



ISSN 0366-502X

БЮЛЛЕТЕНЬ
ГЛАВНОГО
БОТАНИЧЕСКОГО
САДА

Выпуск
187

НАУКА



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

БЮЛЛЕТЕНЬ
ГЛАВНОГО
БОТАНИЧЕСКОГО
САДА

Выпуск

187



МОСКВА НАУКА 2004

УДК 58
ББК 28.5л6
Б98

Ответственный редактор академик *Л.Н. Андреев*

Редакционная коллегия:

Ю.К. Виноградова, Б.Н. Головкин, Ю.Н. Горбунов, А.С. Демидов (зам. отв. редактора),
Е.В. 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 *Р.А. Карпионова,*
кандидат биологических наук *М.С. Александрова*

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

ISSN 0366-502X

Вып. 187 / Отв. ред. Л.Н. Андреев. – 2004. – 155 с.; ил. ISBN 5-02-032943-6

В выпуске публикуются материалы по интродукции растений на Кольском полуострове и в Якутии, новые данные по флористике и систематике шиповника, анра, желтушника, жимолости. Обсуждаются терминология по репатриации растений, вопросы ландшафтной индикации природных объектов Москвы. Изучены особенности морфологии и анатомии у некоторых орхидных умеренной зоны, четырех видов тропических деревьев Южной Америки, полевницы гигантской, пихты, а также полиморфизм белков семян сосны, гормональные аспекты устойчивости мяты, действие гомеопатических препаратов у рост растений и их устойчивости к грибной инфекции. Помещены также материалы по защите растений.

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

По сети АК

Editor-in-Chief

L.N. Andreev, Member, Russian Academy of Sciences

Editorial Board:

Yu.K. Vinogradova, B.N. Golovkin, Yu.N. Gorbinov, A.S. Demidov (Deputy Editor-in-Chief),
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:

R.A. Karpisonova, Dr. Sc. (Biol.), *M.S. Alexandrova*, Cand. Sc. (Biol.)

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

ISSN 0366-502X

Issue 187 / Ed. By L.N. Andreev. – 2004. – 155 p.; ISBN 5-02-032943-6

The issue contains the papers on plant introduction of Kola Peninsula and in Yakutia, new data on floristics and taxonomy in the genera *Rosa*, *Acorus*, *Erysimum* and *Lonicera*. Terminology of plant repatriation and the problems of landscape indication of natural objects in the area of Moscow are discussed. The materials on morphological and anatomical characteristics in some temperate orchid species, in four South-American tree species, in *Agrostis gigantea* and *Abies* as well as the materials on protein polymorphism of pine seeds, on hormone aspects of resistance in *Mentha* spp., on effect of homeopathic medicines on plant growth and resistance to fungous infection are presented. The articles on plant protection and conservation are also given.

For introducers, taxonomists, morphologists, experts in plant protection and conservation.

ISBN 5-02-032943-6

© Российская академия наук и издательство
“Наука”, продолжающееся издание
“Бюллетень Главного ботанического сада”,
(разработка, художественное оформление),
1948 (год издания вып. 1), 2004

ИНТРОДУКЦИЯ И АККЛИМАТИЗАЦИЯ

УДК 58.002

ЭТНОБОТАНИЧЕСКАЯ ЭТИМОЛОГИЯ И ПОИСК НОВЫХ ПОЛЕЗНЫХ РАСТЕНИЙ

Б.Н. Головкин

Скрининг новых полезных растений, по принятым канонам, должен начинаться с предварительного подбора имеющейся (часто весьма скудной и очень диффузно разбросанной в разных изданиях) информации об их полезных свойствах. Нам хотелось бы обратить внимание ресурсоведов и интродукторов на практически не используемую для этой цели (по сравнению с традиционными источниками такого рода сведений) область смысловой расшифровки народных названий растений, и прежде всего, лекарственных, которую можно было бы назвать этноботанической этимологией.

Мысль об использовании помощи этнографов и лингвистов в скрининге лекарственных растений не нова. В частности, ее высказывал еще в 1980 г. известный специалист по медицинской ботанике А.И. Шретер [1]. Народное название, несмотря на свою бросающуюся в глаза метафоричность, нередко несет достаточно большую и полезную смысловую нагрузку, опирающуюся на многовековой народный опыт. Многие названия растений свидетельствуют о полезных (большей частью лекарственных и ядовитых) свойствах растений, в том числе забытых и не известных ныне. Иной раз они трудны для расшифровки в связи с тем, что названия болезней и симптомов настолько устарели, что давно вышли из употребления. Зачастую непонятны названия, имеющие в своей основе слова и выражения малораспространенных диалектов и говоров. И тем не менее такая расшифровка не бесполезна. Известный знаток старинных русских лечебников Л.Ф. Змеев [2] писал в 1885 г.: “Для нашей ... истории, или, лучше сказать, врачебной письменности, в высшей степени любопытны древние русские названия растений. Эта часть ждет заботливых рук подготовленного исследователя, так как помимо ошибок переписчиков, подлаживания к русскому смыслу непонятных слов, слишком вольных домыслов, есть множество разногласий многоименности и т.п. Но и это исследование важнее для ботаника, чем для врача” (с. 267–268). С последним можно не согласиться, однако в целом высказывание Л.Ф. Змеева справедливо как для русских названий растений, так и для названий растений в иноязычных странах. Народные названия могут быть калькой научной или старой фармацевтической латыни либо нести ее “отголосок”. Так, немецкое название репешка (*Agrimonia eupatoria*) – Leberklette и перекликающееся с ним по смыслу англий-

ское Liverwort, без сомнения, связаны со старым фармацевтическим названием этого растения – *Lappula hepaticae* и его старым применением в качестве лекарства от болезней печени. Названия могут быть также оригинальными семантическими конструкциями, имеющими или не имеющими смысловых аналогов в разных языках. Совпадение у разных народов смысловых значений названий растений, связанных с их полезными свойствами, снижает вероятность ошибочного определения этих свойств у конкретных видов. Приведем несколько примеров. Латинское название скабиозы ботаники, без всякого сомнения, производили от латинского scabies – чесотка, имея в виду ее старинное медицинское применение. В то же время совершенно не принималось во внимание то, что русское название “короставник” (он же короставик, короставная трава, свербежница) *Knautia arvensis*, в прошлом тоже скабиоза, произведен от “коросты”, а также “сверботы” – сухой коросты [2] и соответственно отражает те же свойства. Аналогично гнездо народных названий *Capsella bursa-pastoris* (французское Herbe a la fièvre и немецкое Fieberkraut) свидетельствует о жаропонижающих свойствах пастушьей сумки. И хотя в русском языке мы не находим для нее соответствующих по смыслу названий, наши старые справочники упоминают о том, что это растение раньше использовалось очень обычно в домашних условиях “от перемежающейся лихорадки” [3]. Молчит о медицинском применении русское название *Sempervivum* – молодило, хотя в лечебнике XVII в. о нем говорится как о ранозаживляющем: “А на ком раны, хлебать упаря траву молодило, живет (заживет) всякая рана”. Зато в английском о том же свойстве говорит имя Healing blade, а во французском – Herbe a la soufre. Надо при этом учесть, что в старину молодилом называли также очиток – *Sedum*, однако и для очистки французы тоже применяли приведенное выше название, что свидетельствует, по-видимому, о тождестве использования этих растений.

Народные названия несут также информацию об экологии интродуцента, что важно для потенциальной культуры; об истории использования, истории взлета и падения интереса к растению; об обмене знаниями о полезных растениях между народами и шире – об истории контактов различных народов. Последнее возможно путем сопоставления народных названий растений и анализа сходства и различия их в разных языках.

Основные ошибки в определении полезных свойств растений по названиям связаны прежде всего с использованием фитогагоники (симпатической медицины), двусмысленностью названий некоторых растений и нечетким пониманием этих свойств. Так, название кровавник, относящееся к *Hypericum perforatum*, отнюдь не свидетельствует о кровоостанавливающем действии, а относится к особому червецу, обитающему на корнях, из которого в старину добывались красная и желтая краски [3]. Старое название *Melissa officinalis* – матка, по-видимому, не имеет ничего общего с гинекологией, а скорее является видоизменением слова “мятка” (по мятному запаху растения). Наконец, название огневик в приложении к *Lychnis chalcidonica* говорит о раскраске цветков, а не о жаропонижающей активности (хотя огневица, огнева, согласно В.И. Дале [4], это горячка, жар, воепаление).

Все это свидетельствует о том, что к этимологическому анализу названий следует подходить очень осторожно, привлекая для этого данные из разных областей науки. Любопытно, что в ортодоксальной таксономии еще со времен Линнея была объявлена война названиям, так или иначе отражающим полезные качества растений. Так, в своей “Философии ботаники” [5] Линней писал: “Ошибочными мы объявляем видовые названия, которые содержат упомина-

ния о свойствах или применении растений, основаны ли они на его употреблении в аптеках, целебных или пищевых качествах и роли в хозяйстве или истории” (с. 189). Следует, впрочем, заметить, что это отрицание касалось только видовых эпитетов и к тому же зачастую игнорировалось и самим Линнеем (“забракованное” здесь же название вида *Rhamnus cathartica* до сих пор существует с его [! Б.Г.] авторством). Что же касается медицинского содержания родовых названий, то в той же работе примеры такого рода даются в изобилии: *Solidago* – по лечению ран (*solidare* – заживлять), *Reseda* – по болеутоляющему действию (*resedo* – утолять), *Pulmonaria* – по употреблению в лечении заболеваний дыхательных путей (*pulmo* – легкое) и т.д.

Какую информацию интродукторы могут извлечь из официальной латыни таксономистов? Думается, что достаточно интересную. Стоит только сказать, что в известной “Флоре” П.Ф. Маевского [6] можно насчитать 25 видов растений с видовым эпитетом *officinalis* или *officinale*, причем лишь для половины из них точно известны причины, по которым они получили эти названия, т.е. были официальными для их авторов. Остальные имена ждут изысканий этноботаников и остаются потенциальным полезным ресурсом нашей флоры, не говоря уже о многих сотнях и тысячах видов аналогичных растений в инорайонных флорах. В заключение следует сказать, что этноботаническая этимология, несомненно, найдет себе применение при создании банков данных и скрининге полезных растений.

ЛИТЕРАТУРА

1. Шретер А.И. Поиски и изучение новых лекарственных растений. М.: Знание, 1980. 64 с.
2. Змеев Л.Ф. Русские врачевники: Исследование в области нашей древней врачебной письменности. СПб., 1895. 274 с.
3. Анненков Н.И. Ботанический словарь. СПб., 1878. 646 с.
4. Даль В.И. Толковый словарь живого великорусского языка. Т. 1–4. М., 1956.
5. Линней К. Философия ботаники. М.: Наука, 1989. 452 с.
6. Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части СССР. М.; Л.: Сельхозгиз, 1954. 912 с.

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

Поступила в редакцию 12.02.2003 г.

SUMMARY

Golovkin B.N. Ethnobotanical etymology and screening of new useful plants

The idea of medicinal plant screening on the ethnographic and linguistic background is not a new one. Plant common names often bear a very important semantic load based upon centuries-old folk-practice. Many of these names might point to specific characteristics, forgotten now. Several examples of such common names, decoding the useful properties of medicinal plants, are given.

ИТОГИ ИНТРОДУКЦИИ КОЗУЛЬНИКА ВОДОПАДНОГО (*DORONICUM CATARACTARUM* WIDDER) В ПОЛЯРНО-АЛЬПИЙСКОМ БОТАНИЧЕСКОМ САДУ

Л.Л. Виравцева, О.В. Кудрявцева

При интродукции растений основное внимание уделяется изучению влияния экологических факторов на ритмы роста и развития интродуцентов в новых для них условиях существования. Сравнение метеоданных пункта интродукции и ритма развития переселенных растений дает возможность определить основные пути адаптации этих растений. Впервые такая работа в Полярно-альпийском ботаническом саду-институте (ПАБСИ) была проведена Б.Н. Головкиным в 1973 г. для 61 вида травянистых многолетников [1].

Целью нашего исследования было изучение динамики сезонного развития одного из представителей рода *Doronicum* L. при интродукции в ПАБСИ, расположенном в центре Хибинских гор в Мурманской области (67°38' с.ш. и 33° 37' в.д.).

Объектом исследования был выбран козульник водопадный (*Doronicum cataractarum* Widder, сем. *Asteraceae*). Этот вид является третичным реликтом, эндемиком Австрии, встречается в Коральпах в западной части Центральных Альп (юго-запад Граца). Растет у холодных водопадов и горных потоков, по берегам ручьев, во влажных трещинах скал, в тенистых местах на высоте от 1250 до 2000 м над ур. моря. Отличается слабой конкурентоспособностью, занесен в Красную книгу МСОП [2]. В Полярно-альпийском ботаническом саду выращивается с 1938 г. из семян, полученных в порядке обмена из ботанического сада Граца [3, 4]. В условиях ПАБСИ у козульника водопадного изучали морфологическую изменчивость [5], кариологию [6], семенную продуктивность и качество семян [7–10].

Посев семян в теплице проводили 22 апреля 1938 г. в ящики в земляной смеси. После появления всходов (29.04.38) растения пикировали и проводили обычный уход (поливка, подкормка), затем рассаду высаживали в открытый грунт на делянки 1 × 1 м² через 10–15 см в количестве 64–80 шт. Растения начинали цвести и плодоносить на третий год (1940 г.) после посадки на постоянное место в открытом грунте. В 1961 г. растения были пересажены на другой питомник и начали цвести и плодоносить в 1967 г.

Фенологические наблюдения проводили каждые 2–3 дня в течение всего вегетационного периода [11–14]. Фиксировали следующие сроки прохождения фенологических фаз: начало вегетации, бутонизация, начало и окончание цветения, начало завязывания семян (зеленые плоды) и плодоношение. Фенологическая фаза считалась наступившей, если она фиксировалась хотя бы у одного растения.

Данные по температуре и относительной влажности воздуха, а так же по высоте снежного покрова на питомниках взяты на метеорологическом посту Ботанического сада (рис. 1). Нами были проанализированы данные за длительные промежутки времени: фенологические (1949–2001 гг.) и метеорологические (1964–2002 гг.). Ход средних годовых температур и относительной влажности воздуха в период исследования представлен на рис. 1, а. Средняя годовая

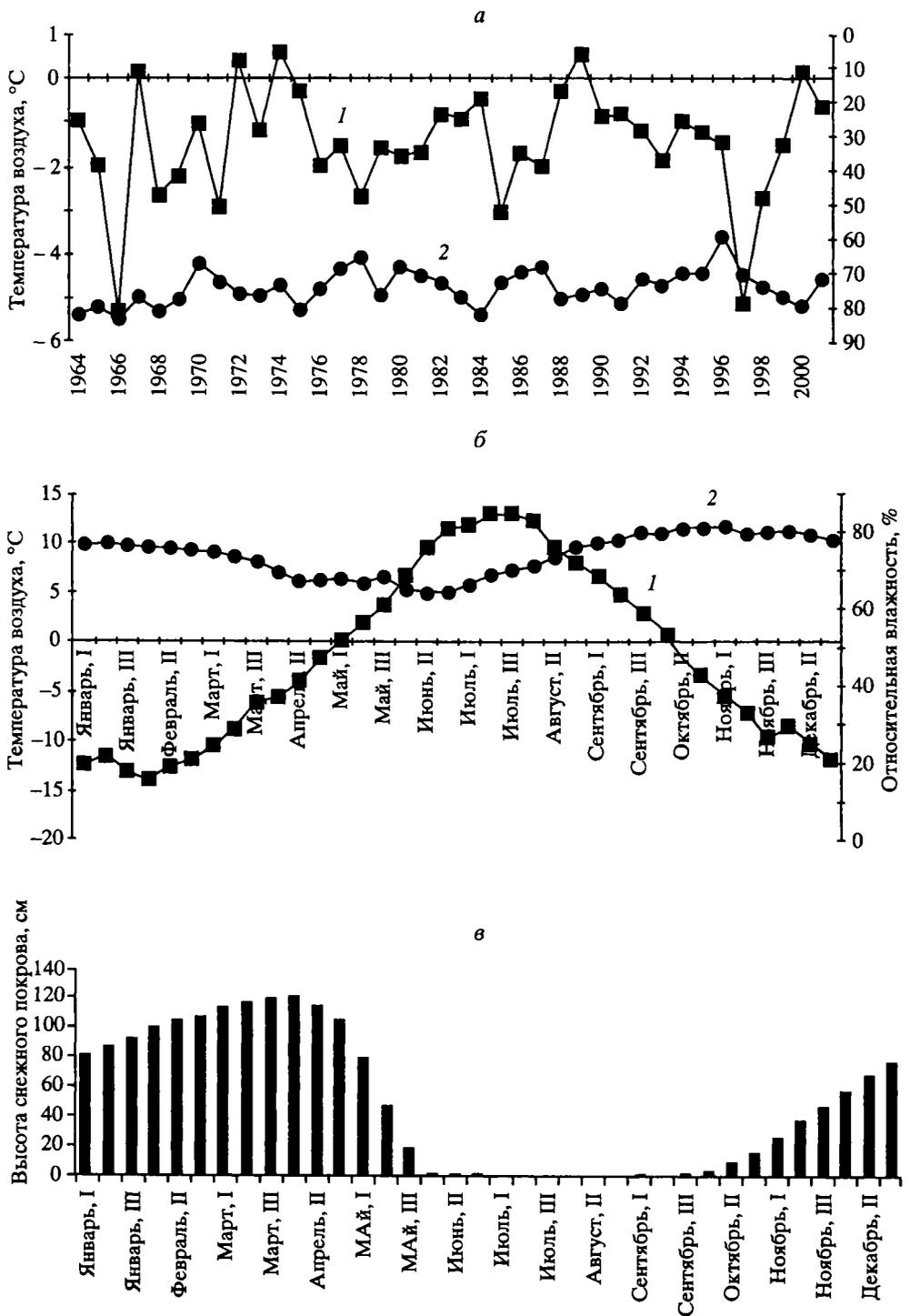


Рис. 1. Характеристика метеоусловий района исследований (питомник Полярно-альпийского ботанического сада, 1964–2001 гг.)

а – ход среднегодовой температуры (1) и среднегодовой относительной влажности воздуха (2), б – динамика среднемноголетней подекадной температуры воздуха (1), относительной влажности воздуха (2), в – изменение высоты снежного покрова (среднемноголетние данные)

температура воздуха составляет – 1,4°. Наиболее холодными годами в период исследования были 1966 и 1997 гг., когда температура воздуха была значительно ниже нормы. В 1967, 1972, 1974, 1989 и 2000 гг. средняя годовая температура воздуха была значительно выше средней годовой нормы и поднималась от 0,1° до 0,6°.

Ход средних декадных многолетних температур и относительной влажности воздуха в течение года представлен на рис. 1, б. Переход среднесуточной температуры через 0° происходит в начале мая и в первой декаде октября. Средняя месячная температура летних месяцев не превышает 9,5–12,5°. В это время относительная влажность воздуха снижается на 20–35% по сравнению с зимними и осенними месяцами. Анализ влияния метеоусловий на рост и развитие растений включает весь год, поскольку жизнедеятельность растений не приостанавливается в течение осенне-зимнего периода.

Результаты наблюдений обработаны с помощью статистических методов, предложенных Г.Н. Зайцевым [15–17]. Для статистической обработки данных и графических построений использовали пакет Statistica 5.5 и Excel. Все выборки соответствуют закону нормального распределения. Коэффициенты корреляции и различия между средними арифметическими величинами оценены на достоверность. В работе приводятся только достоверные коэффициенты. Критические периоды в развитии исследуемого объекта проводили на основе построения соответствий временных рядов зависимых и независимых переменных [18, 19].

Динамика прохождения основных фаз фенологического развития козульника водопадного представлена на рис. 2. Растения ежегодно отрастают в начале мая–середине июня, цветут и плодоносят. Отсутствие в некоторые годы фаз бутонизации, цветения и плодоношения у генеративных особей связано с делением разросшихся растений (рис. 2, а). Это обычно отрицательно сказывается на цветении в следующем году. Если растения делили на множество частей, то цветение задерживалось на 2–3 года. Этим вызвано отсутствие некоторых фаз развития растений в отдельные годы (см. рис. 2).

Проведенные исследования показали, что сроки наступления фенологических фаз у козульника водопадного варьируют по годам в пределах 1–2 нед (рис. 2, б). Наибольшим изменениям подвержены фазы окончания цветения, завязывания плодов и плодоношения. Годичные колебания в продолжительности этих фаз составляют 12 сут. Бутонизация наступает, как правило, через 3 нед после весеннего отрастания растений, и продолжительность ее может составить 1 мес в зависимости от метеоусловий года. Через 2 нед после наступления фазы бутонизации растений зацветают. Период цветения составляет в среднем 40 дней. Завязывание плодов наблюдается почти через 1,5 мес, а созревание плодов – через 2,5 мес с начала вегетации растений. Созревание плодов длится почти 3 нед. Длительность прохождения всех фаз развития в условиях Хибин у козульника водопадного составляет в среднем 80 дней. (Продолжительность вегетационного периода в наших условиях составляет 90–120 дней [20].)

Начало отрастания растений начинается с середины мая в годы с ранней весной, а при затяжной весне – только в конце первой декады июня. Эта фаза развития тесно связана со сроками схода снежного покрова и переходом средних суточных температур через 0°. Снежный покров на питомниках ПАБСИ устанавливается в третьей декаде сентября и сохраняется до первой декады июня. Средняя его высота обычно не превышает 130 см. В особо снежные зимы высота снега может превышать 1,5 м.

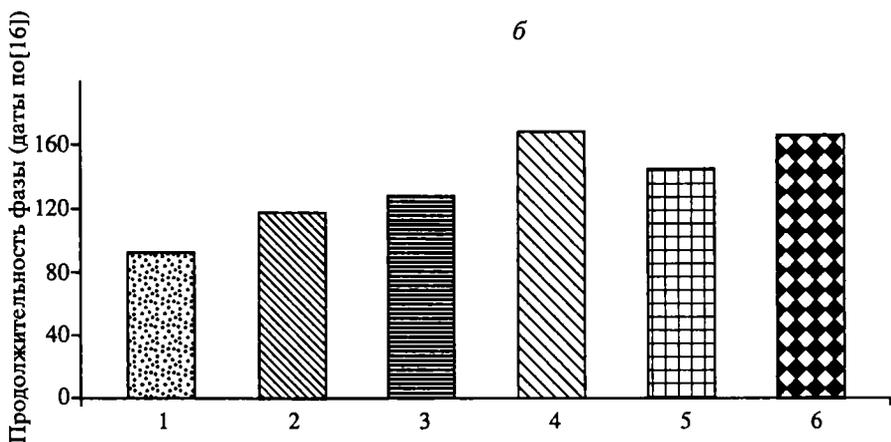
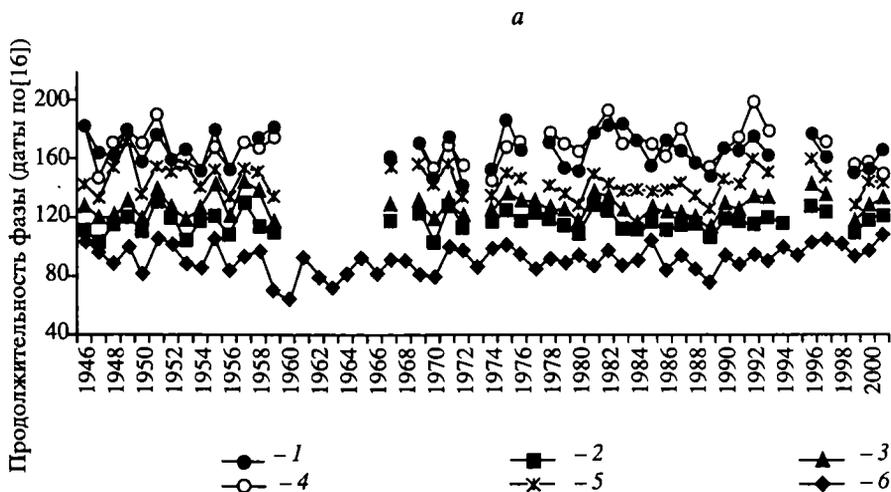


Рис. 2. Характеристика фенофаз козульника водопадного за годы наблюдений (1964–2001 гг.)

а – динамика наступления фенофаз: 1 – начало вегетации, 2 – начало бутонизации, 3 – начало цветения, 4 – конец цветения, 5 – зеленые плоды, 6 – плодоношение; б – средняя продолжительность фенофаз

Структура критических периодов (временных интервалов, на протяжении которых наблюдается максимальное воздействие конкретного метеорологического фактора), влияния температуры и влажности воздуха, а также высоты снежного покрова на скорость наступления фенологических фаз представлены на рис. 3. В фазе отрастания выделено 7 периодов воздействия метеофакторов. Выявлена зависимость сроков наступления этой фазы не только от времени таяния снега во второй-третьей декадах мая ($r = 0,51$, $r = 0,60$), но и от высоты снежного покрова в третьей декаде апреля ($r = 0,38$); от средней месячной температуры воздуха в мае ($r = -0,36$) и второй декаде января ($r = 0,36$), а также от относительной влажности воздуха в третьей декаде июля ($r = 0,37$) и первой-второй декадах сентября ($r = 0,42$). Наступление фазы бутонизации зависит только

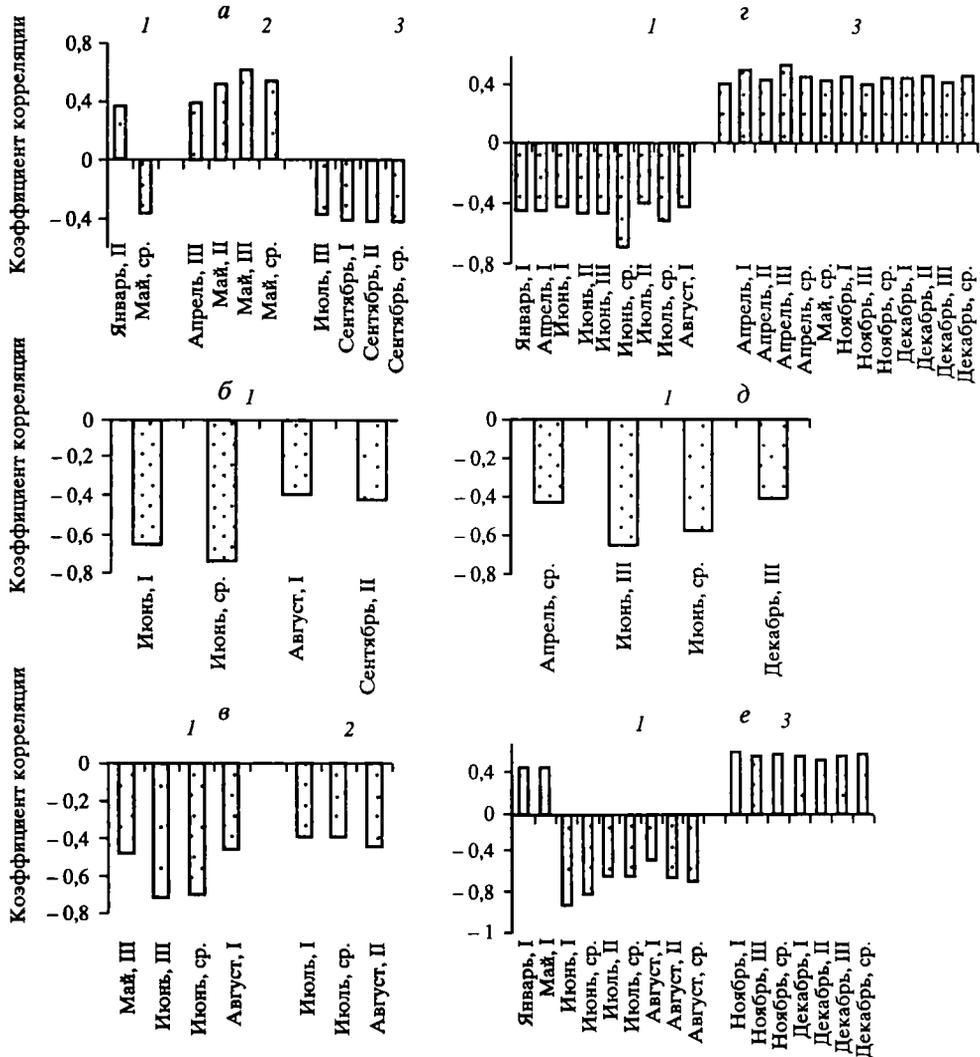


Рис. 3. Структура критических периодов в сроках наступления фенофаз козультника западного (1964–2001 гг.)

а – начало вегетации, *б* – бутонизация, *в* – начало цветения, *г* – окончание цветения, *д* – зеленые плоды, *е* – плодоношение; 1 – температура воздуха, 2 – относительная влажность воздуха, %, 3 – высота снежного покрова, см

от трех критических периодов воздействия температуры воздуха: первых декад июня ($r = -0,65$) и августа ($r = -0,39$), и второй декады сентября ($r = -0,42$). Связь фазы начало цветения с метеофакторами выражена пятью периодами: с температуры воздуха в третьих декадах мая и июня ($r = -0,48$) и первой декаде августа ($r = -0,46$), с относительной влажностью воздуха первой декады июля ($r = -0,40$) и второй декады августа ($r = -0,45$). Общее количество декад, в течение которых определяется значимое влияние погодных условий на окончание цветения, – 15. Наиболее значимые из них – температура воздуха в июне ($r = -0,69$) и июле ($r = -0,51$), а также высота снежного покрова в ноябре ($r = 0,44$), декабре ($r = 0,46$), апреле ($r = 0,45$) и мае ($r = 0,42$). Завязывание семян

зависит только от двух критических периодов: температуры воздуха в третьих декадах июня ($r = -0,65$) и декабря ($r = -0,41$). Плодоношение растений также зависит в первую очередь от температуры воздуха в летние месяцы (первая декада июня $- r = -0,75$, вторые декады июля $- r = 0,53$ и августа $- r = -0,54$, а также первая декада января $r = 0,40$) и высоты снежного покрова в ноябре и декабре ($r = 0,50$). Общее число критических периодов — 11, из них 7 положительных, а 4 отрицательных.

Положительные коэффициенты корреляции свидетельствуют, что положительные или отрицательные отклонения от значения изучаемых метеорологических факторов влекут за собой соответственно запаздывание или опережение наступления дат начала фаз развития в конкретном году по сравнению со средними датами развития растения, т.е. говорят о тормозящем влиянии в данный период. Отрицательная корреляция указывает на стимулирующую роль температуры и влажности воздуха для прохождения конкретной фазы развития в данный период.

В результате проведенного исследования изучена динамика сезонного развития козульника водопадного (*Doronicum cataractarum* Widder) более чем за 50-летний период в условиях Кольской Субарктики (питомники ПАБСИ). Обнаружено существенное влияние температуры и относительной влажности воздуха, а также высоты снежного покрова на сроки прохождения фенологических фаз развития козульника водопадного на коллекционных питомниках ПАБСИ. Реакция растений на воздействие комплекса метеорологических факторов зависит от конкретных метеорологических условий в месте произрастания и генотипических особенностей самого объекта. Критические периоды определены для всех фенологических фаз козульника водопадного в течение всего года. Наибольшее влияние на рост и развитие растений оказывают температура воздуха и высота снежного покрова. Козульник водопадный хорошо приспособляется к условиям Кольского Севера и по достижении репродуктивного возраста цветет и плодоносит практически ежегодно, а также способен давать самосев. Козульник водопадный, являясь редким видом, может быть сохранен в наших условиях. Его ареал может быть расширен, и он способен пополнить число видов, выращиваемых в искусственных фитоценозах Северной Фенноскандии.

ЛИТЕРАТУРА

1. Головкин Б.Н. Переселение травянистых многолетников на Полярный Север: Эколого-морфологический анализ. Л.: Наука, 1973. 268 с.
2. Белоусова Л.С., Денисова Л.В. Редкие растения мира. М.: Лесн. пром-сть, 1983. С. 17.
3. Аврорин Н.А. Переселение растений на Полярный Север: Эколого-географический анализ. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. С. 103.
4. Аврорин Н.А., Андреев Г.Н., Головкин Б.Н., Кальнин А.А. Аннотированный перечень растений, испытанных Полярно-альпийским ботаническим садом // Переселение растений на Полярный Север. Л.: Наука, 1967. Ч. 2. С. 433–434.
5. Шавров Л.А. Морфологическая изменчивость растений, переселенных в Полярно-альпийский ботанический сад // Там же. С. 67–129.
6. Жукова П.Г. Кариология некоторых растений, переселенных в Полярно-альпийский ботанический сад // Там же. С. 139–149.
7. Виравчева Л.Л. О качестве семян козульников, пригодных для озеленения городов Мурманской области // Декоративные растения и зеленое строительство за Полярным кругом. Апатиты, 1987. С. 18–22.
8. Виравчева Л.Л. О семенном размножении козульника водопадного (*Doronicum cataractarum* Widd.) в Заполярье // Актуальные вопросы ботаники в СССР: Тез. докл. делегатов VIII съезда ВБО, г. Алма-Ата. Алма-Ата, 1988. С. 514.

9. *Виравчева Л.Л.* Особенности семенного размножения трех видов рода *Doronicum* L. в условиях Субарктики // Горные растительные ресурсы: Теория и прогноз освоения и воспроизводства: Материалы Кавказ. симпоз., г. Махачкала-Гуниб, 20–23 сент. 1999 г. Махачкала; Гуниб, 1999. С. 41–42.
10. *Виравчева Л.Л.* Влияние кратности репродукции на семенную продуктивность трех видов козульников (*Doronicum* L.) при интродукции в Мурманской области // Биологическое разнообразие: Интродукция растений: Материалы II Международ. науч. конф., г. Санкт-Петербург, 20–23 апр. 1999 г. СПб., 1999. С. 338–340.
11. *Бейдеман И.Н.* Методика фенологических наблюдений при геоботанических исследованиях. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 130 с.
12. Методы фенологических наблюдений при ботанических исследованиях. М.; Л.: Наука, 1966. 103 с.
13. Методика фенологических наблюдений в ботанических садах СССР // Бюл. Гл. ботан. сада. 1979. Вып. 113. С. 3–8.
14. *Харин Н.Г., Кирильцева А.А., Грингоф И.Г.* Сезонные явления природы: Методы фенологических наблюдений. СПб.: Гидрометеоздат, 1993. 135 с.
15. *Зайцев Г.Н.* Комплексная оценка надежности массовых фенологических наблюдений // Методы современной биометрии. М., 1978. С. 113–118.
16. *Зайцев Г.Н.* Фенология травянистых многолетников. М.: Наука, 1978. 150 с.
17. *Зайцев Г.Н.* Математика в экспериментальной ботанике. М.: Наука, 1990. 296 с.
18. *Полоскова Е.Ю., Кузьмин А.В.* Определение критических периодов в развитии сосновых древостоев Терского побережья Белого моря // Биологические основы изучения, освоения и охраны животного и растительного мира, почвенного покрова Восточной Финно-скандии: Тез. докл. междунар. конф., г. Петрозаводск, 6–10 сент. 1999 г. Петрозаводск, 1999. С. 197–198.
19. *Кузьмин А.В., Жиров В.К., Кузьмина Л.И.* Этология многоуровневых систем устойчивости интродуцированных и аутохтонных древесных растений. Апатиты: КНЦ РАН, 2001. 251 с.
20. *Яковлев Б.А.* Климат Мурманской области. Мурманск: Кн. изд-во, 1961. 200 с.

Полярно-альпийский ботанический сад-институт
Кольского научного центра РАН,
Кировск Мурманской области

Поступило в редакцию 3.02.2003 г.

SUMMARY

*Viracheva L.L., Kudryavtseva O.V. Results of *Doronicum cataractarum* Widder introduction into the Polar-Alpine Botanical Garden*

The paper presents the results of more than 50-year period of observation. Air temperature and relative humidity, height of snow cover were ascertained to be the principal factors, limiting the success of *D. cataractarum* introduction into Kola Peninsula. The plant is well adapted to the natural conditions of Northern Finno-Scandinavia: it bears flowers and fruits every year and even naturalizes in weedy habitats and artificial plantations.

ФОРМИРОВАНИЕ КОЛЛЕКЦИИ РЕДКИХ И ИСЧЕЗАЮЩИХ РАСТЕНИЙ В БОТАНИЧЕСКОМ САДУ ЯКУТСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

Н.С. Данилова, С.Э. Борисова, А.Ю. Романова,
Т.Ю. Рогожина, А.Е. Петрова, Н.С. Иванова

Ботанический сад ЯГУ расположен в 10 км к югу от г. Якутска, на второй надпойменной террасе р. Лены, на берегу Атласовских озер. Характерные особенности природных условий Центральной Якутии – суровость климата, резкая континентальность, засушливость, а также повсеместное залегание многолетней мерзлоты. В окрестностях г. Якутска годовые перепады температуры по абсолютному минимуму и максимуму достигают 102°. В июле средняя температура – 18,7°, максимальная – 38°, в январе средняя – –43,3°, минимальная – –64°. Годовое количество осадков составляет 247 мм [1].

Коллекция редких и исчезающих видов растений Ботанического сада ЯГУ была заложена в 1997 г. и в настоящее время представлена 48 видами из 22 семейств и 43 родов. Из них 36 видов охраняются в Якутии [2], 35 – в Сибири [3]. Названия видов даны в соответствии с “Флорой Сибири” (1987–1997) [4].

При определении категории редкости придерживались классификации, предложенной Комиссией по редким и исчезающим видам Международного союза охраны природы и природных ресурсов.

ОХРАНЯЕМЫЕ РАСТЕНИЯ РЕСПУБЛИКИ САХА (ЯКУТИЯ)

1 КАТЕГОРИЯ

1. *Krascheninnikovia lenensis* (Kumin.) Tzvel. (*Ceratoides lenensis* (Kumin.) Jurtz. et R. Kam.) – Терескен ленский. Сем. *Chenopodiaceae*. Хамефит. Эндем Средней и Верхней Лены.

В коллекции с 1997 г. Исходные образцы взяты со степного участка на крутом склоне древней надпойменной террасы в окрестностях пос. Булгунняхтах Хангаласского улуса. В культуре ежегодно цветет, плодоносит нерегулярно. Декоративный.

2. *Redowskia sophiifolia* Cham. et Schlecht. – Редовская двоякоперистая. Сем. *Brassicaceae*. Розеточный гемикриптофит. Узколокальный реликтовый эндемик Якутии. Место произрастания вида – Ленские Столбы (180 км выше г. Якутска на правом берегу р. Лена) и р. Синяя (в 40 км от устья на левом берегу р. Лена). В коллекции с 1997 г. Семена собраны на Ленских столбах. В культуре ежегодно цветет и плодоносит. Декоративный.

3. *Sorbocotoneaster pozdniajovii* Pojark. – Рябинокизильник Позднякова. Сем. *Rosaceae*. Фанерофит. Восточно-сибирский вид. Эндем Южной Якутии. Гибрид между кизильником черноплодным (*Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex Blytt.) и рябиной сибирской (*Sorbus sibirica* Hedl.). В коллекции с 1997 г. Образец привезен из Алданского улуса. В культуре цветет и плодоносит. Декоративный, пищевой.

2 КАТЕГОРИЯ

4. *Adonis apennina* Patr. ex Ledeb. (*A. sibirica* Patr. ex Ledeb.) – Стародубка апеннинская (С. сибирская). Сем. *Ranunculaceae*. Эпикотильный гемикриптофит. Сибирский вид.

В коллекции с 1997 г. Исходные образцы взяты из зарослей кустарников в устье р. Буотама – правого притока р. Лены. В культуре ежегодно цветет и плодоносит. Декоративный, лекарственный.

5. *Aquilegia sibirica* Lam. – Водосбор сибирский. Сем. *Ranunculaceae*. Розеточный гемикриптофит. Восточно-азиатский вид.

В коллекции с 1997 г. Исходный материал собран на зарастающей вырубке в окр. г. Мирного. В культуре ежегодно цветет и плодоносит. Декоративный.

6. *Cypripedium calceolus* L. – Башмачок известняковый. Сем. *Orchidaceae*. Корневищный геофит. Евразийский бореальный вид.

В коллекции с 1999 г. Пересажен с галечника в разнотравном ивняке, в 220 км к северо-востоку от пос. Хандыга, в устье р. Сизгэннээх (при впадении в р. Хандыга). В культуре вегетирует. Декоративный.

7. *C. guttatum* Sw. – Б. капельный. Сем. *Orchidaceae*. Корневищный геофит. Евразийский бореальный вид.

В коллекции с 2001 г. Пересажен из смешанного леса по трассе Якутск–Алдан, долина р. Кырбыкан. В культуре вегетирует. Декоративный.

8. *C. macranthon* Sw. – Б. крупноцветковый. Сем. *Orchidaceae*. Корневищный геофит. Восточно-азиатский вид.

В коллекции с 2001 г. Пересажен из соснового редколесья в окр. г. Томмот. В культуре вегетирует. Декоративный.

9. *Delphinium grandiflorum* L. – Живокость крупноцветковая. Сем. *Ranunculaceae*. Розеточный гемикриптофит. Азиатский вид.

В коллекции три образца: 1 – пересажен в 1998 г. со степного участка в окр. пос. Хаптагай Мегино-Кангаласского улуса; 2 – пересажен в 1998 г. из окр. г. Якутска; 3 – пересажен в 1999 г. из окр. пос. Кочегарово Олекминского улуса. В культуре ежегодно цветет и плодоносит. Декоративный.

10. *Gagea provisa* Pasch. – Гусиный лук предвиденный. Сем. *Liliaceae*. Луковичный геофит. Эфемероид. Азиатский вид.

В коллекции два образца: 1 – исходный материал пересажен в 1999 г. с каменистого сухого берегового склона р. Лены в 382 км выше г. Якутска; 2 – пересажен в 1999 г. из окр. г. Якутска. В культуре цветет и плодоносит. Декоративный.

11. *Iris laevigata* Fisch. et Mey. – Касатик сглаженный. Сем. *Iridaceae*. Корневищный геофит. Восточно-азиатский бореальный вид.

В коллекции 3 образца: 1 – исходный образец пересажен в 1997 г. из окр. пос. Табага; 2 – пересажен в 1997 г. с берега Атласовского озера (окр. ботанического сада ЯГУ); 3 – семена собраны в устье р. Буотамы в 1999 г. В культуре цветет и плодоносит. Декоративный.

12. *Lilium pensylvanicum* Ker-Gawl. – Лилия пенсильванская. Сем. *Liliaceae*. Луковичный геофит. Восточно-азиатский бореальный вид.

В коллекции два образца: 1 – исходный образец перенесен в 1997 г. с о-ва Половинка Ленского улуса; 2 – пересажен в 1998 г. с берега р. Амга в окр. пос. Харбалах Таттинского улуса. В культуре ежегодно цветет и плодоносит. Декоративный.

13. *Lilium pilosiusculum* (Frey) Misch. (*L. martagon* L.) – Лилия саранка. Сем. *Liliaceae*. Луковичный геофит. Евразийский бореальный вид.

В коллекции 2 образца: 1 – исходный материал собран в 1997 г. из окр. г. Мирного; 2 – пересажен в 1998 г. луковичами из зарослей кустарников в Верхневелилюйском улусе. В культуре цветет и плодоносит нерегулярно. Декоративный, лекарственный, медонос.

14. *Paeonia anomala* L. – Пион Марьян корень. Сем. *Paeoniaceae*. Эпикотильный гемикриптофит. Сибирский бореальный вид.

В коллекции с 1997 г. Исходные образцы – Ленский улус, окр. г. Ленска. В культуре цветет и плодоносит. Декоративный, лекарственный.

15. *Phlojodicarpus sibiricus* (Steph. ex Spreng.) K.-Pol. – Вдутоплодник сибирский. Сем. *Apiaceae*. Розеточный гемикриптофит. Сибирско-монгольский вид. В коллекции с 1997 г. Исходный образец собран на Ленских Столбах. В культуре цветет и плодоносит. Декоративный, лекарственный.

16. *Rhodiola rosea* L. – Родиола розовая. Сем. *Crassulaceae*. Эпикотильный гемикриптофит. Гипоарктический евразийско-американский вид.

В коллекции два образца: 1 – пересажен в 1997 г. с берега ручья Лукачикит в окр. пос. Чульман Нерюнгринского улуса; 2 – пересажен в 2001 г. из Олекминского улуса.

В культуре ежегодно цветет, но не плодоносит. Характерно вторичное цветение и отрастание. Декоративный, лекарственный.

17. *Rhododendron aureum* Georgi – Рододендрон золотистый. Сем. *Ericaceae*. Фанерофит. Восточносибирский-дальневосточный вид.

В коллекции с 2001 г. Образцы привезены из окрестностей г. Алдана. В культуре вегетирует. Декоративный, лекарственный, медонос.

18. *Thermopsis lanceolata* subsp. *jacutica* (Czefr.) Schreter – Термописис якутский. Сем. *Fabaceae*. Корневищный геофит. Эндем Центральной Якутии.

В коллекции с 1997 г. Пересажен из окр. г. Якутска, вдоль Сергеляхского шоссе. Ежегодно цветет, плодоносит нерегулярно. Декоративный, лекарственный.

3 КАТЕГОРИЯ

19. *Aconogonon amgense* (V. Michaleva et V. Perfiljeva) Tzvel. (*Polygonum amgense* V. Mich. et V. Perf.) – Таран амгинский. Сем. *Polygonaceae*. Эпикотильный гемикриптофит. Субэндемик Южной Якутии.

В коллекции с 1999 г. Исходные образцы взяты с каменистого берега в верховьях р. Амга в окр. пос. Верхняя Амга Алданского улуса. В культуре ежегодно цветет, но не плодоносит. Декоративный, лекарственный.

Редкие во всем ареале

20. *Artemisia obtusiloba* Ledeb. subsp. *matrjanovii* (Krasch. ex Poljak.) Krasnob. – Полынь Мартьянова. Сем. *Asteraceae*. Хамефит. Сибирский вид.

В коллекции с 1997 г. Исходный образец пересажен со степного берегового склона р. Лена в окр. пос. Булгунняхтах Хангаласского улуса. В культуре ежегодно цветет и плодоносит. Декоративный, лекарственный.

21. *Callianthemum isopyroides* (DC.) Witas. – Красноцветник равноплодниковый. Сем. *Ranunculaceae*. Розеточный гемикриптофит. Сибирско-монгольский вид.

В коллекции с 1997 г. Исходные образцы взяты из окр. пос. Чульман, долина ручья Лукачикит). В культуре неустойчив. Декоративный.

22. *Festuca komarovii* Krivot. – Овсяница Комарова. Сем. *Poaceae*. Густодерновинный злак. Монголо-сибирский вид.

В коллекции с 1999 г. Исходный образец взят с известняковых скал на правом берегу р. Лена в 5 км ниже г. Олекминска. В культуре ежегодно цветет и плодоносит. Газонный, для рекультивации.

23. *Iris sanguinea* Donn (*I. orientalis* Thunb.) – Касатик кроваво-красный. Сем. *Iridaceae*. Корневищный геофит. Восточноазиатский вид.

В коллекции с 1998 г. Исходный образец взят с заливного луга на берегу р. Алдан в устье р. Учур. В культуре цветет, не плодоносит. Декоративный.

24. *Orchis militaris* L. – Ятрышник шлемоносный. Сем. *Orchidaceae*. Корнеклубневый геофит. Евразиатский бореальный вид.

В коллекции с 2001 г. Пересажен из лиственничного леса в долине р. Кырбыкан, на 881-м км трассы Якутск–Невер. В культуре вегетирует. Декоративный.

25. *Viola dactyloides* Schult. – Фиалка пальчатая. Сем. *Violaceae*. Розеточный гемикриптофит. Восточноазиатский вид.

В коллекции с 1997 г. Исходный образец пересажен из смешанного леса на левом берегу р. Алдан в 596 км от устья. В культуре ежегодно цветет и плодоносит. Декоративный.

Редкие только в Якутии

26. *Cleistogenes squarrosa* (Trin). Keng. – Змеевка растопыренная. Сем. *Poaceae*. Дерновинный злак. В Якутии проходит северо-восточная граница ареала, популяция изолирована от основного ареала.

В коллекции с 1998 г. Пересажен со степного склона окр. пос. Кангалассы. В культуре ежегодно цветет и плодоносит. Декоративный.

27. *Dactylorhiza salina* (Turcz. ex Lindl.) Soo – Пальчатокоренник солончаковый. Сем. *Orchidaceae*. Корнеклубневый геофит. Евразиатский бореальный вид.

В коллекции с 2001 г. Пересажен с зарастающей вырубке в долине р. Кырбыкан, на 881-м км трассы Якутск–Невер. В культуре вегетирует. Декоративный.

28. *Hemerocallis minor* Miller – Красоднев малый. Сем. *Liliaceae*. Корневищный геофит. Восточноазиатский вид.

В коллекции с 1997 г. Исходные образцы взяты с каменисто-галечникового правого берега р. Лена в окр. пос. Кочегарово Олекминского улуса против устья р. Большой Синтях. В культуре ежегодно цветет и плодоносит. Декоративный.

29. *Leucanthemum vulgure* Lam. – Нивяник обыкновенный. Сем. *Asteraceae*. Розеточный гемикриптофит. Евразиатский вид.

В коллекции с 1997 г. Исходная форма с окр. г. Алдан. В культуре ежегодно цветет и плодоносит. Декоративный, лекарственный.

30. *Polygala sibirica* L. – Истод сибирский. Сем. *Polygalaceae*. Хамефит. Евразиатский вид.

В коллекции с 2001 г. Пересажен со щебнистого склона вдоль трассы Якутск–Алдан. В культуре вегетирует. Декоративный, лекарственный.

31. *Polygonatum odoratum* (Mill.) Druce – Купена душистая. Сем. *Liliaceae*. Корневидный геофит. Евразиатский вид.

В коллекции с 1997 г. Пересажен с окр. г. Киренска Иркутской области (верховья р. Лена). В культуре ежегодно цветет, плодоносит слабо. Декоративный, лекарственный.

32. *Pulsatilla turczaninovii* Kryl. et Serg. – Прострел Турчанинова. Сем. *Ranunculaceae*. Розеточный гемикриптофит. Сибирско-монгольский вид.

В коллекции с 1997 г. Исходные образцы взяты с остепненного склона в окр. пос. Хатырык (в 80 км к северу от г. Якутска). В культуре ежегодно цветет и плодоносит. Декоративный.

33. *Trollius asiaticus* L. – Купальница азиатская. Сем. *Ranunculaceae*. Розеточный гемикриптофит. Азиатский вид.

В коллекции с 1998 г. Семена собраны на заливном разнотравном лугу в окр. г. Ленска. В культуре нерегулярно цветет и плодоносит. Декоративный, лекарственный, медонос.

34. *Tussilago farfara* L. – Мать-и-мачеха обыкновенная. Сем. *Asteraceae*. Корневищный геофит. Евразийский вид.

В коллекции с 1999 г. Пересажен с низовий р. Пилки Ленского улуса. В культуре не устойчив. Декоративный, лекарственный.

4 КАТЕГОРИЯ

35. *Bergenia crassifolia* (L.) Fritsch – Бадан толстолистный. Сем. *Saxifragaceae*. Розеточный гемикриптофит. Сибирский вид.

