидных до почковидных, бороздчато-зубчатые, с выемками по краям или почти цельнокрайные, ярко-зеленые (после цветения темнеют), шириной до 15 см, прикорневые – черешковые, прицветные – обычно сидячие, значительно мельче прикорневых [7, 8].

Цветки сильно варьируют по окраске и размерам, от лимонно- до золотисто-желтого, от 2,0 до 4,5 см в диаметре, располагаются по 2–3 на верхушках побегов. Околоцветник простой венчиковидный, 5-листный или более (иногда отмечаются растения с 4-листным околоцветником). Тычинки и пестики многочисленные, сидящие на плоском цветоложе [9, 10].

Плод – сборная листовка [11]. Семена продолговатые черные, блестящие, могут долго плавать на поверхности воды.

Калужница болотная – широко распространенный вид (Европа, Средиземноморье, Дальний Восток, Малая Азия, Монголия, Тибет, Япония, Северная Америка) [12, 13]. Гигрофит. Произрастает по берегам рек, ручьев, около водоемов, по болотам и сырым лугам, в низинах, иногда и на более высоких местах [14, 15]. Хорошо развивается на солнце и в полутени.

Цветет в различных зонах с апреля по июнь около 20 дней. Цветочные почки употребляют в пищу под названием немецких каперцев [16]. Декора-

тивное и лекарственное растение, используется в народной медицине и гомеопатии [13, 17].

Размножается вегетативно и семенами [10, 18]. Все части растения слабо ядовиты [9].

В 2000 г. в музее-усадьбе “Ясная Поляна” Тульской области была проведена экспериментальная работа по созданию искусственных популяций видов региональной флоры, в том числе и *Caltha palustris*, с использованием эколого-фитоценотического подхода [19]. На прирусловом участке поймы р. Воронки были высажены 16 растений калужницы, взятые из местной популяции в сыром овраге на опушке леса, в 1,5 км от опытных участков. Выбор места был продиктован не в последнюю очередь возможностью демонстрации красоты и многообразия растений местной флоры широкому кругу посетителей музея-усадьбы и в том числе необходимостью создания многовидовых высокодекоративных композиций вдоль экологических троп с целью экологического воспитания школьников и студентов.

Два опытных участка площадью 12,3 и 13,5 м² выбирали в первую очередь с учетом типа растительного покрова, требований вида к влажности почвы и освещенности.

Уровни увлажнения подбирали по наличию и обилию на участке влаголюбивых видов растения с использованием экологических шкал Л.Г. Раменского [20, 21] и методики расчетов С.И. Дмитриевой и И.В. Савченко [22]. Уровень освещенности опытных участков был выбран значительно выше (около 95% от освещенности открытой ровной поверхности), чем на контрольном участке (55%). Также одним из факторов, определяющих выбор места, было наличие участков почвы с разреженным растительным покровом к моменту посадки экспериментальных растений, что обеспечивало бы возможность семенного размножения вида.

Для репатриации выбирали молодые и средневозрастные растения, которые вступили в генеративную фазу. Для того чтобы свести к минимуму нанесенный естественному фитоценозу вред, выкапывали растения, отстоящие друг от друга на расстояние не менее 1 м [23]. Посадочный материал *Caltha palustris* в фазе бутонизации–начала цветения высаживали в сделанные лопатой разрезы почвы на берегу реки вдоль кромки воды в местах, свободных от растений. Почву при этом не перекапывали.

Листья и генеративные побеги не обрезали, что дало высокий декоративный эффект на участках сразу после посадки.

Оценка растительного покрова по проективному обилию видов растений на участке с помощью шкал Раменского дает довольно точное представление о гидрологических, почвенных и др. условиях конкретного местообитания. Однако при оценке экологических условий по данным ботанических описаний оказалось возможным использование только шкал “увлажнение” и “богатство и засоление”. Использование для расчетов методики Дмитриевой и Савченко (отношение взвешенных обилием баллов-оптимумов к сумме обилий) дало аналогичные результаты (в пределах погрешности шкал), но значительно ускорило определение. При любом способе расчета следует исключать виды с обилием “фоновое” при резком отличии их оценок от средних для избежание грубых ошибок [20]. Оценка эколого-фитоценотических условий участков по растительному покрову позволила подобрать условия, аналогичные по увлажне-

нию и богатству почвы естественным местам произрастания калужницы (на контрольном участке), хотя ботанический состав участков был различным.

Выбранные для посадки *Caltha palustris* участки находятся в 10–25 м от экскурсионных маршрутов. Во время массового цветения растений (конец апреля–начало мая) создается ярко-желтый аспект вдоль кромки воды. Приживаемость растений даже при поздневесенней посадке в фазе начала цветения составила 100%. Несмотря на то что процент генеративных побегов у пересаженных растений остался почти таким же, как и у растений на контрольном участке в естественных условиях (в среднем 55–75% в разные годы), цветение на опытных участках стало более обильным (по 7–11 цветков на генеративный побег по сравнению с 6–8 в контроле). Это вызвано увеличением порядка ветвления цветоносов. Так, у репатрированных особей основная масса цветков располагается на ветвях пятого порядка, тогда как у контрольных растений – на ветвях четвертого порядка. Наиболее вероятно, это связано с улучшением светового и температурного режимов в новых условиях. По той же причине уменьшилась высота цветоносов и листьев (на 3–5 и 21–26 см соответственно), что сделало растения более компактными и декоративными.

На опытных участках были отмечены повреждения растений ондатрами (*Ondatra zibethica* L.) до 30,8%, что говорит о необходимости учитывать не только растительный, но и животный состав участков, предназначенных для репатриации растений.

Таким образом, используя эколого-фитоценологический подход к созданию искусственных популяций, можно успешно применять этот метод для обогащения обедненных естественных фитоценозов, восстановления нарушенных и создания популяций исчезающих растений на особо охраняемых территориях, в заказниках, заповедниках. Для определения экологических условий участка для репатриации хорошо зарекомендовал себя метод Л.Г. Раменского с расчетом ступеней по Дмитриевой и Савченко. Возможность успешного создания популяции *Caltha palustris* методом эколого-фитоценологической репатриации в музее-усадьбе “Ясная Поляна” подтверждается экспериментально.

ЛИТЕРАТУРА

1. Трулевич Н.В. Эколого-фитоценологические основы интродукции растений. М.: Наука, 1991. 215 с.
2. Шатко В.Г., Миронова Л.П. Опыт переселения *Suclamen kuznetzovii* в Карадагский природный заповедник (Крым) // Бюл. Гл. ботан. сада. 2000. Вып. 180. С. 56–61.
3. Беловодова Н.Н. Реинтродукция как один из путей охраны редких видов растений (на примере лунника оживающего) // Тез. докл. Всерос. науч.-практ. конф. в МГУЛ, 18–19 окт. 1994 г. Москва “Охрана лесных экосистем и рациональное использование лесных ресурсов”. М., 1994. Т. 3. С. 51.
4. Коровин С.Е., Кузьмин З.Е., Трулевич Н.В., Швецов А.Н. Переселение растений: Метод. подходы к проведению работ. М.: Изд-во МСХА, 2001. 76 с.
5. Верещагина И.В. Обогащение местной флоры путем интродукции // Биологические ресурсы Алтайского края и перспективы их использования. Барнаул, 1984. С. 55–56.
6. Полякова Г.А., Швецов А.Н. К методика обследования и мониторинга состояния растительного покрова особо ценных природно-исторических территорий // Бюл. Гл. ботан. сада. 2000. Вып. 178. С. 152–159.
7. Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1937. Т. 7. С. 35–48.

8. Якобова А., Крейча И. Альпинарий в вашем саду. Bratislava: Природа, 1982. 144 с.
9. Болотные растения: Метод. указания для самостоятельного изучения. М.: Изд-во МСХА, 1990. 76 с.
10. Бубенец В.Н., Похилько А.А., Царева В.Т. Биологическая флора Мурманской области. Апатиты: Кол. науч. центр РАН, 1993. 136 с.
11. Каден Н.Н. Типы плодов растений средней полосы европейской части СССР // Ботан. журн. 1965. Т. 50, № 6. С. 775–787.
12. Растения природной флоры СССР: Краткие итоги интродукции в ГБС АН СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 360 с.
13. Рычин Ю.В. Флора гигрофитов. М.: Сов. наука, 1948. 448 с.
14. Цингер В.Я. Сборник сведений о флоре Средней России. М., 1885. 520 с. (Тр. Моск. ун-та).
15. Гаммерман А.Ф., Гром И.И. Дикорастущие лекарственные растения СССР. М.: Медицина, 1976. 288 с.
16. Шлыков Г.Н. Интродукция и акклиматизация растений: Введение в культуру и освоение в новых районах. М.: Сельхозиздат, 1963. 488 с.
17. Декоративные многолетники: Краткие итоги интродукции в ГБС АН СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1960. 334 с.
18. Интродукция растений природной флоры СССР. М.: Наука, 1975. 435 с.
19. Трулевич Н.В. Эколого-фитоценологические основы интродукции растений. М.: Наука, 1991. 215 с.
20. Раменский Л.Г. Учет и описание растительности: (На основе проективного метода). М.: ВАСХНИЛ, 1937. 137 с.
21. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз, 1956. 471 с.
22. Дмитриева С.И., Савченко И.В. Характеристика экологической изменчивости некоторых растений в зависимости от мест произрастания с использованием шкал Л.Г. Раменского // Науч. тр. Тюмен. ун-та. 1981. Вып. 82. С. 55–62.
23. Лубягина Н.П. Создание искусственных растительных сообществ // Бюл. Гл. ботан. сада. 1989. Вып. 152. С. 3–8.