В коллекции с 1998 г. Исходный образец взят с побережья оз. Байкал. В культуре ежегодно цветет, но не плодоносит. Декоративный, лекарственный.

36. *Scutellaria baicalensis* Georgi – Шлемник байкальский. Сем. *Lamiaceae*. Корневищный геофит. Сибирско-монгольский вид.

В коллекции с 1997 г. Семена получены из Новосибирска. В культуре цветет и плодоносит нерегулярно. Декоративный, лекарственный.

Охраняемые растения Сибири

37. *Allium altaicum* Pall. – Лук алтайский. Сем. *Alliaceae*. Луковичный геофит. Сибирско-монгольский вид.

В коллекции с 1997 г. Семена получены из Новосибирска. Ежегодно цветет и плодоносит. Декоративный, лекарственный, пищевой.

38. *Cotoneaster lucidus* Schlecht. – Кизильник блестящий. Сем. *Rosaceae*. Фанерофит. Восточносибирский вид.

В коллекции с 1998 г. Семена получены из Москвы.

В культуре вегетирует. Декоративный.

39. *Dracocephalum stellerianum* Hiltentr. – Змееголовник Стеллера. Сем. *Lamiaceae*. Хамефит. Восточносибирский вид.

В коллекции с 1997 г. Исходный образец пересажен со склона Радио-горы в окр. г. Алдана. В культуре ежегодно цветет и плодоносит. Декоративный.

40. *Filipendula palmata* (Pall.) Maxim. – Лабазник дланевидный. Сем. *Rosaceae*. Розеточный гемикриптофит. Восточноазиатский вид.

В коллекции с 1998 г. Исходный образец пересажен из зарослей кустарников на берегу р. Лена в окр. пос. Кочегарово Олекминского улуса. В культуре ежегодно цветет и плодоносит. Декоративный.

41. *Hipponhaë rhamnoides* L. – Облепиха крушиновая. Сем. *Elaeagnaceae*. – Лоховые. Фанерофит. Евразийский вид.

В коллекции с 1997 г. Исходные семена из Новосибирска. В культуре вегетирует. Декоративный, лекарственный, пищевой.

42. *Iris glaucescens* Bung. – Касатик сизоватый. Сем. *Iridaceae*. Корневищный геофит. Сибирско-монгольский вид.

В коллекции с 1997 г. Семена получены из Москвы. В культуре цветет и плодоносит. Декоративный.

43. *Lilium pumilum* Delile – Лилия карликовая. Сем. *Liliaceae*. Луковичный геофит. Восточноазиатский вид.

В коллекции с 1997 г. Исходный образец из Иркутской области Киренского района, пос. Бутаково. В культуре цветет и плодоносит. Декоративный.

44. *Lonicera chrysantha* Turcz. – Жимолость золотистая. Сем. *Caprifoliaceae*. Фанерофит. Восточноазиатский вид.

В коллекции с 1999 г. Семена получены из Архангельска. В культуре вегетирует. Декоративный.

45. *Malus baccata* (L.) Borkh. – Яблоня ягодная. Сем. *Rosaceae*. Фанерофит. Восточноазиатский вид.

В коллекции с 1997 г. Семена получены из Новосибирска. В культуре вегетирует. Декоративный, лекарственный, медонос.

46. *Oxytropis scheludjakovae* Karav. et Jurtz. – Остролодочник Шелудяковой. Сем. *Fabaceae*. Розеточный гемикриптофит. Эндем северо-восточной части России.

В коллекции с 1997 г. Исходный материал взят с бассейна р. Индигирка. В культуре цветет и плодоносит. Декоративный.

47. *Padus avium* Mill. (*P. racemosa* (Lam.) Giblib., *P. asiatica* Kom.) – Черемуха обыкновенная. Сем. *Rosaceae*. Фанерофит. Евразиатский вид.

В коллекции с 1997 г. Исходный образец привезен из г. Олекминска. В культуре вегетирует. Декоративный, лекарственный, пищевой, медонос.

48. *Rhododendron dauricum* L. – Рододендрон даурский. Сем. *Ericaceae*. Фанерофит. Восточносибирский-дальневосточный вид.

В коллекции с 1999 г. Исходные образцы пересажены с окрестностей пос. Усть-Мая. В культуре цветет, плоды завязываются, но успевают вызреть. Декоративный, медонос.

ЛИТЕРАТУРА

1. Гаврилова М.К. Климат Центральной Якутии. Якутск: Кн. изд-во, 1973. 120 с.
2. Красная книга Республики Саха (Якутия). Т. 1. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов / МОП РС (Я). Департамент биол. ресурсов. Якутск: Сахаполиграфиздат, 2000. 256 с.
3. Редкие и исчезающие растения Сибири. Новосибирск: Наука, 1980. 223 с.
4. Флора Сибири. Т. 1–13. Новосибирск: Наука, 1988–1997.

Ботанический сад Якутского госуниверситета, Якутск

Поступила в редакцию 26.02.2003 г.

SUMMARY

Danilova N.S., Borisoca S.Z., Romanova A.Yu., Rogozhina T.Yu., Petrova A.E., Ivanova N.S. The formation of disappearing and rare plant collection in the Botanical Garden of the Yakutsk State University

The collection has been developing since 1997. Now it comprises 48 plant species from 22 families. The data on specimen provenance, phenological development and practical application of the species are presented.

ФЛОРИСТИКА, СИСТЕМАТИКА

УДК 582.734.4

ОБ ОДНОМ ЗАБЫТОМ ВИДЕ ШИПОВНИКА

А.К. Скворцов

Я родился и лет до 10 жил почти безвыездно в сельской местности Смоленской области (село Желанья, Угранский район). С раннего детства у меня запечатлелась в памяти беседка в нашем саду, образованная плотным кольцом высокого (почти в два роста человека) прямоствольного шиповника, и в беседке моя бабушка за варкой варенья на жаровне с углями. И с тех же детских лет у меня сохранилось убеждение, что этот шиповник в беседке – нечто совсем другое, нежели дикий шиповник, часто встречающийся в нашей местности, особенно по Угре.

Хотя в последующие годы все “флоры”, “определители” и иная литература говорили мне, что в нашей местности существует только один шиповник – *Rosa majalis* Непт., внутренне я с этим никогда не мог согласиться и всю жизнь надеялся найти разгадку. И вот, под конец жизни, я, кажется, разгадку нашел. Думаю, что она будет небезынтересна для коллег ботаников и садоводов.

Можно ли считать “бабушкин шиповник” за вид, отличный от *R. majalis*? Считаю, что на этот вопрос следует отвечать уверенно положительно.

Кроме нашего сада, такой шиповник был еще по крайней мере в 2 соседних усадьбах. Во время войны все было порушено и сожжено, но около 1950 г. мне удалось в родном селе побывать, и шиповники на месте бывших усадеб еще существовали. В конце 1950-х годов я встретил этот шиповник в другой деревне (того же Угранского района) и пересадил на дачный участок под Москвой. Растения не уцелели, но от них сохранились гербарные образцы (собр. 1.X.1962 и 24.VI.1964). Через несколько лет этот шиповник дважды встретился мне в Калужской области (Спас-Деменский, или Мосальский, район, дер. Пустая, у домов – образцы от 3 клонов, 1–2.VII.1974, А.К. Скворцов и Г.М. Проскуркова; Малоярославецкий р-он, с. Тарутино, среди села у развалин какой-то каменной постройки, 16.VIII.1975, А.К. Скворцов). Наконец в 1999 г. удалось снова посетить и Угранский район. В поселке Угра я нашел свой шиповник в нескольких местах (по улицам и палисадникам, 4.VIII.1999).

Всего 20 гербарных листов – материал небольшой, но достаточно представительный (МНА, в коллекции автора).

Главное, благодаря чему “бабушкин шиповник” сразу опознается, – характер роста: прямые вертикальные стволы (что нашей *R. majalis* совершенно не свойственно). Шипы мелкие, тонкие и многочисленные на базальных частях ро-

стовых побегов; на второй–третий год они обычно засыхают, сминаются, а частично и опадают. В остальном на растении шипов обычно нет, в частности, столь характерные для *R. majalis* парные шипики у основания прилистников встречаются крайне редко. Железки есть только мельчайшие по краям прилистников, в остальном на растении железок нет. Чашелистики длиной 25–35 мм (у *R. majalis* обычно короче). Плоды удлинённые: яйцевидные или даже продолговатые, длиной 15–30 мм, гладкие, к созреванию становятся мягкими, обычно поникающие и со сходящимися вместе чашелистиками.

Очень существенная особенность нашего шиповника: он ни разу не был встречен в “вольной” природе. Только в поселках. Это сразу наводит на мысль, что вид – не местный природный, а откуда-то интродуцированный. В Смоленской и Калужской областях встречается и еще целая серия выходцев из других регионов, когда-то высаженных у церквей, в усадьбах помещиков или деревенского “среднего класса” и затем в той или иной мере одичавших, но все еще маркирующих места уже исчезнувших поселений человека. Это *Populus alba* L., *P. longifolia* Fisch., *Sorbaria sorbifolia* (L.) A. Br., *Spiraea alba* Du Roi, *S. media* F. Schmidt, *Prunus insititia* L., *Crataegus sanguinea* Pall., *Caragana arborescens* Lam., *Swida alba* (L.) Opiz, *Syringa vulgaris* L. Существует и аналогичная серия травянистых растений; здесь наиболее замечательны *Inula helenium* L., *Petasites hybridus* (L.) Gaertn., Mez & Scherb.

Когда, откуда и как были эти виды интродуцированы? Много детальных сведений можно, конечно, получить, роясь в старой литературе. Но с достаточной достоверностью можно считать, что основная волна интродукции приходилась на конец XVIII – начало XIX вв. Наш дом с садом мой дед купил около 1880 г.; соседский дом, у которого тоже был интересующий нас шиповник, по всей видимости, был еще старше. Ф.Б. Фишер [1] в 1841 г. описал *Populus lingifolia* как вид, культивируемый в Горенках, но происхождение его он назвать не смог: очевидно, первое появление этого тополя в России уже в 1841 г. позабылось.

Как же надо называть наш шиповник? Был ли он уже когда-нибудь распознан в качестве самостоятельного вида и соответственно описан? Начнем с Линнея. В первом издании “Species Plantarum” [2] значится 12 видов рода *Rosa*. По признакам обращает на себя внимание № 11 – *Rosa pendulina* L. Вот полный текст, относящийся к этому виду:

“*Rosa fructibus oblongis pendulis. / Rosa Sanguisorbae majalis folio, fructu longo pendulo. Dill. Elth., 325, t. 245 f. 317. / Habitat in Europa*”. Из этого текста как будто определенно вытекает, что единственным источником сведений о виде (включая и рисунок) для Линнея был труд Диллениуса [3]. Как можно видеть на воспроизводимом рисунке Диллениуса (см. рисунок), *Rosa pendulina* действительно имеет поникающие удлинённые плоды. При этом ножки плодов и сами плоды гладкие. То есть, судя по рисунку Диллениуса, подлинная *Rosa pendulina* как раз и есть шиповник моей бабушки. Но, по непонятным теперь причинам, Линней обозначил как родину этого вида Европу и тем положил начало серьезной путанице. У Диллениуса ясно обозначено, что растение происходит из Новой Англии, т.е. Северной Америки. Это же напоминают Aiton [4. P. 208], Willdenow [5. P. 1076], Lindley [6], Klinsmann [7].

К моменту второго издания “Species Plantarum” (1762) Линней познакомился с шиповником, распространенным в горах Средней Европы, который он и описал как *R. alpina* [8. P. 705]. Во 2–3-м изданиях “Species Plantarum” Линней [9] добавил в диагноз *R. pendulina* слова “pendunculis cauleque hispidis” и даже изменил само название вида на *R. pendula*. Тем самым наметилось смешение *R. pendulina*



Rosa pendulina (по [3])

и *R. alpina*. Еще более помогли этому английские садоводы, которые, как свидетельствует Lindley, под названием *R. pendulina* понимали главным образом *R. alpina*. Что и не удивительно, поскольку, как указывает Aiton [4. P. 208], альпийский шиповник культивировался в Англии по крайней мере с 1683 г. Сейчас в литературе *R. alpina* L. и *R. pendulina* L. везде принимаются за синонимы, что, как видно из изложенного, совершенно не верно. А в современной американской литературе название *R. pendulina* L. вовсе не упоминается, даже в качестве синонима, хотя оно и было впервые предложено именно для растения Северной Америки [10–14].

Очевидно, название *R. pendulina* L. следовало бы вовсе исключить из обихода как типичный образец *nomen confusum*, а шиповник гор Средней Европы следует именовать *R. alpina* L. Я имел возможность видеть и собирать *R. alpina* в 1968 г. в Восточных Карпатах и в 1990 г. в Австрийских Альпах и могу уверенно подтвердить что это – вид, совершенно отличный от нашего “бабушкиного” шиповника.

Как же тогда надо именовать наш шиповник? Lindley [6. P. 42] хотел выйти из положения, предложив для того же растения Диллениуса название *Rosa stricta*, заимствованное из списка американских растений Мюленберга [15]. Казалось бы, эпитет “*stricta*” очень подходящ, но в описании снова повторяются “*penduculis petiolisque hispidis*”. Наиболее вероятным представляется заключение, что наш шиповник – это своеобразный, с узким диапазоном изменчивости, выщепленец из полиморфного вида *R. blanda* Ait. Hort. Kew, 2: 202 (1789). О культивировании *R. blanda* в Западной Европе и об одичании ее в некоторых местностях есть и сведения в новой литературе, правда, не очень определенные [16].

Но не следует ли нашему шиповнику все-таки дать какое-нибудь собственное имя? Можно, например, прибегнуть к категории разновидности (*varietas*). Однако само понятие разновидности выражает прежде всего какое-либо отличие в признаках, здесь же дело идет о занятии новой специфической экологической ниши и о длительной изоляции генофондов, т.е. о характеристиках, присущих видам. Здесь мы вступаем в соприкосновение с известной генетико-эволюционной проблемой “эффекта основателя”. Если этот эффект понимать просто в том духе, что вот, попало случайно некое растение в новый район и тут оказалось, что его потомство сохраняет семейные черты, то это, конечно, бесплодное рассуждение. Подлинная суть и значение “эффекта основателя” – в дарвиновском отборе: из многих случайных претендентов неслучайно отобранся генотип, способный успешно существовать в новых условиях. Возможно, носители этого генотипа выглядят как-то необычно для своего вида; но важно именно то, что они способны существовать и дальше эволюционировать в новой нише. А со временем, сохраняя семейное сходство со своим основателем, они вырабатывают свой собственный диапазон изменчивости.

В 1841 г. Ф.Б. Фишер вместе с *Populus longifolia* описал и *P. tristis*. Но этот последний в России не удержался и постепенно исчез, а *P. longifolia* устойчиво существует. Правда, крупные деревья встречаются редко, чаще молодая поросль, но, например, в г. Гагарине (Гжатске) были целые улицы, обсаженные этими тополями. *P. longifolia*, вероятно, принадлежит к *P. balsamifera* L. s.l., точнее к западной его расе, иногда принимаемый за отдельный вид *P. trichocarpa* Torr. et Gray. Однако в экспедиции по Континентальной Аляске в 1989 г., а затем и в гербарии Аза Грея в Гарварде (Gray Herbarium, GH) я специально присматривался к тополям и не встретил ни одного образца, вполне повторявшего признаки нашего *P. longifolia*. Имей *P. longifolia* женские экземпляры (а сейчас они неизвестны), его вполне можно было бы принять за оригинальный отечественный вид.

В США очень компетентные ботаники признают за единый полиморфный вид *Epilobium ciliatum* Raf. Но когда к нам были занесены представители этого комплекса, они себя повели как 3 вполне самостоятельных вида [17], и чем дальше, тем их видовая обособленность делается все более очевидной.

Не исключено, что и наш шиповник со временем станет основателем нового вида.

В заключение хочу выразить сердечную признательность ряду лиц, благодаря помощи которых появление настоящих заметок стало возможным: жителям Угранского района А.Е. Терентьеву и (недавно скончавшемуся) Д.В. Синельникову, обеспечившим меня жильем и транспортом в этом районе; коллегам – сотрудникам ГБС А.Г. Куклиной и И.А. Шанцеру за техническую помощь в приготовлении иллюстраций, библиотеке Ботанического института РАН в Санкт-Петербурге за предоставление для фотографирования книги Диллениуса; И.М. Игнатову за компьютерный набор статьи.

ЛИТЕРАТУРА

1. Fischer F.E.L. Über verschiedene Arten von Balsam-Pappeln, welche hier kultiviert werden // Bull. Sci. Acad. Sci. St. Petersburg. 1841. Vol. 9, N 22. P. 343–348.
2. Linnaeus C. Species Plantarum. Holmiae: Salvius, 1753.
3. Dillenius J.J. Hortus Elthamensis. L., 1732. Reprinted (illustrations only). L., 1774.
4. Aiton W. Hortus Kewensis. L., 1789. Vol. 2.
5. Willdenow C.L. Species plantarum. 4 ed. B., 1799. Vol. 2.
6. Lindley J. Rosarum monographia. L.: Ridgway, 1820.
7. Klinsmann E.F. Clavis Dilleniana ad hortum Elthamensem. Danzig: Homann, 1856.

8. *Linnaeus C. Species Plantarum. 2 ed. Holmaiae, 1762.*
9. *Linnaeus C. Species Plantarum. 3 ed. Vindobonae: Frattner, 1764.*
10. *Boivin B. Enumeration des plantes de Canada. II // Natur. Canad. 1966. Vol. 93. P. 371–437.*
11. *Scoggan H.J. The flora of Canada. Ottawa: Nat. Mus. Natur. Sci., 1978. Vol. 3.*
12. *Gleason H.A. The new Britton and Brown flora. N.Y.: New Botanic Garden, 1950. Vol. 2.*
13. *Fernald M.L. Gray's manual of botany. N.Y.: Amer. Book, 1950.*
14. *Kartesz J.T., Kartesz R. A synonymized checklist of the vascular flora of the United States, Canada and Greenland. Chapel Hill: Univ. of North. Carolina, 1980.*
15. *Muehlenberg H.L. Catalogus plantarum Americae septentrionalis hucusque cognitarum. Lancaster (Pennsylvania), 1813.*
16. *Klásterský J. Rola L. // Flora Europaea. Cambridge: Univ. press, 1968. Vol. 2. P. 25–32.*
17. *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.*

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

Поступила в редакцию 18.09.2003 г.

SUMMARY

Skvortsov A.K. On a certain forgotten dog-rose species

A high, upright dog-rose, cultivated previously in country estates in Smolensk and Kaluga Provinces and survived here and there to this day, has been shown to be clearly different from indigenous *Rosa majalis*, and it should be recognized as a separate species. The dog-rose is very similar to the figure 317 in Dillenius's *Hortus Eltamensis* that was the basis for Linne's description of *R. pendulina*. According to Dillenius, the plant has its origin in New England, North America. However the provenance and the features of the plant were forgotten and *R. pendulina* was considered to be a priority synonym of the European species *R. alpina* L. In the modern American literature the name *R. pendulina* is not mentioned at all. The author proposes the name *R. pendulina* to be declared as a *nomen confusum*. Some ideas of "the founder's effect" are given.

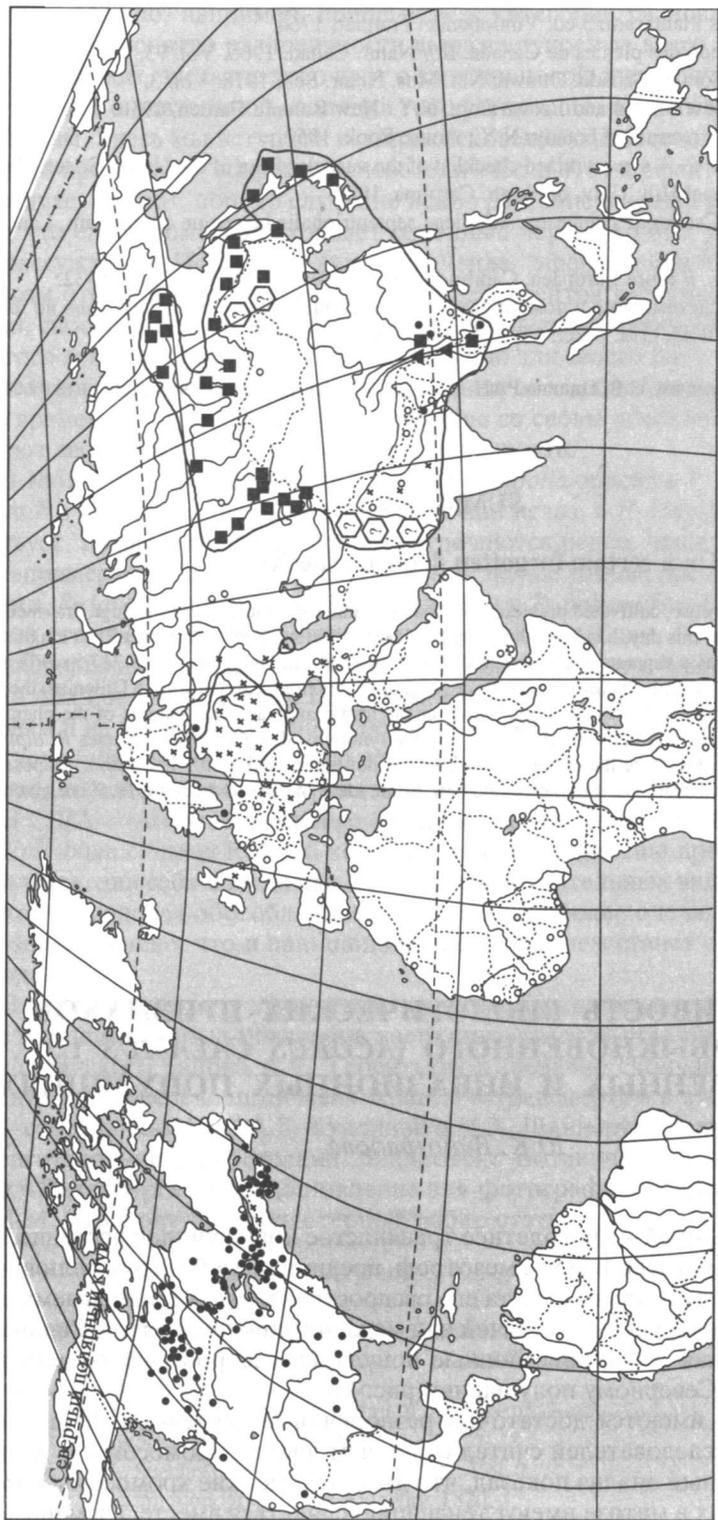
УДК 581:582.547.1

ИЗМЕНЧИВОСТЬ БИОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ АИРА ОБЫКНОВЕННОГО (*ACORUS CALAMUS* L.) В ЕСТЕСТВЕННЫХ И ИНВАЗИОННЫХ ПОПУЛЯЦИЯХ

Ю.К. Виноградова

Аир обыкновенный – многолетнее травянистое корневищное растение, гигрофит, типичный мегатроф, реже мезотроф, предпочитает богатые аллювиальные отложения. Оптимальные места его распространения – неразмываемые берега водоемов, рек и ручьев со стоячей или медленно текущей водой. Родина аира – Юго-Восточная Азия, инвазионные популяции распространены довольно широко по всему Северному полушарию (рис. 1).

В литературе имеются достаточно разноречивые сведения о кариологии *A. calamus*. Ряд исследователей считал основным числом хромосом $n = 9$, однако более тщательный анализ показал, что довольно мелкие хромосомы в метафазных пластинках в митозе имеют тенденцию сливаться вместе, а в мейозе базовое число хромосом $n = 12$ [1–5].



- 1
- 2
- x 3
- 4
- ▲ 5
- ⬡ 6

Рис. 1. Ареал *Asogis salatus* L.

1 – граница ареала, 2 – диплоидные популяции, 3 – триплоидные, 4 – тетраплоидные, 5 – гексаплоидные, 6 – уровень ploidy неизвестен

У *A. calamus* имеются диплоиды ($2n = 24$), триплоиды ($2n = 36$), тетраплоиды ($2n = 44-48$) и гексаплоиды ($2n = 66$). На родине – в Южной и Восточной Азии – встречаются клоны со всеми четырьмя уровнями пloidности [1–4, 6–8]. Диплоиды и тетраплоиды различаются по экологическим требованиям. Так, например, в Северном Таиланде диплоиды приурочены к проточной воде и каменистому субстрату, в то время как тетраплоиды чаще встречаются в стоячей воде на суглинке [8]. В Европе обычны триплоидные популяции, которые размножаются только вегетативно и семян практически не образуют. В мейозе у этих форм имеется много уни- и тривалентов [3, 9–11]. Аберрации в мейозе приводят к продуцированию стерильной пыльцы.

Считается, что в Европу *A. calamus* был интродуцирован из Малой Азии или Среднего Востока (скорее всего из Турции) в XVI в. [12–14]. По данным К. Wein [15], к 1562 г. *Acorus* попал в Константинополь и Австрию, в 1579 – в Гессен, в 1583 – в Италию, в 1587 – во Францию, в 1599 – в Англию и в 1642 – в Скандинавию. Аир довольно медленно завоевывал новые территории. Так, например, следующая находка аира в Англии сделана почти полвека спустя (в 1643 г.) в Западном Норфолке [16]; третья находка аира в графстве Чешир сделана в 1711 г. [17].

Имеются также данные о существовании в Польше и, возможно, в других районах Балтии диплоидных форм *A. calamus* [4, 10]. Эти формы, по мнению одних ученых, были занесены татарами [13–14], а по другим данным [3], появились в ботаническом саду Копенгагена.

Первые документальные сведения о распространении аира в России относятся к первой четверти XIX в.: этот вид отмечен [18–20] в каталогах ботанического сада W. Besser (1816 г.) и ботанических садов Петербурга и Москвы (1823–1924 гг.).

В Северной Америке встречаются диплоидные и триплоидные формы, что явилось причиной постановки вопроса: является ли аир аборигенным или инвазионным растением? Еще в 1954 г. Merrill заявил, что “обычный *A. calamus* был занесен из Европы первыми колонистами, прибывшими в Джеймстаун в 1607 и в Плимут в 1620 г., или несколькими годами раньше французскими поселенцами в Восточной Канаде” [21]. По данным, собранным R. Harper, впервые об этом растении писал S. Elliott в 1821 г., который сообщил, что аир растет в Южной Калифорнии и Джорджии; W. Darlington в 1837 г. отметил его в Пенсильвании; J. Darby в 1855 г. – в Оберне (неясно, в котором из штатов – Мэн или Нью-Йорк) и Алабаме; A. W. Chapman в 1860 г. нашел аир во Флориде; N. Britton и A. Brown [22] писали, что аир встречается от Новой Шотландии до Онтарио, Миннесоты, Луизианы и Канзаса; Gattigen в 1901 г. – во флоре штата Теннесси [23].

Дальнейшие исследования показали, что в северных и центральных штатах Северной Америки встречаются естественные диплоидные популяции, образующие нормальные зрелые, успешно прорастающие семена [4, 24, 25]. И, напротив, к востоку от Аппалачей произрастают клоны, по-видимому, интродуцированные из Европы, которые являются триплоидами и не дают зрелых семян [4, 26].

Ситуация с *A. calamus*, произрастающим в Канаде, стала вполне ясна после исследований J. Packer и G. Ringius [21], которые показали, что название *A. calamus* относится к европейским инвазионным стерильным триплоидам, тогда как американские природные фертильные диплоиды (с более короткими, чем у *A. calamus*, початками) заслуживают видового статуса *Acorus americanus* (Raf) Raf.

A. americanus произрастает во всех десяти провинциях Канады и в округе Маккензи Северо-Западных территорий. *A. calamus* встречается реже, обнаружен всего в 26 местонахождениях. Два образца без точного места сбора (первое

документальное подтверждение существования *A. calamus* в Канаде) относятся к 1855 г. В провинции Онтарио отмечено шесть местообитаний, самая ранняя находка – в 1901 г.; в Квебеке – 7, самое раннее – в 1939 г.; в Новой Шотландии – 8, самое раннее – в 1910 г.; в Нью-Брансуике – одно, в 1878 г.; на острове Принца Эдуарда – два, самый ранний – в 1888 г.

А. Энглер выделял четыре разновидности *A. calamus*: *vulgaris*, *verus*, *angustatus*, *angustifolius*. Однако эта классификация базировалась на морфологических признаках вегетативных органов, которые сильно варьируют, в том числе под влиянием различных условий произрастания [12]. Наиболее оптимальной нам представляется классификация А. Баранова [27]:

A. calamus L. var. *americanus* (Raf) Wulff (диплоид) = *A. americanus* (Raf) Raf;

A. calamus L. var. *vulgaris* Engl. (триплоид) = *A. calamus* L. var. *calamus*;

A. calamus L. var. *spurius* (Schott) Engl. (тетраплоид) = *A. asiaticus* Nakai.

Внутривидовая фенотипическая изменчивость инвазионных популяций айра изучалась в Словении [28] в 21 местообитании. Средняя длина листа составляла 80 + 15,8 см, средний диаметр корневища – 1,7 + 0,5 см. Длина початка варьировала от 4 до 8 см, все цветки были стерильными. Подобные исследования были проведены О.-Г. Юкневичене [29] в Литве. В зависимости от экологических условий обитания длина листа составляла от 90,6 до 133,6 см; ширина – от 1,48 до 1,72 см; длина стебля – 42,3–70,3 см; диаметр стебля – 0,92–1,15 см; длина покрывала – 48,4–69,1 см; ширина покрывала – 0,97–1,45 см; длина соцветия – 6,1–8,7 см; ширина соцветия – 0,79–1,12 см. При этом минимальные значения параметров отмечали у растений, произрастающих на влажной песчаной почве, а максимальные – на влажной илистой почве в осоково-айрных сообществах. Амплитуда изменчивости длины годового прироста корневища составляла 10,3–27,1 см, сырой массы годового прироста – 9,3–68,2 г, диаметр корневища – 1,2–1,93 см. При этом минимальные параметры характерны для сухих суглинистых почв, а максимальные – для влажных илистых почв.

В состав корневищ айра входят эфирное масло (1,3–8,0%), горький гликозид акорин, алкалоид каламин, дубильные вещества, смолы, камедь, экстрактивные вещества, аскорбиновая кислота, витамин Е, каротин, крахмал. Количество эфирного масла и содержащегося в нем активного вещества бета-азарона варьирует в течение вегетационного сезона, максимумы наблюдаются в апреле, начале августа и в октябре. У различных образцов, собранных в одно и то же время, содержание эфирного масла колеблется от 3,6 до 7,8 мл на 100 г вещества в Литве и от 2,4 до 7,2 мл – в Словении [28, 30]. При этом содержание эфирного масла являлось для одного образца константной величиной и не менялось при пересадке образца в иные экологические условия.

Существенные различия в содержании азарона в эфирном масле айра отмечены индийскими исследователями [1]: при выращивании в однородных условиях образцы айра из Кашмира содержали 5% азарона, а образцы из Джамму – свыше 80%! Изучение химического состава *A. calamus* [31] из Монреаля и Копенгагена (2*n*), Киля (3*n*) и Ленинграда (4*n*) также показало наличие хеморас у этого вида.

В настоящее время промышленные заготовки айра осуществляются, в основном, на Украине, где общая площадь зарослей составляет более 300 га. Заготовки ведутся в таких масштабах, что айр оказался уже под угрозой исчезновения, и требуется введение этого ценного лекарственного растения в широкую культуру. Поскольку количество и качество эфирного масла в корневищах айра является наследственным признаком, имеется возможность выбирать для культивирования популяции с максимальным содержанием полезных веществ.

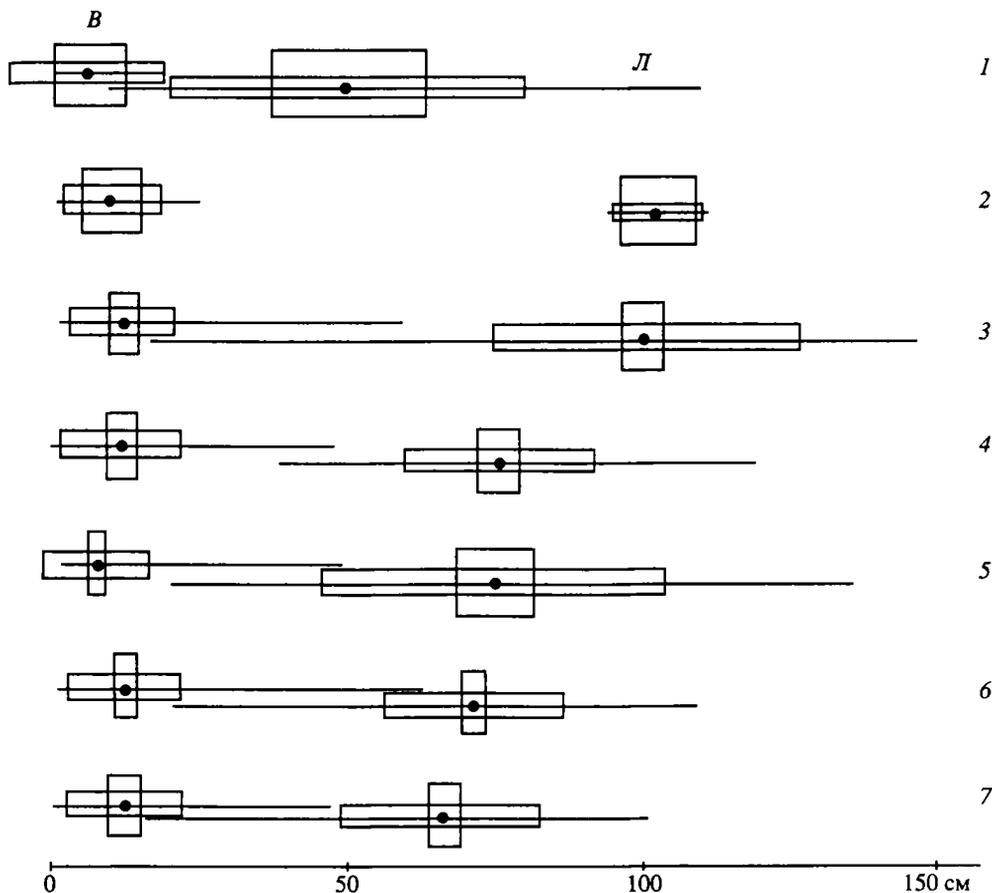


Рис.2. Амплитуда изменчивости длины весенних (В) и летних (Л) листьев *Acorus calamus* L.
 1 - Псков, 2 - Тарту (Эстония), 3 - Архангельское (Московская область), 4 - Зарайск (Московская область), 5 - Таганрог, 6 - Потти (Грузия), 7 - Эчмиадзин (Армения)

Генетическая закрепленность различных биологических признаков и амплитуда их внутривидовой изменчивости были изучены методом создания сравнительных культур *A. calamus* на экспериментальном участке ГБС РАН в однородных почвенно-климатических условиях из образцов различного географического происхождения. Искусственная инвазионная популяция была сформирована путем посадки фрагментов корневищ аира, собранных автором в Московской области (Архангельское и Зарайск), Армении (Эчмиадзин), Грузии (Потти), Эстонии (Тарту), Пскове и Таганроге, а также привезенных В.Д. Бочкиным из Хабаровска.

Отрастание листьев аира начинается в середине апреля. Вначале разворачиваются 3-4 весенних листа, которые начинают постепенно отмирать в середине мая и окончательно засыхают в середине июня, достигнув в высоту в среднем от 6-7 (Таганрог и Псков) до 11,1 см (закавказские и подмосковные образцы).

Длина весенних листьев очень сильно варьировала, коэффициент вариации не опускался ниже 83%! Амплитуда изменчивости составляла от 20 (псковский образец) до 62 см (Потти). Согласно критерию Стьюдента, по длине весенних листьев существует различие между таганрогским образцом (средняя длина 7,3 см) и подмосковными, хабаровским и закавказскими образцами (рис. 2).

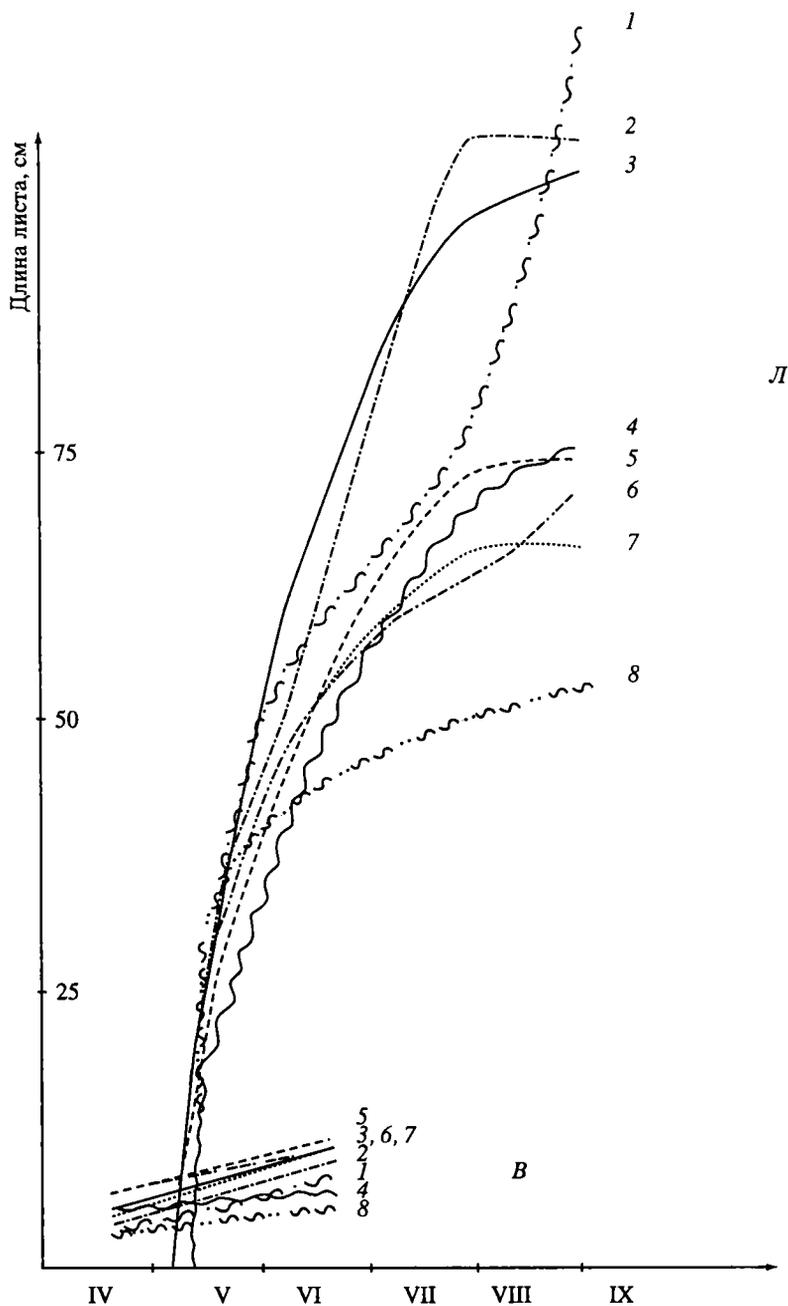


Рис. 3. Ход роста сравнительных культур *Acorus calamus* L.

В – весенние листья, Л – летние листья; 1 – Хабаровск, 2 – Тарту (Эстония), 3 – Архангельское (Московская область), 4 – Таганрог, 5 – Зарайск (Московская область), 6 – Потти (Грузия), 7 – Эчмиадзин (Армения), 8 – Псков

Одновременно с отмиранием весенних листьев начинают отрастать летние листья, развертывание которых завершается в конце июля. У подмосковных и таганрогских образцов образование летних листьев начинается в первой декаде мая, а у остальных образцов – на 1–1,5 нед позже. За один вегетативный период на одном растении образуется 6–7 летних листьев. Длина летних листьев (рис. 3) составила в среднем от 50 (Псков) до 114 см (Хабаровск). Согласно критерию Стьюдента, различия по длине летних листьев практически между всеми образцами достоверны; коэффициент вариации этого признака – от 6 (Тарту) до 60% (Псков).

Летние листья у растений закавказского происхождения начали засыхать на 2 нед раньше, чем у остальных, более северных образцов. Полное отмирание летних листьев в инвазионной популяции отмечено в начале сентября.

В середине августа начали расти листья (по 4–5 на особь), которые уходят под снег и в следующем вегетационном сезоне развиваются как весенние листья.

У подмосковных и таганрогского образцов соцветия – початки появились в первой декаде июня, остальные образцы зацвели на 1–1,5 нед позже. На каждом растении образовалось только по одному початку, средняя продолжительность цветения составляла 3 нед. Длина покрывала всегда превышает длину листьев и составляет в среднем от 73 (Поти) до 133 см (Архангельское). Длина соцветия у всех образцов 6–8 см, диаметр 1,1 см (см. таблицу). Зрелых семян после отцветания нами не обнаружено.

ВЫВОДЫ

Аир обыкновенный в Восточной Европе представляет собой стерильный, вегетативно размножающийся триплоид, а в азиатской части России – фертильный тетраплоид.

Период произрастания инвазионных популяций аира в России насчитывает, по-видимому, более 300 лет.

*Изменчивость длины покрывала и длины початка
у сравнительных культур аира болотного*

Пункт сбора корне- виц	Длина покрывала, см		Длина початка, см	
	средняя	амплитуда изменчивости	средняя	амплитуда изменчивости
Псков	100,5 + 2,5	97–104	7,5 + 0,4	7–8
Тарту (Эстония)	105,1 + 5,2	99–115	7,2 + 0,4	6–8
Архангельское (Московская обл.)	133,2 + 7,5	107–157	7,3 + 0,4	6–8
Зарайск (Мос- ковская обл.)	94,0 + 2,3	91–96	6,0 + 0,0	6–6
Таганрог	95,0 + 2,1	90–98	8,0 + 0,0	8–8
Поти (Грузия)	73,0 + 6,4	64–82	7,5 + 0,4	7–8
Эчмиадзин (Армения)	88,0 + 4,9	73–100	6,8 + 0,2	6–7
Хабаровск	118,0 + 4,2	95–131	7,5 + 0,4	7–8

Внутри вторичного ареала аира на территории европейской части России и Закавказья выявлена генетически закрепленная межпопуляционная изменчивость (не носящая клинального характера) по темпам роста как весенних, так и летних листьев. Изменчивость фенологического ритма развития у сравнительных культур практически не выражена.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 03-04-48094.

ЛИТЕРАТУРА

1. Ammal E.K. et al. The interrelationship between polyploidy, altitude and chemical composition in *Acorus calamus* // Curr. Sci. 1964. Vol. 33, N 16. P. 500.
2. Raquibuddowla M.M., Siddiqueullah R.S., Dewan A. Studies on the solvent extraction of oil from *Acorus calamus* // Sci. Res. Dacca. 1967. N 4. P. 234–239.
3. Wulff H.D. Über die Ursache der Sterilität des Kalmus (*Acorus calamus*) // Planta. 1940–1941. Bd. 31, N 3. S. 478–491.
4. Хромосомные числа цветковых растений. Л.: Наука, 1969. 926 с.
5. Wieffering I.H. Some notes on the diploid chromosome number of the genus *Acorus* // Acta bot. neerl. 1972. Vol. 21, N 5. P. 555–559.
6. Wang H., Li W.-L., Gu Z.-J., Chen Y.-Y. Cytological study on *Acorus* in Southwestern China with some cytogeographical notes on *A. calamus* // Acta bot. sinica. 2001. Vol. 43, N 4. P. 354–358.
7. Ito I. Chromosomen und Sexualität von den Araceae. 1. Somatische Chromosomenzahlen einiger Arten // Cytologia. 1942. Bd. 12, N 2/3. S. 313–325.
8. Larsen K. Studies in the flora of Thailand. 54. Cytology of vascular plants. III. A study of Thai Aroids // Dans. bot. ark. 1969. Vol. 27, N 1. P. 39–59.
9. Palmgren O. Chromosome number in angiospermous plants // Bot. Notic. 1943. P. 348–352.
10. Kozłowski J. Kariotyby tataraku (*Acorus calamus*) na terenie Polski // Biul. Inst. Roslin Lecznicznych. 1960. N 6. S. 65–70.
11. Sokolowska-Kulczycka A. Further additions to chromosome numbers of Polish angiosperms // Acta Soc. bot. pol. 1961. Vol. 30, N 3. P. 463–489.
12. Engler A. Das Pflanzenreich. Leipzig: Preuss. Akad. Wissenschaften, 1905. S. 308–313.
13. Mucke M. Über der Bau und die Entwicklung der Frucht und über die Herkunft von *Acorus calamus* // Bot. Ztschr. 1908. Bd. 66. S. 1–23.
14. Schantz M. Über die Verbreitung und Herkunft von *Acorus calamus* // Medd. Norsk Farm. Selskap. 1959. Bd. 21. S. 13–21.
15. Wein K. Die alteske Einführungs und Ausbreitungs geschichte von *Acorus calamus* // Hercynia. 1940. Bd. 3. S. 71–128.
16. Bennett A. *Acorus calamus* in England // J. Bot. 1903. Vol. 41. P. 23–24.
17. Britton J. *Acorus* in Cheshire // Ibid. 1901. Vol. 39. P. 38.
18. Besser W. Catalogus plantarum in Horto botanico gymnasii volhyniensis cremeneci culturarum. Cremeneci, 1816. 34 s.
19. Index plantarum anno 1824 in Horto botanico Imperiali Petropolitano videntium. Petropoli, 1824. 75 p.
20. Index seminum et plantarum horti botanici Unaversitatis Caesariae Mosquensis. Mosquae: Typis Universitatis, 1826. 82 p.
21. Packet J.G., Ringius G.S. The distribution and status of *Acorus* in Canada // Canad. J. Bot. 1984. Vol. 62, N 11. P. 2248–2252.
22. Britton N., Brown A. *Acorus* // An illustrated flora of Northern United States, Canada and British possessions. 1896. Vol. 1. P. 364.
23. Harper R.M. Is *Acorus calamus* native in the United States? // Torreya. 1936. Vol. 36, N 6. P. 143–147.
24. Love A., Love D. Chromosome number repots // Taxon. 1964. Vol. 13, N 3. P. 99–110.
25. Jervis R.A., Buell M.F. *Acorus calamus* in New Jersey // Bull. Torrey Bot. Club. 1964. Vol. 91, N 4. P. 335–336.
26. Jones G.E. Chromosome numbers and phylogenetic relationships in the Araceae. Ann Arbor, 1957.

27. Baranov A. On the case of sprouting of the seeds of *Acorus calamus* in North Manchuria // *Phyton*. 1960. Vol. 9, N 1/2. P. 21–23.
28. Rode J., Mastnak-Culk C., Wagner T. *Acorus calamus* L. in Slovenia // *Beit. Zuchtungsforsch.* 1996. Jg. 2, N 1. S. 88–91.
29. Юкневичене О.-Г.К. Рост и развитие айра // *Тр. АН ЛитССР. Сер. В, Биол. науки.* 1971. Т. 3. С. 35–41.
30. Юкневичене О.-Г.К. Некоторые вопросы изучения биологии айра и вахты трехлистной в Литовской ССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Вильнюс, 1969. 28 с.
31. Wulff H.D., Stahl E. Chemische Rassen bei *Acorus calamus* // *Naturwissenschaften*. 1960. Bd. 47, N 5. S. 114.

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

Поступила в редакцию 18.09.2003 г.

SUMMARY

Vinogradova Yu.K. Variability of *Acorus calamus* L. biological characteristics in natural and invasive populations

The map of *A. calamus* area has been drawn according to published data and herbarium collections. Diploid, triploid, tetraploid and hexaploid races have been discerned. In Eastern Europe *A. calamus* was found to be a sterile triploid, propagating itself vegetatively, in Asiatic Russia – a fertile one. Apparently the invasive populations have existed in Russia for more than 300 years. Genetical interpopulation variability of growth has been ascertained for both spring and summer leaves in artificial invasive populations, developed within the secondary area in European Russia and Transcaucasia. Variability of phenological rhythm has not been revealed.

УДК 582:683.2

ЧТО ТАКОЕ *ERYSIMUM LEUCANTHEMUM* (STEPH.) V. FEDTCH. И *E. VERSICOLOR* (BIEB.) ANDRZ. (BRASSICACEAE)?

И.А. Шанцер

Желтушник белоцветковый (*Erysimum leucanthemum* (Steph.) V. Fedtch.) широко распространен в степной зоне на юге России, Украины, на Северном Кавказе и в Северном Казахстане. На западе он доходит почти до Молдавии, на востоке – до западных предгорий Алтая. Понимание объема, границ и правильного наименования этого и некоторых близкородственных таксонов существенно различается в работах разных исследователей. Настоящая заметка представляет собой попытку разобраться в этой проблеме.

Первоначально данный вид был описан в 1800 г. как *Cheiranthus leucanthemus* Steph. [1]. Однако уже в 1808 г. М. Биберштейн [2] описал с Северного Кавказа новый вид *C. versicolor* Bieb., а *C. leucanthemus* Willd. указал в качестве белоцветковой разновидности своего более широкого понимаемого вида. Следует заметить, что принцип приоритета не имел тогда той всеобщей обязательности, которую он получил с принятием Международного кодекса ботанической но-

менклатуры. В последующих публикациях других авторов [3–5] этот вид принимался в понимании Биберштейна, будучи уже перенесен в род *Erysimum*. Так, E. Boissier [4] во “Flora Orientalis” привел *C. leucanthemus* Willd. в качестве бледноцветковой формы *E. versicolor* Bieb. (“forma floribus pallidoribus”), а в самом тексте описания этого вида указал, что цветки у него бледно-желтые или, по сведениям других авторов, белые (“flores pallide ochroleuci imo (ex auctoribus) albidii”). Область распространения этого вида, по Boissier, охватывает “Rossia austro-orientalis, Songaria, Sibiria Altaica”, т.е. в современном понимании юго-восток европейской части России и Северный Казахстан. И.К. Пачоский [5] в своих “Исследованиях Калмыцких степей” приводит сведения о распространении *E. versicolor* Andrz. на территории современных Астраханской, Волгоградской областей и Калмыкии, причем отдельно указывает на находки в районе Енотаевска и Николаевки (Астраханская область, вдоль Волги. – И.Ш.) белоцветковой разновидности “var. floribus albis (*Cheiranthus leucanthemus* Willd.)”. Таким образом, можно видеть, что среди авторов, писавших в XIX в., никаких сомнений или разногласий по поводу того, что такое *E. versicolor* и *C. leucanthemus* не возникало.

Впоследствии, в XX в., в таксономических работах, посвященных роду *Erysimum*, признак окраски лепестков венчика полностью исчез из всех описаний этого таксона. Видимо, это произошло в связи с переоценкой (и недооценкой. – И.Ш.!) его таксономической значимости, так как окраска лепестков часто плохо сохраняется на гербарных образцах. По моему мнению, именно эта недооценка и привела в дальнейшем к возникновению таксономической и номенклатурной путаницы, которую я попытаюсь прояснить ниже.

В 1904 г. Б.А. Федченко [6] восстановил приоритетное название *Erysimum leucanthemum* (Steph.) V. Fedtsch., отнеся биберштейновский *Erysimum versicolor* (Bieb.) Andrz. в синонимы. Во “Флоре Западного Тянь-Шаня” он привел этот вид по единственному образцу А. Регеля из Ташкента, а область его общего распространения указал, как Северный и Восточный Туркестан (в современном понимании – Казахстан), Южную Россию, Кавказ, Южный Алтай и Северную Персию. Это последнее указание стало, по моему мнению, вторым, после игнорирования окраски цветков, источником недоразумений в систематике и номенклатуре белоцветкового желтушника. E. Boissier [4] не приводил *E. versicolor* для Северного Ирана, считая его распространенным значительно севернее. Указание Федченко, несомненно, связано с первоописанием этого вида у K.L. Willdenow [1], где распространение *Cheiranthus leucanthemus* охарактеризовано кратко: “Persia borealis”. Но что такое была “Persia borealis” в конце XVIII в.? Это был совсем не Северный Иран в его современных границах, а территория нынешнего Дагестана. Так что образец, послуживший для описания *C. leucanthemus*, происходит, скорее всего, откуда-то с территории Северо-Западного Прикаспия.

Произведенное Федченко номенклатурное изменение было воспринято в последующих фундаментальных обработках во “Flora Iranica” [7] и “Флоре европейской части СССР” [8]. Причем в первой из них *Erysimum leucanthemum* был приведен исключительно по образцам с территории Восточного Афганистана (! – И.Ш.) и в отличие от указаний всех предшествующих и последующих авторов как многолетник, а не двулетник. Вероятно, этот афганский вид был ошибочно определен, что, судя по всему, впоследствии признали и сами авторы обработки. Согласно В.И. Дорофееву [9], А. Polatschek в личном сообщении указывал, что, по его мнению, *E. leucanthemum* распространен только на территории СССР. Во “Flora Iranica” [7] тип *E. leucanthemum* процитирован как “Persia borealis” и впервые дано указание на его нахождение в гербарии Берлин-Далема (B), хотя отсутствие восклицательного знака при этом указании и говорит о

том, что авторы обработки самого типового образца не видели. В настоящее время изображения около 18 000 гербарных листов из гербария Botanischer Garten und Botanisches Museum Berlin-Dahlem (B) (<http://ww2.bgbm.org/herbarium/AccessMenu.cfm>) доступны через Интернет, в том числе 12 листов *E. leucanthemum*. Однако среди них нет образца, который мог бы рассматриваться как типовый. Все они (за исключением одного явно неверно определенного растения из Турции) собраны не ранее 1824 г. с территории юго-востока России, главным образом из Сарепты и Астрахани.

Один из ведущих отечественных специалистов по крестоцветным В.И. Дорофеев [10] первоначально принял еще более широкую трактовку *E. leucanthemum*, отнеся в его синонимы, кроме *E. versicolor*, еще и северокавказский *E. collinum* (Weib.) Andr. ex Willd. и североиранский *E. passgalense* Boiss. Однако позднее он [11, 12] стал признавать видовую самостоятельность *E. versicolor* и применять это название для всей равнинной части ареала *E. leucanthemum* s.l. и предгорий Кавказа, а *E. leucanthemum* s. str. считать исключительно иранско-закавказским видом, синонимом которого является описанный из Северного Ирана *E. passgalense*. По Дорофееву, “Листья *E. versicolor* покрыты 2-, 3-раздельными волосками, стеблевые листья линейные, прикорневые – струговидно рассечены на достаточно крупные зубцы и образуют розетку; листья же *E. leucanthemum* покрыты 3-, 4-, 5-раздельными волосками, у стеблевых листьев пластинка широкая, иногда имеется черешок” [11].

Изучение гербарных материалов Ботанического института им. В.Л. Комарова в Санкт-Петербурге (LE), Московского университета (MW) и Главного ботанического сада (МНА) показало, что закавказские образцы действительно отличаются от северокавказских, южнорусских и северокавказских. Однако правильность применения к ним названия *E. leucanthemum* вызывает серьезные сомнения. Основывается такая точка зрения, скорее всего, на предположении о происхождении типового образца из “Северной Персии”. Однако где фактически этот образец находится сейчас и существует ли вообще – неизвестно. Как уже отмечалось, в гербарии Музея в Берлин-Далеме (B) его, судя по всему, нет. Более того, местоположение “Северной Персии” в XVIII в., как уже было упомянуто, соответствует вовсе не современному Северному Ирану, а Дагестану.

В то же время тщательное изучение большого числа гербарных образцов показало, что окраска цветков может быть в большинстве случаев определена даже у растений не особенно хорошей сохранности. Желтый цвет лепестков, как правило, отчетливо различим хотя бы у некоторых цветков. Если же лепестки изначально были белыми, то на образцах плохой сохранности большинство из них буреет, но оттенок этого побурения все равно несколько иной, чем у желтоцветковых растений. И по этому признаку все без исключения образцы из Закавказья и Северного Ирана, которые мне удалось изучить, были желтоцветковыми. По прочим признакам их можно разделить на две группы: явно многолетние растения с выраженным многоглавым каудексом, которые, скорее всего, могут быть отнесены к *E. leptophyllum* (Weib.) Andr.; двулетние растения, по характеру опушения сходные с южнорусскими образцами *E. leucanthemum*, но обладающие более разреженным опушением и более крупными и широкими, всегда цельнокрайними короткочерешковыми листьями. Последние вполне соответствуют описанию закавказского “*E. leucanthemum*” у Дорофеева [11]. В то же время они вполне соответствуют описанию *E. passgalense* у Boissier [4] и во “Flora Iranica” [7] и, очевидно, могут быть отнесены к этому виду.

Белоцветковые же растения (которые, вероятнее всего, и могли быть изначально описаны как *Cheiranthus leucanthemus*) встречаются только севернее, на-

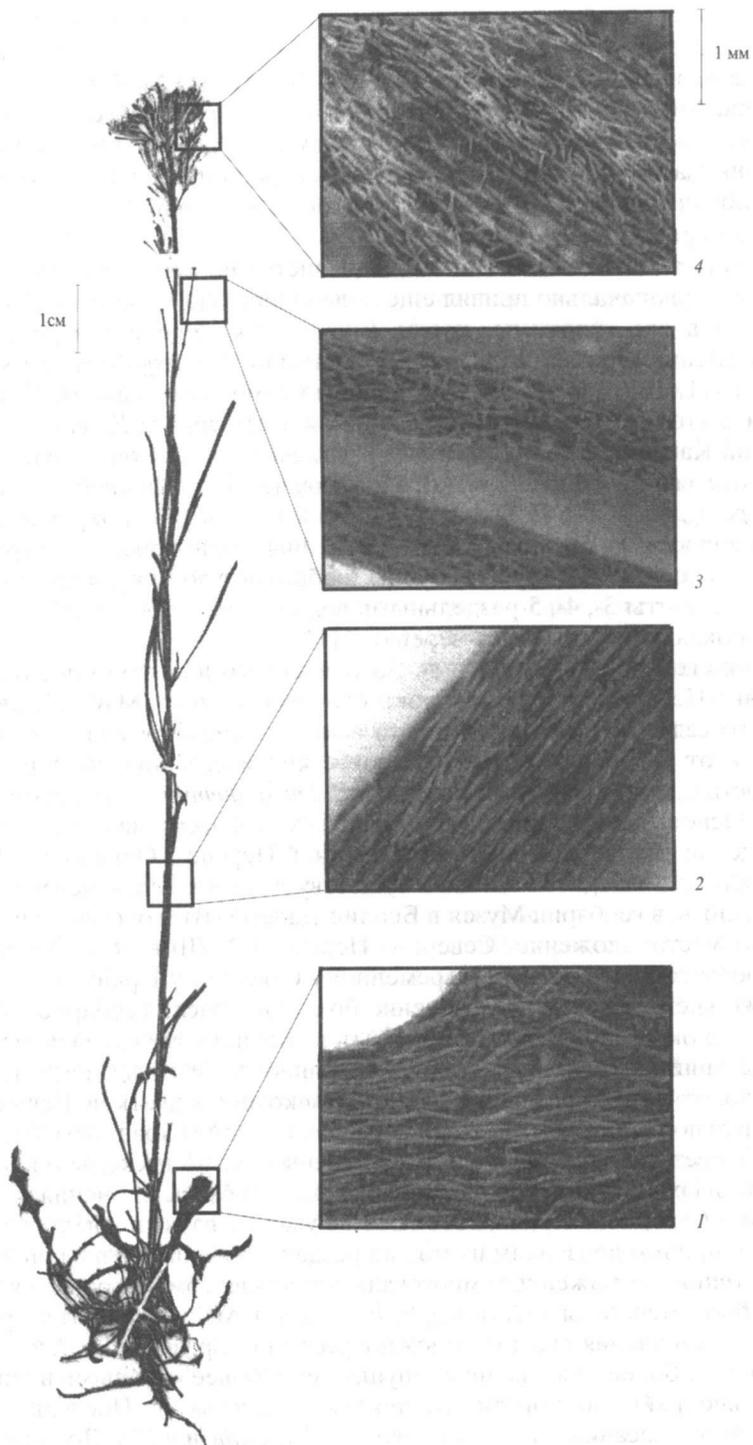


Рис. 1. Общий вид и опушение разные частей *Erysimum leucanthemum*
 1 – лист, 2 – стебель, 3 – стручок, 4 – чашелистик

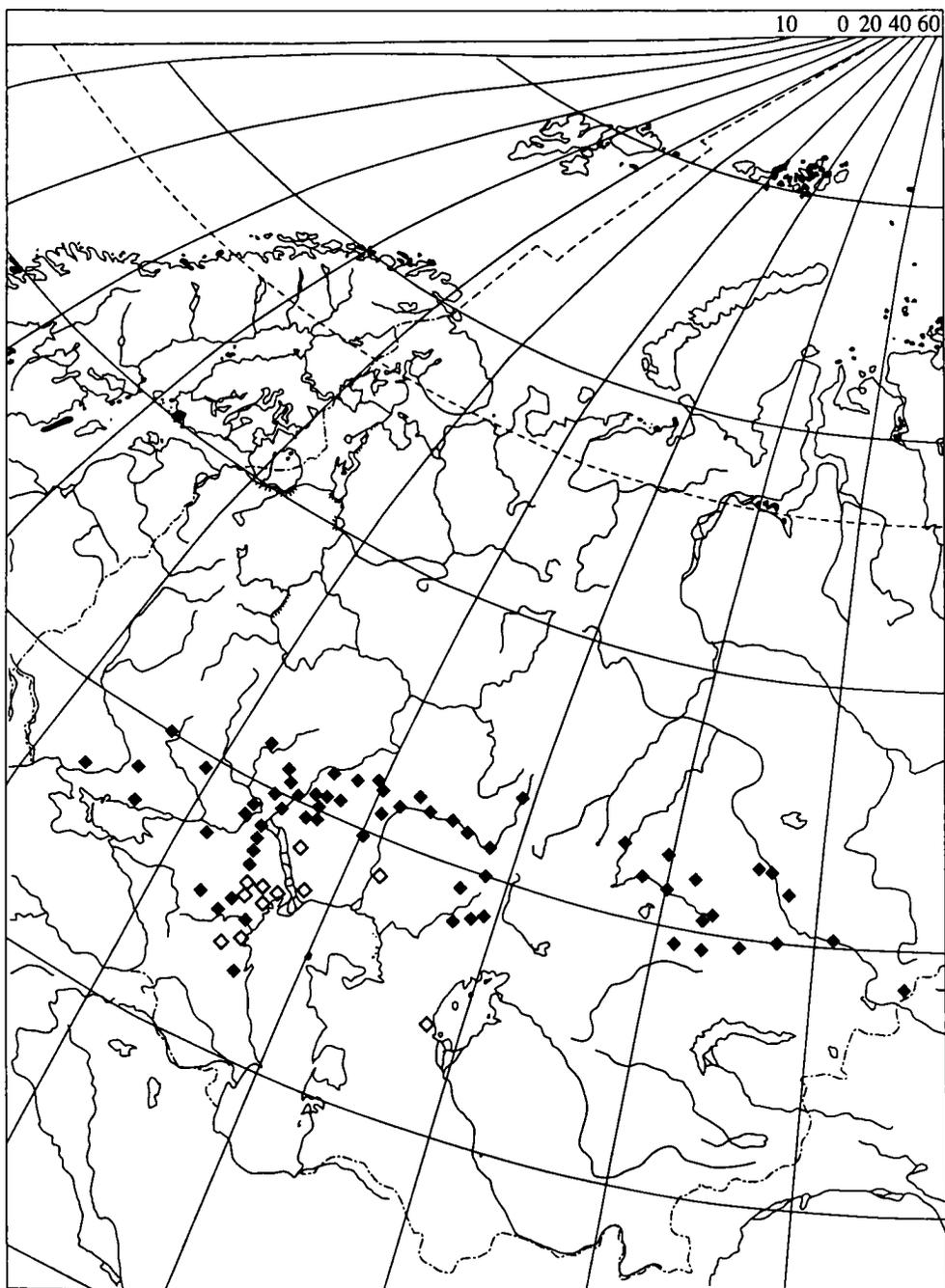
чиная с прикаспийских районов Северного Дагестана и Калмыкии. По всем остальным признакам они идентичны растениям, которые Дорофеев [11, 12] относит к *E. versicolor*. Его характерные макроморфологические признаки (крупнозубчатые розеточные и цельнокрайние узколинейные сидячие стеблевые листья, вальковатые цилиндрические плоды) и особенности опушения разных частей растения показаны на рис. 1. Именно к этому виду, по моему убеждению, и следует применять название *E. leucanthemum*, отнеся *E. versicolor* в его синонимы. Собственно говоря, именно к этому виду и применялись оба названия большинством авторов на протяжении XIX и XX вв.

Вместе с тем в процессе изучения изменчивости окраски цветков у *E. leucanthemum* выявилась одна ранее никем не замеченная закономерность. Вообще растения с белыми, лишенными нормальной для конкретного вида окраски, цветками не представляют собой никакого выдающегося явления, хотя, насколько мне известно, у желтоцветковых видов крестоцветных встречаются нечасто. Нет их, в частности, у всех других видов рода *Erysimum*, для которого характерны цветки разных оттенков желтого или, реже, фиолетового цвета. Так что *E. leucanthemum*, обладающий желтыми и белыми цветками, представляет собой исключение из общего правила. Однако в отличие от белоцветковых форм у многих других видов, встречающихся спорадически в популяциях растений с нормальной окраской венчиков, белоцветковая форма *E. leucanthemum* обладает собственным резко очерченным ареалом и распространена аллопатрично с желтоцветковой формой (рис. 2).

В ходе полевых исследований в Астраханском и Волгоградском Заволжье и Калмыкии в 1990–1996 гг. удалось проследить характер перехода между ними на границе ареалов.

Так, в окрестностях озера Баскунчак и к югу от него в популяциях встречаются исключительно белоцветковые растения, а в 40 км к северу, в окрестностях соленого оз. Боткуль, в степных популяциях *E. leucanthemum* присутствуют обе цветковые формы. При этом желтая окраска лепестков сильно варьирует по интенсивности, а белоцветковые растения обычно имеют бледно-желтые ноготки и белые отгибы лепестков. Но уже в 14 км к северо-западу, в районе лимана Большая Ханата, белоцветковая форма исчезает полностью. Доминирующим цветом лепестков становится лимонно-желтый, экземпляры с цветками более бледной окраски попадаются лишь изредка. Дальше к северу изменчивость интенсивности желтой окраски цветков становится практически незаметной. Таким образом, переходная полоса, в которой в популяциях *E. leucanthemum* встречаются как бело-, так и желтоцветковые растения (с бледно-желтой окраской лепестков), весьма узка, ширина ее составляет всего несколько десятков километров. К северу от нее белоцветковые растения не были встречены ни разу, как и желтоцветковые – к югу. Аналогичная картина наблюдается и в Калмыкии, хотя там этот переход не удалось проследить настолько детально. Ареал белоцветковой формы географически практически совпадает с границами Прикаспийской низменности, и это позволяет предположить, что ее происхождение может быть связано с плейстоценовыми трансгрессиями Каспия. Обе формы представляют собой две географические расы с узкой переходной полосой на границе ареалов, что позволяет рассматривать их как подвиды.

Erysimum leucanthemum (Steph.) V. Fedtsch. 1904, Тр. Петерб. бот. сада, 23, 2: 413; Kotov 1979, Fl. Partis Europ. URSS 4: 137; Дорофеев 1986, Нов. сист. высш. раст. 23: 65, id. 1987, Ботан. журн. 72 (11): 1542 p.p., excl. syn. *E. collinum* (Bieb.) Rupr. et *E. passgalense* Boiss.; auct. non Polatschek, Rech. fil. et Cullen, in Rech. fil. 1968, Fl. Iran. 57: 295; Дорофеев 1991, Ботан. журн. 76 (7): 988; id. 2002, Turczani-



- ◆ - 1
- ◇ - 2

МАСШТАБ 1 : 30.000.000
 600 300 0 800

Рис. 2. Распространение *Erysimum leucanthemum*
 1 – *E. leucanthemum* subsp. *versicolor*, 2 – *E. leucanthemum* subsp. *leucanthemum*

novia 5 (3): 73. Basionym: *Cheiranthus leucanthemus* Steph. ex Willd. 1800, Spec. Plant. 3, 1: 521. Typus: Persia borealis. Точное местонахождение типового образца неизвестно.

Erysimum leucanthemum (Steph.) B. Fedtsch. subsp. *leucanthemum*. *Cheiranthus leucanthemus* Steph. ex Willd. 1800, Spec. Plant. 3: 521; Bieb., Fl. Taur.-Cauc. 1808, 2: 119 pro syn.; Boiss. 1867, Fl. Or. 1: 197 pro forma floribus pallidioribus. Typus: typus speciei.

Распр.: Прикаспийская низменность: Гурьевская область Казахстана (на восток до побережья Аральского моря), Астраханская область, прикаспийские районы Калмыкии и Дагестана.

Erysimum leucanthemum (Steph.) B. Fedtsch. subsp. *versicolor* (Bieb.) Schanzer, comb. nov. *E. versicolor* (Bieb.) Andrz. 1824, in DC. Prodr. 1: 198. – *Cheiranthus versicolor* Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2: 119–120, p.p., excl. syn. Typus: in campis vastis Caucaso adjacentibus, etiam ad fluvium Terek circa Kisljar et Mosdok (“Ex collibus siccis Tanai et Kisljar viciniciis, Junio, a. 1824”, neotypus, LE, гербарий Биберштейна).

В гербарии Ботанического института им. В.Л. Комарова в Санкт-Петербурге найти соответствующие протологу образцы *Cheiranthus versicolor* мне не удалось. Не были они обнаружены и в кавказском секторе гербария. В гербарии М. Биберштейна *Cheiranthus versicolor* представлен только материалами, собранными им в Нижнем Поволжье (на Дону, в окрестностях Сарепты и Астрахани) в 1824 г., что и повлекло выбор неотипа.

Распр.: Северный и Западный Казахстан, юг европейской части России, Северный Кавказ, юг Украины на запад до Молдавии.

Данная работа была выполнена в рамках проекта “Флора Нижнего Поволжья” при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант 93-04-06762), Международного научного фонда (гранты N1B000 и N1B300), а также экспедиционного гранта National Geographic Society no. 4983-93 (руководитель проектов проф. А.К. Скворцов). Автор благодарен кураторам гербариев LE и MW за возможность изучения их коллекций.

ЛИТЕРАТУРА

1. Willdenow K.L. Species plantarum. 4 ed. Berolini, 1800. Т. 3. 670 p.
2. Bieberstein F.M. Flora Taurico-Caucasica. Charkoviae, 1808. Т. 2. 477 p.
3. Candolle A.P. de. Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis. Parisiis, 1824. Vol. 1. 747 p.
4. Boissier E. Flora Orientalis. Basileiae; Genevae, 1867. Vol. 1. 896 p.
5. Пачоский И.К. Флорографические и фитографические исследования калмыцких степей. Киев, 1892. 142 с.
6. Федченко Б.А. Флора Западного Тянь-Шаня // Тр. имп. СПб. ботан. сада. 1904. Т. 23, вып. 2. С. 249–532.
7. Polatschek A., Rechinger K.H., Cullen J. *Erysimum* // Flora Iranica. Graz, 1968. N 57. P. 285–305.
8. Котов М.И. Сем. Brassicaceae // Флора европейской части СССР. Л.: Наука, 1979. Т. 4. С. 30–148.
9. Дорощев В.И. Конспект рода *Erysimum* L. (Brassicaceae) во флоре европейской части СССР // Новости систематики высш. растений. 1986. Т. 23. С. 61–67.
10. Дорощев В.И. Конспект рода *Erysimum* (Brassicaceae) Кавказа // Ботан. журн. 1987. Т. 72, № 11. С. 1533–1543.
11. Дорощев В.И. Новые для Кавказа виды из семейства Brassicaceae // Там же. 1991. Т. 76, № 7. С. 988–999.
12. Дорощев В.И. Крестоцветные (Cruciferae Juss.) Европейской России // Turczaninovia. 2002. Т. 5, вып. 3. С. 5–115.

SYMMARY

Schanzer I.A. What are *Erysimum leucanthemum* (Steph.) B. Fedtch. and *E. versicolor* (Bieb.) Andrz. (*Brassicaceae*)?

Erysimum leucanthemum (Steph.) B. Fedtch. is widely distributed in the steppe zone of South Russia, the Ukraine, the North Caucasus and North Kazakhstan. The paper clarifies some issues on its taxonomy and nomenclature. It is shown that, contrary to the opinion of V. Dorofeev (1991, 2002), *E. leucanthemum* is not distributed in Transcaucasia and North Iran, where it is substituted with *E. passgalense* Boiss. The name *E. leucanthemum* should be applied to the species as that was applied by most of botanists previously, with the name *E. versicolor* (Bieb.) Andrz. being reduced to its synonym. However *E. leucanthemum* is represented by two colour forms, namely white-flowered and yellow-flowered ones, which occupy separate, only slightly overlapped areas. The yellow-flowered morph is distributed through the greater part of the species range, while the white-flowered one is confined to the Caspian lowland only. These two geographical races are suggested to be recognized as separate subspecies, *E. leucanthemum* subsp. *leucanthemum* and *E. leucanthemum* subsp. *versicolor* (Bieb.) Schanzer comb. nov.

УДК 581.15:82.973

АНАЛИЗ ИЗМЕНЧИВОСТИ ЖИМОЛОСТИ ИЛИЙСКОЙ (*LONICERA ILIENSIS* POJARK.) В ПРИРОДЕ И ИНТРОДУКЦИОННОЙ ПОПУЛЯЦИИ

А.Г. Куклина

Голубые жимолости (подсекция *Caeruleae* Rehd., сем. *Caprifoliaceae*) привлекают внимание исследователей как малораспространенные ягодные растения. Если биология и особенности внутривидовой изменчивости широко распространенного вида *Lonicera caerulea* L. изучены достаточно разносторонне [1–5], то сведений о *L. iliensis* Pojark. пока еще недостаточно [6].

Жимолость илийская (*L. iliensis*) отчетливо выделяется как самостоятельный вид, описана А.И. Поярковой [7], но была выделена гораздо раньше Э.Л. Регелем [8] в качестве формы *L. caerulea* f. *angustifolia*. Это высокий (более 2 м) раскидистый кустарник с тонкими побегами. Кора светло-серая, на старых побегах шелушится узкими полосками. Побеги покрыты тонким и очень коротким (короче 0,5 мм) бархатистым опушением. Почки (3–5 мм длиной) заостренные, редко сериальные, по 2. Листья простые, цельнокрайные, мелкие (2,8–3,5 см длины 1,0 см ширины) на коротких черешках. Цветки собраны в двухцветковые дихазальные соцветия. Венчик воронковидной формы, спайнолепестный, светло-желтый. Плод – сочное многосемянное соплодие – “двухгода”. Плоды темно-синие с сизым налетом, чаще всего округлой формы (длиной 5–7 мм, шириной 4 мм), мелкие (масса около 0,1 г). Вкус кисловатый, иногда с горчинкой. В плодах – от 4 до 20 семян. Семена мелкие (длиной 1,70–1,84 мм), с характерной светло-серой окраской. Жимолость илийская – это диплоидный вид ($2n = 18$) во всех обследованных точках ареала [6].

Естественный ареал жимолости илийской в Средней Азии ограничивается бассейном р. Или [7], охватывает не только Южный Казахстан (среднее и начало нижнего течения р. Или в Прибалхашье, низовье левых притоков р. Или

в Тянь-Шане), но и заходит на китайскую часть бассейна р. Или. Все местообитания, как правило, в предгорье, на высоте 350–1200 м, в чем этот вид имеет значительный высотный разрыв с географически близкой жимолостью (*L. caerulea* subsp. *stenantha* (Pojark.) Hulten ex Skvortsov), которая произрастает в основном на высоте 1800–2600 м над ур. моря в ельниках Тянь-Шаня. Местонахождения жимолости илийской сильно разбросаны и немногочисленны, некоторые исчезают по мере освоения бассейна р. Или.

Этот эндемичный вид отличается от других представителей подсекции *Caeruleae* своей экологической обособленностью, растет исключительно в приречных полосах древесной растительности – тугах р. Или и ее притоков, протекающих в зоне пустыни. Он предпочитает открытые, достаточно освещенные участки с нейтральными и слабощелочными почвами (рН 7,6–8,2), реже встречается на кислых (рН 4,9).

Известно, что жимолость илийская под названием *L. caerulea* var. *angustifolia* культивировалась в конце XIX в. в Санкт-Петербургском ботаническом саду [9], но вскоре выпала и повторных попыток ее интродукции долгое время не проводилось. В 1953–1958 гг. А.К. Скворцов выращивал безгоречную жимолость илийскую, привезенную из Казахстана (долина р. Или недалеко от п. Илийска), в ботаническом саду Московского университета [10]. В дальнейшем она была размножена семенами, а значительная часть этого потомства (около 80 кустов) перенесена в 1972–1975 гг. в Главный ботанический сад РАН [6].

Целью исследования было сравнение особенностей внутривидовой изменчивости московской интродукционной популяции (ГБС РАН) жимолости илийской с родственными природными популяциями, что важно для относительной оценки перспективности культивирования ее в средней полосе России.

Материалом послужили наши собственные гербарные сборы *L. iliensis*: 1) из интродукционной популяции в ГБС РАН (сбор 2003 г.); из Южного Казахстана, бассейн р. Или; 2) долина р. Чарын, окр. пос. Сарытогой; 3) долина р. Усек, окр. пос. Енбекши; 4) долина р. Чилик, окр. пос. Алгабас; 5) долина р. Чилик, окр. пос. Саты; а также *L. caerulea* subsp. *stenantha* из Кыргызстана, в Тянь-Шане; 6) горы Нура, ущелье р. Он-Арча; 7) Киргизский хребет, долина р. Шамаи; 8) хребет Сусамыртау, ущелье р. Кызыл-Кол (сбор 1985 г.).

В каждой локальной популяции исследовали 40 плодоносящих кустов по ранее описанной методике [3, 5], оценивая эндогенную и внутривидовую изменчивости формы листовой пластинки (по индексу L/D), размеров венчика и диаметра трубки (мм), размеров семян (мм), формы (по индексу L/D), массы (г) и вкуса плодов (по 6-балльной шкале).

В результате изучения природных популяций жимолости илийской выявлен полиморфизм и определен диапазон изменчивости ряда морфологических признаков. Анализируя уровень изменчивости, можно констатировать, что большинство изученных признаков относительно стабильны.

Форма листа жимолости илийской мало изменчива. Соотношение листовых вариаций, несмотря на визуально отмеченное однообразие, имеет некоторые особенности (табл. 1). Во всех природных популяциях преобладают формы с удлиненно-эллиптическими (около 30%) и продолговатыми (до 50%) листьями, в меньшей мере представлены ланцетные формы (5–12%). При этом отмечается значительное качественное и количественное сходство между популяциями окрестностей пос. Енбекши и пос. Сарытогой, где полностью отсутствуют широкоэллиптические формы листа (с индексом l/d менее 1,99). В то же время жимолость илийская в окрестностях пос. Алгабас и пос. Саты наиболее сходна с

Таблица 1

Соотношение формовых вариаций листа голубых жимолостей в природных и интродукционной популяциях, %

Местонахождение популяции	Форма/индекс листа, <i>l/d</i>				
	Широко-эллиптическая	Продолговато-эллиптическая	Удлиненно-эллиптическая	Продолговатая	Ланцетная
	1,4–1,99	2,0–2,49	2,5–2,89	2,9–3,49	более 3,5
<i>Lonicera iliensis</i>					
Москва, ГБС РАН	–	6,7	33,2	60,1	–
Окр. пос. Енбекши, р. Усек	–	7,5	32,5	54,8	5,2
Окр. пос. Сарытогой, р. Чарын	–	7,4	32,8	47,5	12,3
Окр. пос. Алгабас, р. Чилик	5,3	23,7	39,5	21,0	10,5
Окр. пос. Саты, р. Чилик	18,9	64,9	13,5	2,7	–
<i>L. caerulea</i> subsp. <i>stenantha</i>					
Горы Нура, ущелье р. Он-Арча	16,7	42,8	26,2	14,3	–
Киргизский хр., р. Шамси	15,1	50,2	24,9	9,8	–
Хр. Сусамыртау, р. Кызыл-Кол	19,5	65,8	14,7	–	–

высокогорными популяциями *L. caerulea* subsp. *stenantha* в Тянь-Шане, там прослеживается увеличение доли округлых форм.

Интродукционная популяция жимолости илийской в Москве оказалась чрезвычайно сходной по соотношению формовых вариаций листа только с природными популяциями окрестностей пос. Сарытогой и пос. Енбекши, к тому же мы не обнаружили в ней ланцетных и широкоэллиптических форм листа. Соответственно диапазон изменчивости формовых вариаций листа в культуре оказался несколько меньше. По всей вероятности, черты сходства связаны с тем, что первоисточником интродукции этого вида в основном послужил природный материал из окр. пос. Енбекши и Сарытогой, а ограничение форм листа могло произойти под воздействием селективных факторов.

В условиях интродукции средняя длина венчика у жимолости илийской (табл. 2) несколько меньше (11,6 мм), чем в природе (12,6 мм). Такой систематически важный признак, как диаметр трубки венчика, достаточно постоянен (1,1 мм). Согласно данным наших исследований [5], по этому признаку отмечается наибольшее сходство с *L. caerulea* subsp. *stenantha* (1,09 мм) и сильная вариабельность в географических популяциях *L. caerulea* (Карпаты – 2,13; Кавказ – 1,5; Алтай – 1,72; Охотя – 1,86; Камчатка – 2,09 мм).

Форма и размеры плодов в пределах одного куста относительно постоянны, не могут варьировать у разных особей в пределах одной популяции [1, 2]. В интродукционной популяции *L. iliensis* форма плода шаровидная, со слабо выраженным оттянутым носиком, как и в природе. Диапазон изменчивости форм плодов очень узок, встречаются только округлые соплодия, нет более удлиненных форм. Если в природных местообитаниях плоды на кустах довольно мелкие

Таблица 2

Изменчивость морфологических признаков жимолости илийской в природной и интродукционной популяциях

Признак	Происхождение популяции	Среднее значение, ($M \pm \sigma$)	Лимит (min-max)	Коэффициент вариации, CV, %
Форма листа (по индексу l/d)	Южный Казахстан, пос. Енбекши	2,84±0,01	1,9–3,6	0,4
	Москва, ГБС РАН, интродукция	2,91±0,08	2,2–2,3	2,7
Длина венчика, мм	Южный Казахстан, пос. Енбекши	12,58±0,32	11,5–13,8	2,5
	Москва, ГБС РАН, интродукция	11,61±0,06	9,4–15,1	0,5
Диаметр трубкавенчика, мм	Южный Казахстан, пос. Енбекши	1,08±0,04	1,0–1,2	3,7
	Москва, ГБС РАН, интродукция	1,05±0,16	0,8–1,4	15,2
Форма плода (поиндексу l/d)	Южный Казахстан, пос. Енбекши	1,30±0,01	1,0–1,6	0,8
	Москва, ГБС РАН, интродукция	1,27±0,04	1,2–1,6	3,2
Масса плода, г	Южный Казахстан, пос. Енбекши	0,07±0,04	0,01–0,2	57,1
	Москва, ГБС РАН, интродукция	0,23±0,05	0,1–0,4	21,7

(средняя масса – 0,01–0,19 г, не более 0,23 г), то в культуре иная картина. Диапазон вариабельности массы плодов указывает на увеличение доли крупноплодных растений.

По дегустационной оценке вкусовых форм в культуре преобладают кисло-сладкие плоды без горечи. Первопричиной такой характеристики, по-видимому, является высокая степень безгоречных плодов в природных популяциях бассейна р. Или. По срокам и продолжительности плодоношения в интродукционной популяции наблюдается индивидуальная изменчивость. Преобладают формы со средними сроками (№ 8, 11, 12, 24), но отдельные особи (№ 3, 29) отличаются более поздними сроками созревания плодов.

Сравнение размеров семян показало [6], что в культуре они крупнее (2,1 мм длиной), чем в природе (1,7 мм). Семена, собранные в культурной популяции, почти всегда дружно прорастают и имеют всхожесть около 30%, что в природе бывает реже. Развитие сеянцев идет дружно, хотя и растянуто по срокам, что свидетельствует об относительной доместикации вида.

Если в природных популяциях главным селективным фактором является естественный отбор, то в культурных (доместифицированных) – при сознательном участии человека на характер изменчивости влияет искусственный отбор, или селекция. В доместифицированной популяции признаки жимолости можно сгруппировать по отношению к селективной деятельности человека [11] на безразличные (форма листа, размер и форма венчика) и хозяйственно ценные, или полезные (масса соплодия, вкус и химический состав плодов, урожайность, сроки созревания и степень прикрепленности плодов и пр.).

Специфическая изменчивость признаков у вида отмечается в результате направленной селекции. С одной стороны, искусственный отбор приводит к обеднению генофонда культурной популяции, что в первую очередь отражается на категории безразличных признаков (например, форма листа). Но с другой – наличие определенного диапазона изменчивости не только полезных, но и безразличных признаков служит показателем уровня варибельности и, следовательно, является неким критерием состояния генофонда, что важно знать для дальнейших работ по интродукции вида. Желательно, чтобы диапазон варибельности безразличных признаков в культуре был не меньше, чем в природных популяциях.

ВЫВОДЫ

Жимолость илийская интересна как ягодная культура, поскольку она урожайна, неприхотлива, имеет съедобные плоды, богатые витаминами. При постоянном отборе генофонд этого вида изменялся в сторону улучшения полезных признаков (вкус и масса плодов, размеры семян), сохраняя некоторую варибельность. По срокам массового созревания плодов в культуре зафиксированы средние (вторая декада июля) и поздние (август) формы. Исходя из имеющегося генетического разнообразия в нашей интродукционной популяции, мы выделили отборные формы: Витаминная (№ 10) – в плодах более 80 мг% витамина С, Крупноплодная (№ 9) – средняя масса плодов около 0,4 г, Урожайная (№ 20), Поздняя (№ 29) – плодоношение продолжается до ноября, плоды долго не осыпаются за счет хорошего прикрепления.

Культурную популяцию жимолости илийской можно считать относительно адаптированной к московскому климату. Незначительное обмерзание побегов и почек наблюдалось только в исключительно холодные зимы (1978/79 г.). Осеннее цветение не происходит. К сожалению, растения страдают от грибных заболеваний, что приводит к выпадению отдельных кустов.

Для жимолости илийской как нетрадиционной культуры потенциалом для совершенствования в дальнейшем селекционном процессе может служить генофонд отборных форм, собранный в интродукционной популяции.

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

ЛИТЕРАТУРА

1. Скворцов А.К., Куклина А.Г. Голубые жимолости. М.: Наука, 2002. 160 с.
2. Skvortsov A.K. Blue honeysuckles (*Lonicera* subsect. *Caeruleae*) of Eurasia: Distribution, taxonomy, chromosome numbers, domestication // Acta Univ. Uppsala. Symb. Bot. 1986. Vol. 27, N 2. P. 95–105.
3. Куклина А.Г. Эколого-географическая изменчивость жимолости голубой в связи с вопросами интродукции: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1987. 22 с.
4. Куклина А.Г. Полиморфизм вегетативных органов жимолости голубой // Бюл. Гл. ботан. сада. 1994. Вып. 168. С. 69–74.
5. Куклина А.Г. Географическая изменчивость цветка голубых жимолостей // Там же. 2001. Вып. 182. С. 121–129.
6. Куклина А.Г., Скворцов А.К. К интродукции жимолости илийской // Там же. 1990. Вып. 157. С. 3–9.
7. Полякова А.И. Род *Lonicera* L. // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958. Т. 23. С. 467–573.
8. Регель Э.Л. Русская дендрология. СПб.: Типография Н.М. Котомина, 1873. Вып. 3. 224 с.
9. Баталин А.Ф. Новые и малоизвестные полезные растения, введенные в культуру в последнее время императорским Ботаническим садом в Санкт-Петербурге. СПб., 1894. 11 с.

10. Скворцов А.К. Редкие древесно-кустарниковые растения из коллекции ботанического сада Московского государственного университета // Бюл. Гл. ботан. сада. 1971. Вып. 80. С. 3–9.
11. Скворцов А.К., Виноградова Ю.К., Куклина А.Г. и др. Анализ внутривидовой изменчивости и сохранение биоразнообразия методом экспериментального моделирования интродукционных популяций // Бюл. Гос. Никит. ботан. сада. 2003. Вып. 88. С. 8–14.

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

Поступила в редакцию 10.03.2003 г.

SUMMARY

*Kuklina A.G. Analysis of *Lonicera iliensis* Pojark. variability in nature and in introduction population*

L. iliensis Pojark. (subsect. *Caerulea* Rehd.) is a diploid ($2n = 18$), endemic plant species, growing exclusively in riparian forests on the Ili river and its tributaries, in Southern Kazakhstan and in China. The study on introduction population of *L. iliensis* has been carrying out in the MBG RAS since 1953. This honeysuckle is a high-yielding berry plant with fruits rich in vitamins. It is also easy to cultivate. Polymorphism and range of variability have been ascertained for several morphological traits. As a result of selection the taste of berries was improved, fruit weight increased and seed dimensions decreased. The forms with middle and late dates of fruit ripening have been defined. The introduction population *L. iliensis* may be considered to be only relatively adapted, because the plants suffer from fungous diseases.

УДК 581.9(571.6)

НОВЫЕ И РЕДКИЕ ВИДЫ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ АНЮЙСКОГО НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА (ХАБАРОВСКИЙ КРАЙ)

О.К. Добровольная

В течение 1995–1998 гг. автором проводились флористические исследования на территории Анюйского национального парка в составе различных отрядов Института водных и экологических проблем (ИВЭП) Дальневосточного отделения РАН с целью выявления видового состава.

Анюйский национальный парк расположен в Нанайском районе в нижней части бассейна р. Анюя, включает притоки Тормасу, Моади, Манома и оз. Гас-си с питающими его реками Пихца, Картанга. Растительность представлена кедрово-широколиственными, пихтово-еловыми лесами (коренными и производными), различными долинными сообществами, лугами и болотами.

Ниже приводится список новых и редких видов растений на территории парка. Номенклатура таксонов соответствует сводке С.К. Черепанова [1]. Список документирован гербарными образцами, хранящимися в ИВЭП ДВО РАН (г. Хабаровск), ГБС (Москва).

Daphne kamtschanica Maxim. – Кедрово-широколиственный лес, на склоне южной экспозиции, в бассейне р. Хогулы, 6.VI.1998. Ближайшее местонахождение – окрестности Комсомольска-на-Амуре, Боктор и оз. Кизи [2].

Gastrodia elata Blume – Вторичный березово-осиновый лес, урочище Картанга, 6.VII.1998. Водораздел Картанга–Бурга, склон северо-восточной экспозиции, вблизи ключа Скрытый, 7.VII.1998; вершина водораздела Картанга–Моади (широколиственный лес) г. Березовая, 14.VII.1998. Ближайшие пункты сбора – окрестности Комсомольска-на-Амуре, Нижней Тамбовки, Иннокентьевки и Малышево. Редкий охраняемый вид из Красной книги [2, 3].

Oreorchis patens (Lindl.) Lindl. – Редкий охраняемый вид из Красной книги Хабаровского края. Собран в долинном смешанном лесу вблизи урочища Пихца, 6.VI.1998. Ближайший пункт сбора оз. Кизи Ульчского района, окрестности пос. Манома и Троицкое Нанайского района [2, 3].

Liparis japonica (Miq.) Maxim. – Собран в долинном кедрово-широколиственном лесу в верхнем течении р. Картанга, 20.VII.1998; в кедрово-широколиственном лесу на склоне юго-восточной экспозиции г. Сапун, 4.VII.1998. Очень редкий вид, известный из нескольких пунктов Хабаровского края: окрестности Комсомольска-на-Амуре и Хабаровска [2, 3].

Galearis cyclochila (Franch.&Savat.) Soo. – Долинный сырой смешанный лес с кедром, ключ Кабаний, 27.VI.1996; смешанный лес в устье Хогоулы, 7.VI.1998; хвойный лес, верхнее течение р. Картанги, 11.VII.1998. Известен с территории Комсомольского и Большехехцирского природных заповедников. Наши сборы уточняют распространение данного вида в бассейне Амура [2, 3, 4].

Coniogramma intermedia Hieron. – Хвойный лес в верховье ключа Кабаний (длинноузкой долины), 4.VI.1998; кедрово-широколиственный лес на склоне северо-восточной экспозиции в бассейне р. Хогоулы, 8.VI.1998. Очень редкий вид на северном пределе распространения. В бассейне Анюя вид собирался ранее Ю.И. Манько [5]. Для Пихцы указывался “Сосудистыми растениями...” [2]. Наши точки сбора расширяют представление о распространении вида в бассейне р. Анюй.

Galium paradoxum Maxim. – Кедрово-широколиственный лес в бассейне р. Моади, 12.VIII.1995. Ближайший пункт сбора – верхнее течение р. Хор. Наши пункты сборов – самые северные в Хабаровском крае [6].

Osmorhiza aristata (Thunb.) Rydb. – Долинный смешанный лес в пойме р. Анюй вблизи урочища Бихан, 17.VIII.1997. В сводке “Сосудистые растения...” указывается для окрестностей пос. Мариинское и Малышево [2]. Наша точка сбора устраняет разрыв в ареале.

Gagea nakaiana Kitag. – Сухие скалы в верхнем течении р. Пихцы, 22.VIII.1997; долинный кедрово-широколиственный лес в урочище Пихца, 5.VI.1998; долинный смешанный лес в бассейне р. Картанги, 20.VII.1998. Известен с территории Большехехцирского заповедника, из окрестностей с. Троицкое Нанайского района, близ Комсомольска-на-Амуре. Наши сборы уточняют распространение данного вида, находящегося на северной границе ареала [2, 3].

Schizopeton brioniifolius Maxim. – Верхнее течение р. Картанги, подножие горы Березовая, долинный кедрово-широколиственный лес, 15.VII.1998. Наш сбор уточняет распространение этого вида растения на северо-восточной границе ареала [2].

Plagiorhegma dubia Maxim. – Сырой смешанный лес в долине р. Моади, 14.VIII.1995. Пункт сбора устраняет неясность распространения вида растения между классическим местообитанием – протокой Эморон и оз. Петропавловским [2].

Trillium camschatcense Kerl-Gawl. – Долинный смешанный лес в устье р. Толиджак, 15.VII.1997; долинный кедрово-широколиственный лес в верхнем течении р. Пихцы, 6.VI.1998; долинный смешанный лес в верховьях р. Картанги

13.VI.1998. Наши сборы – самый юго-западный пункт распространения вида на материковой части ДВ. Ближайшее местонахождение – устье р. Горин (Комсомольский заповедник) и окрестности Комсомольска-на-Амуре и бассейн р. Манома [2, 4, 7, 8].

Carex siderosticta Hance – Склон южной экспозиции, верховья р. Моади, 14.VIII.1995. Местонахождение в Анюйском парке – самый северный пункт местообитания этого вида. Известны сборы из Большехехцирского заповедника, хр. Гион и пос. Пивань [2, 4].

Carex quadriflora (Kuk.) Ohwi – Среднее течение р. Анюй, долинный ильмово-ясеневый лес с кедром, 19.VII.1997. Самый северный пункт сбора этого растения приводится для юга Приморского края [2]. Известно местонахождение в районе им. Лазо, в бассейне р. Хор, в пологе кедрово-широколиственного леса, Крюкова М.В., Шлотгауэр С.Д. (7.VI.2002).

Trautvetteria japonica Siebold & Zucc. – Собран в долине р. Моади в смешанном лесу, 14.VIII.1995; лесная дорога вблизи кордона Картанга, 20.VII.1998. Сборы в Анюйском парке устраняют имеющуюся неполноту сведений о распространении вида на Нижнем Амуре [2, 8].

Taxus cuspidata Siebold & Zucc. ex Endl. – Правый берег р. Анюй, г. Обрывистая, тиссовая роща, 16.VII.1997; долина ключа Кабаний, кедрово-широколиственный лес, 20.VIII.1997. Наши находки тисса устраняют имеющийся в “Сосудистых растениях...” [2] разрыв в ареале этого вида.

Cerasus maximowiczii (Rupr.) Kom. – Кедрово-широколиственный лес с тиссом на г. Обрывистой, 16.VII.1997; водораздел ключа Кабаний и р. Хогулы, кедрово-широколиственный лес, 6.VI.1998. Наши находки устраняют разрыв в ареале данного вида [2].

ЛИТЕРАТУРА

1. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.
2. Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л.: Наука, 1985–1996. Т. 1–8.
3. Красная книга Хабаровского края. Хабаровск: ИВЭП ДВО РАН, 1999. 464 с.
4. Шлотгауэр С.Д. Сосудистые растения Комсомольского-на-Амуре заповедника // Вопросы географии Дальнего Востока. Хабаровск: Приам, 1972. С. 106–108.
5. Манько Ю.И. Пихтово-еловые леса Северного Сихотэ-Алиня. М.: Наука, 1967. С. 3–108.
6. Шлотгауэр С.Д. Новые и редкие виды сосудистых растений для флоры Хабаровского края // Бюл. Гл. ботан. сада. 2000. Вып. 179. С. 33–37.
7. Ван В.М. Сосудистые растения Комсомольского заповедника (Хабаровский край) // Комаровские чтения. Владивосток: ДВО АН СССР, 1988. Вып. 35. С. 69–122.
8. Шлотгауэр С.Д., Крюкова М.В., Антонова Л.А. Сосудистые растения Хабаровского края и их охрана. Владивосток; Хабаровск: ДВО РАН, 2001. С. 3–194.

Институт водных и экологических проблем
ДВО РАН, Хабаровск

Поступила в редакцию 30.04.2003 г.

SUMMARY

Dobrovolnaya O.K. New and rare vascular plant species in the Anyui National Park (Khabarovsk Territory)

The list of new and rare plants comprises 17 species, discovered within the area of the National Park in 1995–1998. The herbarium specimens of plants are kept in the Institute of Water and Ecological Problems of the Far-Eastern Department RAS (Khabarovsk) and in the Main Botanical Garden RAS (Moscow).

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

УДК 58.001

О РЕПАТРИАЦИИ РАСТЕНИЙ (ПОНЯТИЯ И ТЕРМИНОЛОГИЯ)

С.Е. Коровин, З.Е. Кузьмин

Значение терминологии в науке переоценить трудно. Термин – это далеко не только простое обозначение явления или предмета исследования, но, что самое главное, возможность правильного понимания их сущности, конкретного содержания и принципиальных особенностей. Важно отметить – любой термин как бы ограничивает внимание исследователя определенным набором объектов, родственных по признакам, тем или иным жизненным проявлениям и предпосылкам, выделяя главные признаки и свойства, предопределяя тем самым методику дальнейших исследований и прогнозируя их эффективность. Таким образом, терминология представляет собой важный элемент исследовательской работы и вместе с тем может служить для познавательных целей. Анализируя терминологию в этом качестве, нетрудно заметить, что ее основой является методология исследования, обеспечивающая рациональный сбор и объективность анализа фактического материала по данной проблеме. Поэтому, чтобы оценить значение того или иного термина и определить смысл и право на его существование, необходимо первоначально оперировать фактическим материалом из соответствующей области исследования и обратить внимание на основные аспекты теоретических обобщений.

В области интродукции растений вопросы терминологии стоят особенно остро. Здесь имеют место не только разногласия в обозначении отдельных случаев переселения растений, но, что вполне понятно, разногласия отдельных авторов в понимании существа самого процесса.

Исходя из изложенных положений, мы обратились к репатриации растений и предприняли попытку уточнить понимание этой проблемы, обозначаемой в литературе одноименным термином. Репатриация растений – процесс, при котором растение тем или иным способом возвращается в исходные районы. Главной причиной разной трактовки термина “репатриация” является, по-видимому, недостаточная аргументированность понятия родины интродуцируемого растения (интродуцента). Действительно, родиной интродуцента может быть принят центр его происхождения, в других случаях с известной степенью условности такой “родиной” можно считать определенные естественные экологические или геоботанические констелляции и т.д.

По-видимому, правильно различать “первичную” родину интродуцента, т.е. регион происхождения, вкладывая в это понятие соответствующий исто-

рико-генетический смысл и, с другой стороны, его производный ареал, т.е. географически очерченный район обитания интродуцента с соответствующим напряжением экологических (в широком смысле) факторов, сложившихся в результате распространения растений, где данный вид прочно вошел в состав региональной флоры в том или ином качестве. Понятно, что в последнем случае понятие родины приобретает ареалогический смысл и отражает конкретный этап пространственной и экологической локализации растения, на протяжении которого формируется современная экологическая природа растения.

С позиций исторической географии именно последний этап расселения приобретает определяющее значение, когда на фоне сочетания экологических факторов реализуются заложенные генетические основы адаптации растения, формируются его признаки и свойства, а также прямые предпосылки его будущего бытия. В связи с этим можно заключить, что в качестве родины данного растения следует принять его ареал с характерной для него экологической обстановкой. При этом приходится учитывать, что ареал — это природный участок, вмещающий строгий набор экологически неравноценных участков — местообитаний. Поэтому понятие ареала в качестве родины растения оправдано лишь тогда, когда он будет уточнен экологическими показателями. И, конечно же, показателями ценотических отношений растения: в этом случае немалое значение приобретает конкретизация и оценка ценотической приуроченности растения, его роли в формировании сообществ и т.д.

В целом, говоря о родине растения, следует, по-видимому, иметь в виду его ареал, экологическую и ценотическую специфику. Большую информационную ценность приобретают сведения о жизненном оптимуме растения, так как представление о нем дает возможность концентрировать внимание на участке и его условиях, где уровень жизненных проявлений растений наиболее высок.

Принимая во внимание изложенные выше подходы, остановимся лишь на одной частной проблеме интродукции растений — понятии репатриации, точнее в той ее части, где речь идет о том, что, с нашей точки зрения, следует понимать под термином “родина” растения возможного интродуцента. После внесения предлагаемых уточнений становится ясным, что репатриация, т.е. возвращение растений на их родину, это возвращение растений в район бывшего обитания. Понятно, что репатриация возможна лишь тогда, когда растение данного вида выбыло из состава исходной флоры. При этом речь может идти о таксоне любого ранга, но, возможно, и об определенной биоморфе, полностью исчезнувшей из состава первичной флоры, либо, как и в случае таксона, потерявшего свою ценотическую значимость в результате природных катастроф, либо, чаще всего, под влиянием антропогенных факторов.