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

Поступила в редакцию 10.10.2002 г.

SUMMARY

Starkova M.V. Experience of *Caltha palustris* repatriation in the museum-estate “Yasnaya Polyana”.

Caltha palustris is known as a very ornamental plant species. Recently number of its natural populations significantly reduced, therefore an experimental study on *C. palustris* repatriation has been conducted on the river banks in the museum-estate “Yasnaya Polyana” since 2000. The survival of plants runs into 100 per cent. Although more than 30 per cent of experimental plants were noticed to be damaged by musk (*Ondatra zibethica* L.), number of flowers at experimental plots was 1,3 times as many as at control. Repatriation of *Caltha palustris* into natural habitats within the area of museum-estate was concluded to be successful.

УДК 631.811.98:635.965.281.51

ИЗМЕНЕНИЕ ПАРАМЕТРОВ РОСТА И СТЕПЕНИ ПОЛЕГАНИЯ ЦВЕТОНОСОВ ГИАЦИНТА ПОД ДЕЙСТВИЕМ 2-ХЛОРЭТИЛФОСФОНОВОЙ КИСЛОТЫ

М.В. Семенова, Е.Б. Кириченко, А.Н. Постников

Гиацинт отличается высокими декоративными качествами и является ценным луковичным растением для выгонки. Гиацинты культивируются в защищенном грунте, прежде всего как горшечные растения. При этом выгонка гиацинтов в зимне-весенний период осложнена явлением, получившим название полегание цветоноса [11]. В результате нарушений при формировании генеративных побегов цветоносы прогибаются, искривляются, а нередко и обламываются под тяжестью соцветия. Аномальный морфогенез побегов приводит к потере декоративного вида растений и экономическому ущербу. Следует отметить, что большинство сортов, обладающих высокими декоративными качествами и используемых для промышленной выгонки, подвержены полеганию цветоносов. Для получения растений с короткими цветоносами и предотвращения полегания рекомендовано проводить обработку этефоном (2-хлорэтилфосфоновой кислотой) в концентрациях 500–2000 ppm в фазу бутонизации при длине листьев и/или цветоносов 7,5–10 см [2].

Нами была поставлена цель изучить действие 2-хлорэтилфосфоновой кислоты (2-ХЭФК) на рост растений и степень полегания цветоносов двух сортов гиацинта. Опыты проводили в 2000–2001 гг. в условиях оранжереи Главного ботанического сада РАН. Объектами исследований являлись сорта гиацинта *Carnegie* и *Jan Bos*. Выгонку проводили по разработанной в ГБС РАН технологии [3]. Варианты опытов предусматривали возможность определения оптимальной концентрации 2-ХЭФК, обеспечивающей формирование наиболее устойчивого к полеганию цветоноса. 1.11.2000 луковицы растений сорта *Carnegie* 17–18 см в окружности (опыт 1) и 13.10.2000 луковицы растений сорта *Jan Bos* 15–16 см в окружности (опыт 2) были высажены в горшки с песком и помещены в камеру для укоренения и проращивания. По окончании периода охлаждения (14.03.01) все растения были перенесены в теплицу. Ход температур в камере для укоренения и в теплице показан на графиках (рис. 1). Опрыски-

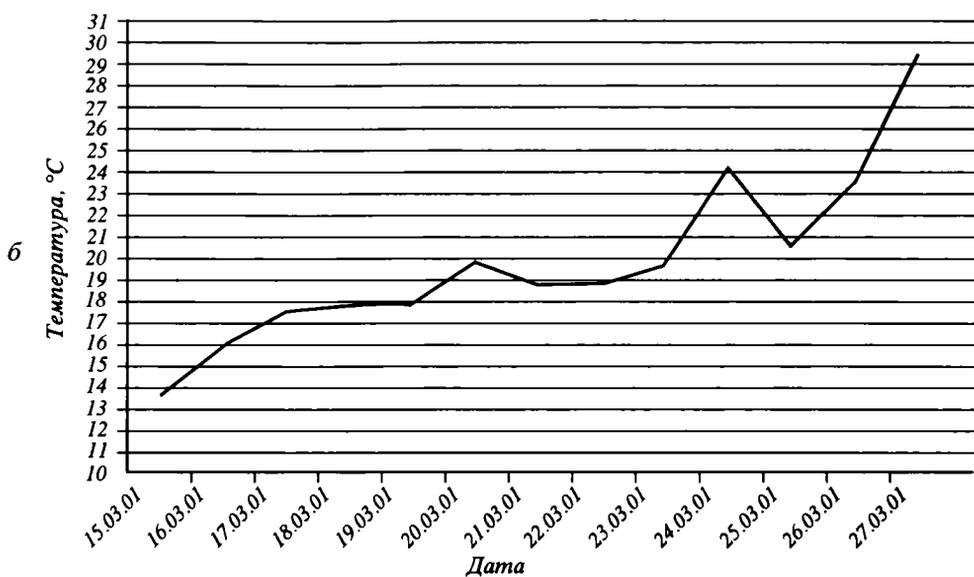
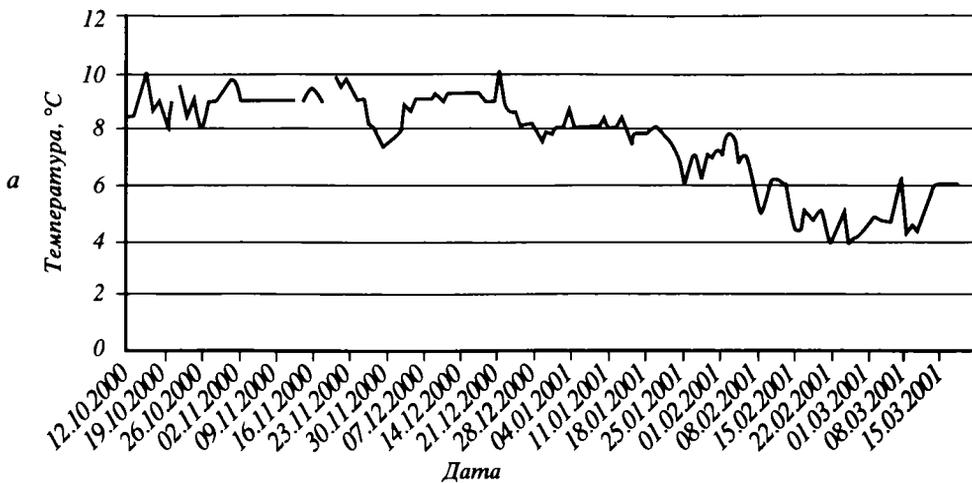


Рис. 1. Ход температур в камере для охлаждения (а) и в теплице (б)

вание растений проводили в фазу бутонизации раствором 2-ХЭФК, 48% д.в. с добавлением жидкого мыла в концентрации 0,7 мл/л.

Опыт 1 (сорт *Carnegie*): I вариант – контроль; II – 2-ХЭФК 0,5 мл/л; III – 2-ХЭФК 1,0 мл/л; IV – 2-ХЭФК 1,5 мл/л; V – 2-ХЭФК 2,0 мл/л; VI – 2-ХЭФК 1,0 × 1,0 мл/л – двукратная обработка растений 2-ХЭФК в концентрации 1,0 мл/л. Число растений в каждом варианте – 24.