В настоящее время на широких пространствах деструктивное значение приобретает постпасторальные явления, характерные для регионов отгонного скотоводства. Некоторые из них были названы нами в одной из публикаций [1]. Здесь лишь еще раз отметим, что перегыпас, т.е. перегрузка пастбищ поголовьем скота часто ведет к полной смене доминантов, причем, как правило, в качестве последних выступают растения либо низких кормовых достоинств, либо растения, не поедаемые скотом вообще. В результате наступает стадия постпасторальных еуксесий, приводящих к снижению хозяйственных достоинств растительного покрова. Естественно, что в таких случаях существенно изменяется структура покрова и обедняется состав исходных сообществ. По-

добного рода явления имеют место в самых различных типах растительности, включая формации сообщества с естественным доминированием древесных элементов, с тем лишь отличием, что здесь в качестве деструктивного фактора выступают бессистемные массовые вырубki преимущественно ценных для хозяйства пород вплоть до раритетов – сочленов или даже доминантов исходных сообитаний.

Отсюда возникает главная проблема – выработка систем восстановления природного потенциала растительности и сохранения ее биоразнообразия как основы нормального естественного флорогенеза. Здесь далеко недостаточно ориентироваться только на природные процессы расселения растений – необходимо глубокое вмешательство человека, где на первый план выступает репатриация как возвращение растений в присущие им экологические ниши, на их географическую родину.

Методики выполнения таких работ достаточно хорошо разработаны в различных отраслях фитомелиорации и лежат в области общей и частной интродукции растений. В общей форме они предусматривают выбор места репатриации, т.е. участков, соответствующих экологическим и ценотическим требованиям интересующего нас растения, обеспечение их охраны от деструктивных антропогенных воздействий (здесь имеется в виду выработка оптимальных систем природопользования – систем выпаса, лесомелиорации и т.п.), интродукцию растений в места их бывшего (или близкого к исходному) обитания. Совсем не обязательно в качестве таких участков избирать точные в географическом отношении места и пункты бывшего обитания репатриантов; главное – экологическое соответствие условиям, обеспечивавшим нормы развития растений в прошлом на родине.

Очевидно, что здесь мы затрагиваем проблему отношения репатриации к фитомелиорации – один из важных аспектов репатриационных работ, который требует дополнительного обсуждения. Другим, не менее значимым аспектом той же проблемы, имеющей прямое отношение к области интродукции, является собственно репатриация – возвращение данного таксона в состав исходной флоры, из которой он исчез нацело.

Нет сомнения в том, что для этого требуются иные методы, приемы, но значимость таких работ заключается в их прогнозируемой эффективности, так как в этом случае речь идет о возвращении растений в соответствующие экологическим требованиям и эколого-ценотической обстановке условия. Однако и в данном случае возникают определенные трудности – со времени исчезновения вида из состава исходной флоры в составе и структуре сообщества условия могут приобрести какие-то новые качества, и репатриант попадает в определенной степени новые условия, требующие соответствующей адаптации. Тем не менее не приходится сомневаться в том, что пребывание репатрируемого растения во вторичных условиях лишь расширяет его приспособительные свойства, а переселение в условия прошлого бытия может стимулировать реализацию свойств сохранившегося у него наследственного потенциала. Поэтому в случае репатриации можно рассчитывать на сравнительно ускоренную приживаемость растения на бывшей родине. Конечно же, этот процесс должен находиться под постоянным контролем человека.

Говоря о репатриации в целом как направлении интродукционной деятельности человека, следует обратить внимание в первую очередь на ее основные методологические и методические аспекты. В принципе репатриационные работы подчиняются общей логике интродукции растений, предусматривающей выполнение ряда последовательных этапов предварительных ис-

следований и переселения объектов. В качестве основных этапов выделяются следующие.

1. Выбор объектов репатриации.

Как следует из самого названия проблемы, объектами репатриации могут быть виды растений, ранее исчезнувшие из состава флоры. Обычно внимание привлекают объекты, интересные с хозяйственной точки зрения. Однако не могут быть оставленными в стороне и растения, способные в какой-то степени восстановить биологическую продуктивность регионов с нарушенным растительным покровом.

2. Оценка будущих репатриантов с географической, экологической и эколого-ценотической позиций.

Здесь предполагаются определение бывшего ареала репатриантов, диапазона их экологических и фитоценотических требований, выявление причин исчезновения из состава исходных естественных флор и ориентировочного времени этого исчезновения, поиск и характеристика естественно сохранившихся местонахождений избранных репатриантов.

3. Установление и практическая оценка источников получения исходного материала для репатриации.

При проведении оценки предпочтение отдается сбору семенного материала, хотя в ряде случаев возможен сбор укореняющихся частей растения для вегетативного размножения.

4. Безусловное значение приобретает часто практикуемый этап репатриации – создание дополнительных ресурсов репатриационного материала, резервов исходного для репатриации интродукционного материала растений. Последующее переселение растений на выбранные для репатриации участки, по сути дела, и будет той реинтродукцией, о которой говорит ряд авторов [1–6], часто используя этот термин в качестве синонима термина “репатриация”; хотя буквальный перевод их вскрывает не только принципиальные различия, но и несовместимость понимания соответствующих процессов. Здесь можно усмотреть пример путаницы в терминологии интродукции растений, требующей дополнительной доработки, что и явилось предметом обсуждения в предлагаемой статье.

ЛИТЕРАТУРА

1. Коровин С.Е., Кузьмин З.Е., Трулевич Н.В., Швецов А.Н. Переселение растений: Методические подходы к проведению работ. М.: Изд-во МСХА, 2001. 76 с.
2. Амельченко В.П. Принципы и методы культивирования травянистых растений в Сибирском ботаническом саду Томского госуниверситета // Бюл. Гл. ботан. сада. 2002. Вып. 184. С. 39–45.
3. Евсеева Н.Н. Перспективы восстановления численности некоторых охраняемых растений: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2003. 18 с.
4. Методические указания к популяционно-количественному и эколого-биологическому изучению редких, исчезающих и эндемичных растений Крыма / Сост. В.Н. Голубев, Е.Ф. Молчанов. Ялта: Гос. Никит, ботан. сад, 1978. 41 с.
5. Реймерс Н.Ф. Азбука природы: Микроэнциклопедия биосферы. М.: Знание, 1980. 208 с.
6. Соболевская К.А. Реинтродукция в свете сохранения генофонда природной флоры // Бюл. Гл. ботан. сада. 1990. Вып. 157. С. 51–55.

SUMMARY

Korovin S.E., Kuzmin Z.E. On plant repatriation (concepts and terminology)

The methodological and methodical aspects of repatriation as a field of plant introduction and also some concepts and terms have been considered in the paper. The authors regard repatriation as a return of plants into the regions of their initial habitation. The homeland of a repatriate should be interpreted conventionally as a specific region, a habitat site with environmental conditions, suitable for the future repatriate and similar to the conditions, which its adaptive structure developed in. In such a case the concept "homeland" is identified with the concept "area", but not with the whole area: only with specific sites within the area, which are characterized by a certain combination and a certain tension of ecological and phytosociological factors. In the paper the practical aspects of repatriation have been examined, and the basic stages of preliminary studies have been outlined as well as the sequence of their realization and the prospects.

УДК 502.75 (47+57-25)

ЛАНДШАФТНАЯ ИНДИКАЦИЯ ЦЕННЫХ ПРИРОДНЫХ ОБЪЕКТОВ НА ТЕРРИТОРИИ МОСКВЫ

В.А. Гутников, А.Н. Швецов

В Европейской конвенции о ландшафтах ETS N 176 (Флоренция, 20 октября 2000 г.) отмечается, что ландшафт

играет важную для общественных интересов роль в культурной, экологической, природоохранной и социальной областях и представляет собой благоприятный ресурс для экономической деятельности и его охрана, управление и планирование могут способствовать созданию рабочих мест;

способствует формированию местной культуры и он является базовым компонентом европейского природного и культурного наследия, вносящим вклад в благосостояние людей и укрепление европейской идентичности;

служит важной частью обеспечения качества жизни людей везде: в городских районах и сельской местности, в деградирующих районах и районах высокого качества, в районах, признанных районами исключительной красоты, и ординарных районах;

является ключевым элементом индивидуального и социального благосостояния и его охрана, управление и планирование предполагают права и обязанности для каждого.

Развитие сельского и лесного хозяйства, промышленного и горнодобывающего производства, а также регионального и городского планирования, транспорта, инфраструктур, туризма, отдыха и в более общем плане изменения в мировой экономике являются во многих случаях причинами ускоренной трансформации ландшафтов.

Принимая во внимание существующие международные правовые документы в области охраны и управления природным и культурным наследием, территориального планирования, местного самоуправления и приграничного сотрудничества, в частности Конвенцию об охране дикой фауны и флоры и природных сред обитания в Европе (Берн, 19 сентября 1979 г.), Конвенцию о защите архитектурного наследия в Европе (Гранада, 3 октября 1985 г.), Евро-

пейскую конвенцию о защите археологического наследия (пересмотренную – Валетта, 16 января 1992 г.), Европейскую рамочную конвенцию о приграничном сотрудничестве территориальных сообществ и властей (Мадрид, 21 мая 1980 г.) и дополнительные протоколы к ней, Европейскую хартию местного самоуправления (Страсбург, 15 октября 1985 г.), Конвенцию о биологическом разнообразии (Рио-де-Жанейро, 5 июня 1992 г.), Конвенцию об охране всемирного культурного и природного наследия (Париж, 16 ноября 1972 г.) и Конвенцию о доступе к информации, участии общественности в принятии решений и доступе к судебному разбирательству по природоохранным вопросам (Аархус, 25 июня 1998 г.), Конвенция отмечает, что качество и разнообразие европейских ландшафтов представляет собой общий ресурс и что важно сотрудничать в деле их охраны, управления и планирования и для этих целей заключает новый договор, посвященный исключительно охране, управлению и планированию всех европейских ландшафтов.

Необходимость охраны от загрязнения, порчи, повреждения, истощения, разрушения на территории Российской Федерации и республик в составе РФ объектов охраны окружающей природной среды (естественные экологические системы, озоновый слой атмосферы, земля, ее недра, поверхностные и подземные воды, атмосферный воздух, леса и иная растительность, животный мир, микроорганизмы, генетический фонд, природные ландшафты) определена требованием Федерального закона “Об охране окружающей среды”.

Оценка природных ландшафтов и их компонентов должна осуществляться при оценке природно-ресурсного потенциала территории при проведении инвестиционной или хозяйственной деятельности, что определено требованиями Земельного кодекса, Федеральным законом от 17 ноября 1995 г. № 169-ФЗ “Об архитектурной деятельности в Российской Федерации” ст. 1.

Существующая система нормативных документов по проектированию и экологическому обоснованию отражает отраслевой принцип и покомпонентный подход к ландшафтам или природным системам.

На основе ландшафтной карты создается схема ландшафтно-экологического зонирования территории с оценкой морфологической структуры ландшафтов по следующим интегрированным показателям [1, 2]:

мезоклиматического районирования (включая оценку потенциала загрязнения атмосферы);

морфогенетическим условиям проявления и развития неблагоприятных природных процессов и явлений (оценка инженерно-геологического потенциала);

природным предпосылкам самоочищения водных объектов (потенциала самоочищения водных объектов) и степени защищенности подземных вод;

геохимическим условиям разложения, миграции и аккумуляции загрязняющих веществ в почвах (потенциалу самоочищения иочв);

эдафическим условиям типов местообитаний растительных сообществ (репродуктивному потенциалу биогеоценозов);

ресурсному потенциалу фаунистического комплекса.

Количество и значимость природных показателей, учитываемых при интегрированной оценке морфологической структуры ландшафтов, зависит от зональных, региональных и местных особенностей исследуемой территории, а также определяется ее размерами и функциональным назначением.

Значение растительного покрова как важнейшего элемента ландшафта в городе велико и разнообразно по своим функциям. Санитарно-гигиеническое значение зеленых насаждений определяется способностью растений к пыле-

газопоглощению, химической и биологической очистке городского воздуха, улучшению и смягчению микроклимата (понижение температуры воздуха и увеличение его влажности в теплый период года), снижению уровня шума и силы ветра. Зеленые насаждения создают благоприятные условия для кратковременного отдыха горожан, служат местами психологической и эмоциональной разгрузки.

Растительность играет важную роль в создании архитектурно-художественного облика города, т.е. является активным ландшафтно формирующим фактором.

Одновременно растительный мир, как и другие компоненты природного комплекса, является носителем истории нашего города, истории культуры населения, характера землепользования и истории взаимодействия хозяйственной деятельности человека и природы. Не менее важна роль городской природы в качестве объекта познания, образования и природоохранного воспитания. Основные характеристики особо охраняемых территорий представлены в табл. 1.

На рис. 1 и 2 показано размещение природных объектов на территории Москвы.

Несмотря на высокую долю застроенной территории города, разнообразие природно-территориальных комплексов и природных сообществ, сохранившихся в его пределах, довольно велико. Ценность ряда из них не ограничивается лишь рамками города, некоторые заслуживают охраны в масштабе столичной области. Достаточно упомянуть, что в Москве сохранились некоторые редкие для всей столичной области виды растений, внесенные в Красную книгу Московской области [3]. Среди них такие виды, как *Corydalis cava* (L.) Schweigg. et Koerte, *Corydalis marschalliana* (Pall. ex Willd.) Pers., *Montia fontana* L., *Polystichum braunii* (Spenn.) Fee и др.

Основная задача охраны состоит в том, чтобы по возможности сохранить все экологическое разнообразие местообитаний данного природного комплекса как основы для сохранения флористического и ценогического разнообразия.

Практически любой из сохранившихся на территории города природных комплексов представляет собой совокупность ценных, интересных в том или ином отношении объектов или свойств. Например, та или иная территория может представлять ценность как место произрастания каких-то редких видов растений, в то же время в ее пределах могут располагаться объекты культурно-исторического значения, также требующие охраны.

Для каждого природного объекта указаны типы его наиболее ценных элементов, свойств и характеристик.

Геологические и геоморфологические объекты. Существующие геологические обнажения, хорошо сохранившиеся, наиболее интересные формы рельефа (оползни, участки долин рек и оврагов, места проявления геологических процессов и т.д.). В этой категории объектов наибольшую ценность представляют Воробьевы горы, Коломенское, Кунцево, Татарово, Царицыно, долины рек Сходни (в Тушино), Чертановки (в Битцевском лесопарке) и некоторые другие.

Водные объекты. К этой категории отнесены реки и сохранившиеся в их поймах старицы, родники, болота, пруды.

Редкие виды растений и места высокого флористического разнообразия. В природных сообществах города отмечено произрастание 31 вида растений, охраняемых в Московской области, и 34 вида, уязвимых и нуждающихся в контроле [3, 4]. Среди них, кроме перечисленных выше, такие виды, как *Arabis pendula* L., *Chimaphila umbellata* (L.) W. Barton, *Corallorhiza trifida* Chatel., *Equisetum variegatum* Schleich. ex Web. et Mohr, *Gentiana cruciata* L., *Goodyera repens* (L.)

Таблица 1

Характеристика особо охраняемых территорий Москвы и Подмосковья

	Площадь, S	Индекс формы	Энтропия	Коэффициент раз- деленности	Соотноше- ние площади к периметру	Соотноше- ние площади к периметру	Лесистость, %	Застроен- ность, %	Соотноше- ние застроен- ности к ле- систости
1. Теплый Стан	337	2,04	0,38	0,142	0,25	3,95	93,74	0,77	0,008
2. Тушинский	694,8	2,87	0,2	0,055	0,26	3,87	83,04	5,14	0,062
3. Измайлово	1623,03	1,65	0,04	0,066	0,69	1,46	90,41	1,61	0,018
4. Царицыно	1317,4	1,84	0,13	0,041	0,56	1,80	54,62	8,07	0,148
5. Покровско- Стрешнево	232	1,25	0,15	0,071	0,34	2,92	70,57	8,77	0,124
6. Долина Сетуни	733,28	3,81	0,07	0,058	0,20	4,99	71,42	8,33	0,117
7. Воробьевы горы	148,02	2,13	0,12	0,125	0,10	10,07	68,92	7,44	0,108
8. Крылатские холмы	200	1,06	0,27	0,142	0,36	2,76	95,08	3,69	0,039
9. Останкино	620	1,48	0,67	0,076	0,47	2,11	51,85	9,24	0,178
10. Москворецкий	3660	2,57	0,93	0,034	0,66	1,51	55,34	6,14	0,111
11. Петровско-Разу- мовское	606	1,37	0,74	0,062	0,50	1,98	71,44	16,24	0,227
12. Знаменское-Садки	1032,83	1,49	0,39	0,2	0,61	1,65	66,46	4,68	0,070
13. Филевский парк	280,38	1,85	0,5	0,111	0,25	3,93	76,66	22,37	0,292
14. Серебряный бор	300	1,1	0,79	0,09	0,44	2,27	28,71	24,91	0,868
15. Битцевский парк	2230	2,21	0,5	0,14	0,60	1,66	61,66	2,86	0,046
16. Лосиный Остров	3077	2,66	0,13	0,2	0,83	1,21			
17. ТСХА	372	1,18			0,46	2,17			
18. Терлецкий парк	141,5	1,17	0,65	0,125	0,29	3,42	56,71	5,63	0,099
19. Куусковский парк	310,6	1,23	0,72	0,125	0,40	2,49	69,32	11,23	0,162
20. Кузьминки- Люблино	1217	1,7	0,46	0,125	0,58	1,73	53,98	5,76	0,107
21. Сокольники	595,4	1,12			0,61	1,64	81,53	1	0,012

Таблица 1 (окончание)

	Площадь, S	Индекс формы	Энтропия	Коэффициент раз- деленности	Соотноше- ние площади к периметру	Соотноше- ние площади к периметру	Лесистость, %	Застроен- ность, %	Соотноше- ние застроен- ности к лес- истости
22. Коломенское	282,5	1,41			0,34	2,97			
23. Клязьма	28606	6,13	0,64	0,125	0,78	1,29	44,82	10,41	0,232
24. Пехорка	11359,5	2,19	0,59	0,1	1,37	0,73	57,48	7,42	0,129
25. Переделькино	1294	2,06	0,76	0,09	0,49	2,03	48,07	12,05	0,251
26. Лермонтовские места	9111,7	2,34	0,67	0,052	1,15	0,87	54,73	5,88	0,107
27. Верхняя Москва- река	21977	2,73	0,74	0,062	1,53	0,65	42,51	2,63	0,062
28. Нижняя Москва- река	7856	2,46	0,62	0,071	1,00	1,00	49,28	1,53	0,031
29. Сосенка	2698	1,87	0,68	0,071	0,78	1,28	37,01	0,97	0,026
30. Ликова	4348,2	2,57	0,55	0,055	0,72	1,38	60,72	1,48	0,024
31. Суханово	1357	1,53	0,61	0,125	0,68	1,47	40,53	6,95	0,171
Среднее	3503,81	2,03	0,47	0,09	0,59	2,36	62,02	7,26	0,004
Стандартное отклоне- ние	6485,38	0,99	0,25	0,043	0,33	1,78	17,12	5,99	0,162
Максимальное	28606	6,13	0,93	0,2	1,53	10,07	95,08	24,91	0,868
Минимальное	141,5	1,06	0,04	0,034	0,10	0,65	28,71	0,77	0,008



Рис. 1. Карта-схема особо охраняемых природных территорий Москвы

a – особо охраняемые территории, *б* – объекты природного комплекса; 1 – Лосинный Остров, 2 – Измайлово, 3 – Косинские озера, 4 – Влахерское-Кузьминки, 5 – Царицыно, 6 – Битцевский лес, 7 – Теплый Стан, 8 – Воробьевы горы, 9 – Долина р. Сетунь, 10 – Москворецкий, 11 – Покровское-Стрешнево, 12 – Тушинский, 13 – Петровско-Разумовское, 14 – Останкино

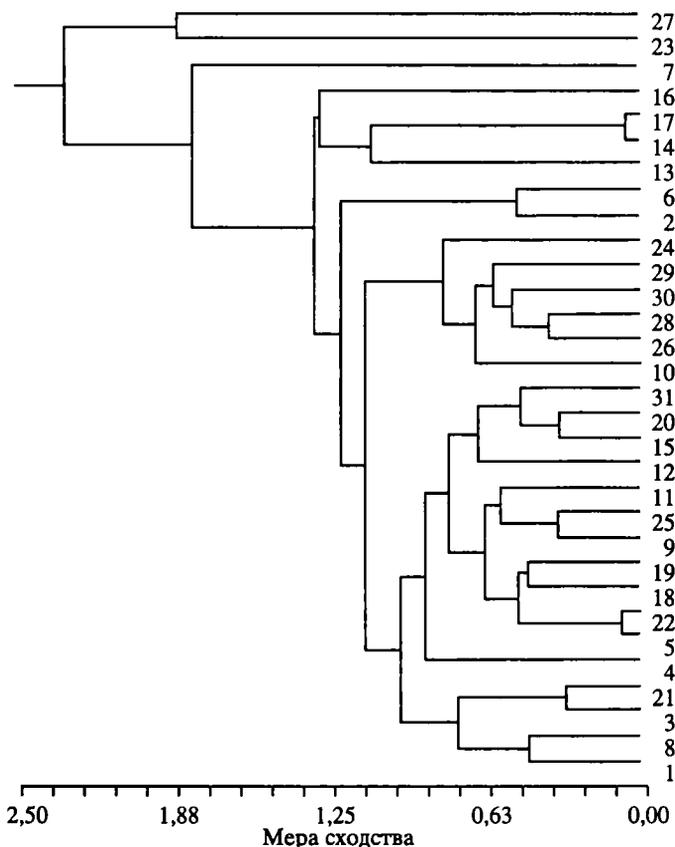


Рис. 2. Дендрограмма особо охраняемых природных территорий Москвы и ЛППЗП
Номера см. табл. 1 в тексте

R. Br., *Iris sibirica* L., *Lathyrus niger* (L.) Bernh., *Omphalodes scorpioides* (Haenke) Schrank, *Sanicula europaea* L. и др.

Список растений Красной книги Москвы [5] включает 102 вида, охраняемых, и 89, нуждающихся в контроле, в числе которых *Allium rotundum* L., *Anemone ranunculoides* L., почти все виды рода *Campanula*, *Coronaria flos-cuculi* (L.) A. Br., *Eryngium planum* L., *Iris pseudacorus* L., *Lathyrus vernus* (L.) Bernh., *Leucanthemum vulgare* Lam., *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod., *Nymphaea candida* J. et C. Presl, *Oxycoccus palustris* Pers., *Polygonatum multiflorum* (L.) All., *Polygonum bistorta* L., *Primula veris* L., *Pulmonaria obscura* Dumort., *Trollius europaeus* L., *Vaccinium uliginosum* L. и др. Среди этих видов целый ряд растений, не заслуживающих, с нашей точки зрения, столь высокого ранга, поэтому определять ценность территории только по наличию в ее пределах растений, включенных в последний документ, было бы, с научной точки зрения, некорректным. Если буквально следовать этому списку, пришлось бы признать ценными природными объектами городские газоны, пустыри, залежи и другие антропогенные по происхождению местообитания.

Другим параметром ценности той или иной территории является величина ее современного видового разнообразия, в первую очередь разнообразия аборигенных видов природных сообществ. В границах целого ряда объектов произрастает 500 видов и более, т.е. более чем треть флоры города. Наиболее высоким

уровнем флористического разнообразия характеризуются следующие территории: Битцевский лесопарк, долина р. Москвы от Кунцево до МКАД (Кунцевский лесопарк, Крылатские холмы, Серебряный Бор, Троице-Лыково, Щукино-Строгино), Измайлово, Коломенское, Кузьминки, Лосиный остров, Царицыно и некоторые другие.

Редкие растительные сообщества. К этой категории отнесены редкие в городе, редкие для данного типа фитоценоза растительные сообщества. Например, сфагновые болота с вересковыми кустарниками и кустарничками (*Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench, *Ledum palustre* L., *Oxycoccus palustris* Pers., *Vaccinium uliginosum* L.), некоторые сообщества пойменных и проточных болот, луга с лугово-степными растениями (*Koeleria cristata* (L.) Pers., *Phleum phleoides* (L.) Karst., *Thymus marschallianus*, Willd.), лесные сообщества с высоким обилием редких, охраняемых растений (*Corydalis intermedia* (L.) Merat, *Lathyrus niger* (L.) Bernh.), редкие сообщества по составу доминирующих видов травяного яруса (сосняк с *Deschampsia flexuosa* (L.) Nees, широколиственный лес с *Omphalodes scorpioides* (Haenke) Schrank) и некоторые другие.

Наряду с флористическим разнообразием территории важной ее характеристикой является ценотическое разнообразие, т.е. разнообразие слагающих ее сообществ. Например, на территории Лосиног острова представлены различные по составу хвойные, хвойно-широколиственные, широколиственные и мелколиственные насаждения, сырые луга, низинные болота и некоторые другие сообщества.

Типичные растительные сообщества. К этой категории отнесены хорошо сохранившиеся фитоценозы, наиболее типичные по флористическому составу и структуре для того или иного типа растительного сообщества или конкретного природного района.

Объекты садово-паркового искусства. В первую очередь к этой категории отнесены территории старинных усадебных парков. Украшением Москвы являются такие замечательные памятники русского садово-паркового искусства, как Царицыно, Кусково, Кузьминки, Останкино, Узкое и некоторые другие. От многих же парков сохранились лишь отдельные их фрагменты – аллеи, группы старых деревьев, пруды (Богородское-Воронино, Загорье, Леоново, Садки и др.).

К объектам садово-паркового искусства отнесены также некоторые современные парки, такие как Всероссийский выставочный центр (ВВЦ), Центральный парк культуры и отдыха (ЦПКиО), Бирюлевский дендропарк, Главный ботанический сад РАН, Ботанический сад МГУ на Воробьевых горах, парк у Речного вокзала и ряд других.

Ботанические сады, дендрарии и другие коллекции живых растений. В пяти ботанических садах Москвы собраны богатейшие коллекции живых растений. Так, в крупнейшем в нашей стране Главном ботаническом саду РАН культивируется около 16 300 таксонов (видов, сортов) растений, из них свыше 10 900 – в открытом грунте и более 5340 – в закрытом [6]. Специализированные коллекции древесных растений представлены в заложенном еще во второй половине XIX в. дендрарии им. Р. Шредера, а также в Бирюлевском дендропарке, основанном в 1930-х гг.

В ряде других, неспециализированных парках также иногда культивируется значительное число видов интродуцированных растений (ВВЦ, ЦПКиО), кроме того, имеются небольшие, но интересные по составу коллекции (сад П.И. Травникова). Такие объекты отнесены к этой же категории.

Старовозрастные деревья и отдельные ценные экземпляры древесных интродуцированных растений.

родуцентов. В усадебных парках и некоторых лесопарках города сохранилось значительное число старовозрастных деревьев, уникальных по своим размерам, например *Fraxinus excelsior* L. и *Quercus robur* L. в Коломенском, диаметр стволов которых достигает соответственно 122 см и 153 см; *Ulmus laevis* Pall, в усадьбе Узкое (диаметр ствола 96 см); *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. на Воробьевых горах (диаметр ствола 89 см) и многие другие.

Типичный для данного природно-территориального комплекса участок ландшафта, представленный основными доминантными урочищами с присущим им почвенным и растительным покровом. Такие участки являются своеобразными памятниками той географической среды, на фоне которой возникла и развивалась Москва.

Места проведения научных исследований и научно-образовательных экскурсий. Некоторые пункты современного города, бывшие прежде “ближним Подмосковьем”, служили объектами научных исследований и экскурсий (биологических, географических, геологических). Почти все студенты, изучавшие геологию в московских вузах, посетили Коломенское с целью ознакомления с богатой юрской фауной. Целый ряд объектов был излюбленным местом проведения научных ботанических экскурсий. Такие места представляют ценность не только для истории науки, но могут быть весьма полезны и в настоящее время. Для ботаников (зоологов) – это пункты проведения ретроспективного и текущего флористического (фаунистического) мониторинга, так как по этим территориям имеются иногда весьма обширные гербарные или литературные материалы (Воробьевы горы, Коломенское, Кунцево, Лосинный остров, Останкино, территория МСХА, Царицыно и некоторые другие). По-прежнему многие из этих пунктов могут служить местом проведения учебных и научно-образовательных экскурсий.

Пейзажная ценность объектов. Ряд пунктов отличается высокой степенью живописности (Братцево, Воробьевы горы, Коломенское, Кузьминки, Кунцево, “Тушинская чаша”, Царицыно и др.). Такие объекты создают лицо города, придают ему неповторимые черты, поэтому пейзаж также нуждается в сохранении.

Реально ценные природные объекты в городе не могут иметь абсолютный заповедный режим. Они уже используются жителями города для отдыха. Нагрузка на некоторые из них весьма велика, практически все они являются рекреационными территориями. В чем же тогда смысл выделения ценных объектов и ландшафтов? С нашей точки зрения, он состоит в том, чтобы сохранить лицо города, его специфику, которую определяют в том числе и эти территории, а также как можно дольше сохранять те качества объектов, которые мы отметили выше. Необходимо четко понимать, что мы хотим сохранить, какой элемент или какую функцию природного комплекса, а уже исходя из этого, планировать конкретные мероприятия по их охране и реабилитации. Ранее [7] мы предлагали разделить все охраняемые объекты на несколько категорий по степени их сохранности и ценности. Для каждой категории объектов были предложены возможные виды пользования и запрещенные на их территории мероприятия. С нашей точки зрения, это реальный путь сохранения природного наследия территории города.

Характеристика ценных элементов объектов и ландшафтов Москвы представлена в табл. 2.

Методом наложения карт коренных урочищ Москвы и озелененных территорий города создана карта ландшафтного разнообразия (на уровне урочищ) сохранившихся природных комплексов, которая позволяет объективно оценить величину разнообразия коренных урочищ по ландшафтной карте Москвы (Экологический атлас Москвы) (рис. 3).

Таблица 2
Ценные элементы объектов и территорий

№	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	
	Геологический, геоморфологический объект	Водный объект	Редкий вид, флористическое разнообразие	Редкое растительное сообщество, ценотическое разнообразие	Типичное растит. сообщество	Объект садово-паркового искусства	Ботанический сад, коллекция растений	Старовозрастной экзemplар дерева, ценный экземпляр интродукта	Типичный участок ПТК	Место научных экскурсий и исследований	Пейзажная ценность	
	Ценный элемент объектов и территорий											
№	Название ландшафта и объекта	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
I.	Химкинский ландшафт											
1	Александровский сад	×	×	×	×	×	×	×	×			
2	Алешкинский лес (Свободы ул.)											
3	Алтуфьево (усадебный парк)		×	×	×	×	×	×	×			
4	Александровский институт (парк)						×		×			
5	Барыши урочище	×	×	×	×	×						
6	Бурцевское болото, Международное шоссе											
7	Виноградное (усадебный парк) Долгорудный		×	×	×	×	×	×	×			
8	Грачевка (усадебная)						×		×			
9	Детский парк на Делегатской ул.						×		×			
10	Екатерининская больница (парк)						×		×			

Таблица 2 (продолжение)

Ценный элемент объектов и территорий	Геологический, геоморфологический объект	Водный объект	Редкий вид, флористическое разнообразие	Редкое растительное сообщество, ценотическое разнообразие	Типичное растительное сообщество	Объект садово-паркового искусства	Ботанический сад, коллекция растений	Старовойменной экзотической флоры интродукция	Типичный участок ПТК	Место научных исследований и исследований	Пейзажная ценность
11 Заболотье (усадебный парк)			×		×	×		×			
12 Захарына Г.А. усадьба (усадебный парк, Куркино)											
13 Ильинский сквер		×	×		×	×		×			
14 Клязьма (долина реки выше Мелькисарово)											
15 Козьмодемьянское (усадебный парк)			×			×		×			
16 Красногорский лесопарк (Митино)	×	×	×		×						
17 Куркино (склон коренного берега и долина р. Сходни)	×	×	×	×	×				×		×
18 Лазаревский парк, Олимпийский проспект								×			
19 Лианозово (лесопарк)		×	×		×	×					
20 Лианозовский питомник (лесопарк)		×	×		×		×				
21 Маринская больница (парк)											×
22 Марк (усадебный парк)		×	×			×					×

Таблица 2 (продолжение)

Ценный элемент объектов и территорий	Геологический, геоморфологический объект	Водный объект	Редкий вид, флористическое разнообразие	Редкое растительное сообщество, ценотическое разнообразие	Типичное растительное сообщество	Объект садово-паркового искусства	Ботанический сад, коллекция растений	Старовозрастной экзemplар интродуцента	Типичный участок ПТК	Место научных исследований и следований	Пейзажная ценность
42	Первого мая парк (усадебка Салтыкова)					×		×			
	Лефортово										
43	Разумовского усадьба (парк)					×		×			
44	Сады "Военного госпиталя" (парк)					×		×			
45	Свиблово (усадебный парк)	×	×		×						
46	Сокольники (лесопарк)			×		×	×	×		×	
47	Строганова усадьба (парк)					×		×			
48	Усачевых-Найденовых усадьба (усадебный парк)					×		×			
49	Черкизово (парк)	×				×		×			
50	Чермянка (долина реки)	×	×		×						
51	Яуза (долина реки)	×	×		×						
III.	Мещерский ландшафт										
52	Измайлово (лесопарк)	×	×	×	×	×	×	×	×	×	

Таблица 2 (продолжение)

Центный элемент объектов и территория	Геологический, геоморфологический объект	Водный объект	Редкий вид, флористическое разнобразие	Редкое растительное сообщество, ценотическое разнобразие	Типичное растительное сообщество	Объект садово-паркового искусства	Ботанический сад, коллекция растений	Старовойзраснойэкземплярдерев, ценный экземпляр интродуцента	Типичный участок ПТК	Место научных экскурсий и исследований	Пейзажная ценность
65 Захарьино-Знаменское (усадебный парк), Щербинка		×				×		×			
66 Зябликово (лесопарк, долинно-балочный комплекс)	×	×	×	×	×			×	×		
67 Коломенское (музей-заповедник)	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×
68 Котловка (долина реки) и Помологический питомник	×	×	×	×	×	×	×	×			
69 Пруд Бекет		×						×			
70 Сабурово (участок коренного берега р. Москвы)	×	×	×	×	×	×		×	×	×	×
71 Музей-заповедник Царицыно	×	×	×	×	×			×	×	×	×
72 Нижний Царицынский пруд		×							×		
73 Борисовский пруд	×	×	×	×	×				×		
74 Язвенки р. долина	×	×	×	×	×				×		×
75 Бирюлевский лесопарк	×	×	×	×	×			×			

Таблица 2 (продолжение)

Ценный элемент объектов и территория	Геологический, геоморфологический объект	Водный объект	Редкий вид, флористическое разнообразие	Редкое растительное сообщество, ценотическое разнообразие	Типичное растит. сообщество	Объект садово-паркового искусства	Ботанический сад, коллекция растений	Старовойзр.ной экз.плар.дерев, ценный экземпляр интродуцента	Типичный участок ПТК	Место научных экскурсий и исследований	Пейзажная ценность
91 Черемушки (усадебный парк)			×			×		×			
92 Ясенево (фрагменты лесной растительности в оврагах)	×	×	×		×						
VII. Кунцевский ландшафт											
93 Серебрянорское лесничество ИЛ РАН у Черепково			×	×	×						
94 Природный заказник, долина р. Сетунь	×	×	×	×	×			×			×
95 Троекурово (усадебный парк)		×	×	×	×	×					
96 Раменка (долина реки)	×	×	×	×	×						
97 Вольнский лес	×	×	×		×						
VIII. Москворецко-Сходненский ландшафт											
98 Баташова усадьба (усадебный парк)						×		×			
99 Ботанический сад ММА им. И.М. Сеченова						×	×				

Таблица 2 (окончание)

Центный элемент объектов и территорий	Геологический, геоморфологический объект	Водный объект	Редкий вид, флористическое разнобразие	Редкое растительное сообщество, ценопогическое разнобразие	Типичное растит. сообщество	Объект садово-паркового искусства	Ботанический сад, коллекция растений	Старовозрастной экзemplар дерева, ценный экземпляр интродуцента	Типичный участок ПТК	Место научных экскурсий и исследований	Пейзажная ценность
115 Крылатские холмы (ландшафтный заказник)	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×
116 Троице-Лыково (лесопарк, Серебряноборское лесничество ИЛ РАН)	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×
117 Тушино (долина р. Сходни – "Тушинская чаша")	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×
118 Хамовники (усадебный парк музея-усадебны Л.Н. Толстого)						×		×			
119 ЦПКиО им. М. Горького						×		×			
120 Шукино—Строгино (долина р. Москвы)	×	×	×	×	×				×		
IX. Химкинский-Яузский—Москворецко-Сходненский ландшафты											
122 Бульварное кольцо						×		×			×



Рис. 3. Ландшафтный каркас и существующая система зеленых насаждений Москвы
1–40 номера коренных урочищ по ландшафтной карте Москвы (Экологический атлас Москвы.
М.: АБФ–АВФ, 2000, 96 с.)

ЛИТЕРАТУРА

1. Гутников В.А. Методический подход к нормированию антропогенных нагрузок на урбанизированных территориях // Нормирование антропогенных нагрузок: Тез. докл. Всесоюз. совещ. "Устойчивость и изменчивость геосистем как научная основа нормирования антропогенных нагрузок" ИГАН. М.: ЦНИИТЭИлегпром, 1988. С. 136–140.
2. Полякова Г.А., Гутников В.А. Парки Москвы: Экология и флористическая характеристика. М.: Геос, 2000. 406 с.
3. Красная книга Московской области. М.: Аргус: Русский университет, 1998. 560 с.
4. Швецов А.Н. Конспект флоры г. Москвы // Бюл. Гл. ботан. сада. 1997. Вып. 174. С. 47–57.
5. Красная книга города Москвы. М.: АБФ, 2001. 624 с.
6. Каталог растений Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН. М., 2001. 347 с.
7. Швецов А.Н. Выявление ценных ботанических объектов на территории г. Москвы и их охрана // Сохранение и восстановление природно-культурных комплексов Подмосковья: Юбил. сб. докл. науч.-практ. конф., 6–8 сент. 1994 г., Москва. М.: Улисс, 1995. С. 180–182.

НПК Интеллект-С, Москва
Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН,
Москва

Поступила в редакцию 18.05.2003 г.

SUMMARY

Gutnikov V.A., Shvetsov A.N. Landscape indication of valuable natural objects in the area of Moscow

The scheme of landscape-ecological zonation has been developed on the basis of Moscow landscape map. It rates the territory of Moscow in terms of 6 indices. 122 valuable natural objects have been detected in the area of Moscow. The type of the most valuable elements and characteristics has been shown for every of the objects (11 indices). The map of valuable natural objects in the area of Moscow is given.

УДК 581.412:582.594.2

СМЕНА ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ У НЕКОТОРЫХ ОРХИДНЫХ В ХОДЕ ОНТОГЕНЕЗА

Т.Н. Виноградова

Популяционные исследования различных видов живых существ вызывают необходимость периодизации их онтогенеза. В ботанической литературе большое распространение получил подход, ведущий начало от классической работы Т.А. Работнова [1], который подразделял онтогенез растения на возрастные состояния. При выделении возрастных состояний исследователи часто пользуются такими критериями развития побеговой системы, как переход к симподиальному нарастанию, кущение, образование корневищ, столонов и т.п. Заметим, что эти же признаки обычно рассматриваются и при выделении жизненных форм растений. Однако в книге “Экологическая морфология растений” И.Г. Серебрякова, которая является поистине настольной книгой любого отечественного морфолога растений, жизненная форма определяется не только как “своеобразный общий облик (габитус) определенной группы растений (включая их надземные и подземные органы – подземные побеги и корневые системы), возникающий в их онтогенезе в результате роста и развития в определенных условиях среды” [2. С. 69], но и как “совокупность взрослых особей данного вида” [Там же. С. 79] (курсив авт.). Последняя фраза дает возможность ряду исследователей, рассматривающих “становление жизненной формы (взрослого) растения”, придерживаться схемы “одно растение – одна жизненная форма” и не замечать, что в процессе этого становления габитус растения неоднократно меняется. Ирония ситуации заключается в том, что тезис о смене жизненных форм в онтогенезе неоднократно высказывал сам И.Г. Серебряков. Так, он пишет: “Каждое растение в онтогенезе меняет свою жизненную форму” [2. С. 70]. Представление о смене жизненных форм в онтогенезе растений разрабатывали М.Т. Мазуренко [3], И.А. Грудзинская [4], И.В. Татаренко и А.Е. Баталов [5].

Традиционно при выделении жизненных форм растений используют габитуально-физиономические признаки. Однако И.Г. Серебряков указывал, что “жизненные формы, как выражение приспособленности растений к господствующим условиям их произрастания, характеризуются не только габитуально-физиономическими признаками, но и рядом биологических свойств, таких как длительность жизни, ритм развития, способ питания, способы вегетативного размножения и пр. ...” [2. С. 25]. Поэтому ряд классов жизненных форм выделяет-

ся им на основании специализации питания растений (сапрофиты и паразиты) и образ жизни (эпифиты). И.Г. Серебряков указывает, что “выделение этих классов не нарушает принятого принципа, так как своеобразие питания и образа жизни этих растений находит свое выражение и в структуре их побегов” [Там же. С. 80].

В животном мире весьма обычна ситуация, когда личиночные (ювенильные) особи и взрослые особи одного и того же вида адаптированы к разным пищевым ресурсам и могут резко менять условия своего обитания (например, все насекомые с непрямым развитием; многие амфибии; бентосные беспозвоночные с планктонными личинками и т.д.). Вероятно, именно поэтому представление о смене жизненных форм в онтогенезе различных животных получило в зоологической литературе широкое распространение [6–10].

Растения по мере развития также меняют условия своего обитания за счет как увеличения своих размеров [3], так и непосредственного влияния на окружающую среду. Хотя, на первый взгляд, среди них гораздо реже встречается столь же впечатляющая, как у животных, смена среды обитания и типа питания в онтогенезе, можно привести немало примеров растений, которые проходят в своем развитии достаточно длительный (иногда даже многолетний) период, когда их рост происходит исключительно под землей, а питание – только за счет взаимодействия с микоризообразующими грибами. Такой путь развития характерен для многих споровых (некоторые папоротникообразные, плауновидные и т.д.), а также для некоторых цветковых (орхидные, грушанковые). Опираясь на определения И.Г. Серебрякова, мы должны признать, что в этих случаях, несомненно, происходит смена жизненных форм. Нам хотелось бы рассмотреть смену жизненных форм на примере некоторых бореальных орхидных (*Orchidaceae*).

Из семени орхидных развивается протокорм, анатомически имеющий некоторое сходство с корнями взрослых особей. Его эпидермис имеет волоски, подобные корневым; клетки коры заселяются грибами; в коре выделяется слой крупных клеток с крупными ядрами, в которых происходит переваривание гриба. Почка, формирующаяся в апикальной части протокорма, дает начало побегу, некоторое время нарастающему моноподиально. В зависимости от видовой принадлежности и условий развития этот побег может быть подземным или надземным. У бореальных орхидных существуют следующие варианты его развития [11, 12].

1. Семена прорастают подземно, грибы заселяют только протокорм и корни молодого растения, развивающийся побег быстро выходит на поверхность и приобретает зеленый цвет (например, *Cypripedium calceolus*, *Epipactis palustris*, *Dactylorhiza fuchsii*, в ряде случаев – *Platanthera bifolia*, *D. maculata*).

2. Семена прорастают подземно; побег, не заселенный грибом, 1–2 года растет плагиотропно, не выходя на поверхность и избегая тем самым колебаний температуры и влажности; питается он за счет длинных долгоживущих корней, заселенных грибами. Затем образуется ортотропный участок побега с листьями срединной формации (например, *Listera cordata*).

3. Семена прорастают подземно. Первый побег вначале подземный, мясистый, утолщенный; клетки коры гипертрофированы и заселены грибами; эпидермис имеет волоски, подобные корневым; листья мелкие, чешуевидные. Иногда его развитие продолжается несколько лет, затем появляется надземный участок побега с листьями срединной формации (например, *Calypso bulbosa*, *Leucorchis albida*, в некоторых случаях *D. maculata*, *D. incarnata*, *P. bifolia*).

4. На подземное, облигатно микосимбиотрофное развитие приходится зна-

чительная часть прегенеративного периода, являясь предпосылкой к параллельному появлению разнообразных сапротрофных орхидей. Побеги таких орхидных сохраняют ювенильные черты: моноподиальный рост, иногда в течение многих лет, чешуевидные листья, гипертрофированные клетки коры, в которых происходит переваривание гриба (например, *Neottia*, *Corallorhiza*, *Limodorum abortivum*, *Rhizanthella gardneri*, *Epipogium aphyllum*).

5. Семена прорастают на поверхности субстрата, вскоре после этого верхняя часть протокорма и почка зеленеют; у взрослых растений степень зараженности грибами низкая (например, *Malaxis monophyllos*).

Можно легко заметить, что в первых трех вариантах происходит смена основных морфоэкологических параметров растения в онтогенезе, наиболее резко выраженная в третьем случае. В то же время в случаях 4 и 5 такая смена практически не происходит. При этом у некоторых видов грибы заселяют только кору протокорма и корней молодого растения, а кора первичного побега остается незаселенной грибами (1 и 2 варианты – *Cypripedium calceolus*, *Epipactis palustris*, *Dactylorhiza fuchsii*, в ряде случаев – *Platanthera bifolia*, *D. maculata*), тогда как у других видов грибы заселяют кору специализированного мясистого утолщенного подземного первичного побега, развивающегося из апикальной почки протокорма (3-й вариант). Следует подчеркнуть, что такой специализированный побег сохраняет анатомо-морфологические особенности протокорма и корней, заселенных грибами (волоски эпидермиса; наличие в коре гипертрофированных клеток), причем эти особенности возникают до того, как соответствующий участок побега окажется заселен грибами.

Иногда развитие этого побега продолжается несколько лет, и только после этого появляется надземный (и продолжающий нарастать моноподиально) неутолщенный участок побега без гипертрофированных клеток и волосков, подобных корневым. Появляются листья срединной формации (*Calypso bulbosa*, в некоторых случаях *D. maculata*, *D. incarnata*, *P. bifolia*). У видов, для взрослых форм которых характерны стеблекорневые тубероиды, они появляются, как правило, лишь при заложении автотрофного участка побега, тогда как утолщенные микотрофные участки побегов имеют неутолщенные корни или же не имеют корней. Участков побегов, которые обладали бы промежуточными или смешанными признаками, не бывает; во всех случаях, наблюдавшихся нами, смена анатомо-морфологических характеристик была резкой.

Сравним основные характеристики побеговой системы подземной и надземной стадий развития растения из 3-й группы на примере *Calypso bulbosa* [13, 14] и *Dactylorhiza maculata* (L.) Sob s.l. [15–17]. И в том и в другом случае место сбора материала – побережье Белого моря. Для удобства основные морфологические характеристики побеговых систем ювенильных (имеющих первичный побег) и взрослых особей представлены в таблице. Подробнее анатомо-морфологические особенности побеговых систем этих видов были описаны ранее [13–17].

Таким образом, в онтогенезе орхидных при переходе от полной микотрофности к частичной автотрофности происходит смена жизненной формы, выражающаяся в смене типа питания и в связанной с этим морфологической перестройке всего организма. Данному случаю соответствует термин “фаза онтогенеза” (или “онтобиоморфа”) [18]. Согласно определению, выделение фаз онтогенеза основано на различиях жизненной формы одного растения. Этот подход не противоречит определению жизненных форм, которое дал И.Г. Серебряков [2] и которое является наиболее распространенным в российской литературе; напротив, этот подход закономерно вытекает из данного определения, если приложить его к отдельным фазам онтогенеза представителей орхидных. Та-

Признак	<i>Calypso bulbosa</i>		<i>Dactylorhiza maculata</i>	
	Подземное ювенильное растение	Автотрофное растение	Подземная стадия	Автотрофное растение
Междоузлия	Утолщенные	Утолщенные	Утолщенные	Неутолщенные
Эпидермис стебля	Есть короткие волоски	Нет волосков	Волоски длинные, многочисленные	Нет волосков
Клетки коры стебля	Есть "гипертрофированные" клетки с крупным ядром, заселяемые гифами гриба	Не заселены грибом	Есть "гипертрофированные" клетки с крупным ядром, заселяемые гифами гриба	Не заселены грибом
Листья				
низовой формации	В неопределенном числе, ланцетные, 0,5–0,8 мм длиной, не стеблеобъемлющие, не закрывающие своим основанием меристематические бугорки	3 (у растений с первым надземным побегом иногда 7), влагалищные, до 10 мм длиной; во время внутрипочечного развития полностью закрывают апикальную меристему	До 4, небольшие, чешуевидные	1 чешуевидный, 2 влагалищных
срединной формации	Отсутствуют	Лист с длинным замкнутым черешкообразным влагалищем и яйцевидной листовой пластинкой	Отсутствуют	1–6
Развитие пазушных почек	Силлептические; в результате формируется "коралловидное корневище"	Пролептические; монопоидально нарастающий годичный побег формирует псевдобульбу	В пазухах листьев есть меристематические центры, но формирование почек, как правило, не происходит, если апикальная меристема не повреждена	Пролептическое
Корни	Отсутствуют	1, отходит от 1–2-го узла надземного участка побега	Отсутствуют	Стеблекорневые туберозы и неутолщенные придаточные корни

ким образом, все чисто микотрофные особи, включая протокормы всех тех орхидных, семена которых прорастают под землей, чисто микотрофные ювенильные растения, побеги которых в течение некоторого времени развиваются под землей, и все размерно-возрастные группы растений тех видов, которые на протяжении большей части жизни являются чисто микотрофными, по нашему представлению, относятся к одной группе жизненных форм – обигатно микосимбиотрофным растениям, тогда как частично микотрофные растения, включая позеленевшие протокормы тех видов, семена которых прорастают на поверхности почвы, и все растения, формирующие листья срединной формации, – к другим жизненным формам.

Важно, что отдельные фазы онтогенеза (соответствующие сменяющимся жизненным формам) не всегда совпадают с периодами онтогенеза (охватывающими законченные этапы возрастных изменений морфологического строения растения) [18]; в частности, окончание подземной фазы развития и появление надземного участка побега с первыми листьями срединной формации (смена жизненной формы) у разных видов орхидных привязано к разным моментам развития побеговой системы растения, т.е. происходит в разные периоды онтогенеза. Так, у некоторых видов после разворачивания первого листа срединной формации моноподиальное нарастание первичного побега прекращается (*Calypso bulbosa*), у других – оно продолжается в течение следующего года (*Dactylorhiza maculata*), у некоторых же видов первый лист срединной формации разворачивается после формирования симподиальной побеговой системы (*Malaxis monophyllos*). Поэтому нам не кажется возможным считать появление листа срединной формации маркером начала или окончания какого-либо периода онтогенеза либо его части. Как было сказано выше, появление листа срединной формации – это маркер смены жизненной формы.

В то же время смена моноподиального нарастания симподиальным, которую И.Г. Серебряков [19] называет в числе других признаков-маркеров окончания ювенильного возрастного состояния, совпадает у ряда изученных нами орхидных со сменой листорасположения: если листорасположение первичного побега во всех изученных нами случаях двурядное, то первый побег возобновления, развившийся из пазушной почки, у всех изученных нами видов, у которых листорасположение вообще меняется в онтогенезе, имеет листорасположение 1/3 [12]. По всей видимости, для симподиальных орхидных переход к симподиальности можно считать признаком окончания ювенильного периода.

Многие авторы соглашались в том, что орхидные – первичносимподиальные растения [20–23]. Считая растения с моноподиально нарастающим первичным побегом ювенильными, нельзя забывать о существовании многих тропических лиановидных орхидных, сохраняющих моноподиальное нарастание в течение всей жизни. Нам кажется логичным предположение, что эти виды и роды могут иметь неотеническое происхождение, из чего следует, что для выделения у этих растений ювенильного возрастного состояния требуются другие критерии.

Точно так же обстоит дело и у видов, являющихся облигатными микотрофами в течение всей жизни (“бесхлорофилльные” орхидеи). Согласно высказываемой некоторыми исследователями [24] точке зрения, которую мы поддерживаем, эти виды также имеют неотеническое происхождение. Как правило, такие растения сохраняют моноподиальную побеговую систему вплоть до формирования терминального соцветия, однако в некоторых случаях наиболее крупные экземпляры наблюдаемого нами на побережье Белого моря ладьяна трехнадрезного были дикарпичны, а у изученной И.В. Татаренко *Neottia nidus-*

avis [25] в южных регионах иногда наблюдается и поликарпичность, и в этом случае можно, видимо, говорить о симподиальном ветвлении, к которому эти растения переходят, не меняя ни жизненной формы, ни (очевидно) возрастного состояния.

Таким образом, на наш взгляд, наиболее важный фактор, маркирующий смену жизненной формы у наземных орхидных, – это не смена ветвления, а появление листьев срединной формации, связанное с важнейшими физиологическими изменениями организма, а формирование молодым растением симподиальной побеговой системы в большинстве случаев является маркером окончания ювенильного периода.

Выражаю особую благодарность канд. биол. наук И.В. Татаренко (МПГУ) за ряд критических замечаний, высказанных ею в процессе подготовки данной публикации.

ЛИТЕРАТУРА

1. Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 1950. Вып. 6. С. 7–204.
2. Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М.: Высш. шк., 1962. 378 с.
3. Мазуренко М.Т. Рододендроны Дальнего Востока. М.: Наука, 1980. 232 с.
4. Грудзинская И.А. Семейство Тутовые (*Moraceae*) // Жизнь растений. М.: Просвещение, 1980. Т. 5(1). С. 268–279.
5. Татаренко И.В., Баталов А.Е. Биоморфологические особенности *Leucorchis albida* (*Orchidaceae*) // Ботан. журн. 1999. Т. 84, № 12. С. 74–80.
6. Беклемишев В.Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Т. 1. М.: Наука, 1964. 432 с.
7. Свешников В.А. Система жизненных форм полихет // Докл. АН СССР. 1982. Т. 264, № 1. С. 253–256.
8. Свешников В.А. Система жизненных форм личинок полихет // Там же. № 3. С. 159–163.
9. Виноградов Г.М. Жизненные формы амфипод-гиперид родов *Hyperia* и *Parathemisto* на различных этапах онтогенеза // Зоол. журн. 1988. Т. 67, № 3. С. 346–352.
10. Виноградов Г.М. О жизненных формах пелагических амфипод // Там же. № 12. С. 1765–1775.
11. Виноградова Т.Н. О некоторых тенденциях в морфоэкологической эволюции наземных орхидных на ранних стадиях развития // Бюл. Гл. ботан. сада. 2000. Вып. 179. С. 77–85.
12. Vinogradova T.N., Andronova E.V. Development of orchid seed and seedlings // *Orchid biology: Reviews and perspectives*. Vol. 8. Dordrecht etc. Kluwer, 2002. P. 167–234.
13. Виноградова Т.Н., Филин В.Р. О жизненной форме, протокормах и корневищах *Calypso bulbosa* (L.) Oakes (*Orchidaceae*) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1993. Т. 98, вып. 2. С. 61–73.
14. Kozhevnikova A.D., Vinogradova T.N. Pseudobulb structure in some boreal terrestrial orchids // *Systematics and Geography Plants*. 1999. Vol. 68, N 1/2. P. 59–66.
15. Блинова И.В. Особенности морфологического строения и побегообразования ряда орхидных на северном пределе их распространения // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1996. Т. 101, вып. 5. С. 69–80.
16. Блинова И.В. Особенности онтогенеза некоторых корнеклубневых орхидных (*Orchidaceae*) Крайнего Севера // Ботан. журн. 1998. Т. 83, № 1. С. 85–93.
17. Виноградова Т.Н. *Dactylorhiza maculata* (L.) Sob: две стратегии развития // Материалы юбил. науч. конф., посвящ. 60-летию Беломорской биол. станции им. Н.А. Перцова МГУ им. М.В. Ломоносова. М.: Изд-во МГУ, 1998. С. 30–33.
18. Жмылев П.Ю., Алексеев Ю.Е., Карпухина Е.А., Баландин С.А. Биоморфология растений: Иллюстрированный словарь. М.: Изд-во МГУ, 2002. 148 с.
19. Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Сов. наука, 1952. 392 с.
20. Аверьянов Л.В. Основные пути морфоэкологической эволюции в семействе *Orchidaceae* // Ботан. журн. 1991. Т. 76, № 7. С. 921–935.

21. Dressler R.L. The orchids. Natural history and classification. 1981. Cambridge: Harvard Univ. Press. 332 p.
22. Dressler R.L. Classification of the orchidaceae and their probable origin // Telopea. 1983. N 2(4). P. 413–424.
23. Benzing D.H., Atwood J.T., *Orchidaceae*: ancestral habitats and current status in forest canopies // Syst. Biol. 1984. Vol. 9. P. 155–165.
24. Fredenstein J.V. Character transformation and relationship in Corallorhiza (*Orchidaceae*, *Epidendroideae*). 2. Morphological variation and phylogenetic analysis // Amer. J. Bot. 1994. Vol. 8,1 N 11. P. 1458–1467.
25. Татаренко И.В. Биоморфологические особенности *Neottia nidus-avis* (*Orchidaceae*) // Ботан. журн. 2002. Т. 87, № 11. С. 60–67.

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

Поступила в редакцию 12.02.2003 г.

SUMMARY

Vinogradova T.N. Early stages of terrestrial orchid ontogeny as an example of life-form replacement in the course of individual plant development

Boreal orchids have been considered as an example of life-form replacement in the course of ontogeny. Admission of life-form replacement does not disagree with the classical definitions of life-forms, and it allows to describe more adequately such ontogenetic features as change of environment, type of nutrition and shoot structure at the moment of completion of underground stage of development (protocorms and the first micotrophic shoot) and onset of "normal" vegetation and photosynthesis in shoots.

УДК 581.44

СТРУКТУРА И ДИНАМИКА РАЗВИТИЯ ПОБЕГОВ У НЕКОТОРЫХ ТРОПИЧЕСКИХ ДЕРЕВЬЕВ ЮЖНОЙ АМЕРИКИ

О.Б. Михалевская, Т.Е. Кобякова

В ботанической литературе содержится много сведений о росте тропических деревьев, обитающих в условиях влажного тропического климата, характеризующегося отсутствием сезонных изменений внешних условий. Описаны структура кроны у многих видов, динамика ее формирования и разнообразие ее архитектурных моделей. Гораздо меньше сведений о структуре и развитии отдельного побега у этих видов деревьев. Цель настоящего исследования заключается в сравнительном изучении структуры и динамики развития отдельного побега у некоторых видов тропических деревьев и сравнении их с побегами деревьев, произрастающих в районах умеренного пояса с четко выраженными сезонными изменениями внешних условий.

Динамика роста побегов деревьев из умеренной зоны хорошо отражается в изменении длины последовательных междоузлий вдоль оси побега. Границы годичных приростов их побегов четко обозначены почечными кольцами, состоящими из метамеров с редуцированными чешуевидными листьями и почти

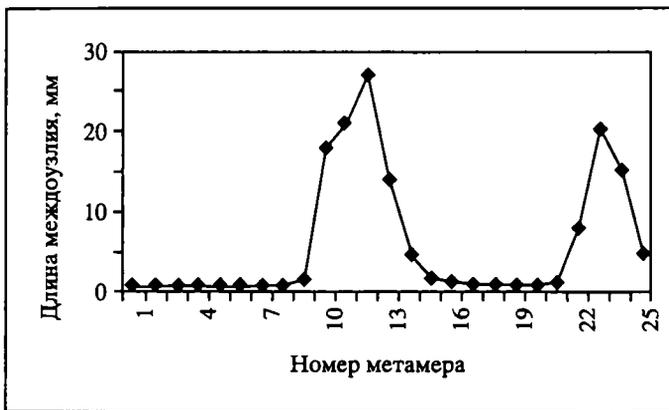


Рис. 1. Изменение длины междоузлий у последовательных метамеров вдоль оси годичного прироста побегов у сеянца *Quercus robur*

Годичный прирост состоит из двух элементарных побегов

без междоузлий. Сезонная ритмичность роста этих побегов часто сочетается с листопадностью – осенним отмиранием и опадением всех ассимилирующих листьев. Некоторые деревья, например дуб, формируют несколько приростов в годичном побеге, что отражает ритмичность процесса роста побега. Ритмичность эта хорошо проявляется в изменении длины междоузлия у последовательных метамеров вдоль оси побега (рис. 1). Каждый из приростов побега, сформировавшийся за один период этого ритма, т.е. за один цикл роста, получил в нашей отечественной ботанике название элементарного побега [1, 2]. У деревьев из тропической зоны такие особенности в структуре и динамике роста побегов либо отсутствуют, либо выражены не четко и весьма разнообразно [3, 4].

Для исследования структуры и динамики развития побегов нами были взяты деревья четырех видов, растущие в оранжерее Главного ботанического сада РАН в отделе тропических и субтропических растений на экспозиции “Тропическая Америка”. Были выбраны наиболее крупные деревья высотой 7–9 м четырех видов из разных семейств: 1) *Manilkara zapota* van Royen. (*Achras sapota* L.) из семейства *Sapotaceae*, вечнозеленое дерево, родина – Мексика, Центральная Америка [5, 6]; 2) *Anaxagorea brevipes* Benth. из семейства *Annonaceae*, вечнозеленое дерево, родина – тропики Южной Америки, бассейн Амазонки [5–7]; 3) *Clusia rosea* Jacq. из семейства *Clusiaceae* (*Guttiferae*), родина – тропики Восточной Индии, Центральной Америки и Венесуэлы, высокое, до 20 м, вечнозеленое дерево, произрастает в лесах близ морских побережий, эпифит-удушитель [5–7]; 4) *Brownea ariza* Benth. из семейства *Fabaceae* (*Leguminosae*), вечнозеленое дерево средней высоты, родина тропики Южной Америки [5, 6].

Все выбранные деревья были в условиях оранжерей вечнозелеными. В течение трех лет за ними вели наблюдения, регистрируя даты цветения и появления на побегах новых листьев. У каждого дерева исследовали структуру 20–30 побегов. На побеге у всех метамеров измеряли длину междоузлий и листьев, высоту пазушных и верхушечной почек. У многих почек определяли под бинокулярной лупой их емкость – количество зачатков метамеров. По результатам измерений строили графики, отражающие ход изменений длин междоузлий и листьев вдоль оси побега.

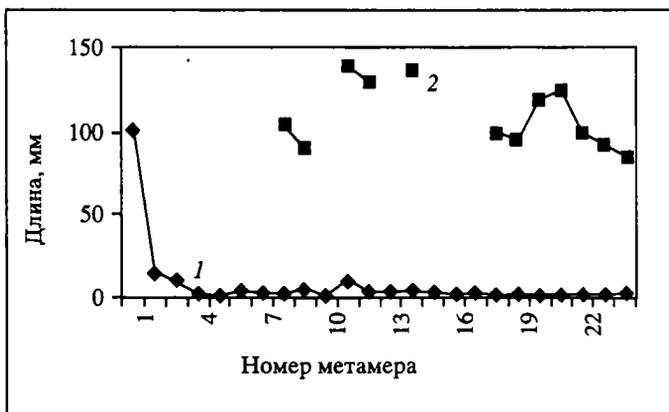


Рис. 2. Изменение длины междоузлий и листьев у последовательных метамеров вдоль оси побега *Manilkaria zapota*
 1 – междоузлие, 2 – лист

Manilkara zapota van Royen (*Achras sapota* L.). Развертывание новых листьев на побегах наблюдалось в оранжерее у этого вида в разные месяцы года. В периоды с января по март их было немного меньше, в июле–сентябре больше. Цветения у этого вида в оранжерее не наблюдалось. Нарастание оси побега всегда было моноподиальным. Какой либо периодичности в изменении длины последовательных междоузлий вдоль оси побега мы не обнаружили (рис. 2).

У побегов наблюдался своеобразный способ ветвления, который в зарубежной ботанической литературе получил название *terminalia branching*, – ветвление по типу терминалии [4, 8]. При этом ветвлении происходит перевершинивание осевого побега его дочерними боковыми побегами. У деревьев умеренной зоны при перевершинивании осевого побега боковой верхушка первого отмирает и верхушкой оси становится верхушка бокового побега. Поэтому многолетняя ось побега формируется как симподиальная. У тропических деревьев с ветвлением по типу терминалии верхушка осевого побега остается живой и продолжает рост. Но ее рост оказывается менее интенсивным, чем рост бокового перевершинившего ее побега. Первые междоузлия боковых побегов *Manilkara zapota* обычно очень длинные. У следующих за ними метамеров длина междоузлий резко уменьшается и все следующие за ними метамеры имеют короткие междоузлия (см. рис. 2).

Все почки *Manilkara zapota* не имеют типичных почечных чешуек. Они закрыты снаружи сочными и толстенькими зачатками листьев (рис. 3). Емкость верхушечных почек варьирует от 4 до 11, а пазушных от 2 до 4. У растущих побегов с развертывающимися листьями емкость верхушечных почек больше, чем у не растущих побегов. В верхушечной почке растущего побега в пазухе наружного зачатка листа уже может быть зачаток бокового побега. Вместе с ростом этого наружного зачатка листа растет и зачаток его пазушного побега. Этот боковой побег – силлептический, так как растет он одновременно со своим материнским побегом и даже обгоняет его по интенсивности роста. Поэтому его первые междоузлия оказываются длиннее материнского побега. При таком росте отсутствует апикальное доминирование, характерное для побегов многих растений, у которых растущая верхушка побега ингибирует рост его боковых пазушных почек.



Рис. 3. Верхушечная почка побега *Manilkaria zapota* перед возобновлением его роста
1 – зачаток листа, 2 – зачаток бокового побега в пазухе зачатка листа

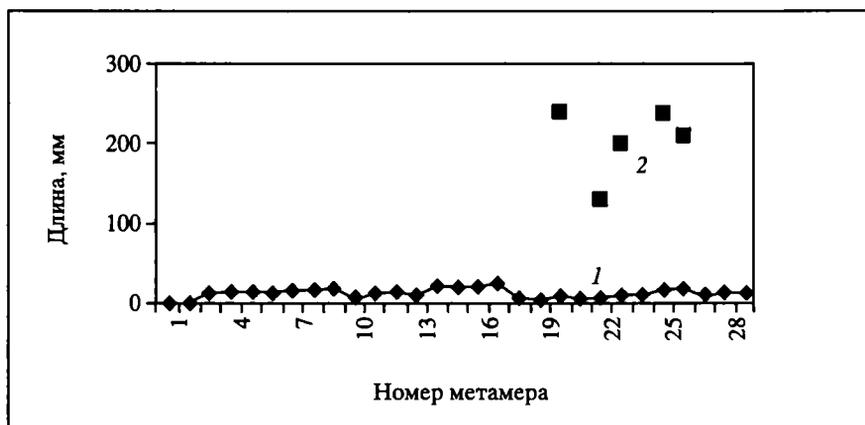


Рис. 4. Изменение длины междуузлий и листьев у последовательных метамеров вдоль оси побега *Anaxagorea brevipes*
1 – междуузлие, 2 – лист

Anaxagorea brevipes. У дерева этого вида, как и у предыдущего, на протяжении всего года можно было обнаружить растущие побеги. Но в отличие от предыдущего вида у анаксагорей так же часто можно было видеть цветки и плоды. Цветение не было приурочено к какому-то определенному месяцу и наблюдалось почти постоянно. Цветки у анаксагорей формируются на коротких специализированных побегах без зеленых листьев, развивающихся из пазушных почек.

Нарастание оси вегетативных побегов происходит моноподиально из верхушечных почек. Изменение длин последовательных междуузлий вдоль оси побега не имеет, как и у предыдущего вида, явно выраженной ритмичности (рис. 4). Ветвлений побега по типу терминалии у анаксагорей не наблюдается. Первые метамеры ее боковых побегов не отличаются от следующих за ними метамеров необычно большой длиной междуузлий и перевершинивания ими осевого побега не происходит.

Рис. 5. Верхушечная почка побега *Anaxagorea brevipes*

1 – наружный зачаток листа верхушечной почки, 2 – пазушная почка верхнего метамера побега, 3 – рубец от удаленного верхнего листа побега

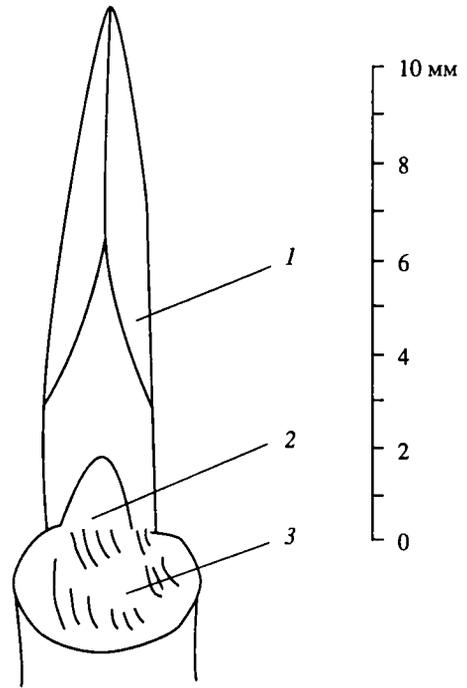
Почки анаксагореи не имеют типичных сухих почечных чешуй. Они закрыты снаружи зачатками листьев, покрытых густым опушением коричневого цвета, которое покрывает также поверхность самых верхних междоузлий побега. Наружные зачатки листьев верхушечной почки имеют зачаток пластинки. У наружного зачатка листа в пазушных почках пластинка редуцирована (рис. 5). Емкость верхушечных почек почти всегда равна трем зачаткам, а пазушных – двум и трем зачаткам метамеров. Лишь в генеративных пазушных почках с зачатком цветка закладывается больше зачатков редуцированных чешуевидных листьев.

Clusia rosea. У этого вида, как и у предыдущих, побеги с растущими листьями можно было наблюдать на протяжении всего года. Цветения у этого вида в оранжерее не наблюдалось. Нарастание оси побега происходит, как и у предыдущих видов, моноподиально. Четко выраженной ритмичности в изменении длины междоузлий вдоль оси побега у этого вида также не проявляется (рис. 6).

Почки у клузии оказались самыми малоемкими из всех исследованных нами почек разных видов. Они содержали чаще всего только один зачаток метамера, несущий пару супротивно расположенных в основании конуса нарастания зачатков листьев (рис. 7) и гораздо реже в почках было два зачатка метамера, из которых второй был лишь в виде двух бугорков-приморидев. Почек с емкостью большей, чем 2, нам не удалось обнаружить ни среди верхушечных, ни среди пазушных. Зачатки листьев в почке обычно имели хорошо выраженный зачаток пластинки. При прорастании почки пластинки разрастались в большей или меньшей степени, но у всех даже у самых маленьких листьев пластинка формировалась. Эти небольшие листья на самых первых метамерах боковых побегов обычно отмирают и опадают раньше, чем листья расположенных выше метамеров. Но типичных редуцированных листьев у клузии не образуется.

Ветвления побегов по типу терминалии у клузии не наблюдается. Среди ее боковых побегов можно выявить побеги как с длинными, так и с короткими гипоподилми – первыми междоузлиями. Побеги с длинными гипоподиями, которые вырастали одновременно с их материнским осевым побегом, были силлептическими, а боковые побеги с короткими гипоподиями, вырастающими из пазушных почек позже, после того как их материнский побег закончил рост, были пролептическими [4].

Brownea arhiza. Структурой и динамикой развития побегов этот вид сильно отличается от рассмотренных выше видов. Постоянного роста побегов на про-



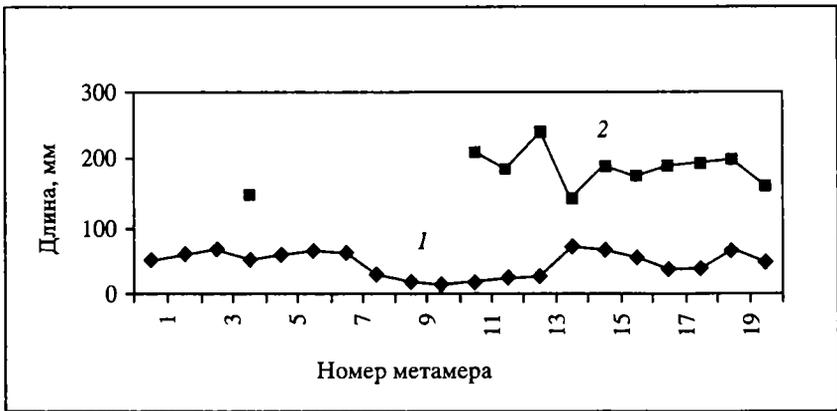


Рис. 6. Изменение длины междуузлий и листьев у последовательных метамеров вдоль оси побега *Clusia rosea*

Представлены данные только одного из двух листьев метамера; 1 – междуузлие, 2 – лист

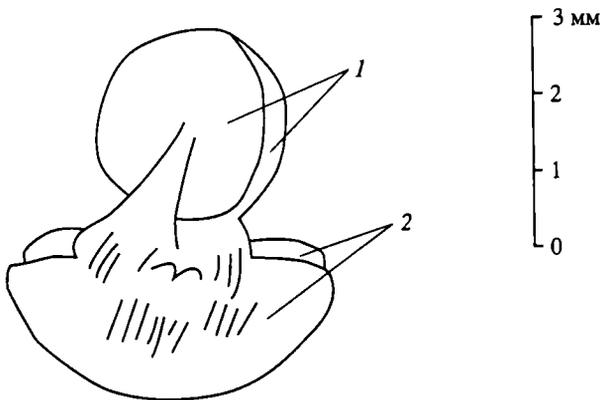


Рис. 7. Верхушечная почка побега *Clusia rosea*

1 – зачатки листьев, 2 – рубцы от удаленных листьев верхнего метамера побега

тяжении всего года у него не наблюдалось. Побеги его росли обычно в период с февраля по июль и в феврале – апреле цвели. Ярко-красные цветки бруней бескорневой собраны в крупном верхушечном соцветии. Зачаток соцветия закладывается в верхушечной почке. У тех побегов, в верхушечной почке которых не формируется зачаток соцветия, апикальная меристема прекращает свое развитие, верхушечная почка отмирает и опадает. На ее месте остается маленький рубец, расположенный на уровне самого верхнего листа побега на стороне стебля, противоположной месту отхождения черешка верхнего листа (рис. 8). Дальнейшее нарастание оси побега происходит из пазушной почки верхнего листа. Таким образом, нарастание оси побега происходит симподиально как в случае образования верхушечного соцветия, так и в случае вегетативной верхушечной почки, которая всегда abortируется. Маленький рубец от abortированной верхушечной почки можно обнаружить только у последнего и предпоследнего из пазушных побегов, образующих симподиальную ось. На более ранних участках этой оси следы рубца теряются из-за разрастания стебля

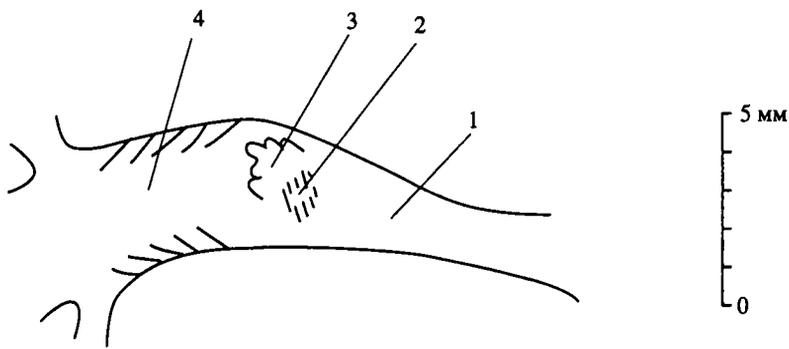


Рис. 8. Верхушка побега *Brownea arhiza*

1 – междуузлие верхнего метамера побега, 2 – рубец от опавшей верхушечной почки, 3 – пазушная почка листа верхнего метамера побега, 4 – черешок листа верхнего метамера побега

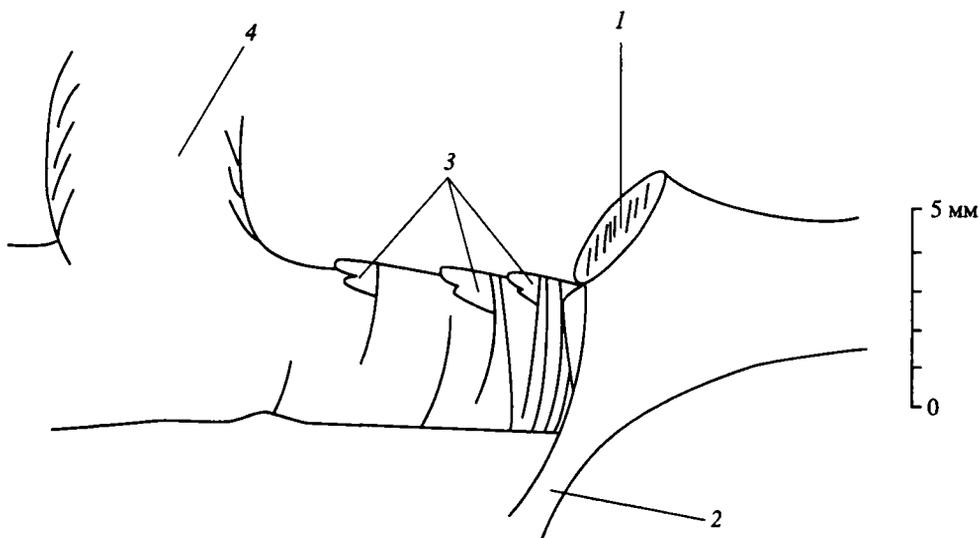


Рис. 9. Почечное кольцо в основании бокового побега *Brownea arhiza*

1 – рубец от кроющего листа, 2 – основание междуузлия выше расположенного метамера осевого побега, 3 – наружные почки опавших чешуй почечного кольца бокового побега, 4 – основание черешка нижнего листа бокового побега

в толщину, образования коры и ее сращивания. В результате этого оси ветвей брунеи выглядят как многолетние оси моноподиальных побегов деревьев умеренной зоны. Эти оси у брунеи выглядят состоящими из отдельных приростов, разделенных почечными кольцами. Почечные кольца у брунеи образуются в результате того, что ее почки закрыты многочисленными почечными чешуями. Чешуи тонкие и сухие, как у покоящихся почек многих деревьев умеренной зоны. В почечных кольцах брунеи насчитывается по 12–13 рубцов от чешуй (рис. 9). Каждый рубец соответствует одному метамеру. У брунеи нет прилистников и почечная чешуя формируется из целого зачатка листа, у которого не развивается зачаток листовой пластинки. В пазухах всех чешуй, за исключением 3–4 самых нижних, формируются пазушные почки. Пазушные почки сохраняются и после опадения чешуй. Верхние из этих пазушных почек почечного



Рис. 10. Изменение размеров последовательных метамеров вдоль симподиальной оси ветви *Brownea arhiza*, состоящей из четырех побегов

Метамеры с 1-го по 17-й входят в первый побег оси (первый порядок ветвления), с 18-го по 35-й – во второй побег (второй порядок ветвления), с 36-го по 52-й – в третий побег (третий порядок ветвления), с 53-го по 70-й – в четвертый побег (четвертый порядок ветвления); 1 – междоузлия, мм, 2 – рахис листа, см

кольца достигают высоты 1,5–2 мм, а емкость их равна 8–9 зачаткам метамеров. Такую же емкость имеют и пазушные почки нормально развитых ассимилирующих листьев побега.

Листья брунеи сложные парноперистые и очень крупные. Длина их рахиса достигает 30 см. Они имеют от 4 до 7 пар листочков, самые большие из которых длиной по 18–19 см. Основание рахиса, соответствующее черешку листа, обычно толще стебля в том месте, где рахис отходит от него (рис. 10). Размеры листьев уменьшаются к верхушке побега. У верхнего листа рахис и число пар листочков бывают в 2 раза меньше, чем у нижних. Переход от редуцированных листьев-чешуй к нормально развитым листьям у всех побегов очень резкий. У брунеи нет переходных форм от чешуй к листьям, как у деревьев умеренной зоны. У большинства исследованных нами почек брунеи не было зачатков листьев с пластинками. Зачатки листьев с пластинками мы обнаружили лишь в длинных начавших прорастать почках. Следовательно все ассимилирующие листья побега у брунеи являются неоформированными. В почке преформированы только редуцированные листья-чешуи. При распускании почки происходит такая резкая активация ростовых процессов, что неоформированные зачатки метамеров усиленно растут, сразу образуя длинные междоузлия и крупные листья. И это может быть причиной отсутствия переходных форм.

Таким образом, динамика развития побега брунеи характеризуется четким ритмом. Каждый период этого ритма начинается после абортации верхушечной почки и включает развитие побега из пазушной почки верхнего листа. Рост почки происходит медленно и резко усиливается при ее распускании. Формирующийся новый побег растет очень интенсивно. В конце периода рост его резко тормозится и происходит отмирание аيكальной меристемы. Этот ритм роста хорошо отражен в структуре симподиальной оси побега, в изменении длин междоузлий ее последовательных метамеров (рис. 10).

Сравнение структуры моноподиальных осей побегов у *Manilkara zapota*, *Anaxagorea brevipes* и *Clusia rosea* показало, что у них не проявляется ритм в росте побегов. На их длинных побегах нет почечных колец, поэтому невозможно выявить границы годовых приростов и элементарных побегов. В то же время

у *Brownea ariza* ритм в росте побегов проявляется очень четко в структуре симподиальных осей ее ветвей, что позволяет безошибочно выделять элементарные побеги. Эта ритмичность никак не связана с изменением внешних условий, так как внешние условия в оранжерее остаются постоянными. Изменяется только фотопериод, так как длина дня увеличивается в первую половину года и уменьшается во вторую, а в оранжерее нет дополнительного искусственного освещения. Но эти изменения в длине дня влияют лишь на количество растущих побегов в кроне брунеи, число которых в первую половину года обычно больше, чем во вторую.

Такая же динамика роста побегов описана у видов *Oreopanax* – тропических деревьев, произрастающих в горах Колумбии [9]. Как и у *Brownea ariza*, их побеги растут с четко выраженным ритмом, но не синхронно на всех побегах кроны. Отдельные приросты побега у них разделены участками оси из метамеров с почечными чешуями. В отличие от брунеи нарастание оси у них происходит моноподиально, так как верхушки их побегов не абортируются и формируют верхушечные почки. Переход от чешуй к листьям у побегов *Oreopanax* такой же резкий, как и у *Brownea ariza*.

Особенности ритмики роста побегов у исследованных видов оказались связанными со структурой и емкостью их почек. Самая большая емкость, 9–10 метамеров, обнаружена у *Brownea ariza*, самая малая, один метамер, – у *Clusia rosea*, у *Anaxagorea brevipes* – 2–3, у *Manilkara zapota* – чаще всего 3–4. У всех видов, кроме *Brownea ariza*, почки открытые без типичных почечных чешуй. Большой емкостью и наличием почечных чешуй почки брунеи похожи на почки многих деревьев умеренной зоны – у видов дуба она достигает 30 [10], у *Acer platanoides* – 8–9, у *Acer negundo* – 6–7 [11], у *Populus tremula* – 16–17 [12]. Лишь те виды древесных растений умеренной зоны, у которых почки открытые, без почечных чешуй, имеют малую емкость почек. Так, у *Vidurnum lantana* и *Cornus alba* она равна 2–3 [13]. У этих видов с открытыми малоемкими почками отсутствует также и проявление ритмичности в изменении длин междоузлий у последовательных метамеров моноподиальных многолетних осей побегов, несмотря на то что у них, растущих в Московской области, хорошо выражены сезонная ритмичность в росте и листопадность. Следовательно, сезонная ритмика роста побегов и ритмика изменения длины последовательных междоузлий определяются разными физиологическими механизмами. Формирование почечных чешуй и накопление большой емкости почек регулируются, вероятно, тем же физиологическим механизмом, что и ритмичность роста побега, отраженная в изменении длин последовательных междоузлий. Этим же механизмом регулируется, вероятно, и абортация верхушки побега при остановке его роста. Можно предположить, что такой физиологический механизм функционирует и у *Brownea ariza*, в то время как у других трех исследованных нами видов тропических деревьев его нет.

Таким образом, сравнение особенностей структуры и динамики развития побегов четырех исследованных видов тропических деревьев, растущих в одинаковых внешних условиях, показало, что ритмика роста побегов определяется внутренним физиологическим механизмом, а не внешними условиями, и что у одних видов этот механизм функционирует, а у других его нет.

1. Гатцук Л.Е. Геммаксиллярные растения и система соподчиненных единиц их побегового тела // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79, вып. 1. С. 100–112.
2. Грудзинская И.А. Летнее побегообразование у древесных растений и его классификация // Ботан. журн. 1960. Т. 45, № 7. С. 968–978.
3. Koriba K. On the periodicity of tree-growth in the tropics, with referene 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.
4. Halle F., Oldemann R.A.A., Tomlinson P.B. Tropical trees and forests: An architectural analysis. V. etc.: Springer, 1978. 441 p.
5. Bailey Z.H. The standart cyclopedia of horticulture. Vol. 1. N.Y., 1947. 1200 p.
6. Каталог растений Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН. М.: Изд-во МСХА, 2001. 347 с.
7. Тропические и субтропические растения. Фонды Главного ботанического сада АН СССР (*Orchidaceae – Begoniaceae*). М.: Наука, 1974. 222 с.
8. Fisher J.B. A quantitative study of Terminalia branching // Tropical trees as living systems / Ed. P.B. Tomlinson, M.N. Zimmermann. 1978. P. 285–320.
9. Borcheri R. Unusual shoot growth pattern in a tropical tree, Oreopanax (*Araliaceae*) // Amer. J. Bot. 1969. Vol. 56, N 9. P. 1033–1041.
10. Михалевская О.Б., Абдрахманова Р.А. Кванты роста и ритмичность в структуре побегов и почек некоторых видов дуба в разных условиях произрастания // Бюл. Гл. ботан. сада. 1991. Вып. 160. С. 28–34.
11. Михалевская О.Б. Структура и регуляция развития побеговых систем и элементарных побегов у некоторых видов Асег (*Ascegaeae*) // Ботан. журн. 2001. Т. 86, № 10. С. 42–52.
12. Михалевская О.Б. О внутри- и внепочечной фазах в развитии элементарных побегов древесных растений // Онтогенез. 2002. Т. 33, № 4. С. 258–263.
13. Михалевская О.Б. Структура и развитие годичных побегов у видов калины // Бюл. Гл. ботан. сада. 1999. Вып. 177. С. 86–94.

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

Поступила в редакцию 23.10.2003 г.

SUMMARY

Mikhalevskaya O.B., Kobyakova T.E. Structure and dynamics of shoot development in several tropical tree species of South America

Structure and dynamics patterns of shoot development in four tropical tree species (*Manilkaria repota* van Royen. [*Achras sapota* L.], *Anaxagorea brevipes* Benth., *Clusea rosea* Jacq., *Brownea ariza* Benth.) have been ascertained to be set by internal physiological mechanism rather than environmental conditions.

МОРФОСТРУКТУРА *AGROSTIS GIGANTEA* ROTH НА ПЕРВОМ ГОДУ ЖИЗНИ ПРИ ИНТРОДУКЦИИ В ЯКУТИИ

Н.П. Кривошапкина

Полевица гигантская исследована в разных аспектах: онтогенез [1], взаимодействие с другими видами в газонных травосмесях [2–4], систематика и микроэволюция [5–11], химический состав [12, 13], роль в урожае травостоев [14, 15], морфология соцветий [16], дифференциация экотипов [17]. Сведения о формировании куста в первый год жизни растений в Курской области имеются у Г.М. Денисовой [18]. Целью настоящей работы является выявление особенностей развития полевицы гигантской в Якутии в первые годы жизни при интродукции в разные сроки посева. Исследование полевицы в регионе проводится впервые.

Методика изучения заключалась в следующем: в течение всего вегетационного периода (1999–2000 гг.), через каждые 15 дней, в питомнике злаков ботанического сада Якутского госуниверситета на опытных делянках площадью 4 м² рядками высевали семена *Agrostis gigantea*. Норма посева – 2 г семян на 4 м². Семенной материал собран в 1998 г. в естественных местообитаниях. В опыте – 9 вариантов, которые различались по срокам посева в двух повторностях (18 делянок). В фазе всходов на 0,5 м рядка фиксировали данные полевой всхожести. Для того чтобы проследить динамику побегообразования, каждые 10 дней подсчитывали число побегов на отрезке 15 см (10–20 повторностей для каждого варианта). В конце вегетационного периода выкапывали до 50 растений каждого варианта для морфологического анализа по методике Т.И. Серебряковой [19]. Основным материалом в данной работе послужил анализ растений раннелетнего посева (12.06.1999 г.). Прохождение фенологических фаз фиксировали по И.Н. Бейдеман [20].

Прорастание семян является переломным моментом в жизни растений, ибо знаменует переход от начальной фазы развития к последующим, переход от зародыша к проростку [21]. Этот путь растение проходит через ряд возрастных этапов, каждый из которых характеризуется своими структурно-морфологическими и биологическими особенностями.

В Чуйской долине, по данным В.И. Вандышевой и Б.У. Умралиевой [22], всходы полевицы появлялись на 8–11-й день. В наших наблюдениях полевица дала дружные всходы уже на 6–7-й день после посева (почти при всех сроках посева). Полевая всхожесть независимо от срока посева в среднем составила 270,3 побегов на отрезке рядка 0,5 м. Сравнительно низкая всхожесть наблюдалась в двух вариантах 12.06.99 и 12.07.99 сроков посева. Видимо, здесь повлияли погодные условия. Н.А. Зеленский и др. [23] в своих исследованиях озимой янсеницы наблюдали подобное и объясняют причину в недостаточном увлажнении почвы в период посева. Авторы также считают, что данный фактор приводит к задержке прорастания семян, получению недружных, изреженных всходов.

Первый зеленый лист развернулся на 14–15-й день. Следует отметить, что этот лист разрывает coleoptиле по “боковому шву”, как у большинства злаков. В период развертывания первого настоящего листа coleориза достигает в сре-

днем 1,6 см длины и образуется 2–5 придаточных корней 0,2–0,4 см длиной. Здесь в последующем намечается первый узел материнского побега.

Когда первый лист достигает 1,2–2,8 см длины, из его влагалища появляется второй лист. С появлением и началом роста второго листа первый лист продолжает свой рост, но не так быстро как на начальном этапе. Третий лист выходит из влагалища второго листа. Эти листья (2-й и 3-й) в своем развитии за редким исключением заметно длиннее (в фазе проростка 2-й лист – в среднем на 0,77 см, 3-й лист – 0,94 см) и шире (в фазе проростка 2-й лист – в среднем на 0,57 см, 3-й лист – 0,96 см) не только первого листа, но и всех последующих листьев материнского побега. Таким же образом появляются все остальные листья как на материнском, так и на боковых побегах. В результате возникают все новые более или менее однотипные элементы структуры; формируется тело растения, состоящее из повторяющихся участков – фитомеров.

Ветвление наблюдается преимущественно в укороченных нижних частях побегов: здесь развиваются побеги возобновления, образующие более или менее тесную группу, “куст”, вокруг материнского побега и самостоятельно укореняющиеся. Отсюда название этого способа ветвления – “кущение” [24].

По литературным данным [22], на 40-й день после посева в Чуйской долине происходит озеленение и кущение. По данным Г.М. Денисовой [18], в этот же день становятся ясно заметными различия между экземплярами, но кущение еще не начинается. В наших опытах в год посева кущение началось на 38-й день.

Согласно Т.И. Серебряковой [25], кущение наблюдается на небольшом участке материнского побега, где все узлы предельно сближены, междоузлия укорочены. У полевицы зона кущения на главном побеге в большинстве случаев состояла из 3 фитомеров.

В своих наблюдениях Г.М. Денисова [18], в первый год жизни различает не кустящиеся и кустящиеся экземпляры (рис. 1, а, б). Мы обнаружили, кроме этих двух, третий тип – корневищный (рис. 1, в). Особи не кустящейся формы составляли около 20% от всех анализированных растений. Они отличались отсутствием боковых побегов и к концу года имели до 7 листьев на главной оси. В отдельных случаях в пазухах чешуевидных листьев материнского побега в приземной части можно было обнаружить 2–4 спящие почки.

На материнском побеге кустящейся и корневищной форм интенсивно развиваются побеги II порядка. Известно, что у полевницы гигантской возобновление побегов смешанное – интравагинальное и экстравагинальное [18, 24]. Согласно определению, экстравагинальные побеги образуются в тех случаях, когда боковая почка начинает свой рост в той или иной степени плагиотропно и пробивает растущей верхушкой влагалище кроющего листа [26]. Первый боковой побег II порядка развивается из почки, появляющейся в пазухе или на наружной стороне у основания влагалища 1-го листа главного побега. В период развития 4–5-го листьев материнского побега эта почка пробуждается и начинает свой видимый экстравагинальный или реже интравагинальный рост. К этому времени обычно в пазухах верхних листьев главного побега закладываются почки. Так, когда на главном побеге развивается до 5–6 листьев, у первого бокового побега появляется 2-й лист и из пазухи 2-го листа осевого побега – 1-й лист второго бокового побега.

Полевица гигантская относится к группе многолетников, которые рано теряют главный корень и переходят на питание с помощью придаточных стеблевых корней [21]. К этому времени от зоны кущения материнского побега отходит 4–5 придаточных корней, достигающих 1,2–5,6 см длины. В нашем случае

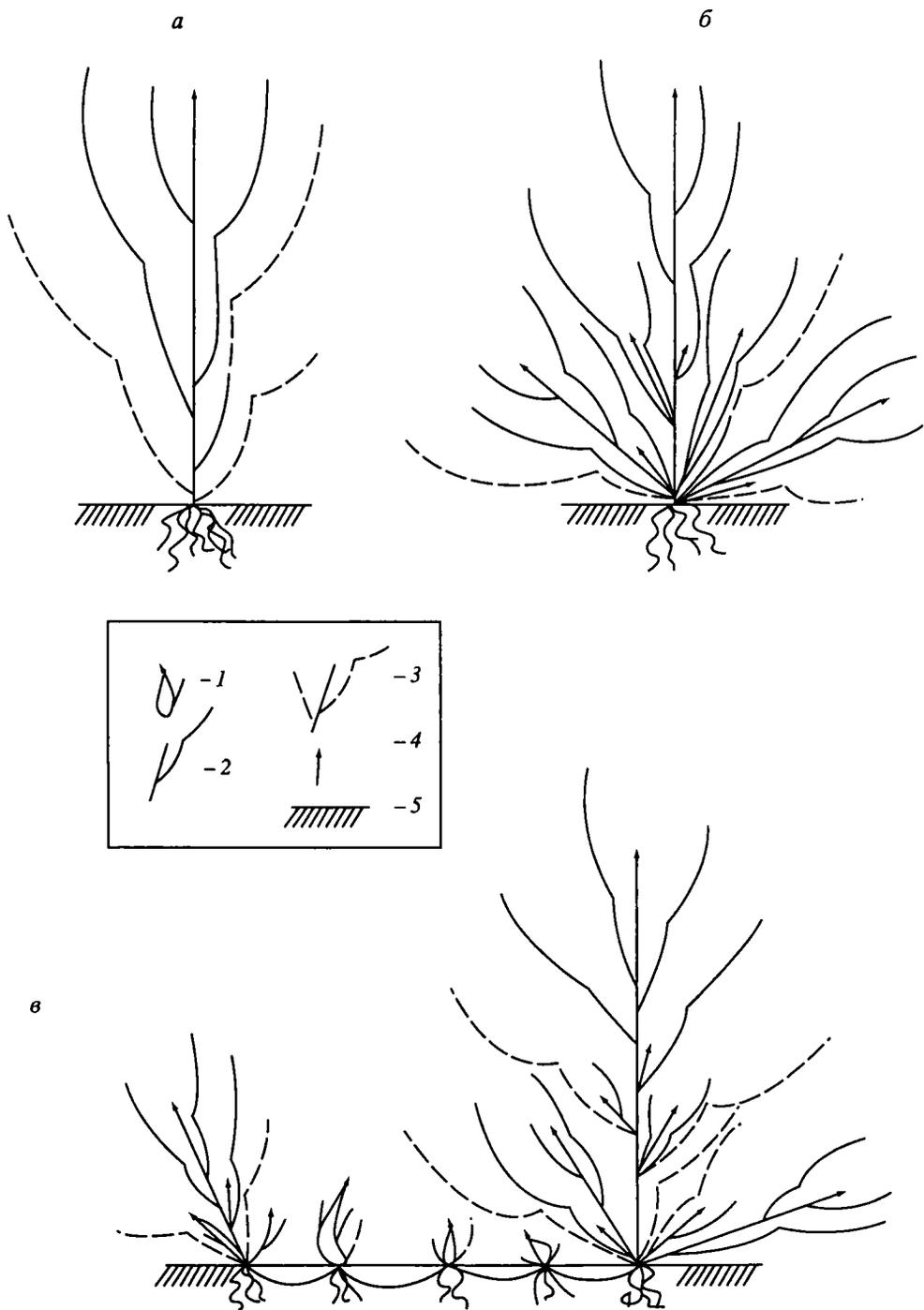
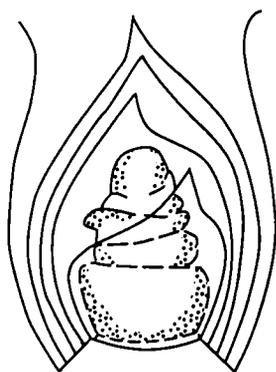
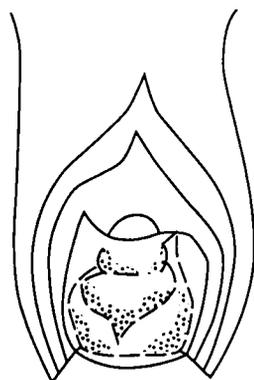


Рис. 1. Молодые растения полевицы гигантской к концу вегетации (схема)

a – некустающийся экземпляр, *б* – кустающийся экземпляр, *в* – корневищный экземпляр; 1 – побег или почка возобновления, 2 – зеленый или пожелтевший лист, 3 – отмершие листья, 4 – вегетативная точка роста, 5 – уровень почвы

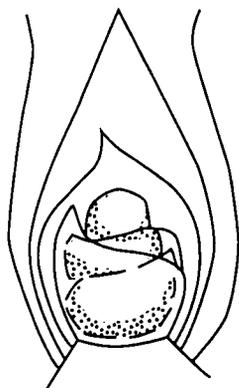


а

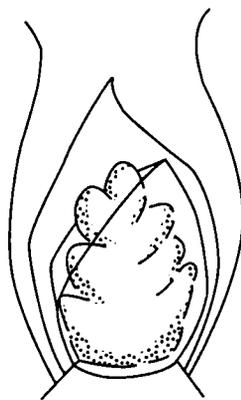


б

2



в



г

Рис. 2. Схема конуса нарастания у побегов разных порядков

1 – перед уходом в зиму: а – у главного побега, б – у боковых побегов; 2 – после перезимовки: в – у боковых побегов (проба взята из-под снега 7.05.2000 г.), г – у тех же побегов через неделю (14.05.2000 г.)

прослеживается закономерность, установленная Г.М. Денисовой [18]: в период развития укороченной части побега и формирования почек зоны кушения идет постепенное увеличение числа придаточных корней (корни от первого узла); затем, в период начала выхода в трубку и разворачивания почти всех стеблевых листьев, число придаточных корней остается без изменения и, наконец, в период кушения идет резкое увеличение числа придаточных корней, главным образом за счет корней следующих узлов зоны кушения материнского побега и в меньшей степени за счет корней побегов кушения.

К концу первого года вегетации большинство материнских побегов кустящейся и корневищной форм раннелетнего срока высева имели 7–8 листьев, первый боковой побег развивал 4–5 листьев, начиналось заложение и разворачивание побегов III порядка. Следует отметить, что чем ниже располагается боковой побег (на материнском побеге), тем больше листьев и соответственно побегов следующего порядка он образует. Встречались растения, которые имели побеги IV порядка. Заметим, что у полевицы одновременно трогаются в рост значительное количество пазушных почек, формируются наземные укороченные или удлинённые побеги. В большинстве случаев боковые побеги были укороченными (розеточными), в то время как материнские развивались в полурозеточные. Обычно удлинение оси главного побега происходило после разворачивания 3-го листа и узел 4-го листа находился на 0,6–1 см выше предыдущих узлов. Таким же образом на 0,4–0,7 см выше узла 4-го листа разворачивался 5-й лист. Из 7–8 листьев на главном побеге первые 3–5 листьев отмирали и только последние 1–2 листа уходили в зиму зелеными.

Для корневищных форм образование корневищ начинается параллельно с началом кущения. При этом почки, расположенные на первых узлах укороченной части материнского побега, удлиняются и плагиотропно “пробуравливают” верхний слой почвы. Когда на осевом побеге разворачивается до 5–6 листьев, длина корневищ достигает 0,5–0,8 см. Корневище, как правило, несет только чешуевидные листья. В местах перехода плагиотропной части корневища в ортотропную образуется узел, откуда отходят придаточные корни и где закладываются почки, которые в дальнейшем дают новый парциальный куст. Так, к концу года у растений раннелетних сроков высева наблюдалось в среднем 5 удлинённых междоузлий с почками. При этом общая длина корневища достигала 12,2 см. Необходимо заметить, что чем дальше располагалась очередная почка от материнского (главного) побега, тем она была более развитой (когда на крайнем побеге разворачивался 5-й лист, первая корневищная почка от материнского побега находилась в состоянии спящей почки).

Независимо от биологического возраста и мощности развития растений, у большинства побегов конусы нарастания перед уходом в зиму находились в вегетативном состоянии: 3 хорошо выраженных зачатка настоящих листьев (рис. 2, б). В остальной части побега (в том числе у главного) конус нарастания несколько вытягивается и образует сегменты (рис. 2, а).