Опыт 2 (сорт *Jan Bos*): I вариант – контроль; II – 2-ХЭФК 0,5 мл/л; III – 2-ХЭФК 1,0 мл/л; IV – 2-ХЭФК 1,5 мл/л; V – 2-ХЭФК 2,0 мл/л; VI – 2-ХЭФК 2,5 мл/л; VII – 2-ХЭФК 3,0 мл/л; VIII – 2-ХЭФК 0,5 × 0,5 мл/л – двукратная обработка растений 2-ХЭФК в концентрации 0,5 мл/л; IX – 2-ХЭФК 1,0 × 1,0 мл/л – двукратная обработка растений 2-ХЭФК в концентрации

Таблица 1

Биометрическая характеристика (см) растений гиацинта в конце фазы цветения
(в период максимального развития)

Вариант	Высота цветоноса	Соцветие		Лист	
		длина	диаметр	длина	ширина
<i>Сорт Carnegie</i>					
Контроль	44,9	19,3	9,7	46,2	3,8
0,5 мл/л	39,7	18,9	10,9	43,1	3,5
1,0 мл/л	39,8	19,6	10,3	44,5	3,6
1,5 мл/л	36,7	17,8	10,4	43,3	3,5
2,0 мл/л	35,5	16,4	8,9	42,1	3,7
1,0 × 1,0 мл/л	34,5	16,5	9,9	42,5	3,6
НСР ₀₅	2,7	1,4	1,1	2,3	0,3
<i>Сорт Jan Bos</i>					
Контроль	47,3	16,6	6,2	32,7	2,2
0,5 мл/л	43,4	15,0	6,3	31,1	2,2
1,0 мл/л	45,6	16,1	6,5	31,6	2,2
1,5 мл/л	41,1	15,6	6,4	29,1	2,1
2,0 мл/л	39,0	15,4	6,2	26,2	2,3
2,5 мл/л	39,2	16,2	6,7	29,3	2,3
3,0 мл/л	38,1	15,4	6,2	29,9	2,5
0,5 × 0,5 мл/л	46,3	17,1	6,3	31,1	2,3
1,0 × 1,0 мл/л	40,0	15,3	6,1	25,1	2,1
2,0 × 2,0 мл/л	38,8	14,6	6,1	28,9	2,4
НСР ₀₅	2,3	1,5	0,3	3,0	0,2

1,0 мл/л; X – 2-ХЭФК 2,0 · 2,0 мл/л – двукратная обработка растений 2-ХЭФК в концентрации 2,0 мл/л. Число растений в каждом варианте – 24.

Обработку раствором препарата проводили в камере для укоренения и проращивания луковиц за 2 сут до перевода растений в теплицу. При двукратной обработке растений второе опрыскивание проводили в первый день вегетации в теплице (14.03.01). Средняя высота цветоносов и средняя длина листьев на момент обработки составляла: для сорта *Jan Bos* – 22,6 см и 24,0 см, для сорта *Carnegie* – 25,6 см и 38,9 см соответственно.

Биометрические измерения проводили на 10 растениях каждого варианта. Измеряли высоту и диаметр цветоносов, длину и ширину листьев, длину и диаметр соцветий. Массу луковиц после выгонки определяли в трех повторностях (по 8 луковиц в каждой повторности). Оценивали степень полегания цветоносов. К неподверженным полеганию относили те растения, цветоносы которых занимали вертикальное положение. Оценку проводили в конце фазы цветения, когда растения достигали максимального развития, учитывали все растения в варианте.

В результате проведенных исследований установлено, что 2-ХЭФК в значительной степени тормозит рост растений гиацинта, вследствие чего высота цветоносов опытных растений была существенно меньше, чем контрольных (табл. 1), что согласуется с данными других исследователей [4].

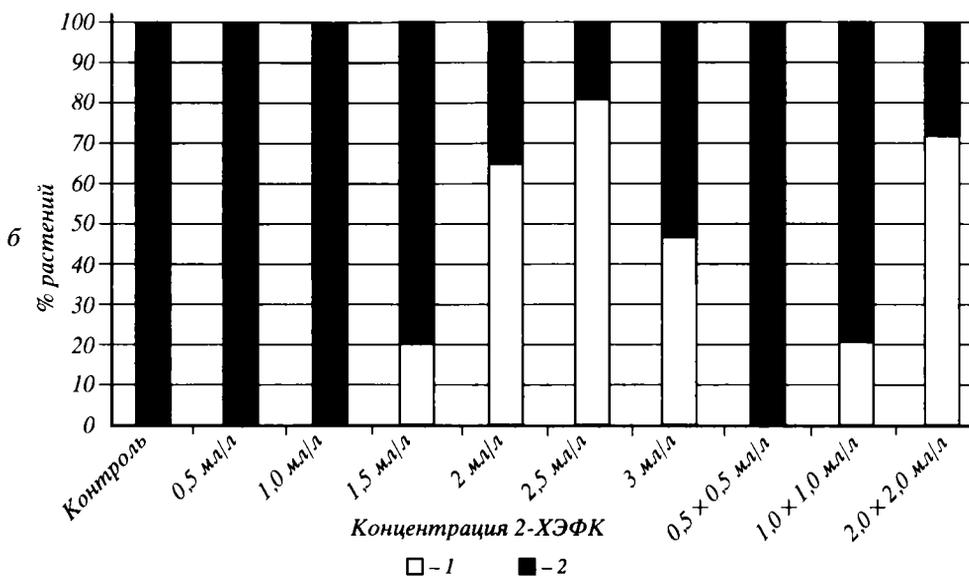
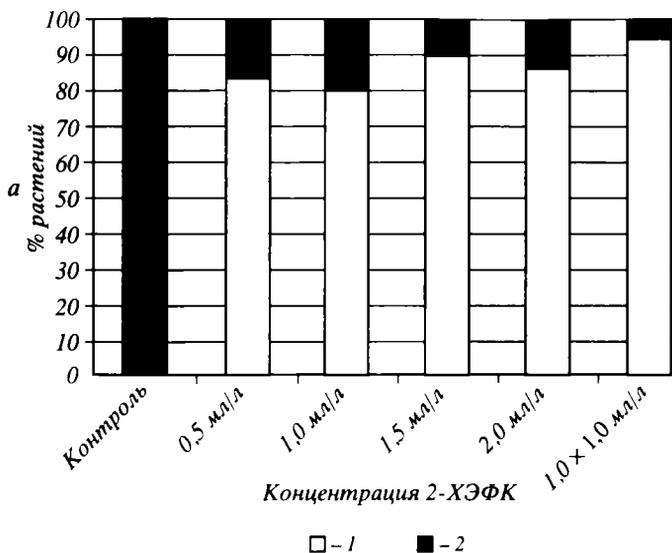


Рис. 2. Уменьшение степени полегания цветоносов гиацинта сортов *Carnegie* (а) и *Jan Bos* (б) под действием 2-ХЭФК

1 – растения, не подверженные полеганию, %; 2 – полегшие растения, %

Растения сорта *Carnegie* (опыт 1) проявили достаточно высокую чувствительность к 2-ХЭФК. Существенные различия по высоте цветоноса между опытными и контрольными вариантами выявлены в этом опыте уже при использовании концентрации 2-ХЭФК 0,5 мл/л. У растений сорта *Jan Bos* (опыт 2) статистически значимых различий по этому параметру не отмечено даже при двукратной обработке 2-ХЭФК в концентрации 0,5 мл/л. Выявлено увеличение диаметра цветоноса у растений под действием 2-ХЭФК. Так, у растений сорта *Jan Bos* при двукратной обработке 2,0 мл/л этефона

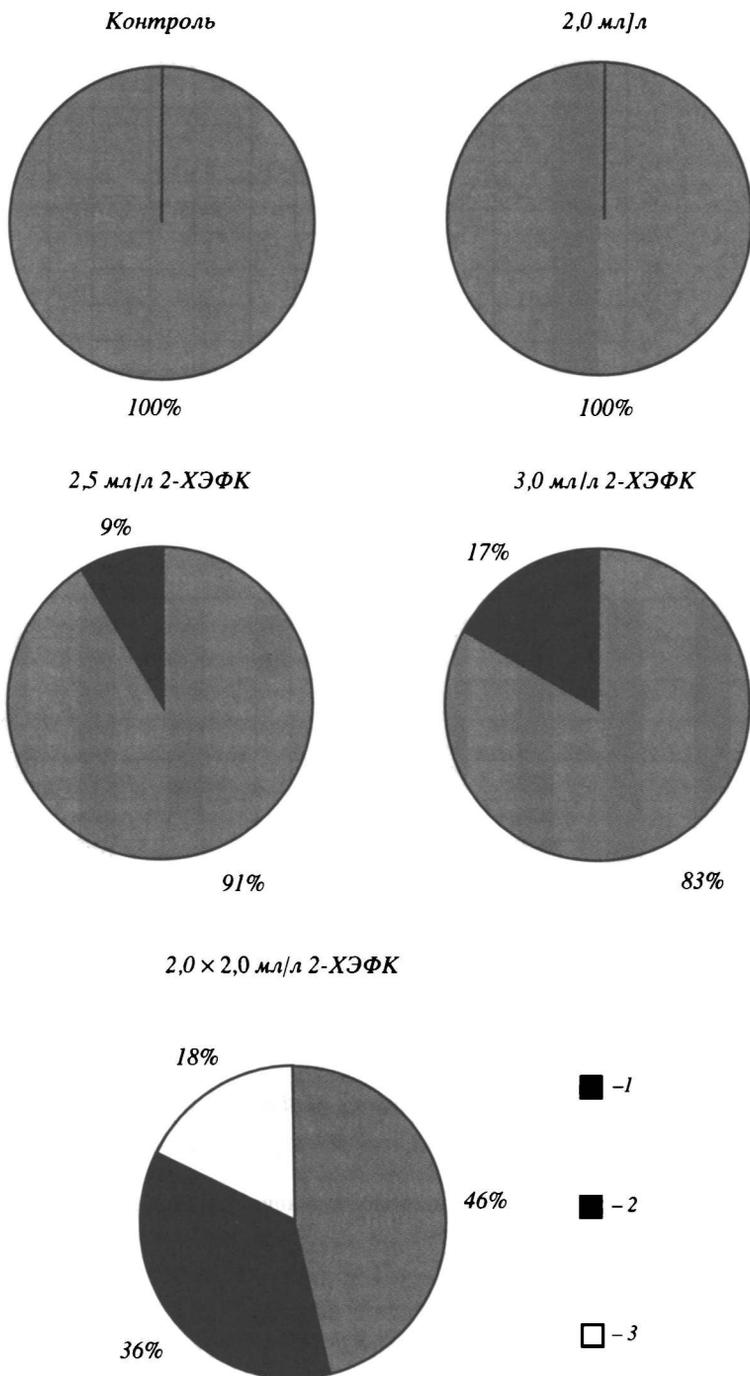


Рис. 3. Действие 2-ХЭФК на увядание цветков гиацинта (22.03.2001)