Весной после перезимовки обнаружилось, что материнские побеги отмирают. У боковых побегов конусы нарастания были представлены в виде 3 сегментов (рис. 2, в), а через 7 дней конусы всех побегов перешли к генеративной фазе, стадии зачаточного соцветия (рис. 2, г). Этот отрезок времени совпал с фенологической фазой отрастания. Только спустя 44 дня с момента перехода конуса нарастания в генеративное состояние наступила фенофаза колошения.

ВЫВОДЫ

В период роста 4–5-го листьев материнского побега начинается фаза кущения.

В первый год жизни растения полевицы гигантской развиваются по трем типам кущения: не кустящийся, кустящийся и корневищный. Образование боковых побегов у кустящейся и корневищной форм идет интравагинально и экстравагинально.

Разворачивание листьев на главном и боковых побегах идет синхронно.

Растения корневищной формы раннелетних сроков высева к концу вегетации развивали 1–2 корневища.

Автор благодарит за ценные замечания и советы Н.В. Трулевич, Е.И. Курченко и В.Е. Кардашевскую. Данная работа была выполнена при поддержке ФЦП “Интеграция”, проект № 30270.

ЛИТЕРАТУРА

1. Курченко Е.И. Динамика ценопопуляций и микроэволюционный процесс (на примере полевиц *Agrostis L.*) // Динамика ценопопуляций растений. М.: Наука, 1985. С. 174–186.
2. Зуева Г.А. Взаимоотношения злаков в газонных культурфитоценозах // Сб. материалов Междунар. науч. конф. “Экономические проблемы интродукции растений на современном этапе: Вопросы теории и практики”. Краснодар: КГАУ, 1993. С. 148–149.
3. Зуева Г.А. О взаимодействии видов в газонных травосмесях // Бюл. Гл. ботан. сада. 1999. Вып. 178. С. 100–105.
4. Куклина А.Г. Изумрудней, чем изумруд // Цветоводство. 1996. № 6. С. 11.
5. Philipson W.R. A revision of the British sp. of the genus *Agrostis* // J. Linnean Soc. London. Botany. 1937. Vol. 51, N 338. P. 73–151.
6. Widen K.-G. The genus *Agrostis L.* in Eastern Fennoscandia: Taxonomy and distribution // Flora fenn. 1971. N 5. P. 1–209.
7. Цвелев Н.Н. Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. 788 с.
8. Garsia A.T., Blanca R., Blanca G. Contribucion al studio cariosistemático del Genero *Agrostis L.* (*Poaceae*) en la Peninsula Iberica // Bol. Soc. Bot. Ser. 2. 1988. Vol. 61. P. 81–104.
9. Вовк А.Г. Полевицы (род *Agrostis L.*) украинской флоры: Анатомо-морфологическое, эколого-биологическое и кариологическое исследование: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Харьков, 1988. 27 с.
10. Курченко Е.Н. Микроэволюция в ценопопуляциях растений на примере видов р. Полевиц // Экология популяций: Тез. докл. Всесоюз. совещ. (4–6 окт. 1988 г., Новосибирск). М.: ИНИОН АН СССР, 1988. Ч. 1. С. 236–239.
11. Курченко Е.И. Популяционные аспекты проблем филогении и систематики рода *Agrostis L.* (*Gramineae*) // Филогения и систематика растений: (Материалы VIII Моск. совещ. по филогении растений). М.: Наука, 1991. С. 54–56.
12. Воишин П.А. О полевице белой // Кормовая база. 1950. № 3. С. 23–28.
13. Шутова З.П., Богатова М.Т., Янышева Э.С. Полевица гигантская. Л.: ВНИИР им. Н.И. Вавилова (ВИР), 1980. 54 с. (Каталог мировой коллекции).
14. Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР. М.: Сельхозгиз, 1950. Т. 1; 1952. Т. 2.
15. Конопьянов К.Е. Влияние частоты скашивания и доз удобрений на содержание полевицы белой в травостое // Вестн. с.-х. науки Казахстана. 1986. С. 27–30.
16. Курченко Е.И. Морфология соцветия полевиц // Бюл. Гл. ботан. сада. 1996. Вып. 167. С. 101–109.
17. Sawicki B., Mosek B., Miarga S. Zroznicowanic each ekotypow mietlicy biatawej (*Agrostis alba L.*) z Polski Wschodniej // Ann. Univ. mariaе curieskodowska Lublin–Polonia. 1995. Wol. 50, N 7. S. 45–51.
18. Денисова Г.М. Формирование куста в первый год жизни у полевицы *Agrostis alba L. var. gigantea* Mey. // Ботан. журн. 1963. Т. 48, № 7. С. 1011–1015.
19. Серебрякова Т.И. Побегообразование и ритм сезонного развития растений заливных лугов Средней Оки // Учен. зап. Моск. гос. пед. ин-та им. В.И. Ленина. (Каф. ботаники). 1956. Т. 97, вып. 3. С. 43–120.
20. Бейдеман И.Н. Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ. Новосибирск: Наука, 1974. 155 с.
21. Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Сов. наука, 1952. 391 с.
22. Вандышева В.И., Умралиева Б.У. Газонные травы и их культура в Чуйской долине. Фрунзе: Илим, 1971. 66 с.

23. Зеленский Н.А., Зеленская Г.М., Руденко К.А. Сроки сева озимой пшеницы в приазовской зоне Ростовской области // Тр. IV Междунар. симпоз. "Новые и нетрадиционные растения и перспективы их использования". М.: Изд-во РУДН, 2001. Т. 3. С. 145–149.
24. Серебрякова Т.И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М.: Наука, 1971. 360 с.
25. Серебрякова Т.И. Ветвление и кущение в семействе *Poaceae* // Ботан. журн. 1969. Т. 54, № 6. С. 858–871.

Якутский государственный университет

Поступила в редакцию 18.09.2003 г.

SUMMARY

*Krivoshapkina N.P. Morphological structure of *Agrostis gigantea* Roth during the first year of life under introduction into Yakutiya*

The study on *A. gigantea* development, carried out in 1999–2000, has shown that growth of 4–5 leaves has preceded the onset of tillering phase. During the first year of life one can observe three successive types of plant development: without tillering, with tillering and with rhizomes.

УДК 581.8:582.475.4

АНАТОМИЯ СЕМЕННОЙ КОЖУРЫ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ *ABIES* В СВЯЗИ С ФИЛОГЕНИЕЙ, СИСТЕМАТИКОЙ И ИСТОРИЕЙ РАССЕЛЕНИЯ РОДА

А.Н. Сорокин

Род *Abies* Mill. – один из трех наиболее крупных родов сосновых, объем которого колеблется в работах разных авторов от 38 до 75 видов. Пихты распространены в умеренном и субтропическом поясе Северного полушария как в Старом, так и Новом Свете, занимая преимущественно горные местообитания, и лишь единичные виды выходят на равнины, образуя порой огромные по площади пихтарники [1–3]. Практическое значение пихт весьма велико, в первую очередь в качестве ресурсов древесины. Особый интерес представляют пихты как источники эфирных масел, используемых в медицине, а также смол, например для получения канадского бальзама [4]. У ряда видов (*Abies concolor* (Gordon & Glend.) Lindl. ex Hildebr., *A. koreana* Wils., *A. alba* Mill.) существуют многочисленные культивары. Большая практическая ценность пихт, а также их высокая декоративность сделали многих представителей *Abies* объектами интродукции [5].

Однако несмотря на столь важное практическое значение пихт и на ключевое положение *Abies* в системе *Pinaceae*, классификация рассматриваемого рода до сих пор остается одной из наиболее сложных проблем систематики сосновых. Колеблется не только число признаваемых специалистами видов, разновидностей и форм, но также и количество внутриродовых таксонов и их ранг. Несколько наиболее распространенных классификаций рода *Abies* значительно от-

личаются друг от друга, но ни одна из них не может считаться филогенетической, ввиду того что в основе каждой лежит ограниченный набор признаков. Среди них ведущее место занимают черты строения вегетативных органов, преимущественно – анатомия хвои [6]. Общепризнанная пластичность вегетативных структур и их подверженность влиянию условий среды делают указанные системы *Abies* лишенными филогенетической информации. Очевидно, что даже привлечение в некоторых случаях географических критериев не позволяет выявить истинную картину эволюционных связей видов рода. Причем ряд систематиков отдает предпочтение географическим характеристикам, почти полностью игнорируя морфологические [7, 8].

По мнению большинства специалистов, репродуктивные органы ввиду их эволюционной консервативности имеют приоритетное значение для филогенетических построений, однако признаки их строения использовались в систематике *Abies* гораздо более ограниченно. Из особенностей строения женских фруктификаций учитывали исключительно цвет шишек и морфометрические характеристики семенных и кроющих чешуй [3, 9]. Даже в последней ревизии рода [10] из признаков репродуктивной сферы рассматриваются лишь упомянутые выше черты.

Подобная ситуация в систематике *Abies* создает необходимость привлечения новых филогенетически значимых признаков, среди которых важное место занимают черты анатомического строения семенных покровов [11, 12]. Однако эти важнейшие систематические признаки до сих пор не использовались для построения классификационной схемы рода *Abies*, хотя для некоторых других родов хвойных их использование оказалось весьма эффективным [11, 13, 14]. К настоящему времени исследована семенная кожура семи видов пихт; однако авторы этих исследований пользуются различными методиками, оперируют разными, зачастую несравнимыми терминами и, как правило, не приводят ни рисунков, ни полных текстовых описаний строения спермодермы [12, 15, 16], что делает практически невозможным использование этих данных.

В связи с этим целью настоящей работы было выявление признаков строения семенной кожуры для использования их в решении проблем систематики и фелогении *Abies*.

Материал и методика исследований. Нами исследованы семена 13 представителей рода *Abies*, отобранных по принципу максимальной репрезентативности: *Abies cephalonica* Loud. (sect. *Abies*) (HBSK), *A. firma* Siebold & Zucc. (sect. *Momi*, subsect. *Firmae*) (LE, НИИГорЛесЭкол, Сочи), *A. forrestii* C. Coltm. Rogers (sect. *Pseudopicea*, subsect. *Delavayanae*) (LE), *A. koreana* Wils. (sect. *Balsamea*, subsect. *Medianae*) (LE), *A. nephrolepis* (Trautv.) Maxim. (sect. *Balsamea*, subsect. *Medianae*) (LE), *A. nordmanniana* (Stev.) Spach (sect. *Abies*) (Кавказский государственный биосферный заповедник, НИИГорЛесЭкол, Сочи), *A. sachalinensis* (Fr. Schmidt) Mast. (sect. *Balsamea*, subsect. *Medianae*) (LE), *A. sibirica* Ledeb. (sect. *Balsamea*, subsect. *Laterales*) (LE, MW), *A. sutchuenensis* (Franch.) Rehd. & Wils. (sect. *Pseudopicea*, subsect. *Delavayanae*) (CDBI, LE), *A. balsamea* (L.) Mill. (sect. *Balsamea*, subsect. *Laterales*) (MW), *A. bracteata* (D. Don) D. Don ex Poit. (sect. *Bracteata*) (JEPS), *A. concolor* (Gordon & Glend.) Lindl. ex Hildebr. (sect. *Grandis*) (HBSK), *A. religiosa* (Humb., Bonpl. & Kunth) Schlecht & Cham. (sect. *Oiamel*, subsect. *Religiosae*) (JEPS). Названия внутривидовых таксонов, помещенные в скобках, приводятся согласно системе A. Farjon & K.D. Rushforth [10]. Все таксоны изучены не менее чем по трем образцам. Срезы делали в средней части тела семени перпендикулярно большей его оси (в случаях необходимости делались также и продольные срезы). Готовили временные препараты согласно общеприня-

тым методикам [17]. Для исследований использовали световой микроскоп БИОЛАМ; рисунки выполнены при помощи рисовального аппарата РА-4. В описаниях использована терминология из работ К. Schnarf [12] и А.В. Боброва [11].

Сравнительная анатомия спермодермы исследованных представителей *Abies*. Евразийские таксоны. *Abies cephalonica* (рис. 1, а). Общее число слоев клеток – 26–37. Экзотеста дифференцирована на эпидерму и гиподерму. Эпидерма представлена мелкими округло-трапецевидными (форма клеток во всех описаниях указана для поперечного среза) клетками с сильно и неравномерно утолщенными одревесневшими слоистыми стенками и темным содержимым. Гиподерма сложена 2–3 слоями округло-овальных клеток с сильно утолщенными одревесневшими слоистыми стенками и полостями, содержащими флобафены. Мезотеста поделена на 2 зоны: паренхотесту (5–7 слоев) и склеротесту (16–22 слоя). Первая состоит из тонкостенных частично смятых клеток с бесцветными полостями и стенками, пропитанными флобафенами. В склеротесте обособляются 4 подзоны; периферическая представлена 4–6 слоями вытянутых тангентально склереид с сильно утолщенными одревесневшими стенками и бесцветным содержимым. Глубже расположены 2–3 слоя клеток неправильных форм; стенки их утолщены незначительно и одревесневают не полностью, а полости бесцветны. Третья подзона образована 8–10 слоями клеток различных размеров и форм, стенки которых заметно утолщены, одревесневшие, полости бесцветные. Внутренняя подзона склеротесты сложена 2–3 слоями некрупных почти изодиаметрических клеток, стенки которых утолщены незначительно и слабо одревесневают, содержимое полостей бесцветно. В паренхотесте развиты смоляные вместилища (у всех исследованных видов – с индивидуальными эпителиальными обкладками). Эндотеста состоит из 2–4 слоев мелких смятых тонкостенных клеток, полностью окрашенных флобафенами.

***A. firma* (рис. 1, б).** Общее число слоев клеток – 12–22. Экзотеста дифференцирована на эпидерму и гиподерму (2–5 слоев). Эпидерма образована мелкими овальными клетками с несильно и неравномерно утолщенными слабо одревесневшими стенками, в полостях которых содержатся флобафены. Гиподерма поделена на 2 подзоны. Наружная образована одним слоем некрупных округлых клеток. Глубже расположены 1–2 слоя более крупных округлых склереид, между которыми наблюдаются мелкие клетки неправильной формы. У всех клеток стенки сильно утолщены, слоистые, одревесневшие, полости окрашены флобафенами. Мезотеста поделена на 2 зоны: периферическую, сложенную 3–6 слоями мелких сильно смятых клеток с тонкими волнистыми стенками, которые, как и полости, окрашены флобафенами. Внутренняя зона (4–6 слоев) образована вытянутыми тангентально клетками, полости которых заполнены флобафенами, стенки слабо одревесневают, но сильно утолщены. В периферической зоне мезотесты развиты смоляные вместилища. Эндотеста сложена 2–4 слоями мелких сильно смятых клеток с бесцветными полостями и незначительно утолщенными стенками, пропитанными флобафенами.

***A. forrestii* (рис. 1, в).** Общее число слоев клеток – 33–46. Экзотеста поделена на эпидерму и гиподерму. Эпидерма состоит из вытянутых тангентально клеток с почти равномерно и несильно утолщенными слабо одревесневшими стенками; полости содержат флобафены. Гиподерма представлена 2–3 слоями округлых клеток с равномерно утолщенными слоистыми одревесневшими стенками и содержимым, окрашенным флобафенами. Мезотеста поделена на 2 зоны: паренхотесту (8–10 слоев) и склеротесту (16–24 слоя). Первая образована мелкими неправильных форм слегка смятыми бесцветными клетками с тонкими

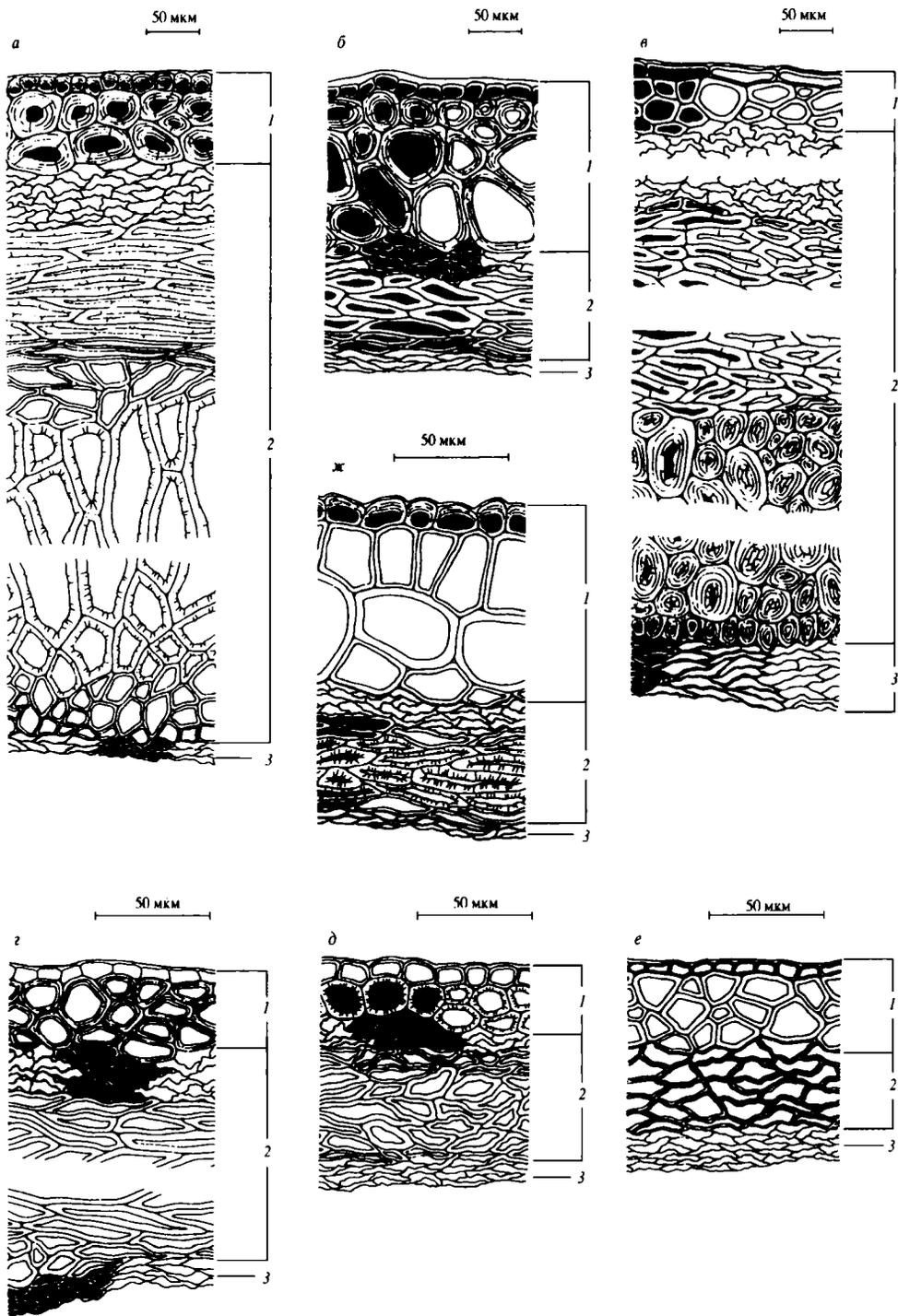


Рис. 1. Строение семенной кожуры у представителей *Abies* (поперечные срезы)
 а - *A. cephalonica*, б - *A. firma*, в - *A. forrestii*, з - *A. koreana*, д - *A. nephrolepis*, е - *A. nordmanniana*, ж - *A. sachalinensis*, 1 - экзотеста, 2 - мезотеста, 3 - эндотеста

волнистыми стенками. Склеротеста дифференцирована на 2 подзоны: периферическую (10–14 слоев), представленную вытянутыми тангентально склереидами с сильно утолщенными одревесневшими стенками и флобафенами в полостях, и внутреннюю, сложенную 6–10 слоями склереид схожего строения, но округлых или слегка вытянутых радиально. В паренхотесте развиты смоляные вместилища; в участках их расположения число слоев клеток периферической подзоны склеротесты до 3–4. Эндотеста состоит из 6–8 слоев сильно смятых вытянутых тангентально клеток с незначительно утолщенными волнистыми стенками, которые, как и полости, окрашены флобафенами.

A. koreana (рис. 1, з). Общее число слоев клеток – 18–28. Экзотеста поделена на эпидерму и гиподерму. Клетки эпидермы овально-прямоугольные, бесцветные, с почти не утолщенными стенками. Гиподерма сложена 2–4 слоями округлых или неправильных форм клеток, стенки их утолщены несильно, слоисты, одревесневают, полости бесцветны. Мезотеста состоит из двух зон: периферической, представленной 4–7 слоями мелких смятых клеток, не утолщенные волнистые стенки и полости которых окрашены флобафенами, и внутренней, состоящей из 7–12 слоев клеток неправильных форм (чаще вытянутых тангентально) со слабо одревесневшими стенками различной мощности, неокрашенным содержимым. В ребрах семени в мезотесте развита зона, состоящая из 3–7 слоев клеток неправильных форм, стенки которых утолщены и слабо одревесневают, а полости бесцветны. В периферической зоне мезотесты развиты смоляные вместилища. Эндотеста сложена 4–5 слоями мелких смятых тонкостенных клеток, полости которых заполнены флобафенами. В области ребер семени на границе второй и третьей зон мезотесты сохраняются дериваты двух проводящих пучков (по 6–9 проводящих элементов).

A. nephrolepis (рис. 1, д). Общее число слоев клеток – 14–20. Экзотеста поделена на эпидерму и гиподерму. Эпидерма представлена овальными бесцветными клетками со слабо утолщенными стенками. Гиподерма состоит из 1–2 слоев округлых клеток, имеющих более толстые одревесневшие стенки и содержащих флобафены в полостях. Мезотеста поделена на 2 зоны. Периферическая (3–5 слоев) сложена мелкими смятыми клетками с тонкими волнистыми стенками, пропитанными, как и полости, флобафенами. Внутренняя зона (5–9 слоев) представлена частично смятыми клетками различных форм (до сильно удлиненных тангентально) с утолщенными слабо одревесневшими стенками и бесцветными полостями. В некоторых участках данная зона сходит на нет. В периферической зоне мезотесты развиты смоляные вместилища. Эндотеста сложена 4–5 слоями мелких сильно смятых тонкостенных бесцветных клеток.

A. nordmanniana (рис. 1, е). Общее число слоев клеток – 14–19. Экзотеста представлена эпидермой и гиподермой. Клетки эпидермы мелкие округло-прямоугольные с утолщенными одревесневшими стенками. Гиподерма сложена 3–4 слоями некрупных многоугольных клеток с утолщенными одревесневшими стенками. Полости клеток экзотесты не окрашены. Мезотеста состоит из 5–8 слоев мелких частично смятых клеток со слабо утолщенными неполностью одревесневшими стенками и бесцветным содержимым. В мезотесте развиты смоляные вместилища. Эндотеста (5–7 слоев) представлена смятыми бесцветными тонкостенными клетками.

A. sachalinensis (рис. 1, ж). Общее число слоев клеток – 12–22. Экзотеста дифференцирована на эпидерму и гиподерму. Эпидерма образована некрупными округло-овальными клетками, стенки которых утолщены неравномерно, слоистые, одревесневшие, а полости заполнены флобафенами. Гиподерма поделена на периферический слой (редко 2 слоя), состоящий из многоугольных кле-

ток со слабо утолщенными, одревесневшими стенками и неокрашенным содержимым, и внутренние слои (1–3), образованные варьирующими по размерам округлыми клетками с аналогичной структурой стенок и бесцветными полостями. Мезотеста подразделена на 2 зоны: периферическую, образованную 3–5 слоями мелких смятых клеток с тонкими стенками, пропитанными флобафенами, и бесцветными полостями, и внутреннюю, сложенную 5–8 слоями удлиненных тангентально клеток, степень утолщенности слабо одревесневших стенок которых различна, а содержимое окрашено флобафенами. В некоторых участках внутренний слой мезотесты образован почти изодиаметрическими клетками с сильно утолщенными слабо одревесневшими слоистыми стенками и бесцветными полостями. В периферической зоне мезотесты развиты смоляные вместилища. Эндотеста (1–3 слоя) представлена мелкими смятыми клетками, тонкие стенки которых содержат флобафены, а полости бесцветны.

A. sibirica (рис. 2, а). Общее число слоев клеток – 19–34. Экзотеста дифференцирована на эпидерму и гиподерму. Эпидерма состоит из мелких трапециевидных клеток с неравномерно утолщенными слоистыми одревесневшими стенками. Гиподерма представлена 2–3 слоями округлых или неправильных форм склереид с равномерно утолщенными слоистыми одревесневшими стенками. Полости клеток экзотесты бесцветны. Мезотеста поделена на 2 зоны. Первая представлена 3–4 слоями мелких сильно смятых клеток с бесцветным содержимым и неутолщенными стенками, окрашенными флобафенами. Вторая поделена на 3 подзоны – периферическую, представленную 6–7 слоями вытянутых тангентально склереид с бесцветным содержимым и одревесневшими слоистыми стенками; глубже располагаются 4–6 слоев вытянутых тангентально сильно сдавленных клеток, стенки которых слабо утолщены и одревесневают неполностью, а полости содержат флобафены; во внутренней подзоне склеротесты сочетаются два типа клеток: неправильных форм склереиды с утолщенными слабо одревесневшими стенками и бесцветными полостями, а также крупные неправильных форм частично смятые бесцветные клетки с тонкими волнистыми стенками. В паренхиме развиты смоляные вместилища. Эндотеста состоит из 1–2 (реже 3) слоев слегка вытянутых тангентально смятых клеток с тонкими окрашенными флобафенами стенками и бесцветными полостями.

A. sutchuenensis (рис. 2, б). Общее число слоев клеток – 17–22. Экзотеста дифференцирована на эпидерму и гиподерму. Эпидерма состоит из трапециевидных клеток со слабо и неравномерно утолщенными стенками, в полостях которых содержатся флобафены. Гиподерма представлена 3–5 слоями многоугольных клеток, стенки которых слегка утолщенные и одревесневшие, а полости окрашены флобафенами. Мезотеста состоит из 8–10 слоев клеток, вытянутых тангентально, сдавленных, со слабо утолщенными неполностью одревесневшими стенками и бесцветным содержимым. Стенки клеток глубинных слоев мезотесты более тонкие, неодревесневшие. В мезотесте развиты обширные смоляные вместилища. Эндотеста сложена 5–6 слоями клеток, сходных с клетками мезотесты, но более короткими, с неодревесневшими волнистыми стенками.

Американские таксоны. *A. balsamea* (рис. 2, в). Общее число слоев клеток – 17–28. Экзотеста поделена на эпидерму, представленную небольшими округло-квадратными клетками с несильно утолщенными одревесневшими слоистыми стенками, и гиподерму (1–3 слоя), клетки которой различны по формам и размерам и характеризуются схожей структурой стенок. Полости клеток экзотесты бесцветные. Мезотеста дифференцирована на 3 зоны. Наружная представлена 2–4 слоями некрупных сильно смятых клеток, почти неутолщенные стен-

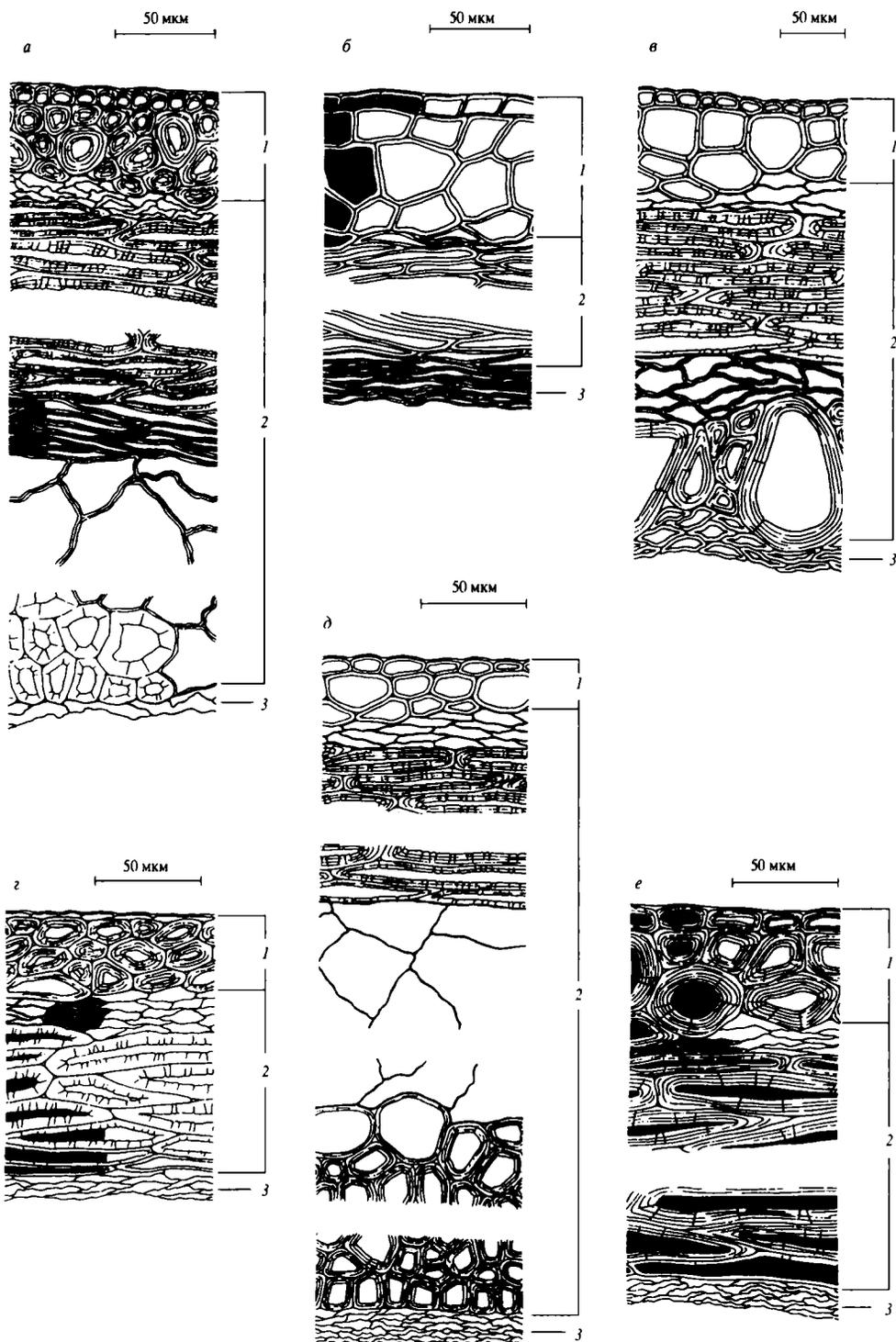


Рис. 2. Строение семенной кожуры у представителей *Abies* (поперечные срезы)
 а – *A. sibirica*, б – *A. sutchuenensis*, в – *A. balsamea*, г – *A. bracteata*, д – *A. concolor*, е – *A. religiosa*.
 Ост. усл. обозн. те же, что на рис. 1

ки которых в отличие от полостей пропитаны флобафенами. Вторая зона сложена сильно удлинёнными тангентально склереидами (5–7 слоев) с неокрашенными полостями и сильно утолщёнными одревесневшими слоистыми стенками; у клеток глубинных слоев более тонкие стенки. Третья зона состоит из частично смятых тонкостенных бесцветных клеток (4–6 слоев). На границе с эндотестой в некоторых участках развиты 1–3 слоя склеренхимных клеток различных размеров и форм с неокрашенными полостями и сильно утолщёнными слоистыми одревесневшими стенками. В наружной зоне мезотесты развиты смоляные вместилища. Эндотеста (2–3 слоя) состоит из некрупных сильно смятых бесцветных клеток со слабо утолщёнными стенками. В области ребер семени на границе второй и третьей зон мезотесты сохраняются дериваты двух проводящих пучков (по 9–10 проводящих элементов).

A. bracteata (рис. 2, з). Общее число слоев клеток – 13–22. Экзотеста дифференцирована на эпидерму, представленную мелкими смятыми клетками со слегка утолщёнными слабо одревесневшими стенками и неокрашенными полостями, и 2–4-слойную гиподерму, сложенную овально-многоугольными склереидами, полости которых бесцветны, а одревесневшие слоистые стенки сильно утолщены. Мезотеста состоит из 2 зон: периферической, представленной 3–5 слоями некрупных смятых тонкостенных клеток, полностью окрашенных флобафенами, и внутренней, состоящей из 4–6 слоев сильно удлинённых тангентально склереид с сильно утолщёнными одревесневшими стенками и содержащими флобафены полостями. Стенки склереид наружных и внутренних слоев менее мощные. В паренхиме развиты смоляные вместилища. Эндотеста образована 3–5 слоями сильно смятых тонкостенных бесцветных клеток.

A. concolor (рис. 2, д). Общее число слоев клеток – 26–41. Экзотеста составлена 2–3 слоями небольших округлых или овальных клеток с несильно утолщёнными одревесневшими слоистыми стенками и неокрашенными полостями. Мезотеста поделена на 4 зоны. Наружная сложена 3–5 слоями мелких смятых клеток, почти не утолщённые стенки которых содержат флобафены. Вторая зона представлена 6–9 слоями крупных сильно удлинённых тангентально склереид, полости которых бесцветны, а одревесневшие слоистые стенки сильно утолщены (к центру семени – тоньше). Третья зона (2–5 слоев) образована крупными частично смятыми или разрушенными клетками разных форм, не утолщённые стенки которых окрашены флобафенами, а полости бесцветны. Четвертая зона (7–10, редко 12 слоев) представлена небольшими округлыми склереидами, полости которых бесцветны, а одревесневшие слоистые стенки сильно утолщены. На периферии четвертой зоны встречаются крупные склереиды, стенки которых тоньше. В наружной зоне мезотесты развиты смоляные вместилища, в области которых 2–3 слоя клеток второй зоны. Эндотеста сложена 6–8 слоями мелких смятых тонкостенных бесцветных клеток. В области ребер семени на границе второй и третьей зон мезотесты сохраняются дериваты двух проводящих пучков (по 11–12 проводящих элементов).

A. religiosa (рис. 2, е). Общее число слоев клеток – 17–30. Экзотеста сложена 3–4 слоями округлых склереид, полости которых содержат флобафены, а одревесневшие слоистые стенки сильно утолщены. Наружные клетки отличаются овальной формой (удлинены тангентально). Мезотеста поделена на 2 зоны: паренхиме (2–6 слоев) и склеротесте (8–14 слоев, в области ребер до 20). Клетки паренхиме небольшие, сильно смятые, полости их в отличие от не утолщённых стенок содержат флобафены. Склеротеста представлена крупными сильно удлинёнными тангентально клетками (в области ребер – почти округлые), одревесневшие слоистые стенки которых сильно утолщены, а полости ок-

рашены флобафенами. В паренхотесте развиты смоляные вместилища, в области которых 3–4 слоя склерейд мезотесты. Эндотеста сложена 4–6 слоями мелких сильно смятых тонкостенных бесцветных клеток. В области ребер семени в мезотесте сохраняются дериваты двух проводящих пучков (по 2–3 проводящих элемента).

Обсуждение результатов исследования. Исследование структуры спермодермы 13 видов *Abies* продемонстрировало значительное разнообразие типов строения семенной кожуры в пределах рода. Согласно нашим материалам, для спермодермы пихт характерны следующие особенности: многослойная склеренхимная экзотеста, мезотеста, демонстрирующая различные варианты дифференциации на гистологические зоны, и эндотеста, представленная смятыми паренхимными клетками, а также наличие обширных смоляных вместилищ. Впервые у ряда представителей рода в мезотесте были обнаружены дериваты проводящих пучков.

В структуре семенной кожуры *Abies* нами были выявлены признаки архаичные, исходные (например, мощная многослойная спермодерма; мезотеста, дифференцированная на паренхотесту и склеротесту; экзомезотестальный тип семени), а также черты, являющиеся специализированными, производными (спермодерма тонкая малослойная; исключительно паренхимная мезотеста; экзоили мезотестальный тип семени). Необходимо отметить, что для проведения подобного анализа структуры спермодермы пихт нами привлекались материалы по развитию семенных покровов *Pinaceae* [12], данные по строению семенной кожуры других групп хвойных (современных и ископаемых) [11], а также работы, посвященные эволюционным преобразованиям структуры плодов и семян цветковых растений.

Наибольшее число архаичных черт строения спермодермы среди изученных нами видов сохраняется у *Abies forrestii* (Юньнань). Семенная кожа этого вида отличается наибольшей мощностью (до 46 слоев) и дифференциацией мезотесты на паренхотесту и типичную склеротесту, представленную двумя отчетливо выраженными подзонами. Клетки в пределах каждой подзоны весьма сходны по форме и размеру, расположены правильными слоями. Весьма архаично устроена у *Abies forrestii* и экзотеста, гиподерма которой гомоцеллюлярная и достаточно мощная, склеренхимная. Тип спермодермы *Abies forrestii* можно считать исходным для всех исследованных нами видов *Abies*, от которого отходит несколько различных векторов морфолого-эволюционных преобразований спермодермы *Abies*. Среди этих векторов можно наблюдать постепенную паренхиматизацию внутренней подзоны склеротесты с последовательным сокращением в ней склеренхимных элементов (*A. balsamea*, *A. concolor*, *A. koreana*, *A. sibirica*), а также ее полную редукцию (*A. bracteata*, *A. firma*, *A. nephrolepis*). Наружная зона склеротесты сохраняется у большинства исследованных видов, клетки ее обычно становятся сильно удлинненными тангенциально, здесь в некоторых случаях (*A. sutchuenensis*) также имеют место паренхиматизация и значительно реже – редукция этой подзоны (*A. nordmanniana*). В последнем случае механическая функция может полностью ложиться на экзотесту (*A. alba* – данные Schnarf [12]) (экзотестальный тип семени). Семена некоторых видов *Abies* можно отнести к мезотестальному типу (*A. sutchuenensis*) в тех случаях, когда склерейды экзотесты становятся почти тонкостенными.

При анализе направлений морфолого-эволюционных преобразований спермодермы *Abies* обращает на себя внимание интересная особенность этого рода, которая может считаться следствием эволюционной древности таксона – невозможность выделить географические группы видов *Abies* по структуре семенной

кожуры. Зачастую виды, характеризующиеся довольно схожим типом спермодермы распространены на значительно удаленных друг от друга ареалах. Так, например, очень близко строение семенной кожуры у таких видов, как североамериканская *A. concolor* и средиземноморская *A. cephalonica*, а также у японской *A. firma* и калифорнийской *A. bracteata*. По-видимому, схожие модусы преобразований могли реализовываться в процессе становления современной структуры семенной кожуры в разных областях древнего ареала рода. По этой причине проследить подобные модусы и выявить естественные группы типов строения спермодермы очень сложно, для этого необходимо исследовать максимальное число видов *Abies*. Однако полученные материалы позволяют выдвинуть несколько предположений относительно истории расселения рассматриваемого рода. По нашим данным, центром древнего видообразования пихт могла быть территория Юго-Западного Китая, на которой мы встречаем наиболее архаичные и весьма подвинутые типы спермодермы (*A. forrestii* и *A. sutchuenensis*). Можно предположить, что именно оттуда шло расселение пихт в другие регионы. Так, по нашему мнению, можно выделить следующие основные направления расселения представителей *Abies*: европейско-древнесредиземноморское (*A. alba*, *A. cephalonica*, *A. nordmanniana* – последовательная редукция склеротесты, появление экзотестального типа семени), дальневосточное (*A. koreana*, *A. nephrolepis*, *A. sachalinensis* – последовательная редукция глубинной зоны склеротесты), сибирское (*A. sibirica* – паренхиматизация глубинной зоны склеротесты). Говорить об истории расселения пихт Нового Света на основании полученных материалов было бы преждевременным, но следует отметить, что на территории Америки у пихт также выявляется весьма значительное разнообразие типов спермодермы. На наш взгляд, дальнейшие исследования строения семян наибольшего числа видов пихт позволят более детально моделировать вероятную историю расселения этого рода.

Исходя из того, что признаки строения репродуктивных органов – особенно женских фруктификаций – имеют приоритетное значение для решения проблем филогенетической систематики, мы считаем необходимым анализ существующих систем рода *Abies* с учетом полученных нами материалов по строению спермодермы. Наши материалы подтверждают ряд положений, ранее высказанных систематиками. К таковым можно отнести обособленное положение *A. firma* в классификационных схемах многих авторов (монотипная серия *Firmae* секции *Momi* [7] или секции *Abies* [3], либо моитипная секция *Momi* [8], либо подсекция *Firmae* секции *Momi* [10]). Близость трех дальневосточных видов (*A. koreana*, *A. nephrolepis*, *A. sachalinensis*), выявляемая нашими исследованиями, соответствует объединению их в большинстве систем в одну секцию *Pichta* [7], *Elate* [3, 8] или подсекцию *Medianae* секции *Balsamea* [10]. Некоторые результаты нашей работы не согласуются с существующими классификационными схемами рода *Abies*. Так, не находит подтверждения материалами по строению спермодермы сближение многими специалистами *A. forrestii* и *A. sutchuenensis* (в составе секции *Bracteata* [3] или *Elateopsis* [8], либо подсекции *Delavayianae* секции *Pseudopicea* [10], или даже серии *Sinenses* секции *Momi* [7]), а также *A. cephalonica* и *A. nordmanniana* (в составе одной секции *Abies* [3, 8, 10] или даже серии *Albae* секции *Peuce* [7]). На основании полученных материалов мы также не можем согласиться с мнением о выделении калифорнийской *A. bracteata* в монотипный подрод *Pseudotorreya* [7, 8], противопоставляемый всем остальным представителям *Abies*. На наш взгляд, спермодерма *A. bracteata* имеет вполне типичное для пихт строение и не позволяет говорить об изолированности этого вида в пределах рода.

Таким образом, результаты настоящей работы продемонстрировали необходимость разработки новой классификации рода *Abies* с учетом признаков строения семян, что будет возможно в результате дальнейших исследований. В то же время более полные данные по структуре спермодермы позволят выявить родственные взаимоотношения внутри *Abies*, а также продолжить начатое нами моделирование процессов расселения этого рода.

Автор выражает искреннюю благодарность всем коллегам, оказавшим неоценимую помощь в работе над статьей и в подборе материала для исследования: доктору биол. наук Л.С. Плотниковой, доктору биол. наук Е.С. Чавчавадзе, проф. А.П. Меликяну, проф. Ю.Н. Карпуну, доктору биол. наук В.Ф. Семихову, доктору биол. наук А.В. Боброву, М.С. Романову, Д.С. Кострикину. Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, проекты № 02-04-49751, № 03-04-63092.

ЛИТЕРАТУРА

1. Крылов Г.В. и др. Пихта. М.: Агропромиздат, 1986. 239 с.
2. Rushforth K.D. Conifers. Oxford: Facts on File; L.: Helm, 1987. 232 p.
3. Маценко А.Е. Пихты Восточного полушария // Тр. БИН АН СССР. Сер. 1. 1964. № 13. С. 1–103.
4. Чавчавадзе Е.С. Древесина хвойных. Л.: Наука, 1979. 192 с.
5. Krüssmann G. Handbuch der Nadelgehölze. 2. Aufl. B.; Hamburg: Parey, 1979. 366 S.
6. Patschke W. Über die extratropischen ostasiatischen Coniferen und ihre Bedeutung für die pflanzengeographischen Gliederung Ostasiatiens // Bot. Jb. 193. Bd. 48. S. 626–776.
7. Franco J. do A. Abetos // An. Inst. Sup. Agron. Lisboa. 1950. Vol. 17. P. 1–260.
8. Liu T.S. A monograph of genus *Abies*. Taipei: Nat. Taiwan Univ., 1971. 608 p.
9. Antoine F. Die Coniferen. Wien: Berckschen Univ. 1840. 112 S.
10. Farjon A., Rushforth K.D. A classification of *Abies* Miller (*Pinaceae*) // Notes Roy. Bot. Garden Edinburgh. 1989. Vol. 46, N 1. P. 59–79.
11. Бобров А.В. Филогения хвойных: (Анализ современных представлений). М., 2002. 194 с.
12. Schnarf K. Anatomie der Gymnospermen-Samen. В.: Vomtraeger, 1937. 156 S. (Handbuch der Pflanzenanatomie. Abt II; T. 2, Bd. 10 [1]).
13. Бобров А.В., Меликян А.П. Специфические признаки семенной кожуры и возможность их использования в систематике семейства *Podocarpaceae* Endlicher 1847 s.l. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1998. Т. 103, вып. 1. С. 58–64.
14. Бобров А.В., Сорокин А.Н. Система, филогения и история расселения рода *Taxus* L. (*Taxaceae* S.F. Gray) по данным строения женских репродуктивных органов // Докл. ТСХА. 2002. Вып. 274. С. 37–41.
15. Ворошилова Г.И. Формирование крыла у семени хвойных // Биол. науки. 1983. № 8. С. 81–84.
16. Тарбаева В.М. Сравнительная морфология и анатомия семян голосеменных. Сыктывкар, 1995. 243 с.
17. Прозина М.Н. Ботаническая микротехника. М.: Высш. шк., 1960. 205 с.

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

Поступила в редакцию
19.10.2003 г.

SUMMARY

Sorokin A.N. Anatomy of spermoderm in the genus *Abies* Mill. in connection with phylogeny, taxonomy and history of the genus expansion

The study on 13 *Abies* species has revealed the particular diversity of spermoderm structure. The derivatives of vascular bands were discovered in spermoderm of several fir species. The principal ways of morphological-evolutionary transformations of spermoderm have been observed, and phylogenetic affinity of the taxa under study has been ascertained. The potential directions of fir expansion from the hypothetical center of ancient speciation were modeled. The results of investigation have been considered to be a basis for more accurate definition of systematic position of the species.

УДК 577.112:582.475

ПОЛИМОРФИЗМ БЕЛКОВ СЕМЯН *PINUS SYLVESTRIS* L. В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ ПРОИЗРАСТАНИЯ

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

В решении проблем биологического разнообразия важнейшая роль принадлежит изучению генетического полиморфизма, фундаментального свойства организмов быть генетически неодинаковыми и обладать видовыми, популяционными и индивидуальными отличиями [1]. Эффективным путем познания явления генетического полиморфизма и диапазона генного разнообразия видов является изучение полиморфизма кодируемых белков. Обширный ареал на территории Евразии и хозяйственное значение сосны обыкновенной обуславливают большой интерес к изучению ее полиморфизма биохимическими методами. В настоящее время общепризнанным методом для изучения генетической изменчивости и популяционной структуры хвойных является электрофоретический анализ изоферментов. Шигапов и др. [2] исследовали 12 ферментных систем, контролируемых 28 изоферментными локусами у природных популяций *P. sylvestris* из Южного Урала, восточной части Германии и Латвии. На основе проведенных исследований авторы приходят к заключению, что высокий уровень внутривидовой изменчивости и низкая степень дифференциации природных популяций из разных частей ареала свидетельствуют о достаточно большом запасе внутривидового генетического разнообразия *P. sylvestris*, обеспечивающего экологическую пластичность вида на обширнейшей территории. В работе В.Л. Семерикова и др. [3] были установлены достоверные различия изоферментных спектров хвои взрослых и молодых деревьев, между болотными и суходольными субпопуляциями. Однако анализ различий отдельно для каждой из 20 субпопуляций и в каждой из 7 локальностей не позволил выделить какой-либо общей тенденции, систематически повторяющейся в каждой из пар выборки. Различия в пределах каждой из анализируемых пар выборок (взрослых и молодых, суходольных и болотных особей) носят индивидуальный характер. На выборках разных частей ареала (от Кольского полуострова до Южной Сибири) было показано, что степень генетических различий между популяциями (о чем судили по спектрам изоферментов) имеет положительную связь с географическим удалением их друг от друга.

В настоящей работе представлены данные по изучению электрофоретических свойств глобулинов семян и иммунохимических свойств альбумино-глобу-

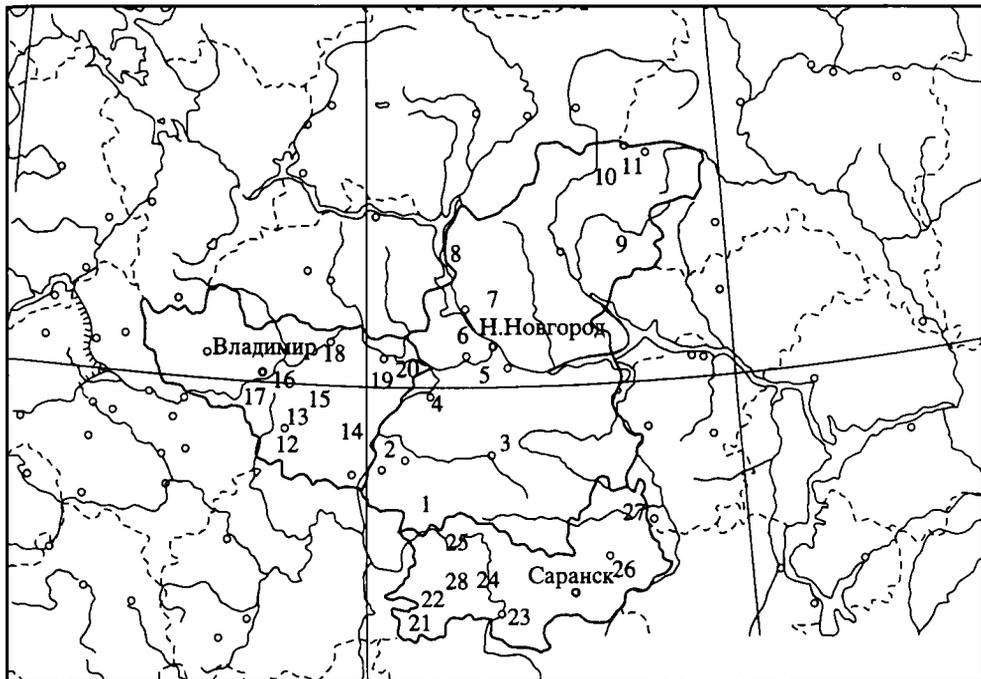


Рис. 1. Пункты сбора образцов на территории Владимирской, Нижегородской областей и республики Мордовия
Усл. обозн. см. табл. 1, 2

линовой фракции (АГФ) белков семян *P. sylvestris*, собранных на территории Марий Эл и Мордовии, Владимирской, Екатеринбургской и Нижегородской областей. Образцы из разных географических точек (рис. 1) собраны на территории 28 лесхозов (табл. 1) в соответствии с ГОСТ 13056 [4] и получены из Арзамасской лесосеменной станции.

Пункты сбора образцов для изучения влияния условий произрастания популяций *P. sylvestris* (семена собраны М.Н. Гринашем) и типы леса приведены в табл. 2. Краткие характеристики типов леса, в которых собраны образцы, даны по Куприянову и др. [5].

Сосняк брусничный. Почвы подзолистые песчаные или мелкопылеватые песчаные, слабо- или среднеподзоленные, хорошо дренированные. Древостой одноярусный и состоит в основном из сосны (70–90%) и *Betula pendula* с единичными экземплярами *Populus tremula*. Подлесок большей частью не выражен. Травяно-кустарничковый ярус хорошо выражен, общее проективное покрытие 40–50%, задерненность почвы слабая. Основной фон в покрове создает *Vaccinium vitis-idaea*. Моховой и лишайниковый покров занимает в среднем 30–40% поверхности почвы. Из зеленых мхов преобладают *Pleurozium schreberi* и *Dicranum polysetum*.