1 – цветущие растения без признаков увядания, 2 – увядание отдельных цветков, 3 – увядание 50% цветков

Таблица 2

Изменение массы луковиц гиацинта под действием 2-ХЭФК

Вариант	Масса, г	Вариант	Масса, г
Сорт <i>Carnegie</i>		Сорт <i>Jan Bos</i>	
Контроль	47,5	Контроль	41,2
0,5 мл/л	48,4	0,5 мл/л	38,4
1,0 мл/л	48,6	0,5 × 0,5 мл/л	37,9
1,0 × 1,0 мл/л	45,7	1,0 мл/л	39,3
1,5 мл/л	45,9	1,5 мл/л	38,2
2,0 мл/л	41,3	2,0 мл/л	37,5
НСР ₀₅	4,0	2,0 × 2,0 мл/л	35,4
		2,5 мл/л	37,1
		3,0 мл/л	36,7
		НСР ₀₅	2,0

диаметр цветоноса увеличился на 33,7% в нижней части цветоноса и на 10% в средней части.

Торможение роста стебля в длину в присутствии этилена происходит вследствие изменения направления роста клеток с продольного на поперечное, радиальный рост клеток приводит к образованию утолщения в зоне растяжения стебля [5]. У растений гиацинта в период перехода от бутонизации к полному раскрытию цветков происходит уменьшение количества клеток в тканях цветоноса вследствие их дегградации, причем под действием 2-ХЭФК этот процесс замедляется [4]. С этими процессами, по всей вероятности, было связано торможение роста в длину и утолщение цветоноса гиацинта, что явилось одним из факторов уменьшения степени полегания растений (рис. 2). Процент растений, подверженных полеганию цветоноса, у сорта *Carnegie* составил 5–19% по сравнению со 100% в контрольном варианте (см. рис. 2). Для сорта *Jan Bos* существенное уменьшение степени полегания по сравнению с контрольным вариантом проявилось при концентрациях 2,0–3,0 мл/л. Под действием 2-ХЭФК происходило некоторое уменьшение длины соцветия с увеличением концентрации препарата (см. табл. 1). Цветки в соцветии располагались более компактно, улучшались декоративные качества растения. Диаметр соцветия достоверно не изменялся под действием 2-ХЭФК, тогда как длина листьев уменьшалась, что свидетельствует о торможении их роста. При этом различия между контрольными растениями и опытными не столь значительны, как при сравнении высоты цветоноса.

Нами установлено более раннее старение цветков в опыте 2 при действии концентраций 2-ХЭФК 2,5 мл/л и 3,0 мл/л, а также при двукратном опрыскивании 2,0 мл/л 2-ХЭФК. Более интенсивно процесс старения цветков происходил при двукратном опрыскивании раствором препарата в концентрации 2,0 мл/л по сравнению с вариантами 2,5 мл/л и 3,0 мл/л (рис. 3).

Необходимо отметить, что с увеличением концентрации препарата проявилась тенденция к уменьшению массы луковиц (табл. 2).

Проведенные исследования позволили выявить значительное торможение роста и связанное с этим изменение биометрических характеристик рас-

тений двух сортов гиацинта под действием этифона и подтвердили эффективность использования препарата 2-ХЭФК для предотвращения полегания цветоносов в период поздней выгонки. Установлено, что в изучаемый период выгонки уменьшение степени полегания цветоносов растений сорта *Carnegie* обеспечивалось при обработке растений препаратом в концентрации 0,5 мл/л, причем дальнейшее увеличение концентрации не влияло на степень полегания. Для сорта *Jan Bos* значительное уменьшение степени полегания цветоносов отмечено при более высоких концентрациях (2,0 мл/л) и не наблюдалось при концентрации 0,5 мл/л 2-ХЭФК даже при двукратной обработке.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Shoub J., De Hertogh A.A.* Floral stalk topple: A disorder of *Hyacinthus orientalis* L. and its control // *Hort. Sci.* 1975. Vol. 10, N 1. P. 26–28.
2. *De Hertogh A.A.* Holland bulb Forcer's guide and Dutch bulb exporters association. 5th ed. Hillegom: Intern. Flower Bulb Center, 1996. E-32 p.
3. *Былов В.Н., Зайцева Е.Н.* Выгонка цветочных луковичных растений: (Биол. основы). М.: Наука, 1990. 240 с.
4. *Kamp M., De Hertogh A.A.* Anatomical and growth effects of ethephon on hyacinths and narcissus during greenhouse forcing // *Sci. Hort.* 1986. Vol. 29, N 3. P. 263–272.
5. *Полевой В.В.* Фитогормоны. Л.: Изд-во ЛГУ, 1982. 248 с.

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

Поступила в редакцию 14.08.2002

SUMMARY

Semenova M.V., Kirichenko E.B., Postnikov A.N. **Changes of growth parameters and degree of flower stalk topple in hyacinth by the action of (2-chloroethyl)phosphonic acid**

Treatment of two hyacinth cultivars with (2-chloroethyl)phosphonic acid inhibited plant growth and reduced degree of flower stalk topple during forcing. The optimum concentration of acid proved to be 0,5 ml/l for the cultivar 'Carnegie' and 2,0 ml/l for the cultivar 'Jan Bos'.

УДК 581.6:582.572.2:581.19:577.16

ДИНАМИКА НАКОПЛЕНИЯ САХАРОВ У НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА *ALLIUM* В ПОДМОСКОВЬЕ

Ф.В. Голубев, Ю.Н. Горбунов, Л.М. Сафронова

Углеводы – наиболее распространенные вещества в растениях. На их долю приходится до 90% сухого веса. Под общим названием углеводы объединяют и сладкие на вкус, растворимые в воде вещества, называемые сахарами, и не имеющие сладкого вкуса соединения, например крахмал и целлюлоза (клетчатка). Углеводы играют важную роль в жизнедеятельности животных и растительных организмов. Наряду с жирами и белковыми веществ-

вами углеводы являются основными компонентами пищи человека и животных. В сутки взрослому человеку необходимо потреблять 400–450 г углеводов. В растениях углеводы накапливаются как запасные питательные вещества или играют роль опорного материала (клетчатка), они являются основными продуктами фотосинтеза [1, 2].

Содержание углеводов в растении не является постоянным и изменяется в зависимости от фазы сезонного развития, возраста и физиологического состояния растений, условий питания, освещения и т.д. Г.В. Делова [3] изучала сезонную динамику накопления сахаров в листьях *Allium altaicum* Pall. Оказалось, что в первые фазы вегетации (отрастание листьев, бутонизация) происходило активное накопление сахаров в листьях, а в период цветения – снижение их содержания с последующим возрастанием в фазы созревания семян и отрастания новых листьев. По данным А.В. Макаро-Кондратьевой [4], максимум содержания сахаров в листьях репчатого лука приходится на период наиболее энергичного роста листьев. Исследуя растения *Allium proliferum* Schrad. в условиях Подмосковья, И.И. Ершов и В.Д. Брунштейн [5] установили, что в период энергичного роста листьев содержание в них углеводов повышалось и удерживалось на постоянном уровне, а в начале их старения содержание сахаров несколько снижалось.

Задачей наших исследований было изучение сезонной динамики содержания растворимых сахаров в листьях и стрелках двух многолетних видов лука – *A. nutans* L. (лук поникающий, “лук-слизун”) и *A. odorum* L. (л. душистый), интродуцированных в ГБС РАН. Оба вида относятся к группе корневищных луков и являются ценными пищевыми растениями.

A. odorum в диком виде встречается в южных районах Сибири и на Дальнем Востоке. По вкусу он напоминает черемшу, обладая привкусом чеснока. Употребляется в свежем виде и как приправа. Хороший медонос, обладает декоративными качествами, используется в китайской и тибетской медицине для лечения хронических гастритов, неврастении, астматического кашля. Считается, что лук душистый обладает кровоостанавливающим действием, является хорошим противоядием при укусах змей [6].

A. nutans широко используется в пищу жителями горных и степных районов Сибири и Алтайского края. В последние годы все большее распространение получает в культуре. Листья его содержат около 1,6 мг% каротина, витамины В₁, В₂, РР, соли калия, цинка, марганца, никеля, молибдена, железа и др. Этот вид отличается также высоким содержанием витамина С – до 200 мг% [7–10].

По данным современных исследований, содержащиеся в л. поникающем и л. душистом флавонолы, тритерпеноиды, микроэлементы, фенолкарбоновые кислоты и другие биологически активные вещества обладают желчегонными, мочегонными и укрепляющими капилляры свойствами. Употребление этих видов лука повышает сопротивляемость организма к инфекциям [7]. Оба вида неприхотливы в культуре, отличаются высокой урожайностью надземной массы, зимостойкостью (хорошо зимуют в открытом грунте без каких-либо дополнительных укрытий), ранней вегетацией (отрастают после таяния снега в последних числах марта – первой декаде апреля). Обладая рядом хозяйственно ценных признаков, многолетние луки представляют несомненный практический интерес.

Таблица 1

Динамика содержания сахаров в листьях *Allium nutans* L. и *Allium odorum* L. в ходе вегетации (в % в расчете на сырую массу)

Фенологическая фаза	Сахара	Вид	
		<i>Allium nutans</i>	<i>Allium odorum</i>
Отрастание	Моносахара	2,89	2,85
	Дисахара	0,83	0,25
	Сумма сахаров	3,72	3,10
Бутонизация	Моносахара	2,50	2,86
	Дисахара	0,24	0,24
	Сумма сахаров	2,74	3,10
Цветение	Моносахара	2,59	2,66
	Дисахара	0,24	0,14
	Сумма сахаров	2,83	2,80
Плодоношение	Моносахара	2,48	2,33
	Дисахара	0,27	0,09
	Сумма сахаров	2,75	2,42
Рассеивание семян	Моносахара	2,49	1,86
	Дисахара	0,37	0,54
	Сумма сахаров	2,86	2,40

Растения исследуемых видов (*A. nutans* и *A. odorum*) выращивали в одинаковых условиях (открытый грунт) в отделе культурных растений ГБС РАН. Для определения содержания сахаров анализировали свежесрезанные листья и цветоносы. Сбор листьев проводили в фазы весеннего отрастания, бутонизации, цветения, плодоношения и рассеивания семян; цветоносы срезали в фазы бутонизации, цветения и плодоношения. Для биохимического анализа отбирали пробы не менее чем с 10 растений, всегда в одно и то же время суток (10 часов утра). Содержание сахаров определяли фотоколориметрическим методом по пикриновой кислоте в лаборатории физиологии и биохимии растений ГБС РАН.

Результаты анализов содержания сахаров в листьях двух видов представлены в табл. 1. Полученные данные свидетельствуют о высоком содержании сахаров в листьях изученных луков. Большой сахаристостью отличается *A. nutans*. В листьях этого вида общее количество сахара изменяется в ходе вегетации в пределах 2,74–3,72% (в расчете на сырую массу), а у *A. odorum* L. – от 2,40–3,10%.

Изученные виды характеризуются разной динамикой накопления углеводов в ходе вегетации. Для *A. nutans* характерен трехвершинный ход кривой накопления суммы сахаров с максимумами в фазы весеннего отрастания (3,72%), цветения (2,83%) и рассеивания семян (2,86%). Минимальное содержание сахаров отмечено в фазы бутонизации и плодоношения.

В листьях *A. odorum* L. максимум содержания сахаров был отмечен в фазу весеннего отрастания (3,10%). Этот уровень сохраняется в фазу бутонизации, а затем постепенно снижается к концу сезона (минимальное содержание обнаружено в фазу рассеивания семян – 2,4% (см. табл. 1).

Представляет интерес также соотношение динамики накопления моносахаров и дисахаров в исследуемых объектах в течение вегетационного сезона.

Таблица 2

Динамика накопления углеводов в стрелках *Allium nutans* L. и *Allium odorum* L. в ходе вегетации (в % в расчете на сырую массу)

Фенологическая фаза	Сахара	Вид	
		<i>Allium nutans</i>	<i>Allium odorum</i>
Бутонизация	Моносахара	3,36	4,02
	Дисахара	0,08	0,82
	Сумма сахаров	3,44	4,84
Цветение	Моносахара	2,86	2,74
	Дисахара	0,14	0,12
	Сумма сахаров	3,00	2,86
Плодоношение	Моносахара	1,02	2,00
	Дисахара	0,28	0,10
	Сумма сахаров	1,30	2,10

Ф.Э. Реймерс [11], исследуя репчатый лук, пришел к выводу, что в течение периода вегетации при любой длине дня моносахаров в листьях лука содержалось больше, чем сахарозы. Из данных И.Д. Шматов [12] о сезонной динамике содержания углеводов многолетних луков видно, что у *A. altaicum* Pall., *A. ledebourianum* Roem et Schult., *A. schoenoprasum* L., *A. victorialis* L., *A. obliquum* L. в листьях преобладают моносахара.

Полученные нами данные согласуются с литературными (см. табл. 1). Содержание моносахаров в течение всего сезона у обоих видов значительно превышает содержание дисахаридов. Максимумы содержания дисахаров отмечены в начале и конце вегетации. У *A. odorum* наблюдалось резкое снижение содержания моносахаров в фазу рассеивания семян, в то время как у *A. nutans* такого снижения не наблюдалось.

Результаты определения содержания углеводов в стрелках исследуемых объектов представлены в табл. 2.

Общее содержание сахаров в стрелках луков в разные фазы развития изменяется в пределах 1,30–3,44% у *A. nutans* и 2,10–4,84% у *A. odorum*. Как следует из полученных данных, самый высокий уровень содержания сахаров отмечен в фазу бутонизации. В дальнейшем у исследуемых видов наблюдается общая тенденция к снижению уровня накопления углеводов. Интересно отметить, что стрелки *A. nutans* и *A. odorum* в период бутонизации и цветения содержат гораздо больше сахаров, чем листья, но уступают последним по этому показателю в период плодоношения (табл. 1, 2).

ЛИТЕРАТУРА

1. Плешков Б.П. Биохимия сельскохозяйственных растений. М.: Колос, 1965. 447 с.
2. Максимов Н.А. Краткий курс физиологии растений. М.: Сельхозгиз, 1958.
3. Делова Г.В. Содержание углеводов и азотистых веществ в некоторых дикорастущих видах лука // Изв. СО АН СССР. 1959. № 7. С. 122–125.
4. Макаро-Кондратьева А.В. Влияние влажности почвы на урожай и обмен веществ у лука и моркови. Рукопись. М.: НИИОХ, 1946. 155 с.
5. Ершов И.И., Брунштейн В.Д. Изменение химического состава многолетнего многоярусного лука в процессе роста // Биохимия плодов и овощей. М., 1962. С. 231–239.
6. Кокорева В.А., Юрьева Н.А. Лук и чеснок на приусадебном участке. М.: Колос, 1993. 550 с.

7. Соколова В.Т., Черникова Э.В. Витамин С в свежих овощах Западной Сибири // Сборник работ Новосибирского НИИ питания. Новосибирск, 1938. Вып. 2. С. 102–114.
8. Алгазин В.С. Полезные растения Западной Сибири. Новосибирск: Новосиб. кн. изд-во, 1950. 173 с.
9. Павлов Н.В. Растительные сырье Казахстана. М.: Изд-во АН СССР, 1947. 550 с.
10. Делова Г.В. Изучение некоторых дикорастущих луков Алтая с целью введения их в культуру: Дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1959. 163 с.
11. Реймерс Ф.Э. Динамика сахаров и ферментов в растениях репчатого лука, выращиваемого при разной длине дня // Вестн. с.-х. науки. (Овощи и картофель). 1940. № 4. С. 17–30.
12. Шматок И.Д. О химическом составе дикого лука, выращиваемого в Мурманской области // Бюл. Гл. ботан. сада. 1958. Вып. 31. С. 73–76.

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

Поступила в редакцию 1.10.2002

SUMMARY

*Golubev F.V., Gorbunov Yu.N., Safronova L.M. Dynamics of sugar accumulation in some species of the genus *Allium* within the area of Moscow Province*

Dynamics of total sugar content and dynamics of separate sugar components were studied in leaves and flower stalks of *A. nutans* L. and *A. odoratum* L., cultivated in the Main Botanical Garden RAS. Accumulation of carbohydrates during growing season proved to be species-specific. The maximum sugar content in leaves of both species was detected at the stage of spring regrowth, in flower stalks – at the stage of budding.