Сосняк лишайниковый. Лишайниковые боры приурочены к дренированным песчаным террасам крупных рек с дюнным рельефом, где обычно занимают вершины и склоны южной экспозиции. Эти леса связаны с бедными дерново-подзолистыми песчаными почвами с глубоким уровнем грунтовых вод. Для всех лишайниковых боров характерно остепнение. В целом для данного типа леса характерны чистые сосновые древостои или с небольшой примесью

Таблица 1

Пункты сбора образцов семян для изучения внутривидовой вариабельности *P. sylvestris* биохимическими методами (географический аспект)

Номер	Пункт сбора образцов (лесхоз)	Номер	Пункт сбора образцов (лесхоз)
Нижегородская область			
		15	Андреевский
1	Вознесенский	16	Владимирский
2	Навашинский	17	Заречный
3	Бутурлинский	18	Ковровский
4	Павловский	19	Вязниковский
5	Богородский	20	Гороховецкий
6	Балахнинский	Республика Мордовия	
7	Кавернинский	21	Вышинский
8	Сокольский	22	Зубовский
9	Тонкинский	23	Ковылкинский
10	Ветлужский	24	Краснослободский
11	Вахтангский	25	Темниковский
Владимирская область		26	Б.-Березниковский
12	Курловский	27	Ардатовский
13	Гусевский	28	Вындрейский
14	Муромцевский		

(10–15%) березы. Береза примешивается по склонам северной экспозиции. Редко можно встретить в примеси и осину, произрастающую одиночными экземплярами по западинам. Возраст осины, как правило, не превышает 25–30 лет, изредка достигая 40–50. Подлесок редкий. В напочвенном покрове преобладают лишайники, занимающие 40–50% поверхности почвы, а местами образующие сплошной ковер. Проективное покрытие зелеными мхами на северных склонах может достигать 60–70%, а в других условиях чаще 30–40%. Травяно-кустарничковый ярус имеет проективное покрытие 30–40%.

Сосняк сфагновый. Приурочен к заболоченным западинам и замкнутым котловинам на водоразделах и речных террасах, где заболачивание привело к формированию торфа на минеральных грунтах. Микрорельеф кочковатый. Судя по мощности торфяных отложений, имеющих иногда толщину несколько метров, можно судить, что это хорошо выработанные, исторически сложившиеся растительные комплексы послеледникового периода. Почвы торфянистые или торфяно-глеевые, подстилаемые песками, грунтовые воды на глубине до 0,5 м или выходят на поверхность. Сосняки сфагновые в ряду застойного увлажнения пришли на смену соснякам долгомошным. Постепенно сфагновые сосняки замещаются сфагновыми верховыми болотами с сосновым редколесьем.

Древостой угнетенный, в подросте сосна, возобновление под пологом леса удолетворительное, смены пород не происходит. Подлесок не развит. Травяно-кустарничковый ярус разреженный. В напочвенном покрове преобладают сфагновые мхи, имеющие проективное покрытие 90–100%.

Сосняк осоково-сфагновый. Сосняки этого типа приурочены преимущественно к пониженным участкам плоских плато с заболоченными почвами. Увлажнение почв поддерживается постоянно слабопроточными водами или выклинивающимися грунтовыми водами. Даже в жаркое лето почва не пересыхает. Микрорельеф кочковатый. Почвы торфяно-глеевые или торфянистые, на песках.

Таблица 2

Пункты сбора образцов семян для изучения внутривидовой вариабельности
P. sylvestris биохимическими методами
 (географический и экологический аспекты)

Номер	Пункт сбора образцов (лесхоз)	Тип леса
Республика Марий Эл		
29	Кокшайский	Сосняк брусничный
Владимирская область		
30	Гороховецкий	Сосняк осоково-сфагновый
31	"	Сосняк брусничный
Екатеринбургская область		
32	Окрестности г. Серова	Сосняк сфагновый
Нижегородская область		
33	Борский	Сосняк лишайниковый
34	Бутурлинский	Сосняк густотравный
35	Велжужский	Сосняк осоково-сфагновый
36	Велжужский	Сосняк лишайниковый
37	Дзержинский	То же
38	Сокольский	Сосняк густотравный
39	Вахтанское лесничество	Сосняк сфагновый
40	То же	Сосняк брусничный
41	Окрестности п. Варнавино	Сосняк приручьевый
42	д. Лысково, берег Волги	Сосняк лишайниковый

Древостой сосны развитый, в возрасте 100–120 лет деревья достигают высоты 18–19 м. Подрост из сосны, березы, ели редкий. Подлесок редкий – *Frangula alnus*, *Salix cinerea* и *S. aurita* или отсутствует. Травяно-кустарничковый ярус развит хорошо. Моховой покров из сфагновых мхов имеет проективное покрытие 80–100%, однако он не заметен, находясь под пологом осок. Этот тип леса выглядит весьма своеобразно. На первый взгляд кажется, что сосна растет прямо в воде, покрытой осоками. В начале лета такие участки леса труднопроходимы.

Сосняк приручьевогой. Сосняки этого типа имеют ограниченное распространение. Сосняки приручьевые, в чистом виде – явление вообще довольно редкое в условиях Нижегородской области. Их можно выделять небольшими участками вдоль ручьев, где почвы хорошо дренированы. Из-за небольших площадей они чаще включаются в другие типы.

Сосняк густотравный. Под сосняками приручьевыми часто понимают так называемые сосняки густотравные, которые располагаются на переходах к соснякам сфагновым. Подобные сосновые леса могут занимать большие площади, например на понижениях в старых поймах рек.

В древостое примесь ели до 10%, березы и осины – 30–40%. Подрост редкий, групповой из ели, березы, сосны. После рубки может происходить смена пород, преимущественно на березу. Подлесок средней густоты. Травяно-моховой покров очень пестрый. Прежде всего бросается в глаза, что почва на 60–70% покрыта сфагновыми мхами, зеленых мхов мало – 10–20% проективного покрытия. Общее проективное покрытие травостоя – 70%.

Для получения глобулиновой фракции белков семян навеску тонкосмолотой муки (1 г) экстрагировали четырехкратно 1 М NaCl в фосфатном буфере (рН 7,0) при отношении навески к растворителю как 1:10. Время каждой экстракции – 20 мин, центрифугировали при 10 000g в течение 10 мин. В суммарный экстракт вносили $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ до 50% насыщения, тщательно перемешивали и оставляли на ночь при 4–6°. Затем центрифугировали 20 мин при 15 000g, осадок (глобулины) промывали водой, снова центрифугировали. Препарат глобулинов лиофильно сушили и растворяли в буфере (0,125 м трис-HCl рН 6,8; 4% SDS; 20% глицерол; 10% 2-меркаптоэтанол). ДДС – Na-электрофорез проводили в восстановленных условиях по методу Laemmli [6].

Методика экстракции белков из семян, подготовка препаратов белков к иммунизации кроликов, а также получение кроличьих антисывороток и проведение иммунохимических реакций на пластинках изложены ранее [7].

Методами электрофореза и иммунохимии исследовали белки семян соответственно 22 и 42 образцов сосны обыкновенной, произрастающих в разных типах сосняка (сосняки брусничные, лишайниковые, сфагновые, осоково-сфагновые, приручевые, густотравные). Как видно из описания типов леса, условия произрастания по таким характеристикам, как влажность и тип почвы, различаются очень резко.

Несмотря на столь резкие различия в условиях произрастания, все исследованные методом SDS-электрофореза образцы семян показали значительное сходство по полипептидному составу глобулинов. Обнаружен общий характер электрофоретического профиля, в котором число полипептидов составляет 30. Электрофоретические компоненты расположены в области молекулярных масс от 20 до 94 кДа и выше. На электрофореграммах для всех исследованных образцов можно выделить основные компоненты и группы компонентов (которые можно рассматривать как видоспецифичные): I – мощный компонент в области 50 кДа; II – в области 41,5 кДа; III – группа из 5 компонентов в области 34,5–39 кДа; IV – 2 компонента в области 22–23 кДа. Вместе с тем в зависимости от географического положения и экологических условий между популяциями обнаруживаются некоторые различия. Так, среди образцов из различных географических пунктов особенно выделялись два: из Вознесенского лесхоза (Нижегородская область) и Вязниковского лесхоза (Владимирская область) с хорошо выраженными компонентами с массами 80,0; 80,5; 71,0; 67,0; 57,0 и 55,5 кДа (рис. 2). Это их заметно выделяло среди других образцов, имеющих разное географическое происхождение (между собой оба образца близки по характеру полипептидного состава). В электрофоретическом спектре глобулинов образца из Андреевского лесхоза (Владимирская область) отсутствуют компоненты с массой 52,0; 35,5; 29,0; 28,0 кДа. В электрофоретическом спектре глобулинов образца из Вахтанского лесхоза (Нижегородская область) более четко, чем у других образцов, выражен компонент с массой 25,5 кДа.

Более резкие различия обнаружены между популяциями разной экологии. Так, популяции лишайниковых сосняков имели хорошо выраженные, более мощные компоненты с молекулярными массами 57,0; 45,0 и 22,0 кДа (см. рис. 2). Близкой к ним по электрофоретическому спектру оказалась популяция приручейного соснового бора. Для всех трех популяций, приуроченных к болотам (сосняки сфагновые и осоково-сфагновые), характерно отсутствие компонента с молекулярной массой 22,0 кДа при очень четко выраженном мощном компоненте с массой 52,0 кДа. В.Л. Семериков и др. [3] показали, что по отдельным изоферментным локусам имеются достоверные различия между болотными и суходольными субпопуляциями сосны обыкновенной. Полученные результаты

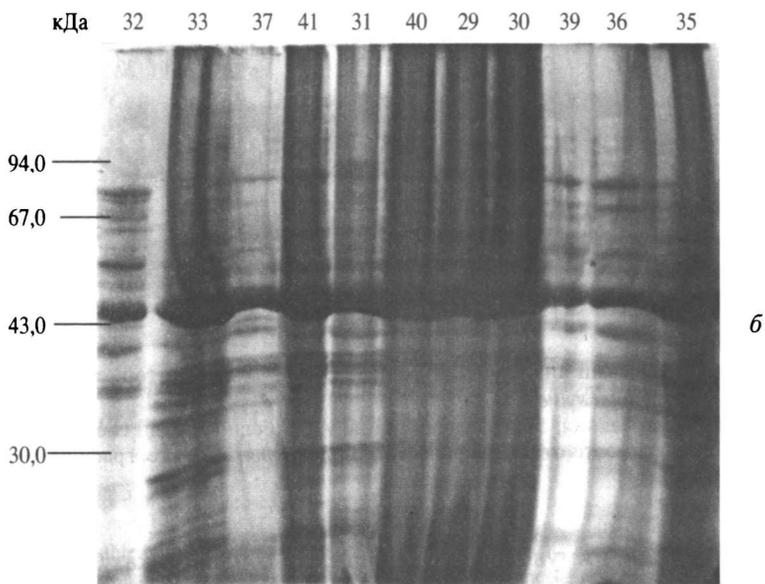
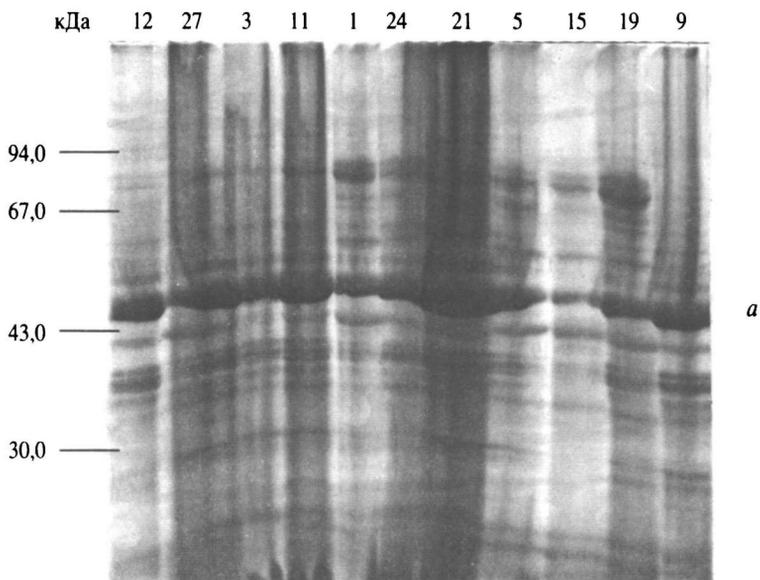


Рис. 2. SDS-электрофоретические спектры глобулинов для характеристики внутривидовой вариабельности *Pinus sylvestris*

Усл. обозн. см. табл. 1, 2, *а* – в зависимости от географического положения, *б* – от географического положения и экологии

также согласуются с данными М.И. Романовой и М.В. Ермолаевой [8] по изменению содержания свободных аминокислот в тканях и органах сосны обыкновенной в зависимости от условий аэрации ее корней на верховом болоте. Таким образом, электрофоретические исследования глобулинов семян подтверждают полиморфизм популяций сосны обыкновенной, обусловленный различными эколого-географическими условиями.

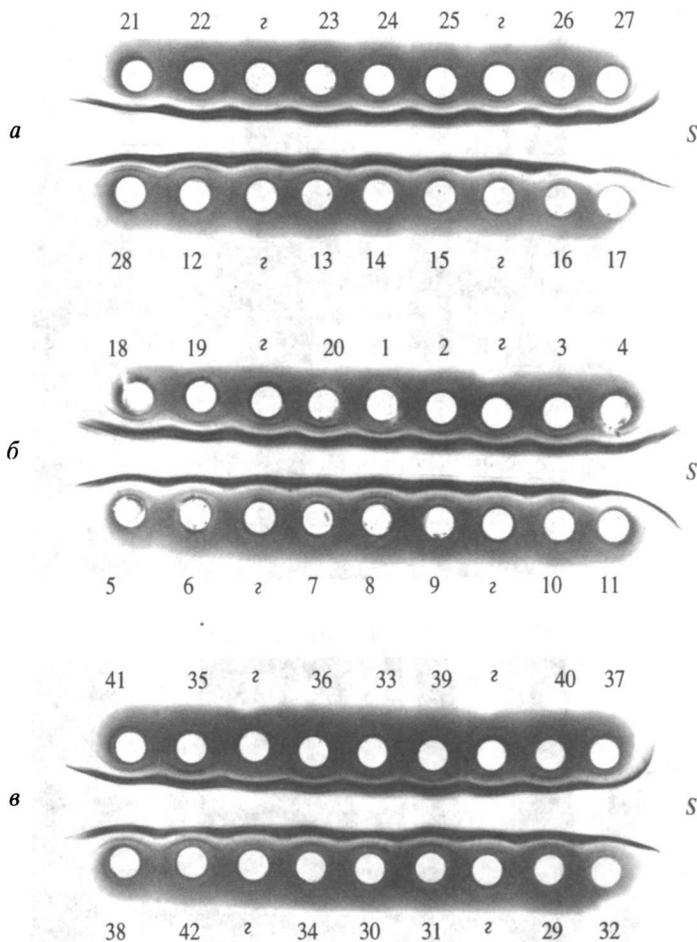


Рис. 3. Иммунохимический анализ АГФ белков семян для характеристики внутривидовой вариабельности *Pinus sylvestris*

2 – гомологичная реакция, S – антисыворотка на АГФ белков семян сосны, усл. обозн. см. табл. 1, 2, а, б – в зависимости от географического положения, в – от географического положения и экологии

Методом двойной иммунодиффузии на гелевых пластинках были исследованы 42 образца семян *P. sylvestris*, представляющих популяции разных типов сосняков и географически удаленные места произрастания (рис. 3). Гомологичная реакция АГФ белков *P. sylvestris* состояла из 4 компонентов (двух основных, ярко выраженных и двух тонких, минорных). Все исследованные белки давали идентичный спектр компонентов одинаковой интенсивности с гомологичной реакцией. Несмотря на существенно разные условия произрастания между популяциями сосны обыкновенной по этому показателю различий обнаружено не было, что согласуется с ранее полученными данными по белкам семян некоторых бобовых (*Pisum sativum*, *Vicia sativa*, *Glicinia max*) [9]. Наши данные подтверждают большую перспективность использования этого метода для уточнения системы рода *Pinus*, что показано исследованиями [10] и дают представление о видоспецифичности исследованных белков сосны обыкновенной.

Работа проведена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 02-04-48093).

1. Алтухов Ю.П., Корочкин Л.И., Рычков Ю.Г. Наследственное биохимическое разнообразие в процессах эволюции и индивидуального развития // Генетика. 1996. Т. 32, № 11. С. 1450–1473.
2. Шигапов Э.Х., Бахтиярова Р.М., Янбаев Ю.А. Генетическая изменчивость и дифференциация природных популяций сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*) // Там же. 1995. Т. 31, № 10. С. 1386–1393.
3. Семериков В.Л., Подогаз А.В., Шурхал А.В. Структура изменчивости аллозимных локусов в популяциях сосны обыкновенной // Экология. 1993. № 1. С. 18–25.
4. Семена деревьев и кустарников. Правила отбора образцов и методы определения посевных качеств семян. ГОСТ 13056. 1–67 с изменениями... / Госкомитет СССР по стандартам. М., 1988.
5. Куприянов Н.В., Веретенников С.С., Шишов В.В. Леса и лесное хозяйство Нижегородской области. Нижний Новгород: Волго-Вят. кн. изд-во, 1995. 350 с.
6. Laemmli U.K. Cleavage of structural proteins during the assembly of the head of bacteriophage T4 // Nature. 1970. Vol. 227, N 5259. P. 680–685.
7. Семихов В.Ф., Арефьева Л.П., Новожилова О.А., Прусаков А.Н. Об иммунохимических отношениях злаков с таксонами семенных растений // Изв. РАН. Сер. биол. 1997. № 1. С. 35–45.
8. Романова Л.И., Ермолаева М.В. Содержание свободных аминокислот в тканях сосны обыкновенной в зависимости от условий аэрации на верховом болоте // Лесоведение. 1999. № 4. С. 46–51.
9. Гаврилюк И.П. Иммунохимия запасных глобулинов семян двудольных растений: Дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1985. 312 с.
10. Арефьева Л.П., Семихов В.Ф., Гринаш М.Н. и др. Иммунохимическое исследование рода *Pinus* и его взаимоотношений с другими родами семейства *Pinaceae* Lindl. // Бюл. Гл. ботан. сада. 2000. Вып. 179. С. 126–132.

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

Поступила в редакцию 20.05.2003 г.

SUMMARY

*Arefieva L.P., Grinash M.N., Novozhilova O.A., Semikhov V.F. Seed protein polymorphism in *Pinus sylvestris* L. in dependence on ecological and geographical conditions*

Forty two seed specimens, collected in the different types of pine forests in several provinces of Russia (Mary El, Mordovia, Vladimir, Nizhny Novgorod, Ekaterinburg) were investigated by DDS Na-electrophoresis and by double immunodiffusion methods. The electrophoretic characteristics of globulins proved to be similar in spite of significant ecological and geographical differences between habitats. Some differences between globulins were noted in specimens from three populations. The identity of all the components of albumin-globulin fraction has been shown for all the populations. The data give an idea of species-specificity of the proteins under study.

ГОРМОНАЛЬНЫЕ АСПЕКТЫ УСТОЙЧИВОСТИ ЮЖНЫХ ФОРМ МЯТЫ В СРЕДНЕЙ ПОЛОСЕ РОССИИ

В.В. Кондратьева, Е.Б. Кириченко, Т.В. Воронкова

В определенных эколого-географических условиях у растений формируются оптимальный обмен веществ. При изменении среды обитания меняются эндогенные ритмы метаболических процессов в клетках растения, и от того, насколько адекватно новым условиям произойдут эти изменения, зависит выживание того или иного вида, сорта и отдельной особи. Потенциал устойчивости организма, его экологическая пластичность обусловлены генотипом и эколого-географическим происхождением растения [1].

На протяжении 20 лет в лаборатории физиологии и биохимии растений ГБС РАН изучали сорта и формы рода *Mentha* различного географического происхождения, интродуцированные в среднюю полосу России. Были исследованы особенности перезимовки, фотосинтетической деятельности и продуктивности диплоидных сортов и форм мяты из Вьетнама, Молдавии, США [2, 3]. Выявлена высокая экорезистентность вьетнамских сортов в период вегетации и почти 100-ная перезимовка. Полученная на основе высокоментольного сорта из США форма мяты ГБС 1-94 также успешно зимовала в условиях Средней полосы России и продуцировала большой процент эфирного масла. Кроме этого, у всех изученных форм и сортов были выявлены особенности гормонального комплекса в тканях корневищ, сопряженные с изменениями их физиологического состояния и анатомического строения, а также с погодными условиями [4, 5].

Гормональный комплекс растения в целом и его отдельных органов играет значительную роль в координации метаболизма клетки как в благоприятных, так и стрессовых условиях существования. Соотношение отдельных фитогормонов определяет не только ритмы и темпы роста и развития отдельных органов растения, но и характер его ответных реакций на неблагоприятные воздействия внешней среды. Особенно интересна сортовая специфика соотношения фитогормонов в корневищах в годичном цикле их развития. Именно корневище формирует почки с зачаточными побегами следующего года вегетации. Начало роста этих побегов приходится на апрель-май, когда вероятность воздействия стрессовых факторов (заморозки, засуха, резкие перепады температур) особенно велика.

Существует предположение, что запас фитогормонов в подземных вегетативных органах обеспечивает растению в начале вегетации относительную независимость роста и развития от условий внешней среды [6]. Для всех изученных ранее форм и сортов мяты было характерно преобладание цитокининов (ЦТК) над абсцизовой кислотой (АБК) в тканях корневищ до начала вегетации. Кроме того, в этих органах было отмечено превышение уровня ЦТК над АБК не только при интенсивном росте наземных побегов, но и при неблагоприятных погодных воздействиях, особенно осенью, когда начинали формироваться почки с зачаточными побегами будущего года вегетации. Соотношение ЦТК:АБК сильно варьировало в зависимости от сорта и формы мяты. Возможно, это связано с реализацией потенциала устойчивости при новых климатических условиях. Все наши работы проведены на диплоидных растениях.

Для данных исследований были взяты диплоидные и тетраплоидные формы мяты, интродуцированные в Среднюю полосу России из Юго-Восточной Азии. Диплоид представлен дикой разновидностью перечной мяты с о-ва Тайвань, а тетраплоид – культурной формой вьетнамской селекции. Необходимо было не только изучить динамику ЦТК и АБК в тканях корневищ этих форм при адаптации их к новым природным условиям, но и сопоставить ее с изменениями анатомической структуры корневищ в процессе годовичного развития и особенностями заложения и развития почек с зачаточными побегами будущего года вегетации.

Обе формы мяты выращены на опытном участке лаборатории физиологии и биохимии растений ГБС РАН из черенков от растений, полученных методом микроклонального размножения. Для анализа брали верхние (2–3 междоузлия) части корневищ, которые наиболее устойчивы к неблагоприятным природным условиям. Сроки взятия проб были те же, что и в предыдущих работах, т.е. первый срок в июле, когда образование корневищ только началось, а надземные побеги были в вегетативной стадии развития (10.07), второй срок – фаза бутонизации (24.07), далее начало цветения (7.08), массовое цветение (21.08), начало отцветания (11.09), отцветание (2.10), отмирание надземных побегов (30.10). Начиная с ноября, пробы брали в конце каждого месяца до марта, когда почки корневищ были полностью готовы к образованию новых побегов, которые отросли во второй декаде апреля благодаря аномально высокой температуре для этого времени года.

После тщательного промывания и удаления корней корневища фиксировали жидким азотом и лиофилизировали.

Определение содержания и качественного состава абсцизовой кислоты и цитокининов проводили по разработанным ранее и модифицированным методикам с использованием на завершающем этапе метода жидкостной хроматографии высокого давления (HPLC), а для определения суммарной цитокининовой активности дополнительно применяли амарантус-тест [4]. Результаты представлены в микрограммах на грамм сухого вещества. Повторность анализов четырехкратная.

Для изучения анатомического строения корневищ мяты в процессе годовичного развития использовали постоянные препараты срезов первого междоузлия и верхушечной части корневищ с окрашиванием по Е.С. Аксенову [7]. Толщину слоя отдельных тканей определяли на поперечном срезе корневища с помощью окулярного микрометра по общепринятой методике. Обсчет результатов проводили на компьютере по стандартным методикам биометрических расчетов [8].

Качественный состав и количественное соотношение эндогенных фитогормонов играют важную роль в формировании синдрома общей адаптации растений к биотическим и абиотическим стрессовым факторам. Воздействие этих факторов сопровождается изменением ряда физиолого-биохимических параметров обмена веществ, связанных с включением различных сигнальных систем, вызывающих экспрессию защитных генов клетки, в результате которой формируется ответная реакция растения на неблагоприятное воздействие [9]. Первичные элиситорные сигналы подаются веществами различной химической природы, в их число входят и фитогормоны.

На отдельных этапах передачи сигнала важно не только содержание того или иного фитогормона, но и их соотношение. Нами прослежено изменение цитокининов и абсцизовой кислоты в тканях корневищ диплоидной и тетраплоидной форм мяты с июля 2001 г. по апрель 2002 г. с учетом погодных условий, сте-

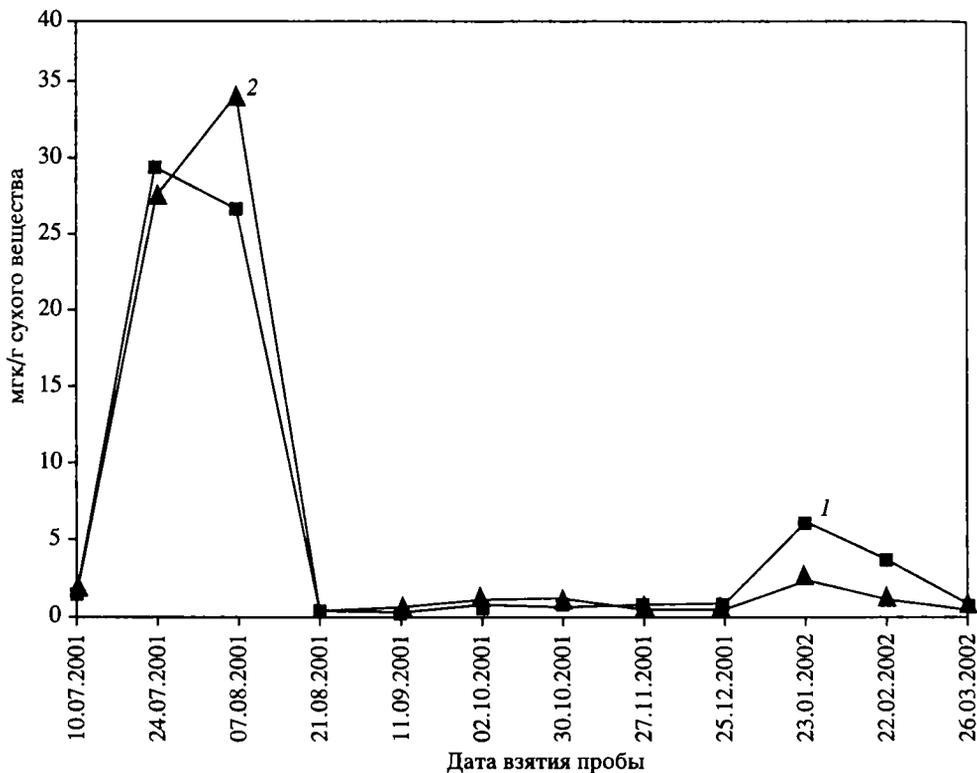


Рис. 1. Динамика содержания зеатин-рибозида в тканях корневищ мяты с июля 2001 г. по апрель 2002 г.

1 – диплоидная тайваньская форма, 2 – тетраплоидная форма вьетнамской селекции

пени сформированности почек, обладающих инициалами побегов будущего года вегетации, и изменением толщины первичной коры, камбиального слоя и флоэмно-ксилемного комплекса.

АБК неоднократно упоминалась в литературе как первичный элиситор [10], а для ЦТК этот термин не употребляли, однако эти вещества принимают участие в формировании адаптационного механизма, активируя синтез стрессовых белков [11]. Возможно, каждая группа фитогормонов играет определенную роль в реализации системного ответа на стрессовые воздействия, а изменение их соотношения выступает как индуктор перестройки метаболизма клетки для повышения устойчивости растения к неблагоприятным внешним факторам.

Цитокинины. За весь период исследований уровень ЦТК в тканях корневищ только в конце августа (фаза цветения) был ниже уровня АБК, а на всех остальных этапах годичного цикла развития растения содержание ЦТК превосходило АБК. Основным идентифицированным цитокинином был зеатин-рибозид (Zea-P). Динамика его содержания с июля по апрель у обеих форм мяты мало различалась (рис. 1). Первый пик Zea-P приходился на период бутонизации, когда в самих корневищах шло активное формирование ксилемно-флоэмного комплекса, увеличивалась толщина камбиального слоя (табл. 1). Затем уровень этого цитокинина снижался, и небольшое увеличение было отмечено в конце октября в период первых заморозков. Третий пик Zea-P зафиксирован в январе-феврале перед выходом почек корневищ из зимнего относительного покоя, так

Таблица 1

Изменение толщины слоя отдельных тканей корневищ мяты на поперечном срезе с июля 2001 г. по апрель 2002 г. (в мкм)

Форма мяты	Дата											
	10.7	24.7	7.8	21.8	11.9	2.10	30.10	27.11	25.12	23.1	22.2	26.3
	Флоэмно-ксилемный комплекс											
Тайваньская	-	107,1	130	99,9	93,8	80,2	71,4	69,9	58,8	60,6	62,8	59,9
		±22,2	±25,1	±16,7	±7,5	±10,5	±10,4	±11,8	±9,1	±9,9	±7,71	±6,2
Тетраплоидная	-	128,5	126,6	133,8	92,8	90,8	83,2	82,8	85,6	64,9	80,7	52,2
		±13,4	±14,1	±19,9	±18,5	±9,5	±10,7	±14,7	±20,1	±7,4	±18,5	±7,2
	Камбий											
Тайваньская	25,7	20,1	69,9	37,9	37,9	59,1	48,6	44,1	46,8	26,7	34,2	31,4
	±11,8	±7,28	±4,42	±11,5	±14,4	±20,8	±14,1	±7,5	±6,8	±4,9	±7,7	±6,2
Тетраплоидная	71,4	60,2	65,9	67,2	64,9	69,9	68,9	67,1	49,9	49,1	65,9	42,8
	±0,10	±11,8	±15,1	±6,8	±14,4	±4,2	±5,7	±9,5	±10,7	±14,4	±7,2	±8,9
	Первичная кора											
Тайваньская	230,4	142,8	372,5	323,5	446,9	459,8	401,1	402,4	426,5	421,2	342,7	399,8
	±38,9	±15,9	±37,9	±41,5	±25,7	±52,1	±54,6	±26,1	±64,8	±63,4	±43,9	±38,9
Тетраплоидная	465,5	366,9	535,5	602,6	661,1	681,1	636,8	671,1	631,1	639,7	636,6	535,5
	±31,7	±22,2	±50,4	±45,5	±65,4	±71,9	±70,8	±48,4	±68,9	±65,1	±40,9	±79,8

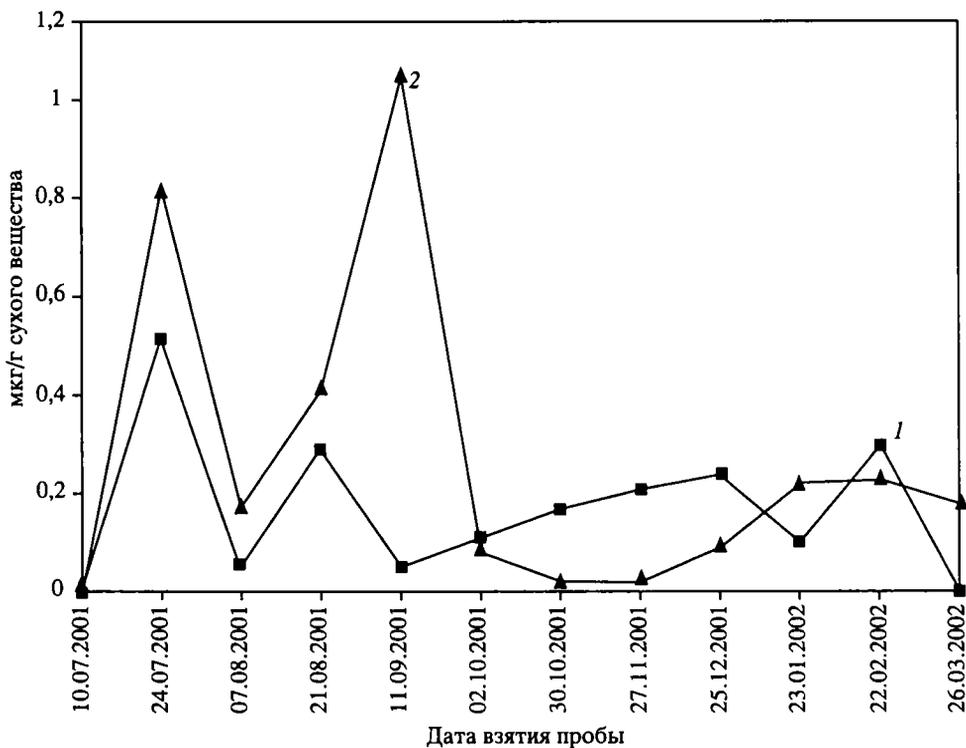


Рис. 2. Динамика содержания абсцизовой кислоты в тканях корневищ мяты с июля 2001 г. по апрель 2002 г.

Усл. обозн. см. рис. 1

как в 2002 г. была относительно теплая зима: температура часто превышала нулевую отметку, снег стаял уже в феврале и в марте почки тронулись в рост, а в апреле появились первые наземные побеги нового года вегетации (почти на полтора месяца раньше обычного срока). Наличие аналогичных пиков в динамике ЦТК было выявлено и у ранее изученных форм и сортов мяты [4, 5], но если первый пик ЦТК, связанный с интенсивным ростом и развитием молодых корневищ, зафиксирован в те же сроки, то второй и третий пики связаны с температурными колебаниями почвы и воздуха. Повышение уровня ЦТК в период первых осенних заморозков, вероятно, происходило в связи с включением адаптационных механизмов, устраняющих неблагоприятные сдвиги в общем метаболизме растения [12].

Абсцизовая кислота. АБК является не только гормоном стресса ингибирующего действия, как его часто называют, но и входит в состав пускового механизма, включающего формирование синдрома общей адаптации, выполняет ряд функций, позволяющих растению сохранить гомеостаз в неблагоприятных условиях. Содержание свободной АБК на всех этапах годичного цикла развития как у диплоидной, так и у тетраплоидной формы было на порядок ниже, чем ЦТК. В период с июля по октябрь отмечено два пика содержания АБК в тканях корневищ обеих форм мяты: в середине июля и в конце августа – начале сентября, т.е. когда отмечена наиболее жаркая погода со средней температурой 25°. Особенно сильно возрастал уровень АБК у тетраплоидной формы (рис. 2). Однако это не препятствовало активному формированию молодых тканей кор-

невищ и почек с зачаточными побегами будущего года. После отмирания наземных побегов, в конце октября, уровень АБК снижался, как и у ранее изученных форм и сортов мяты, и незначительное его повышение отмечено только в феврале, когда почки корневищ начали рост; к апрелю уровень этого фитогормона в тканях корневищ падает до следовых количеств.

При выживании растений в нетипичных для них эколого-географических условиях важна не только динамика содержания отдельных гормонов, но и изменение их соотношения на отдельных этапах органогенеза. В связи с этим рассмотрено соотношение Зеа-Р:АБК в ходе годового цикла развития корневищ на фоне погодных условий, неблагоприятных для южных форм мяты. И у диплоида, и у тетраплоида выделяются три пика превышения Зеа-Р над АБК (табл. 2), как и у изученных ранее диплоидных форм мяты, производных от сортов американской и молдавской селекции. Период интенсивного роста и развития корневищ (июль–август) характеризовался высоким уровнем и АБК, и ЦТК, но количество Зеа-Р в 200 (у диплоида) и 500 раз (у тетраплоида) превышало АБК. В этот период рост и деление клеток, образование боковых ответвлений корневищ происходили на фоне часто меняющихся температуры и влажности воздуха. Осенью соотношение Зеа-Р:АБК начало снижаться, и в начале сентября преобладала уже свободная АБК, а в период октябрьских заморозков уровень Зеа-Р в 58 раз превысил содержание АБК у тетраплоидной и только в 3,4 раз у диплоидной формы мяты. В это время заканчивалось формирование флоэмно-ксилемного комплекса и увеличивалась толщина первичной коры корневищ по сравнению с летним периодом (см. табл. 1). У тетраплоидной формы первичная кора была более мощная. Возможно, фитогормоны выступили здесь как индукторы перестройки метаболизма клеток при неблагоприятных температурных изменениях. Метаболиты, образовавшиеся при стрессе, могут изменять концентрацию и биологическую активность фитогормонов, что, в свою очередь, включает антиоксидантную защиту и тормозит развитие катаболических процессов в клетке [12].

Третий пик преобладания Зеа-Р отмечен в период оттепелей в конце января. Это изменение гормонального статуса тканей корневищ предшествовало началу интенсивного роста флоэмно-ксилемного комплекса и слоя камбия корневищ, особенно у тетраплоидной формы. Высокий уровень Зеа-Р и других ЦТК не только способствовал клеточному делению в камбиальном слое, но благодаря аттрагирующей способности этих фитогормонов обеспечивал приток к развивающимся почкам корневищ пластических веществ и перераспределение метаболитов в системе корень – корневище – почки.

Кроме того, для нормального развития южного растения в неустойчивых погодных условиях весны Средней полосы России важны и протекторные свойства ЦТК, связанные с активацией синтеза стрессовых белков. Аномально высокие зимние температуры 2002 г. вызвали изменение гормонального статуса корневищ мяты почти на месяц раньше, чем в предыдущие годы.

Итак, выживание южных форм и сортов мяты, как диплоидных, так и тетраплоидных, в неблагоприятных для них условиях Средней полосы России происходит при участии и под контролем фитогормонов. В этом процессе важно не только изменение содержания и активности этих веществ, но и динамика их соотношения. Общий ход изменений определяется для всех изученных представителей рода *Mentha* особенностями погодных условий, органогенеза почек корневищ и анатомической структуры этих органов. Фитогормоны, участвуя в экспрессии защитных генов, являются одним из факторов формирования адаптационных механизмов, которые позволяют растениям южных форм мяты удачно

Таблица 2

Динамика изменения соотношения эатин-рибозида и абсцизовой кислоты в тканях корневищ мяты в 2001/2002 г.

Форма мяты	Дата					
	10.07	24.07	07.08	21.08	11.09	02.10
Тайваньская диплоидная	0	56,6	534	0,4	3	5
Вьетнамский тетраплоид	0	33,8	200	0,8	0,5	14

Примечание. $P \leq 0,05$.

Форма мяты	Дата					
	30.10	27.11	25.12	23.01	22.02	26.03
Тайваньская диплоидная	3,4	3,1	3	57	11,7	0,01
Вьетнамский тетраплоид	58	16,5	5	10,9	4,2	1,9

перезимовать и обеспечить рост и развитие побегов будущего года вегетации в несвойственных им условиях обитания.

Работа выполнена при финансовой поддержке ОБН РАН (грант по программе “Фундаментальные основы управления биоресурсами”) и экспертного совета НИИ №1864 2003-4).

ЛИТЕРАТУРА

1. Кириченко Е.Б. Физико-химические факторы экорезистентности растений в онтогенезе и филогенезе. Пуцзино: ОНТИ НЦБИ АН СССР, 1984. 13 с.
2. Лыу Дам Кы, Кириченко Е.Б. Накопление биомассы и изменение содержания эфирных масел в онтогенезе мяты полевой // Бюл. Гл. ботан. сада. 1989. Вып. 151. С. 71–75.
3. Кириченко Е.Б., Лыу Дам Кы, Мельников В.Н. Состав эфирного масла некоторых вьетнамских сортов мяты // Там же. 1990. Вып. 154. С. 56–60.
4. Бельнская Е.В., Кондратьева В.В., Кириченко Е.Б. Цитокинины и абсцизовая кислота в годичном цикле морфогенеза корневищ мяты // Изв. РАН. Сер. биол. 1997. № 3. С. 274–279.
5. Кондратьева В.В., Кириченко Е.Б., Сафронова Л.М. Фитогормоны корневищ мяты различного географического происхождения в годичном цикле ее развития // Там же. 2000. № 5. С. 563–568.
6. Борзенкова Р.А., Боровкова М.П., Яшков М.Ю. Роль вегетативных запасующих органов в формировании гормонального статуса при адаптации растений к стрессу // Тез. докл. Междунар. конф. “Актуальные вопросы экологической физиологии растений в XXI в.”. Сыктывкар, 2001. С. 172–173.
7. Аксенов Е.С. Новый метод окрашивания растительных тканей для приготовления постоянных аналитических препаратов // Биол. науки. 1967. № 11. С. 125–126.
8. Зайцев Г.Н. Методика биометрических расчетов. М.: Наука, 1973. 256 с.
9. Тарчевский И.А. Метаболизм растений при стрессе. Казань: ФЭН, 2001. 448 с.
10. Тарчевский И.А., Чернов В.М. Молекулярные аспекты фитоиммунитета // Микология и фитопатология. 2000. Т. 34, вып. 3. С. 1–10.

11. Таланова В.В., Титов А.Ф., Боева Н.П. Роль фитогормонов в процессах адаптации растений к действию низких и высоких температур // Тез. докл. V Междунар. конф. "Регуляторы роста и развития растений". М., 1999. С. 66–67.
12. Веселов А.П. Математическая модель возможного триггера обратимого включения режима стресса у растений // Физиология растений. 2001. Т. 48, № 1. С. 121–131.

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

Поступила в редакцию 10.03.2003 г.

SUMMARY

*Kondratieva V.V., Kirichenko E.B., Voronkova T.V. Hormonal aspects of resistance in the southern forms of *Mentha* spp. in the Central region of Russia*

The dynamics of cytokinin and abscisic acid content as well as variations in ratio of these phytohormones in rhizomes were studied in diploid and tetraploid forms of mint, introduced into Central Russia from Vietnam and China. The anomalous thaws during 2001–2002 winter season caused profound reorganization of hormonal complex and tissue morphogenesis in rhizomes. The content of plant hormones was revealed to be significantly dependent on ploidy and weather fluctuations. Three major peaks of cytokinin / abscisic acid ratio were established in August and October and in late January. The results are interpreted in terms of the variety flexibility and in terms of the species ecoresistance in the course of introduction.

ДЕЙСТВИЕ НЕКОТОРЫХ ГОМЕОПАТИЧЕСКИХ ПРЕПАРАТОВ НА РОСТ РАСТЕНИЙ

Л.В. Рункова, *В.С. Александрова*, *Ю.Е. Вагин*

Регулирование ростовых процессов растений с помощью физиологически активных веществ получило широкое распространение в растениеводстве. В настоящее время известно более 5 тыс. химических соединений, влияющих на их рост и развитие [1]. Так, для ускорения роста и перехода к цветению успешно применяется гиббереллин, а для оптимизации процессов ризогенеза у черенков – индол-3-уксусная и индол-3-масляная кислоты. Ретарданты кампозан и хлорхолинхлорид замедляют рост стеблей и преодолевают их полегание в неблагоприятных условиях. В основном регуляторы роста используются в концентрациях растворов 25–250 мг/л и выше. В последнее время появились вещества нового поколения. Их отличает очень небольшая концентрация (0,1–1 мг/л) для проявления ростовой активности, а также полифункциональное действие на растения. К таким веществам относятся эпин и циркон – вещества биологического происхождения. Первый из них представляет эпибрассинолид – аналог природного соединения, второй – смесь производных полифенола кофейной кислоты [2, 3]. Следует отметить, что явление стимулирующего действия в сверхнизких концентрациях наблюдали ранее и у “классических” регуляторов роста как второй пик активности. Оказалось, что ростовая реакция растений на введение, например, гиббереллина проявляет два максимума – при концентрациях 10^{-6} м и 10^{-12} м.

Подобная реакция растений на сверхнизкие концентрации регуляторов имеет сходство с действием гомеопатических препаратов в медицине при лечении человека и животных [4, 5].

Современные физико-химические исследования объясняют биологические эффекты гомеопатических лекарственных средств через изменение физического состояния водной среды организма, что в свою очередь стабилизирует в организме метаболические процессы [6–9]. С помощью метода молекулярного флукуационного светорассеяния показано, что в процессе распространения в организме гомеопатического средства происходит формирование определенного внутриядерного состояния его среды, которое в дальнейшем воздействует на протонный и электронный транспорты внутренних сред организма человека [10, 11]. В последнее время получены данные о том, что растения имеют определенные физиологические и биохимические сходства с животными организмами [12], в частности, по механизмам сигнальных систем клеток, несмотря на различие цитоскелета животных и высших растений [13]. И в тех, и в других организмах существует водный межклеточный матрикс [14], на который в первую очередь и действуют гомеопатические средства.

Поскольку поиск новых регуляторов роста, безопасных для человека и окружающей среды, остается актуальным, представляло интерес изучить действие гомеопатических препаратов на растения. Целью нашей работы было исследование их влияния на различные ростовые процессы – прорастание семян, рост coleoptилей пшеницы в длину, процессы регенерации у черенков, скорость перехода к цветению. Исследование этих процессов дает возможность адекватно оценить эффективность действия любого изучаемого

вещества на рост и развитие растений [15]. В качестве возможного стимулятора роста был выбран аптечный комплексный препарат ЭДАС-917, широко применяемый при лечении воспалительных заболеваний уха, горла и носа [16] и его новая экспериментальная форма ЭДАС-917Э. В их гранулы входят как составные части *Echinacea* С6, *Hepar sulfur* С6, *Kalium bichromium* С6, *Belladonna* С3, *Thuja* С3. Для исследования 10 гранул растворяли в 0,5 л воды. Концентрация исходных гомеопатических субстанций в растворе была менее 10⁻²⁴ г/л.

В задачи работы входило изучение типичных для фитогормонов и их аналогов (регуляторов роста) ростовых реакций при обработке ЭДАС. К одной из них относится увеличение длины пятимиллиметровых отрезков колеоптилей пшеницы в растворах с индол-3-уксусной кислоты – реакция на ауксины [17]. Через 24 ч пребывания в опытных растворах при температуре 24° отрезки измеряли и сравнивали с контрольными, которые находились это время в дистиллированной воде и в этих же условиях. Увеличение длины отрезков по сравнению с контрольными показывало силу действия препаратов на рост растяжением. Известно, что ауксины и гиббереллины вызывают ускорение прорастания семян, повышение процента их всхожести. Семена огурцов (сорта 'Парад', 'Конкурент'), пшеницы ('Заря'), моркови ('Шанте Рояль'), салата ('Одесский кучерявец') проращивали в растворах ЭДАС-917, ЭДАС-917Э в чашках Петри на фильтрованной бумаге (контрольные – в дистиллированной воде) и помещали на 1–10 сут в термостат при температуре 24°. Подсчитывали число проросших семян и взвешивали проростки. Опыты ставились в 3–6 повторностях.

Для изучения гиббереллиноподобного действия препаратов на цветение использовали растения узамбарской фиалки. Отбирали однородные растения одного сорта в фазе вегетации с одинаковым количеством листьев. Вещества ЭДАС-917 и ЭДАС-917Э вносили в почву, поливая растения (контрольные – водой) 3 раза с интервалом в неделю. Наблюдали за появлением новых листьев, а также сроками начала цветения.

Распространенным приемом в размножении растений является черенкование, когда у стеблевых черенков появляется корневая система и идут процессы регенерации. Стимуляторами этих процессов являются ауксины. Зеленые черенки корейских хризантем (сорт 'Снежана') замачивали в водных растворах ЭДАС-917 и ЭДАС-917Э в течение 4 ч, после чего высаживали в субстрат перлит для укоренения. Через 20 дней фиксировали число корней, их длину и определяли качество черенков, разделяя на группы: экстрa, стандарт, слабые, нежизнеспособные. Полученные результаты сравнивали с итогом укоренения необработанных черенков. В каждом варианте было по 30 черенков.

Оба препарата ЭДАС-917 и его модификация ЭДАС-917Э проявляли стимулирующее действие на рост растяжением отрезков колеоптилей пшеницы – специфичное для фитогормона ауксина (табл. 1). Их влияние оказалось одинаковым и превышало контрольные по длине на 20%.

Гомеопатические препараты ускоряли прорастание семян. Семена пшеницы через сутки проросли в растворах ЭДАС на 10%, а на вторые и третьи – на 15% быстрее, чем в воде (табл. 2). Одновременно часть семян пшеницы про-

Таблица 1

*Рост отрезков колеоптилей
(в % от исходного размера)*

Вариант	%
Контроль	162,0 ± 22
ЭДАС-917	182,5 ± 16
ЭДАС-917Э	182,5 ± 35

Таблица 2
Проращение семян пшеницы сорта Заря (в %)

Время проращивания семян, сут	Контроль	ЭДАС-917	ЭДАС-917Э	ИУК 25 мг/л
1	24,3 ± 3,4	39,4 ± 1,2	36,0 ± 1,8	–
2	37,1 ± 1,9	48,3 ± 1,8	46,2 ± 1,1	46,1 ± 1,4
3	51,3 ± 1,2	63,9 ± 2,1	55,2 ± 2,3	59,5 ± 1,2

Таблица 3
Длина проростков пшеницы сорта Заря (в мм)

Повторность опыта	Контроль	ЭДАС-917	ЭДАС-917Э
I 17.01–21.01	59,3 ± 1,2	64,6 ± 2,5	62,4 ± 2,7
II 30.01–4.02	56,5 ± 1,0	58,7 ± 2,1	–

Таблица 4
Скорость проращивания семян овощных культур (в %)

Культура	Контроль	ЭДАС-917
Салат 'Рапсодия', 1 сут	69,2 ± 2,6	76,7 ± 3,2
Огурцы 'Парад', 6 сут	50,3 ± 1,9	75,6 ± 1,8
Огурцы 'Конкурент', 6 сут	85,1 ± 1,7	95,2 ± 3,1
Морковь 'Шантане Рояль', 10 сут	68,1 ± 2,7	85,3 ± 1,8

ращивали в растворе фитогормона индол-3-уксусной кислоты (25 мг/л) и получили сходную с ней силу действия препаратов.

В двух сериях опытов после проращивания в термостате семена выставляли на свет и через 6 сут измеряли длину coleoptилей (высоту проростка) у обработанных и контрольных растений (табл. 3). Она оказалась больше в вариантах с ЭДАС, но в среднем всего на 2–5 мм (4–8%).

Семена салата выходят из покоя очень быстро, и уже через сутки многие из них прорастают (табл. 4). Однако количество проросших за это время семян в варианте, обработанном препаратом ЭДАС-917, было больше, чем в контроле (воде).

Под влиянием обработки значительно возрастало количество проросших семян огурцов на 6-е сут, особенно у сорта Парад, а также (незначительно) у моркови.

Препараты увеличивали сырую массу проростков – у семян салата его измеряли на 4-е сутки, у томатов – на 7-е. Особенно сильно реагировали на обработку семена томатов – увеличение массы до 50% от контроля (табл. 5).