ЗАЩИТА РАСТЕНИЙ

УДК 578.858.8(3.3)

ШТАММОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ВИРУСОВ, ПОРАЖАЮЩИХ РАСТЕНИЯ ИЗ СЕМЕЙСТВ *CUCURBITACEAE* И *SOLANACEAE*

Р.В. Гнутова, В.Ф. Толкач, Н.М. Чернявская

Известно, что дальневосточный регион из-за муссонного климата характеризуется повышенным инфекционным фоном, одной из составляющих которого является повсеместное распространение вирусных болезней растений. Усугубляют фитосанитарную ситуацию наличие сортов со слабой устойчивостью к вирусам, нарушение агротехники, неконтролируемая торговля семенным и посадочным материалом, присутствие природных очагов вирусов в дикой флоре и огромное число насекомых-переносчиков вирусов, а также появление новых, ранее неизвестных штаммов фитовирусов.

Штаммы вируса в результате мутаций приобретают новые отличительные свойства за счет изменения свойств вируса. Для идентификации и дифференциации штаммов фитопатогенных вирусов используются различные критерии. В качестве последних наиболее часто применяются следующие свойства: биологические (круг растений-хозяев и симптоматология, морфология вирионов, точка термической инактивации, период сохранения инфекционности вирусных частиц при комнатной температуре, предельное разведение инфекционного сока), физико-химические (молекулярная масса белка оболочки и коэффициент седиментации частиц и др.), антигенные свойства капсидных белков и т.д. При изучении штаммов вирусов, как правило, преследуются две цели – изучение различий между штаммами внутри данного вида (вируса) и определение степени родства между ними. Достижение этих целей становится возможным при изучении перечисленных выше свойств, которые отличаются большой изменчивостью.

Согласно современной системе классификации вирусы делятся на семейства, роды и виды. Штаммы по иерархической лестнице таксономии вирусов стоят на ступень ниже вида и пока не принимаются во внимание при классификации вирусов. Но, как показывают исследования последних лет, изучение конкретных штаммов вируса является актуальной задачей [1].

Среди фитопатогенных вирусов до сих пор наибольшее экономическое значение имеют вирусы, поражающие сельскохозяйственные растения, в частности овощные культуры. На Дальнем Востоке России возделываются,

главным образом, растения из семейств *Cucurbitaceae* (тыква, кабачок, огурец) и *Solanaceae* (томат, перец и баклажан). При этом, как показывает многолетний мониторинг, проводимый нами по выявлению фитовирусов в Приморском крае, наиболее вредоносными в посадках культур сем. *Cucurbitaceae* и *Solanaceae* остаются вирусы табачной мозаики (ВТМ) и огуречной мозаики (ВОМ). Мутационный процесс в популяциях этих вирусов происходит весьма интенсивно, следствием чего является их большое штаммовое разнообразие. Так, к концу 80-х годов XX столетия было известно более 60 штаммов ВОМ [2] и 300 штаммов ВТМ [3]. Только на юге Приморского края идентифицировано более 10 штаммов ВТМ [1].

В настоящей работе приводятся данные по изучению биологических, физико-химических и антигенных свойств ранее не идентифицированных штаммов ВТМ и ВОМ, выявленных на юге Дальнего Востока на культурах сем. *Cucurbitaceae* и *Solanaceae*, а также результаты идентификации на тыкве и кабачке нового для региона и России вируса мозаики арбуза-1.

Материалом исследования служили изоляты, обнаруженные в различных районах Приморского края на растениях с вирусоподобными симптомами: тыкве, кабачке, огурце, баклажане, перце и томате, и изоляты из Приамурья, выявленные на томате и баклажане. Для сравнительной характеристики штаммов ВТМ был использован корейский штамм ВТМ, выявленный на томате корейскими коллегами (КНДР, г. Пхеньян).

Идентификацию штаммов вирусов первоначально проводили методами биологического тестирования. Изучали круг растений-хозяев и симптомы заболевания, возможность передачи вирусной инфекции тлями *Myzus persicae*, определяли физические свойства штаммов (точку термической инактивации – ТТИ, период сохранения инфекционности – ПСИ и предельное разведение сока – ПРС), изучали морфологию вирусных частиц в электронном микроскопе и наличие вирусных включений в клетках инфекционных растений в световом микроскопе [4], а также использовали физико-химические методы получения очищенных препаратов и иммунохимические методы исследования капсидных белков [5].

Известно, что фенотипические, физические, антигенные и другие свойства вирусных частиц являются функцией генома. Классические методы идентификации вирусов и их штаммов позволяют получить достоверные данные об индивидуальных особенностях штаммов, поэтому по-прежнему остаются основными при изучении штаммовых различий в пределах вида. Нами были изучены свойства 4 изолятов вируса огуречной мозаики, выявленных из огурца (ВОМ_о), тыквы (ВОМ_т), кабачка (ВОМ_к) и перца (ВОМ_п), 3 изолятов ВТМ – 2 приамурских – из баклажана (ВТМ_б) и томата (ВТМ_т) и корейского штамма (ВТМ_к) и 2 изолятов вируса мозаики арбуза, выявленных из кабачка (ВМА_к) и тыквы (ВМА_т).

Вирус мозаики арбуза. Методом электронной микроскопии в препаратах, приготовленных из листьев пораженных растений тыквы и кабачка, обнаружены вирусные нитевидные частицы, размеры которых характерны для вирусов рода *Potyvirus*. Многолетние наши наблюдения показывают, что вирусы, относящиеся к разным родам, имеют вирионы различной формы и размера. Принадлежность исследуемых изолятов вируса к роду *Potyvirus* подтверждали экспериментальные данные по передаче обоих изолятов тлями неперсистентным способом. Эти предварительные данные давали нам

возможность отнести изучаемый патоген к одному из 3 видов рода *Potyvirus* – вирусам мозаики арбуза-1, мозаики арбуза-2 и вирусу желтой мозаики цуккини. Для дальнейшей идентификации вируса был определен круг растений-хозяев, который включал 60 видов и сортов из 9 семейств. В ходе исследований было обнаружено, что изоляты из кабачка и тыквы поражают только виды растений сем. *Cucurbitaceae*, а изолят из тыквы крайне редко заражал *Phaseolus vulgaris* cvs. *Norvegian* и *Perlicka*.

Симптомы, вызываемые изолятами на растениях, были типичными для вируса мозаики арбуза-1: системная мозаика, крапчатость, темно-зеленое окаймление жилок, вздутие листовой пластинки, деформация и уродливость листьев.

По нашим данным, ВМА_т вызывал более суровые симптомы. Отличительной чертой исследуемых изолятов являлась неспособность заражать в эксперименте *Citrullus vulgaris*.

Физические характеристики вирионов 2 изолятов различались. У ВМА_т ТТИ более 60°, но менее 65°, вирус сохранял инфекционность *in vitro* в течение 4 сут и имел ПРС – 10⁻⁵, а для ВМА_к: ТТИ – 60°, ПСИ – 5 сут и ПРС – 10⁻⁵–10⁻⁶. Показатели физических свойств, приводимых в литературе для ВМА-1: ТТИ – 65°, ПРС – 10⁻³–10⁻⁵ и ПСИ – 40–60 сут [6, 7]. Следует отметить более низкую ТТИ для дальневосточных изолятов по сравнению с описанной в литературе, а также непродолжительный период сохранения инфекционности обоих изолятов.

Кроме того, для подтверждения принадлежности изолятов к роду *Potyvirus* был проведен сравнительный анализ антигенных свойств капсидных белков с ранее изученными потивирусами – мозаики сои, желтой мозаики фасоли, обыкновенной мозаики фасоли и Y-вирусом картофеля. Реакция изолятов ВМА-1 с гомологичными и гетерологичными антисыворотками показала наличие разной степени антигенного родства между исследуемым изолятами и вирусами мозаики сои, желтой мозаики фасоли и др. Применение моноштаммовой антисыворотки против ВМА_т позволило установить высокую степень антигенного родства между ВМА_т и ВМА_к.

Таким образом, полученные данные по изучению морфологии вирусных частиц, физическим свойствам вирионов, симптоматологии и кругу экспериментально выявленных растений-хозяев, по передаче вируса тлями, а также антигенные исследования капсидных белков позволяют сделать вывод о том, что нами идентифицировано 2 штамма вируса мозаики арбуза-1 из рода *Potyvirus* сем. *Potyviridae* – нового для дальневосточного региона и России фитовируса, экспериментально поражающего, главным образом, растения сем. *Cucurbitaceae*.

Вирус огуречной мозаики. Изучены биологические и антигенные свойства 4 изолятов ВОМ, идентифицированных из огурца, перца, кабачка и тыквы.

Известно, что круг растений, чувствительных к ВОМ, чрезвычайно широк. В своей работе мы использовали 54 вида и сорта растений из 11 семейств. Симптомы заболевания при заражении 4 изолятами соответствовали литературным данным. Они были сходны, но не идентичны. Каждый изолят имел индивидуальные особенности. Полученные результаты позволяют отнести изученные изоляты к группе обычных штаммов ВОМ. Эти данные подтвердили, изучая антигенные свойства изолятов.

Была получена моноштаммовая антисыворотка к изоляту ВОМ из огурца. Изолят оказался сильным иммуногеном. Титр антисыворотки в РДД – 1 : 1024. Использование моноштаммовой антисыворотки и ранее полученные результаты [8] позволили нам исследуемые изоляты отнести к дальневосточному серотипу.

Итак, на овощных культурах сем. *Cucurbitaceae* и *Solanaceae* на юге Приморского края распространен ВОМ, который относится к роду *Cucumovirus* сем. *Bromoviridae*, а изоляты ВОМ_о, ВОМ_п, ВОМ_к и ВОМ_т отнесены нами к обычному штамму ВОМ.

Вирус табачной мозаики является одним из самых распространенных и вредоносных вирусов для овощных культур сем. *Solanaceae* и наиболее многочисленным по штаммовому составу среди фитовирусов.

На Дальнем Востоке России уже идентифицированы и изучены свойства 12 штаммов ВТМ [9, 4, 10]. Впервые в данной работе приводятся результаты по изучению свойств 2 приамурских изолятов (ВТМ_б и ВТМ_т) и корейского штамма ВТМ (ВТМ_к).

Для изучения круга растений-хозяев исследуемых изолятов использовали 49 видов и сортов из 9 семейств. Исследования показали, что ВТМ_б, ВТМ_т и ВТМ_к имеют много общего, но в то же время различаются по ответной реакции при заражении некоторых тест-растений. По характеру вызываемых симптомов на растениях мы отнесли ВТМ_б и ВТМ_т к группе томатных штаммов, а ВТМ_к – к группе табачных штаммов.

Полученные нами данные о физических свойствах вирионов также свидетельствовали в пользу того, что это три самостоятельных штамма. ТТИ для ВТМ_т и ВТМ_п – 97°, ВТМ_б – 95°; ПРС для ВТМ_т – 10⁻⁶, ВТМ_б и ВТМ_п – 10⁻⁷.

Ранее изученные приморские штаммы ВТМ из баклажана и томата имели ТТИ – 90° и 85° соответственно и концентрация их в тест-растениях была выше – ПРС – 10⁻¹¹–10⁻¹⁷. Внутриклеточные включения у изучаемых нами штаммов также отличались, что служило надежным диагностическим признаком.

Получена моноштаммовая антисыворотка к ВТМ_т с титром 1 : 128 в РДД. Исследования антигенного родства изучаемых изолятов ВТМ показало, что ВТМ_т и ВТМ_б имеют более близкое родство между собой, чем с ВТМ_п.

Таким образом, идентифицированы 2 новых штамма ВТМ для дальневосточного региона России.

Итак, изучены штаммы вирусов огуречной и табачной мозаики, наиболее вредоносные для культур сем. *Cucurbitaceae* и *Solanaceae* дальневосточного региона России. Изоляты ВОМ по биологическим и антигенным свойствам отнесены к обычному штамму ВОМ. Впервые исследованы приамурские изоляты ВТМ, поражающие баклажан и томат. Установлено, что эти изоляты и корейский изолят из томата являются самостоятельными штаммами ВТМ рода *Tobamovirus*. Приамурские изоляты пополнили группу томатных штаммов, а ВТМ_к – табачных. И, наконец, были изучены 2 штамма вируса мозаики арбуза-1. На основании морфологии, круга растений-хозяев и симптоматологии, физических свойств вирионов оба штамма идентифицированы как вирус мозаики арбуза-1, дополнив число известных на Дальнем Востоке вирусов рода *Potyvirus* сем. *Potyviridae*.

ЛИТЕРАТУРА

1. Гнutowa P.B., Толкач В.Ф. Таксономический статус штамма фитовируса // Материалы науч.-практ. конф. "Защита растений на рубеже XXI века". Минск, 2001. С. 180–183.
2. Hayakawa T., Mizukami M., Nakajima M. et al. Complete nucleotide sequence of RNA 3 from cucumber mosaic virus (CMV) strain Q: Comparative study of nucleotide sequences and amino acid sequences among CMV strains O, Q, D, Y // J. Gen. Virol. 1989. Vol. 70, N 2. P. 499–504.
3. Nagai Y., Tochiwara H. A new mosaic of sweet pepper strain of tobacco mosaic virus // Ann. Phytopathol. Soc. Jap. 1981. Vol. 47, N 4. P. 541–546.
4. Толкач В.Ф. Идентификация и биологическая характеристика поти- и тобамовирусов (дальневосточные изоляты): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 1995. 24 с.
5. Гнutowa P.B. Вирусология с основами иммунохимии. Владивосток: Дальнаука, 1999. 162 с.
6. Auger J.G., Escaffi O., Nome F.S. Occurrence of watermelon mosaic virus 2 on cucurbits in Chile // Plant Disease Rep. 1974. Vol. 38, N 7. P. 599–602.
7. Brunt A.A., Crabtree K., Dallwitz M.J. et al. Watermelon mosaic 1 potyvirus: Plant viruses online: Descriptions and lists from vide database. 1997. 7 p.
8. Гнutowa P.B., Козловская З.Н., Чуян А.Х. и др. Иммунологическая характеристика дальневосточных изолятов ВОМ // Взаимоотношения вирусов с клетками растения-хозяина. Владивосток: Дальнаука, 1985. С. 64–71.
9. Гнutowa P.B. Иммунохимические исследования капсидных белков вирусов растений: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Кишинев, 1993. 49 с.
10. Гнutowa И.В. Сравнительная характеристика штаммов ВТМ (дальневосточные изоляты), идентифицированные на овощных культурах: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 2000. 19 с.

Биолого-почвенный институт ДВО РАН,
Владивосток

Поступила в редакцию 9.08.2002 г.

SUMMARY

Gnutova R.V., Tolkach V.F., Chernyavskaya N.M. Strain diversity of viruses, affecting plants in the families Cucurbitaceae and Solanaceae

The virus strains of cucumber (CMV) and tobacco mosaics (TMV), the most harmful vegetable diseases in the Far East of Russia, were studied. The biological and antigenic characteristics of CMV isolates proved to be similar to the common isolate of CMV. The TMV isolates from Primur region, affecting egg-plants and tomatoes, and also the Korean TMV isolate, affecting only tomatoes, proved to be the separate TMV strains of the genus Tobamovirus. Two virus strains of watermelon mosaic-1 were identified as the virus of watermelon mosaic-1. They supplemented the list of viruses in the genus Potyvirus, known in the Far East.

СОДЕРЖАНИЕ

Интродукция и акклиматизация

<i>Фирсов Г.А.</i> К проблеме дендрологического районирования территории Северо-Запада России	3
<i>Отенов Т.О.</i> Цветение и плодоношение интродуцированных древесных растений в Нукусском ботаническом саду	8
<i>Шихова Н.С., Полякова Е.В.</i> Оценка жизненного состояния и устойчивости видов в озеленении Владивостока	14
<i>Сулейманова З.Н., Абрамова Л.М.</i> Фенология и опыт размножения некоторых видов семейства миртовых в условиях закрытого грунта	28
<i>Вафин Р.В.</i> Антэкология интродуцированных видов боярышника в Уфе	36
<i>Имирсинова А.А.</i> Динамика цветения некоторых сортов озимой мягкой пшеницы в условиях Андижанской области Узбекистана	45

Флористика и систематика

<i>Скворцов А.К.</i> Род <i>Epilobium</i> (кипрей) на Кавказе	49
<i>Виноградова Ю.К.</i> Внутривидовая изменчивость галынзогой волосистой (<i>Galinsoga ciliata</i>) в естественном и вторичном ареалах	63
<i>Шлотгауэр С.Д., Крюкова М.В.</i> Новые и редкие виды сосудистых растений для флоры Хабаровского края	70
<i>Саодатова Р.З.</i> Структура ценопопуляций печеночницы благородной (<i>Hepatica nobilis</i>) во Владимирской области	74
<i>Лантратова А.С., Ганюшкина Л.Г.</i> Сабельник болотный (<i>Comarum palustre</i>) в Карелии	83

Цветоводство, озеленение

<i>Радионова Е.С.</i> Коллекция декоративных многолетников флоры Северной Америки в Главном ботаническом саду РАН: Состав, систематика, география, жизненные формы	87
<i>Недолужко А.И.</i> Особенности роста и развития дендрантемы нактонгенской (<i>Dendranthema naktongense</i>) в культуре на Дальнем Востоке	95
<i>Сорокопудова О.А., Баендцева Т.М., Прищепина Г.А.</i> Цветение Азиатских гибридов лилий в Сибири	100

Анатомия, морфология, биотехнология

<i>Михалевская О.Б., Сычева А.В.</i> Ритм роста, структура побегов и побеговых систем у представителей семейства <i>Cornaceae</i>	105
<i>Коломейцева Г.Л.</i> Морфологические типы орхидных	112

<i>Костина М.В.</i> Строение и положение первых филломов на главной и боковых осях у представителей семейств <i>Betulaceae</i> и <i>Salicaceae</i>	138
<i>Ругузов И.А., Склонная Л.У., Ругузова А.И.</i> Новые данные по репродуктивной биологии некоторых хвойных растений	148
<i>Куклина А.Г., Семерикова Е.А., Молканова О.И.</i> Опыт клонального микроразмножения голубых жимолостей	160

Охрана растительного мира

<i>Кузьмин З.Е., Горбунов Ю.Н.</i> Сохранение биоразнообразия растений России <i>ex situ</i>	168
<i>Старкова М.В.</i> Опыт репатриации калужницы болотной (<i>Caltha palustris</i>) в музейно-усадьбе “Ясная Поляна”	174

Физиология, биохимия

<i>Семенова М.В., Кириченко Е.Б., Постников А.Н.</i> Изменение параметров роста и степени полегания цветоносов гиацинта под действием 2-хлорэтилфосфоновой кислоты	178
<i>Голубев Ф.В., Горбунов Ю.Н., Сафронова Л.М.</i> Динамика накопления сахаров у некоторых видов рода <i>Allium</i> в Подмосковье	184

Защита растений

<i>Гнутова Р.В., Толкач В.Ф., Чернявская Н.М.</i> Штаммовое разнообразие вирусов, поражающих растения из семейств <i>Cucurbitaceae</i> и <i>Solanaceae</i>	189
--	-----

CONTENTS

Introduction and acclimatization

<i>Firsov G.A.</i> On the problem of woody plant species hardiness zones in North-Western Russia	3
<i>Otenov T.O.</i> Flowering and frutification of woody plants, introduced into Nukus Botanical Garden, Uzbekistan	8
<i>Shikhova N.S., Polyakova E.V.</i> Evaluation of vitality and resistance of woody plants in green plantations in Vladivostok	14
<i>Suleimanova Z.N., Abramova L.M.</i> Phenology and experience of propagation of some species of the family <i>Myrtaceae</i>	28
<i>Vafin R.V.</i> Anthecology of hawthorn (<i>Crataegus</i> L.) introduced species	36
<i>Imirsinova A.A.</i> Flowering dynamics in some varieties of fall soft wheat, cultivated in Andizhan Province, Uzbekistan	45

Floristics and taxonomy

<i>Skvortsov A.K.</i> The genus <i>Epilobium</i> (<i>Onagraceae</i>) in the Caucasus	49
<i>Vinogradova Yu.K.</i> Intraspecific variability of <i>Galinsoga ciliata</i> within the natural and secondary area	63
<i>Shlotgauer S.D., Kryukova M.V.</i> New and rare vascular plant species in the flora of Khabarovsk Krai	70
<i>Saodatova R.Z.</i> <i>Hepatica nobilis</i> Mill. coenopopulation structure in Vladimir Province	74
<i>Lantratova A.S., Ganyushkina L.G.</i> <i>Comarum palustre</i> L. in Karelia	83

Floriculture and planting of greenery

<i>Radionova E.S.</i> Collection of ornamental perennial plants on North-American flora in the Main Botanical Garden RAS: Composition, taxonomy, geography, life forms	87
<i>Nedoluzhko A.I.</i> <i>Dendranthema naktongense</i> (Nakai) Tzvel. growth and development patterns under cultivation in the Far East	95
<i>Sorokopudova O.A., Baendueva T.M., Prishchepina G.A.</i> Flowering of Asiatic hybrids of lilies in Siberia	100

Anatomy, morphology, biotechnology

<i>Mikhalevskaya O.B., Sycheva A.V.</i> Growth rhythm, shoot and shoot system structure in some species of the family <i>Cornaceae</i>	105
<i>Kolomeitseva G.L.</i> Morphological types of orchids	112
<i>Kostina M.V.</i> Structure and position of the first phyllomes at terminal and lateral axes in the families <i>Betulaceae</i> and <i>Salicaceae</i>	138

Ruguzov I.A., Sklonnaya L.U., Ruguzova A.I. New data on reproductive biology of some coniferous plants 148

Kuklina A.G., Semerikova E.A., Molkanova O.I. Experience of clonal micropropagation of blue honeysuckle 160

Plant biodiversity conservation

Kuzmin Z.E., Gorbunov Yu.N. Conservation of plant biodiversity in Russia ex situ 168

Starkova M.V. Experience of *Caltha palustris* repatriation in the museum-estate "Yasnaya Polyana" 174

Physiology, biochemistry

Semenova M.V., Kirichenko E.B., Postnikov A.N. Changes of growth parameters and degree of flower stalk topple in hyacinth by the action of 2-chloroethylphosphonic acid 178

Golubev F.V., Gorbunov Yu.N., Safronova L.M. Dynamics of sugar accumulation in some species of the genus *Allium* within the area of Moscow Province 184

Plant protection

Gnutova R.V., Tolkach V.E., Chernyavskaya N.M. Strain diversity of viruses, affecting plants in the families *Cucurbitaceae* and *Solanaceae* 189

Научное издание

**Бюллетень
Главного ботанического сада**

Выпуск 185

*Утверждено к печати
Ученым советом*

*Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина
Российской академии наук*

Зав. редакцией *Н.А. Степанова*

Редактор *Г.П. Панова*

Художественный редактор *Ю.И. Духовская*

Технический редактор *О.В. Аредова*

Корректоры *Г.В. Дубовицкая, Р.В. Молоканова*

Подписано к печати 19.05.2003
Формат 70x100¹/₁₆. Гарнитура Таймс
Печать офсетная
Усл.печ.л. 16,25. Усл.кр.-отт. 16,8. Уч.изд.л. 16,3
Тираж 350 экз. Тип. зак. 928

Издательство "Наука"
117997 Москва, Профсоюзная ул., 90
E-mail: secret@naukaran.ru
Internet: www.naukaran.ru

Санкт-Петербургская типография "Наука"
199034, Санкт-Петербург, 9-я линия, 12

АДРЕСА КНИГОТОРГОВЫХ ПРЕДПРИЯТИЙ
ТОРГОВОЙ ФИРМЫ "АКАДЕМКНИГА" РАН

Магазины "Книга-почтой"

121099 Москва, Шубинский пер., 6; 241-02-52
197345 Санкт-Петербург, ул. Петрозаводская, 7Б; (код 812) 235-05-67

Магазины "Академкнига" с указанием отделов "Книга-почтой"

690088 Владивосток, Океанский пр-т, 140 ("Книга-почтой"); (код 4232) 45-27-91
620151 Екатеринбург, ул. Мамина-Сибиряка, 137 ("Книга-почтой"); (код 3432)
55-10-03
664033 Иркутск, ул. Лермонтова, 298 ("Книга-почтой"); (код 3952) 46-56-20
660049 Красноярск, ул. Сурикова, 45; (код 3912) 27-03-90
220012 Минск, проспект Ф. Скорины, 72; (код 10375-17) 232-00-52, 232-46-52
117312 Москва, ул. Вавилова, 55/7; 124-55-00
113105 Москва, Варшавское ш., 9, строение 1Б (книжная ярмарка "Централь-
ная", 5 этаж); 737-03-33 (доб. 50-10)
117192 Москва, Мичуринский пр-т, 12; 932-74-79
103054 Москва, Цветной бульвар, 21, строение 2; 921-55-96
630091 Новосибирск, Красный пр-т, 51; (код 3832) 21-15-60
630090 Новосибирск, Морской пр-т, 22 ("Книга-почтой"); (код 3832) 35-09-22
142290 Пушкино Московской обл., МКР "В", 1 ("Книга-почтой"); (13) 3-38-80
443022 Самара, проспект Ленина, 2 ("Книга-почтой"); (код 8462) 37-10-60
199034 Санкт-Петербург, В.О., 9-я линия, 16; (код 812) 323-34-62
191104 Санкт-Петербург, Литейный пр-т, 57; (код 812) 272-36-65
199164 Санкт-Петербург, Таможенный пер., 2; (код 812) 328-32-11
194064 Санкт-Петербург, Тихорецкий пр-т, 4; (код 812) 247-70-39
634050 Томск, Набережная р. Ушайки, 18; (код 3822) 51-60-36
450059 Уфа, ул. Р. Зорге, 10 ("Книга-почтой"); (код 3472) 24-47-74, факс
(код 3472) 24-46-94
450025 Уфа, ул. Коммунистическая, 49; (код 3472) 22-91-85

Коммерческий отдел, г. Москва

Телефон 241-03-09

E-mail: akadem.kniga@g23.relcom.ru

Склад, телефон 291-58-87

Факс 241-02-77

WWW. AK-Book. naukaran.ru

*По вопросам приобретения книг
просим обращаться также
в Издательство по адресу:
117997 Москва, ул. Профсоюзная, 90
тел. факс (095) 334-98-59
E-mail: initsiat@naukaran.ru
Internet: www.naukaran.ru*