В процессе выращивания растений узамбарской фиалки в результате действия ЭДАС-917 и его модификации ЭДАС-917Э наблюдали ускорение появления новых листьев в среднем на 22% ± 9 по сравнению с количеством листьев в варианте с водой. При этом в период начала цветения у опытных экзем-

Таблица 5

Сырая масса проростков салата и томата

Вариант	Салат 'Одесский кучерявец'		Томат 'Дачник'	
	г	% от контроля	г	% от контроля
Контроль	0,882 ± 0,09	100	0,939 ± 0,18	100
ЭДАС-917	1,023 ± 0,11	116	1,216 ± 0,06	129
ЭДАС-917Э	1,05 ± 0,07	119	1,421 ± 0,12	151

Таблица 6

Распределение черенков корейских хризантем 'Снежана' по группам качества*

Группа черенков по классам***	Вода	ЭДАС-917	ЭДАС-917Э
Экстра (более 12 корней)	5(17)**	5(17)	11(37)
Стандарт (от 7 до 12 корней)	10(33)	13(43)	12(40)
Слабые (2–3 корня)	9(30)	8(27)	5(17)
Нежизнеспособные (без корней)	6(20)	4(13)	2(7)
Процент укоренения	80%	87%	93%

* Данные по 30 черенкам в каждом варианте.

** В скобках процент от 30 растений.

*** Разделение по классам на основании подсчета числа корней.

пляров наблюдали увеличение длины цветоносов в 2,1 раза по сравнению с контрольными. Это явление указывает на гиббереллиноподобные свойства препаратов, которые, однако, проявляются лишь частично. Так, присущее гиббереллину свойство ускорения формирования цветков (стимуляция цветения) в данных опытах не наблюдали – препараты не влияли на количество цветков.

Процессы регенерации тканей при размножении растений черенкованием связаны с пробуждением к росту зачатков корней и активацией образования новых тканей. В этих процессах участвует несколько фитогормонов. Поэтому для стимуляции корнеобразовательных процессов применяют разнообразные вещества, но среди них основные – ауксины и цитокинины. Гомеопатические препараты положительно влияли на укоренение черенков корейских хризантем. Они вызывали более быстрое появление корней и их рост. В результате получились черенки, имеющие более сильно развитую корневую систему, чем контрольные. В табл. 6 систематизированы данные распределения по классам на основании подсчета числа корней (в среднем на одном черенке).

Препараты увеличивали число черенков класса экстра и стандарта, а число слабых уменьшали (табл. 6). Повышался также процент укоренившихся черенков. Это указывает на некоторую активность, свойственную регуляторам корнеобразования, регенерационных процессов у черенков.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В опытах с отрезками coleoptилей пшеницы (биотест на ауксины) было установлено, что комплексное гомеопатическое лекарственное средство ускоряет рост клеток при отсутствии основного регулятора роста растений – фитогормона ауксина. В экспериментах с проращиванием семян пшеницы, огурцов, моркови и салата было установлено, что всхожесть семян увеличивается при действии гомеопатического препарата, что указывает на стимуляцию деления и растяжения клеток при выходе семян из покоя (гиббереллиноподобное свойство). Увеличение высоты проростков пшеницы, числа листьев узамбарской фиалки и длины ее цветоножек при действии раствором гомеопатического средства свидетельствует об ускорении процессов роста в онтогенезе у различных органов. Увеличение числа черенков высокого класса качества у корейской хризантемы обусловлено стимуляцией процессов корнеообразования (регенерации) у растений под влиянием гомеопатического препарата, что придает им свойства стимуляторов укоренения.

По силе воздействия на физиологические функции растений гомеопатический препарат ЭДАС-917 можно отнести к слабым регуляторам роста и развития, которые усиливают эти процессы на 10–30%. Препарат не обладает токсическим действием и не вызывает побочных отрицательных эффектов у растений. Исключительно низкие концентрации при обработке растений позволяют говорить об экологической безопасности, а также о минимальном загрязнении среды. Для практического использования очень важно иметь целый набор регуляторов, которые имеют разную силу действия.

В заключение следует подчеркнуть полифункциональность гомеопатических препаратов. Они могут оказывать регулирующее воздействие не только на организм человека и животных, но и на растения. Вероятно, это обусловлено единым механизмом поддержания гомеостаза в живых организмах. Действие преивратов приводит к оптимизации уровня метаболических процессов в животных и растительных клетках.

В работе было также показано, что раствор сахарных гранул, не содержащих гомеопатических субстратов, обладает некоторой биологической активностью. Однако эта активность существенно варьирует в различных опытах и не является активной частью гранул ЭДАС-917.

Практическая значимость проведенного исследования заключается в возможности использования комплексного гомеопатического лекарственного средства для увеличения всхожести семян, ускорения роста растений и стимуляции регенерационных процессов при морфологических нарушениях растительной ткани. Возможно использовать его с целью стимуляции роста и развития как комнатных растений, так и растений на приусадебных участках.

ЛИТЕРАТУРА

1. Основа химической регуляции роста и продуктивности растений. М.: Агропромиздат, 1987. 199 с.
2. Рункова Л.В., Мельникова М.Н., Александрова В.С. Действие циркона на декоративные растения // Тез. докл. IV Междунар. конф. "Регуляторы роста и развития растений в биотехнологии". М., 2001. С. 270.
3. Талиева М.Н., Рункова Л.В., Александрова В.С. Иммунохимическое действие эпина на устойчивость растений к грибной инфекции // Там же. С. 126.
4. Новосадюк Е.В. Аппликационный метод применения гомеопатических препаратов у домашних животных // Тез. докл. XII Моск. междунар. гомеопат. конф. М., 2002. С. 123–124.

5. Черников Ф.Р., Вагин Ю.Е., Каштанов С.И. Динамика поведенения животных и их устойчивость к стрессовой поведенческой ситуации при действии комплексных гомеопатических препаратов "ЭДАС" // Гомеопатический ежегодник. М.: Валанг, 2002. С. 151–155.
6. Комисаренко А.А., Салычев Л.В. Концепция механизмов гомеопатического воздействия на организм // Там же. С. 29–38.
7. Гуревич К.Г. Сверхмалые дозы биологически активных веществ: Закономерности и механизмы действия: (Биохимические основы гомеопатии) // Тр. 57-го конгр. Междунар. мед. гомеопат. лиги. М., 2002. С. 43–50.
8. Зилов В.Г., Судаков К.В., Эпштейн О.И. Элементы информационной биологии и медицины. М.: Моск. гос. ун-т леса, 2000. 237 с.
9. Эпштейн О.И. Феномены биопатии и механизмы гомеопатии // Тр. 57-го конгр. Междунар. мед. гомеопат. лиги. М., 2002. С. 37–40.
10. Черников Ф.Р. Гомеопатия – закономерное явление динамического мира // Гомеопатический ежегодник. М.: Валанг, 2002. С. 46–51.
11. Черников Ф.Р. Физико-химические основы формирования и действия гомеопатических лекарственных средств // Тр. 57-го конгр. Междунар. мед. гомеопат. лиги. М., 2002. С. 223–230.
12. Тарчевский И.А. Сигнальные системы клеток растений. М.: Наука, 2002. 294 с.
13. Васильев А.Е. Сравнительная структурно-функциональная характеристика цитоскелета животных и высших растений // Журн. общ. биологии. 1996. Т. 57, № 3. С. 293–325.
14. Уоринг Ф., Филлипс И. Рост растений и дифференцировка. М.: Мир, 1984. С. 103–164.
15. Рункова Л.В. Действие регуляторов роста на декоративные растения. М.: Наука, 1985. 150 с.
16. Карпеев А.А., Киселева Т.Л., Костенникова З.П. и др. Гомеопатические лекарственные средства "ЭДАС". М.: Науч.-практ. центр традиц. медицины и гомеопатии МЗ РФ, 2001. 100 с.
17. Рункова Л.В. Исследование ауксинов методом биотестов // Рост растений и природные регуляторы. М.: Наука, 1977. С. 52–65.

Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН,
 Москва
 Медико-фармацевтический центр
 Холдинг "ЭДАС",
 Москва

Поступила в редакцию
 10.09. 2003 г.

SUMMARY

***Runkova L.V.*, Alexandrova V.S., Vagin Yu.E. Effect of some of homoeopathic medicines on plant growth**

Homoeopathic medicines in low concentrations and growth regulators have similar physiological activity. Furthermore homoeopathic granules include plant extracts and solutions of metals. The aim of the study was to examine the reactions of homoeopathic medicine ЭДАС-917 and its modification ЭДАС-917Э. These substances have been found to stimulate cell growth in wheat coleoptiles, seed germination in carrot, lettuce, tomato, rootage of cuttings like auxin and to stimulate earlier blossoming in African violet like gibberellin. The homoeopathic medicines have been ascertained to be less effective to a considerable extent than the well-known growth regulators. However they have the advantage of safety for people and environment. Application of the homoeopathic medicines increases the set of growth regulators and decreases the load on ecological environment in regions.

УДК 581.1/4+632.4

УСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ К ГРИБНОЙ ИНФЕКЦИИ ПРИ ДЕЙСТВИИ ГОМЕОПАТИЧЕСКИХ СРЕДСТВ

М.Н. Талиева, Е.П. Павленко, Ю.Е. Вагин

Известно, что сверхнизкие концентрации биологически активных веществ способны регулировать физиологические функции растений [1]. Результаты этих наблюдений согласуются с позициями гомеопатической медицины, которая в течение 200 лет накопила опыт применения сверхнизких концентраций веществ для лечения заболеваний у человека [2]. Установлено, что гомеопатические лекарственные средства повышают устойчивость человека и животных к внешним воздействиям [3, 5]. Современные физико-химические исследования объясняют биологические эффекты гомеопатических лекарственных средств через изменение физического состояния водной среды организма при введении в него гомеопатического препарата, что, в свою очередь, стабилизирует в организме человека и животных метаболические процессы [4–8]. Показано, что в процессе потенцирования гомеопатического средства происходит формирование определенного внутриядерного состояния среды гомеопатического средства, которое в дальнейшем воздействует на протонный и электронный транспорты внутренних сред организма человека [9, 10].

Растения являются одним из видов биологических систем, имеющих определенные физиологические и биохимические сходства с животными организмами [11, 12]. И в тех и в других организмах существует водный межклеточный матрикс [13], изменение физического состояния которого происходит при действии гомеопатических средств. Можно предполагать, что активация иммунных защитных реакций с помощью гомеопатических препаратов может происходить не только в организме человека и животных, но и у растений.

Новые направления подхода к защите растений от заболеваний базируются на принципах повышения их иммунных свойств. Одно из таких направлений использует эндогенные физиологически активные вещества, являющиеся обычными метаболитами растений. К их числу могут быть отнесены многие высокоактивные фитогормональные вещества, обладающие антистрессовой активностью и координирующие различные физиологические процессы [1, 12].

Целью настоящего исследования было изучение устойчивости растений к грибной инфекции при действии на растения раствора гомеопатического препарата. Целесообразно было исследовать способность этих препаратов влиять на

проницаемость клеточных мембран растений для патогенных микроорганизмов, размер зоны поражения растений патогеном и изменение уровня природных фенольных веществ в растениях. В качестве возможного фактора повышения иммунитета растений был выбран аптечный комплексный гомеопатический препарат ЭДАС-917, широко применяемый в поликлинической практике при лечении воспалительных заболеваний [14].

На растения воздействовали гомеопатическим препаратом ЭДАС-917 и ЭДАС-917К. В гранулы ЭДАС-917 входили *Echinacea* С6, *Hepar sulfur* С6, *Kalium bichromicum* С6, *Belladonna* С3, *Thuja* С3. Гранулы ЭДАС-917К имели тот же состав с добавлением *Calendula* С6. Календула была добавлена в аптечный препарат ЭДАС-917 для усиления его противовоспалительного действия. Кроме того, использовали эти же препараты, изготовленные по технологии электромагнитной перезаписи аппаратом “Стрела-1” физического состояния среды гомеопатического препарата [3, 15]. Препараты обозначали ЭДАС-917Э и ЭДАС-917КЭ.

Концентрация исходных веществ в препаратах – 10^{-6} – 10^{-12} г/л. В качестве контроля на растения действовали раствором сахарных гранул, которые используются при приготовлении гомеопатических препаратов как среда, в которую вводят гомеопатические субстанции. При приготовлении растворов гомеопатического препарата и сахарных гранул растворяли 10 гранул в 0,5 л питьевой воды. При этом концентрация исходных гомеопатических субстанций в растворах была менее 10^{-24} г/л.

Изучали устойчивость растительного организма к грибной инфекции при действии препаратов на примере патосистемы корень моркови – возбудитель белой гнили (*Daucus carota* – *Sclerotinia libertiana*). Для этого экспериментировали на дисках корня моркови по методу Ярвуда [16].

Корни моркови сорта Нантская, полученные из ВНИИССОК, промывали водопроводной водой, затем стерильной дистиллированной водой. Стерильным ланцетом нарезали базальную часть корня, получая поперечные диски толщиной 5 см. Диски помещали в стерильные чашки Петри на поверхность агаризованного водного дистиллята для создания необходимого уровня влажности.

Растворы испытуемых веществ наносили на поверхность дисков через пульверизатор из расчета $0,064$ мл/см² площади поверхности дисков. Чашки Петри с дисками помещали в условия затемнения (освещенность 850–1000 лк) при 18°.

Через сутки диски заражали возбудителем белой гнили *Sclerotinia libertiana*. Кусочки мицелия гриба стерильно наносили в центральную часть дисков моркови.

В течение 10 сут проводили визуальные и микроскопические наблюдения развития патогенного гриба на дисках моркови, исследовали проницаемость клеточных мембран моркови, определяли содержание фенольных веществ в моркови и наблюдали за процессом каллюсогенеза на дисках моркови.

Перед микроскопическим исследованием тонких срезов дисков моркови их окрашивали и заключали в глицерин [17], затем анализировали под световым микроскопом Ампливаль (Германия) с использованием объективов Х3,2 и Х16, а также под лупой Stemi SY-11 (Цейс, Германия).

Проницаемость клеточных мембран моркови изучали по экзоосмосу электролитов из дисков моркови. Для этого навеску моркови массой 2 г помещали в 20 мл бидистиллированной воды и выдерживали в течение 30 мин при 30° для диффузии электролитов из моркови в воду. Затем водный экстракт помещали в камеру кондуктомера ОКА-102/1 (Венгрия) и измеряли электропроводность раствора, пропуская через него постоянный ток.

До и в ходе развития инфекции в корне моркови определяли содержание фенольных веществ: хлорогеновых кислот и сумму флавоноидов по реакции $AlCl_3$ после смывания с хроматографических колонок Al_2O_3 [18].

Наблюдения показали, что интенсивность и характер распространения патогена по ткани корня различались при действии различных препаратов. Образование инокулюмом воздушного мицелия и картина дальнейшей оккупации ткани дисков моркови имели различную динамику уже на третьи сутки эксперимента.

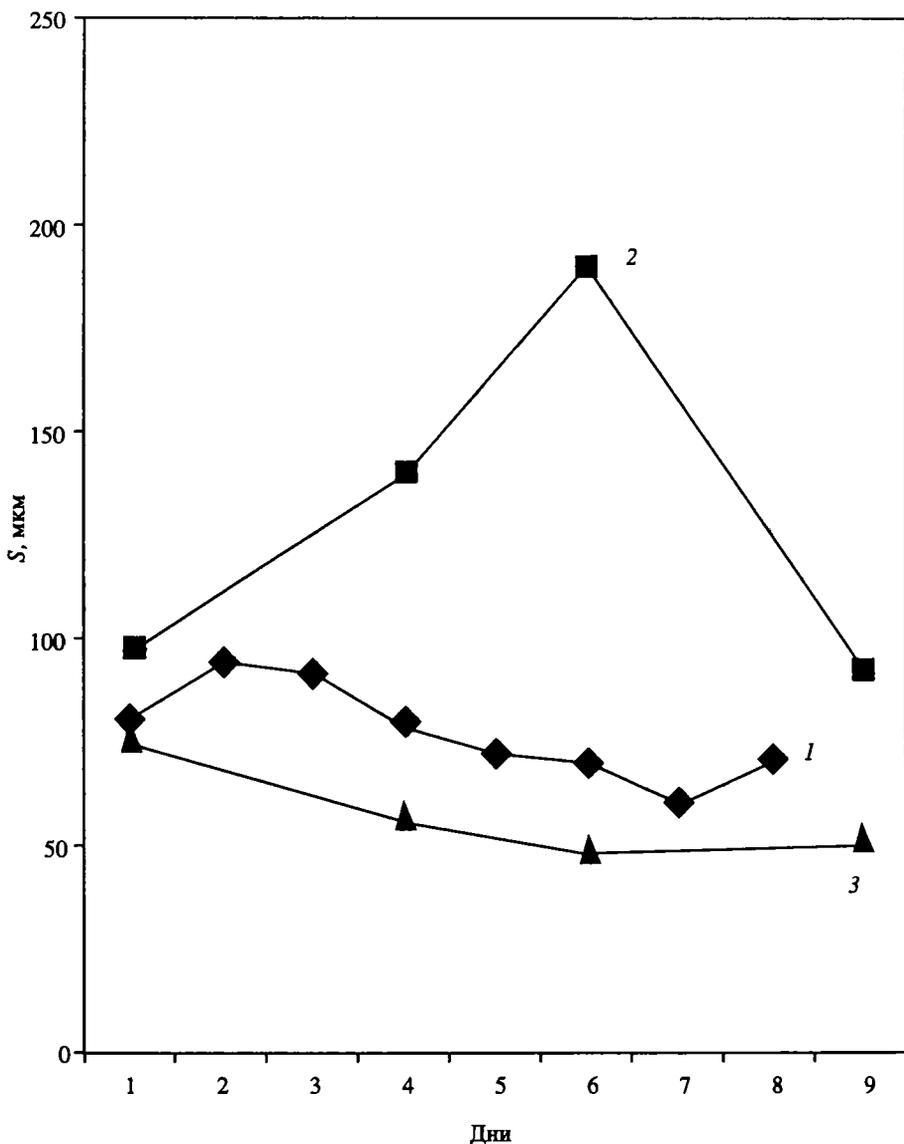
Под действием препарата ЭДАС-917 наблюдалось увеличение зоны инокулированной ткани за счет инфильтрации в нее токсических метаболитов патогена у 85% зараженных дисков, у 15% дисков реакция на заражение отсутствовала. Под влиянием обработки препаратом ЭДАС-917Э зона инфильтрации отсутствовала у 69% дисков. Под действием обработки препаратом ЭДАС-917К зона инфильтрации токсических метаболитов патогена визуально не наблюдалась у 82% дисков. Только у 18% опытных срезов была зарегистрирована слабая интоксикация ткани корневой паренхимы корня, окружающей инокулюмом гриба. При действии препарата ЭДАС-917КЭ происходило интенсивное развитие инокулюма гриба у 91% дисков с шириной интоксикации до 5 мм вокруг инокулюма.

Под влиянием сахарных гранул, а также при отсутствии обработки препаратами контрольных дисков моркови имело место интенсивное развитие грибной инфекции. Зона пораженной ткани была окружена участками, подвергшимися интоксикации.

Одновременно исследовали глубину проникновения инфекции в растительную ткань. Наибольшая глубина была обнаружена в контроле и при действии сахарных гранул. При действии всех четырех препаратов ЭДАС проникновение инфекции вглубь корня почти отсутствовало. Инокулюм распространялся по поверхности среза и был окружен зоной клеток с инфильтрацией метаболитов гриба, которая представляла собой слабо мацерированную, мокнущую ткань. Следовательно, распространение гриба осуществлялось главным образом по поверхности, не затрагивая глуболежащих участков корня моркови.

В фитопатологической литературе содержатся многочисленные данные о повышении экзоосмоса органических и неорганических веществ у растений при поражении их различными возбудителями заболеваний. Проницаемость мембран клеток ткани растения-хозяина используется в качестве показателей устойчивости растения и характеризует степень повреждающего действия инфекции. Совокупность клеточных оболочек и межклетников в растительной ткани рассматривается как оводненная фаза, по которой осуществляется передвижение неэлектролитов и ионов. Этот тканевый компартмент получил название "свободного пространства" [13]. Транспорт веществ от одного организма к другому при паразитизме и симбиозе осуществляется через разделяющее их "свободное пространство". У фитопатогенных грибов, как организмов с осмотическим типом питания, имеется много метаболитов, обладающих фитотоксическим и антибиотическим действиями, регулирующих проницаемость мембран. К этим метаболитам относятся фенольные вещества, антибиотики, токсины и амины [19].

Было установлено, что динамика поражения ткани корня моркови согласуется с изменением величины экзоосмоса в инокулированной ткани. При исследовании электропроводности было выяснено, что незараженные грибом диски моркови сохраняли электропроводность в течение 10 дней на уровне от 60 до 100 мкм (см. рисунок 1). У зараженных грибом дисков моркови электропроводность увеличивалась от 140 мкм на 4-й день и 190 мкм на 6-й день. Аналогичное увеличение электропроводности происходило у зараженных дисков моркови,



Изменение во времени (дни) электропроводности (mS) водных экстрактов из интактных дисков моркови (1), из дисков, зараженных грибковой инфекцией (2), и из дисков, зараженных после предварительной обработки гомеопатическим препаратом ЭДАС-917Э (3)

предварительно обработанных раствором сахарных гранул. У зараженных грибом дисков моркови, обработанных гомеопатическим препаратом, электропроводность понижалась до 50 мкМ. У незараженных грибом дисков моркови, обработанных гомеопатическим препаратом, электропроводность сохранялась на уровне контроля в пределах от 60 до 100 мкМ.

Как следует из представленных данных (табл. 1), показатели мембранной проницаемости клеток инфицированной ткани корня моркови, отражающие степень повреждающего действия патогена на ткань растения, в контроле и при

Таблица 1

Электропроводность (в мкм) водных экстрактов из корня моркови при действии на морковь гомеопатических препаратов

Препарат	Дни от начала заражения			
	1	4	6	9
ЭДАС-917	77,5	71,0	53,5	92,5
ЭДАС-917Э	75,5	58,3	50,5	53,0
ЭДАС-917К	64,3	61,0	69,5	62,6
ЭДАС-917КЭ	97,3	118,5	70,1	57,5
Сахарные гранулы	140,3	165,0	110,0	122,5
Контроль	98,3	141,0	190,5	93,0

обработке моркови сахарными гранулами в 1,5–2 раза превышали данные экзосмоса инфицированной ткани, обработанной препаратами ЭДАС. Наибольшее подавление нежелательного экзосмоса в корне моркови было зарегистрировано при применении препарата ЭДАС-917К. Это свидетельствует о том, что при действии гомеопатических препаратов ЭДАС повышается устойчивость растения к действию комплекса экстрацеллюлярных ферментов патогена, обеспечивающих его трофические потребности.

Определение содержания фенольных веществ, представленных суммой хлорогеновых кислот и флавоноидов, показало, что уровень этих веществ в пораженной ткани при обработке препаратами ЭДАС был существенно выше, чем в контроле, особенно на начальном этапе заражения (табл. 2). Очевидно, что под влиянием обработки гомеопатическими препаратами в инфицированной ткани происходило увеличение образования фенольных веществ.

Известно, что фенольные соединения играют значительную роль в защитных реакциях растений, в которых они выступают в качестве факторов пассивного иммунитета и некоторых активных защитных реакций. В частности, хлорогеновые кислоты и флавоноиды относятся к классу соединений “уплотнителей” мембранных структур клеток растения, что тормозит трофическую функцию патогенов, снижает их токсический эффект на ткань растения-хозяина [1, 19]. Увеличение концентрации фенольных веществ в зараженных растениях под действием гомеопатических препаратов можно рассматривать как один из механизмов защитного действия этих препаратов от распространения в растении инфекции.

Изучение физиологического действия препаратов ЭДАС на устойчивость растений к грибной инфекции включало также исследование действия этих препаратов на сумму защитных гистогенных реакций пораженной растительной ткани и ее каллюсогенез.

Известно, что каллюс является регенерационной тканью растения, которая выполняет меристематические и защитные функции. Процесс каллюсогенеза отличается определенной последовательностью морфологических и метаболических изменений, обеспечивающих регенерацию растительной ткани [20]. По морфологическим признакам каллюс является рыхлым слоем паренхимы на поврежденной поверхности растения. Процесс формирования каллюса свойственен всем высшим растениям.

Было установлено, что при обработке дисков моркови препаратами ЭДАС первые каллюсные клетки появлялись в первые дни после начала эксперимен-

Таблица 2

Содержание хлорогеновых кислот (ХК) и флавоноидов (Ф) (в мг/г)
в корне моркови при действии гомеопатических препаратов

Препарат	Дни от начала заражения			
	1		6	
	ХК	Ф	ХК	Ф
ЭДАС-917	2,62	3,03	1,63	1,80
ЭДАС-917Э	1,01	2,41	3,52	2,55
ЭДАС-917К	1,61	1,23	0,39	2,10
ЭДАС-917КЭ	1,09	3,54	1,07	3,00
Сахарные гранулы	0,59	3,20	1,39	2,02
Контроль	0,90	2,47	1,46	2,55

та. Они были однородными по размеру, округлой формы с прозрачным содержимым и плотно прилегали друг к другу. Их объединение образовывало однородный слой этих клеток.

Каллюсные клетки появлялись прежде всего над камбиальным кольцом и далее распространялись над флорозной частью ткани диска. К 10-м суткам опыта наблюдали общее распространение клеток, образующих каллюс, и поверхность диска приобретала вид бархатистого налета. Ткань становилась многорядной, клетки увеличивались в размере, имели непрозрачное содержимое и плотно прилегали друг к другу. Наибольшее развитие каллюса на дисках моркови происходило под влиянием препарата ЭДАС-917Э.

У интактных дисков моркови и при действии на диски раствора сахарных гранул каллюсная ткань развивалась менее интенсивно.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Установлено, что гомеопатический препарат ЭДАС-917 ингибирует развитие грибной инфекции на большей части дисков моркови и у меньшей части дисков препятствует проникновению гриба вглубь растительной ткани, в связи с чем инокулом развивается только на поверхности корня моркови.

Гомеопатический препарат уменьшает проницаемость клеточных мембран растения для патогенных микроорганизмов и не изменяет ее у незараженных растений.

Известно, что фенольные вещества являются эндогенными уплотнителями клеточных мембран, препятствуя проникновению инфекции в растительную ткань [1, 19]. Нами было зарегистрировано увеличение концентрации суммы хлорогеновых кислот у зараженных грибом растений, предварительно обработанных раствором гомеопатического препарата. Эти данные свидетельствуют об одном из возможных механизмов повышения устойчивости растений к инфекции.

Было обнаружено, что препараты ЭДАС-917 незначительно стимулируют процесс каллюсогенеза, направленного на регенерацию места среза растительной ткани.

Таким образом, проведенные эксперименты установили, что комплексные гомеопатические препараты ЭДАС-917 ограничивают интоксикацию корня моркови токсинами патогенного гриба и продуктами автолиза растительной ткани при развитии инфекции. Препараты повышают иммунную устойчивость растения с помощью комплекса неспецифических защитных реакций, направленных на подавление инфекции.

ЛИТЕРАТУРА

1. Рост растений: Первичные механизмы: Сб. ст. М.: Наука, 1978. 288 с.
2. Тимошенко И.В. Учебник классической гомеопатии / Моск. гомеопат. центр. М., 1994. 219 с.
3. Новосадоук Е.В., Комиссаренко А.А. Апликационный метод лечения взаимозависимых заболеваний человека и домашних животных // Тез. докл. XIII Моск. междунар. гомеопат. конф. М., 2003. С. 158–165.
4. Гуревич К.Г. Сверхмалые дозы биологически активных веществ: Закономерности и механизмы действия: (Биохимические основы гомеопатии // Тр. 57-го конгр. Междунар. мед. гомеопат. лиги. М., 2002. С. 43–50.
5. Черников Ф.Р. Гомеопатия – закономерное явление динамического мира // Гомеопатический ежегодник. М.: Валанг, 2002. С. 46–51.
6. Зилов В.Г., Судаков К.В., Эпштейн О.И. Элементы информационной биологии и медицины. М., 2000. 237 с.
7. Комиссаренко А.А., Салычев Л.В. Концепция механизмов гомеопатического воздействия на организм // Гомеопатический ежегодник. М.: Валанг, 2002. С. 29–38.
8. Эпштейн О.Н. Феномены биопатии и механизмы гомеопатии // Тр. 57-го конгр. Междунар. мед. гомеопат. лиги. М., 2002. С. 37–40.
9. Черников Ф.Р., Вагин Ю.Е., Кашианов С.И. Динамика поведения животных и их устойчивость к стрессовой поведенческой ситуации при действии комплексных гомеопатических препаратов “ЭДАС” // Гомеопатический ежегодник. М.: Валанг, 2002. С. 151–155.
10. Черников Ф.Р. Физико-химические основы формирования и действия гомеопатических лекарственных средств // Тр. 57-го конгр. Междунар. мед. гомеопат. лиги. М., 2002. С. 223–230.
11. Бернет Ф. Клеточная иммунология. М.: Мир, 1971. 541 с.
12. Метлицкий Л.В. Фотозимунитет, молекулярные механизмы. М.: Наука, 1976. 50 с.
13. Курсанов А.Л. Транспорт ассимилятов в растениях. М.: Наука, 1976. 646 с.
14. Карпеев А.А., Киселева Т.Л., Костенникова Э.П. и др. Гомеопатические лекарственные средства “ЭДАС” / Под ред. Е.Л. Киселевой, И.А. Рудакова. М.: Науч.-практ. центр традиц. медицины и гомеопатии МЗ РФ, 2001. 100 с.
15. Блинков И.Л., Гедымин Л.Е., Левицкий Е.Ф. и др. Использование терапии фоновым резонансным излучением для купирования болевого синдрома при нейровертеброгенных заболеваниях: Метод. рекомендации № 99/91. М.: МЗ РФ, 1999. 16 с.
16. Клейн Р.Н., Клейн Д.Т. Методы исследования растений. М.: Колос, 1974. 526 с.
17. Фурст Г.Г. Методы анатомо-гистохимического исследования растительных тканей. М.: Наука, 1979. 154 с.
18. Zucker M., Ahrens J. *Quantitative assay of chlorogenic acid* // Plant Physiol. 1958. Vol. 33, N 4. P. 248–259.
19. Беккер З.Э. Физиология и биохимия грибов. М.: Изд-во МГУ, 1988. 230 с.
20. Слейян Э.И. Патологические новообразования и их возбудители у растений. Л.: Наука, 1973. 510 с.

Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН,
Москва
Медико-фармацевтический центр
Холдинг “ЭДАС”,
Москва

Поступила в редакцию 4.03.2003 г.

SUMMARY

Talieva M.N., Pavlenko E.P., Vagin Yu.E. Study on plant resistance to fungal infection under the action of homoeopathic medicines

The effect of diversified homoeopathic medicine ЭДАС-917 on plant immunologic status has been examined in the pathological system carrot root – *Sclerotinia libertiana*, white rot pathogen. Application of ЭДАС-917 was ascertained to decrease the infectious damage, to reduce the permeability of cell membranes in infected tissues and to stimulate the protective reactions, manifested in stable increase of phenol substances and in activation of regeneration processes in the infected root tissues.

УДК 578.76+631.524.86

УЛЬТРАСТРУКТУРА КЛЕТОК РАСТЕНИЙ, ПОРАЖЕННЫХ ВИРУСОМ МОЗАИКИ ЦВЕТНОЙ КАПУСТЫ

Ю.В. Богунов, Р.В. ГнUTOва

Вирус мозаики цветной капусты (ВМЦК) – типичный представитель рода *Caulimovirus* представляет собой изометрические частицы диаметром 50 нм без оболочки [1]. В посадках сельскохозяйственных культур поражает главным образом растения сем. крестоцветных (капуста, редис, дайкон, лоба, рапс и др.) и наносит значительный экономический ущерб растениеводству многих стран, где возделываются эти культуры. Для ВМЦК характерно наличие штаммов, которые по свойствам могут значительно различаться [2].

В СССР вирус был обнаружен в Краснодарском крае, в Средней Азии, Азербайджане [3]. На территории Приморского края вирус выявлен только несколько лет назад на посадках цветной капусты [4]. Отличительная особенность дальневосточного изолята ВМЦК от изолятов этого вируса, описанных в литературе, – узкий круг экспериментально поражаемых растений, причем ограничен только видами растений сем. крестоцветных. Кроме того, дальневосточный изолят ВМЦК менее стабилен, чем другие известные штаммы этого вируса. Предельное сохранение вирионов в инфекционном соке *in vitro* – 1 сут, по литературным данным – до 2 нед [5]. На основе изучения его морфологии и биологических свойств он отнесен к самостоятельному штамму.

Для ВМЦК, как и других вирусов рода каулимовирусов, в клетках инфицированных растений характерно образование специфических цитоплазматических включений – вироплазм (Х-тел), размер, количество, расположение которых, как правило, являются штаммоспецифическими признаками [6, 7]. Цель настоящей работы – изучение локализации дальневосточного штамма ВМЦК (ВМЦКдв) в клетках экспериментально зараженных растений и особенностей ультраструктуры этих клеток.

ВМЦКдв размножали на растениях цветной капусты (сорт Снежный шар) и редиса посевного (сорт Жара). Симптомы у инфицированных растений различались – цветная капуста реагировала хлоротической крапчатостью и хлорозом участков тканей листа, листья зачастую деформировались, а редис – хлорозом жилок. Для изучения морфологии и определения размеров вирионов вируса ме-

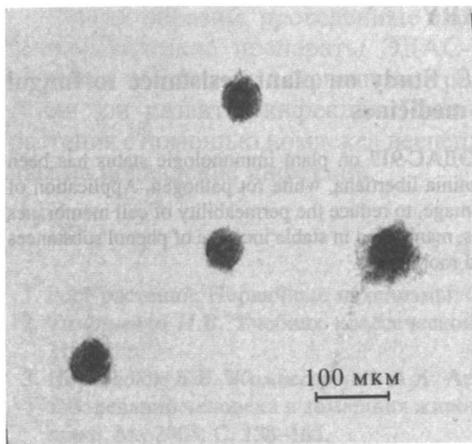


Рис. 1. Вирионы ВМЦК

В электронном микроскопе наблюдали сферические частицы. Размер вирионов ВМЦКдв составил 50 нм (рис. 1). Подобные частицы обнаруживали и в ультратонких срезах.

При изучении структуры клеток больных растений обнаружены патоморфологические изменения, выявленные как в световом, так и электронном микроскопе. В световом микроскопе обнаружены округлые включения, окрашиваемые толуидиновым синим, что свидетельствует о присутствии в них белка. Вироплазмы располагались околядерно в количестве 6–9 на клетку и более, имели округлую форму и размер около 2 мкм. Метод выявления вирусных включений успешно был использован нами для определения минимальных и максимальных сроков заражения растений ВМЦКдв. Как показали наши исследования, вирусные включения появлялись в клетках экспериментально зараженных растений уже к концу второй недели после инокуляции и легко обнаруживались в срезах верхнего эпидермиса листьев после окраски даже при небольшом увеличении в световом микроскопе.

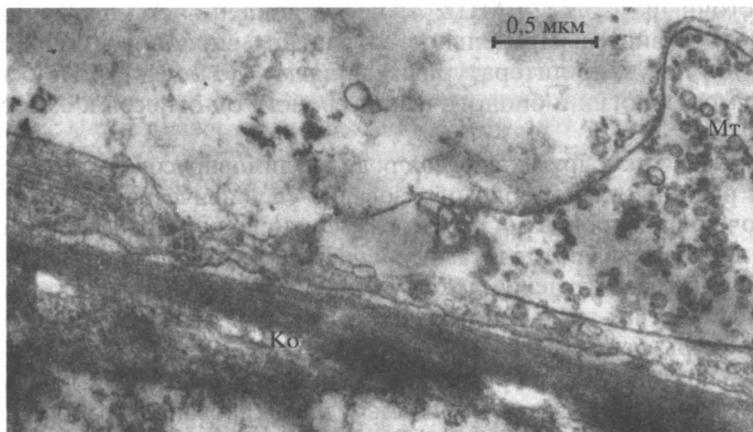


Рис. 2. Ультраструктура ткани клеток редиса посевного, инфицированного ВМЦК
Стрелкой указаны вирусные частицы, МТ – митохондрия, КО – клеточная оболочка

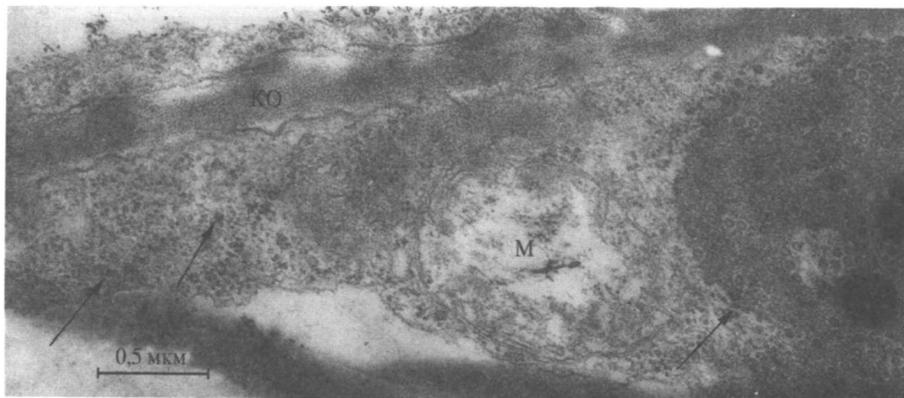


Рис. 3. Участок клетки цветной капусты, пораженной ВМЦК
Стрелками указаны вирионы и *X* – тело, *M* – митохондрия

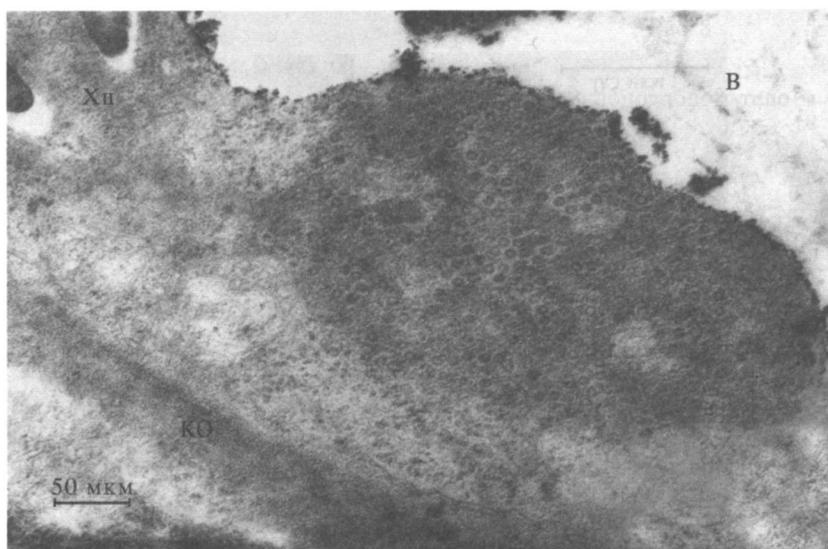
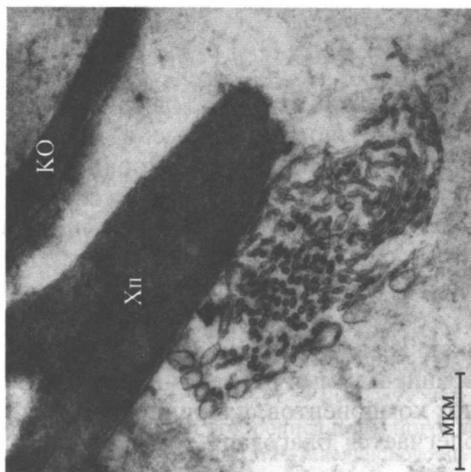


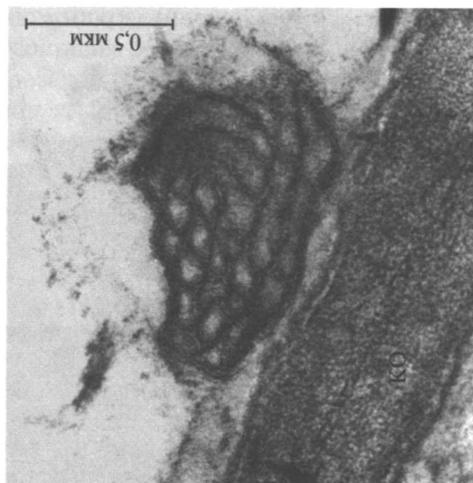
Рис. 4. Типичное *X*-тело в клетке растения цветной капусты
B – вакуоль

При электронно-микроскопическом изучении клеток листа редиса посевно-го обнаружены единичные, диффузно рассеянные в гиалоплазме вирионы ВМЦКдв, а также их мелкие скопления в электронно-плотной матрице (рис. 2). Гиалоплазма клеток цветной капусты содержала преимущественно крупные скопления вирионов, обычно обнаруживаемых при световой микроскопии, размером до 2 мкм. В отдельных скоплениях содержалось 100 вирионов и более. Матрикс включений имеет округлые электронно-прозрачные участки (рис. 3, 4).

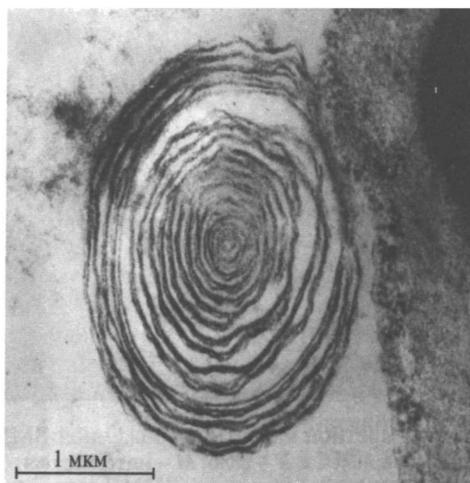
По сравнению с палочковидными вирионами сферические вирусы менее изучены, что объясняется крайне малыми размерами и тем, что не всегда можно отличить их от клеточных компонентов, например рибосом [8]. Идентификация вируса в клетках облегчается благодаря тому, что ВМЦК образует в



а



б



в

Рис. 5. Морфология миелиноподобных тел в клетках цветной капусты, инфицированных ВМЦК
Хп – хлоропласт

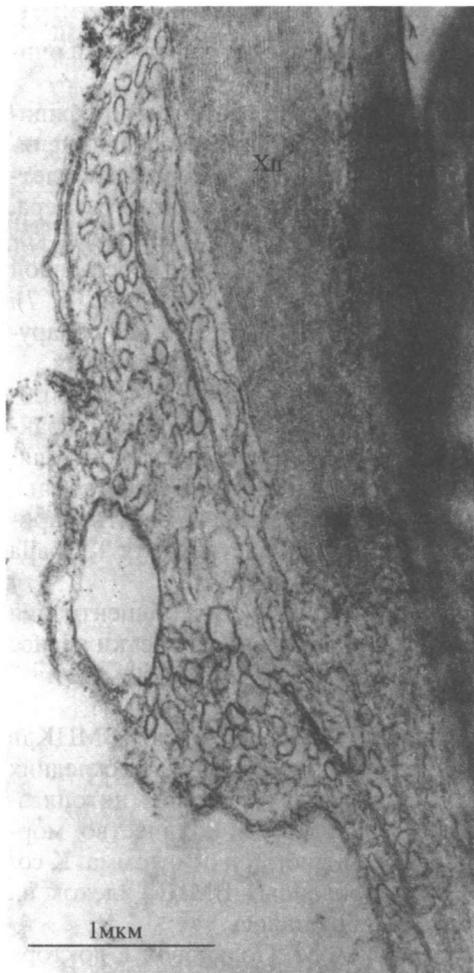


Рис. 6

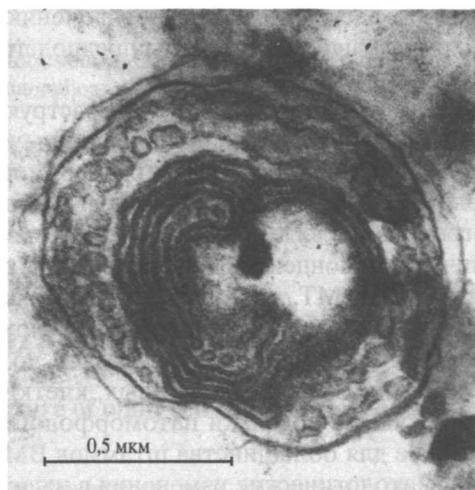


Рис. 8

Рис. 6. Миелоноподобное тело в клетке цветной капусты

Рис. 7. Сложное миелоноподобное тело в клетке редиса посевного

Рис. 8. Структура миелоноподобных тел в клетках редиса посевного

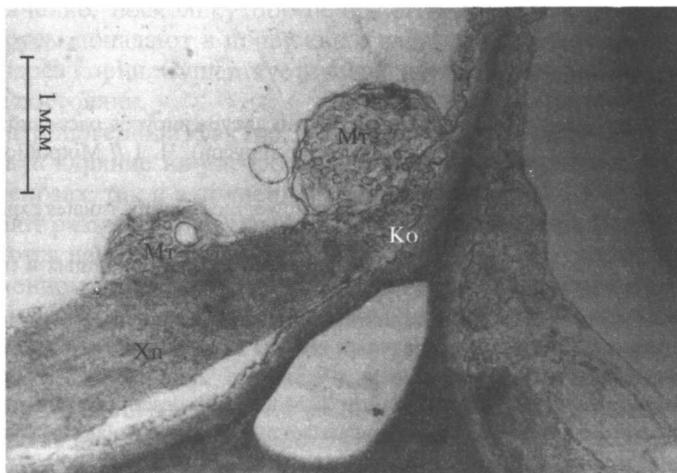


Рис. 7

клетках растений-хозяев упорядоченные структуры и агрегаты. При этом необходимо сравнивать размеры предполагаемых вирусных частиц с частицами очищенных препаратов.

Сравнительный анализ ультраструктуры клеток тканей здоровых и инфицированных ВМЦКдв растений показал, что пораженные клетки насыщены миеліноподобными телами (МТ), размер, морфология и локализация которых в клетках варьируют. Они представлены скоплениями пузырьков различного размера, агрегатами в виде "сот", округлыми мембранными структурами с различным количеством концентрических завитков (рис. 5). Нередко окруженные собственной мембраной МТ, состоящие из пузырьков, имеют крупные полости (рис. 6, 7). Часто наблюдали образование тел сложной структуры (рис. 8). Все МТ обнаруживались в гиалоплазме и вакуолях, но не в матриксе пластид и митохондрий.

Таким образом, во-первых, клетки при системной инфекции ВМЦКдв обнаруживают признаки патоморфологических изменений в цитоплазме, характерные для большинства штаммов ВМЦК, описанные другими исследователями. Патологические изменения в нашем эксперименте в ядрах не обнаружены, хотя некоторые штаммы образуют небольшие внутриядерные агрегаты вирионов [9]. В пластидах мы также не наблюдали вирусных частиц, хотя Т. Shalla с соавторами [10] отметили присутствие ВМЦК в пластидах.

Во-вторых, наши наблюдения позволяют сделать вывод, что концентрация вируса в клетках у различных растений-хозяев неодинакова. Так, клетки редиса посевного содержали более мелкие вирусные образования, чем клетки цветной капусты.

И в-третьих, к моменту появления ярких характерных симптомов ВМЦКдв на пораженных растениях (30–40-й день после инокуляции) в клетках последних обнаруживаются признаки начинающегося автолиза: вакуолизация цитоплазмы, повышенное содержание МТ. По мнению ряда авторов, количество, морфология и локализация МТ зависят от вида вируса, а иногда и от штамма. К сожалению, в работах по ультраструктуре инфицированных ВМЦК клеток на данное обстоятельство внимание практически не обращалось.

Авторы очень признательны канд. биол. наук А.М. Поляковой и доктору биол. наук В.В. Юшину за обучение методам электронной микроскопии, а также Д.В. Фомину за четкую и бесперебойную работу электронного микроскопа, на котором были получены представленные микрофотографии.

ЛИТЕРАТУРА

1. Краев В.Г. Современная классификация и номенклатура вирусов растений: (По материалам Международного комитета по таксономии вирусов). Ч. 1 // Микробиол. журн. 2000. Т. 62, № 5. С. 45–71.
2. Alkaff N.S., Covey S.N. Biological diversity of cauliflower mosaic virus isolates expressed in 2 brassica species // Plant Pathol. 1995. Vol. 44. P. 516–526.
3. Власов Ю.И., Редько Т.А., Лытаева Г.К. Вирусные болезни овощных и бахчевых культур. Л.: Колос, 1973. 72 с.
4. Толкач В.Ф., Гнупова Р.В. Характеристика дальневосточного изолята вируса мозаики цветной капусты // Материалы Междунар. конф. "Защита растений на рубеже XXI в.". Минск, 2001. С. 252–255.
5. Garrett R. Cauliflower mosaic virus. 1982. 7 p. (C.M.I./A.A.B. description of plant viruses).
6. Xiong C., Balazs E., Lebeurier G. et al. Comparative cytology of 2 isolates of cauliflower mosaic virus // J. Gen. Virol. 1982. Vol. 61. P. 75–81.
7. Zhang X., Melcher V. Competition between isolates and variants of cauliflower mosaic virus in infected turnip plants // Ibid. 1989. Vol. 70. P. 1024–1026.

8. Бужоряну В.В. Ультраструктура растительной клетки при вирусной инфекции. Кишинев: Штиинца, 1986. 256 с.
9. Bassi M., Favali M.A., Conti G.G. Cell wall protrusions induced by cauliflower mosaic virus in Chinese cabbage leaves: A cytochemical and autoradiographic study // Virology. 1974. Vol. 60. P. 353–358.
10. Shalla T.A., Shepherd R.J., Petersen L.J. Comparative cytology of nine isolates of cauliflower mosaic virus // Ibid. 1980. Vol. 102. P. 381–388.

Биолого-почвенный институт ДВО РАН,
Владивосток

Поступила в редакцию 29.02.2002 г.

SUMMARY

Bogunov Yu.V., Gnutova R.V. Ultrastructure of plant cells infected by cauliflower mosaic virus

The inclusions, induced by Far-Eastern strain of cauliflower mosaic virus, were studied in the infected cells of crucifers. The ultrastructure of cells was found to be diverse.

УДК 632.38:504.53.054–34

О ВЛИЯНИИ ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ НА РАСПРОСТРАНЕНИЕ ВИРУСНОЙ ИНФЕКЦИИ В БИОЦЕНОЗАХ ГБС РАН

И.О. Папко, М.А. Келдыш, Л.И. Возна, О.Н. Червякова

В условиях ботанических садов очень важно изучать и прогнозировать изменения фитосанитарного состояния биоценозов. Изучение почвы как источника вирусной инфекции растений-интродуцентов приобретает в настоящее время большое значение, поскольку обеспечивается возможность распространения вирусов. Вирусы попадают в почву как с растительными остатками, так и при выделении через корни. Существует группа вирусов, которая находится в почве в свободном состоянии.

Такой антропогенный фактор, как тяжелые металлы (ТМ), вероятно, может оказывать влияние на распространение и сохранение вирусной инфекции как в фитоценозах, так и в почвенных биоценозах.

ТМ играют разную роль в жизни растений. Многие микроэлементы, Fe, Mn, Zn, Cu являются необходимыми питательными элементами, так как они участвуют в жизненном цикле, являясь участниками метаболических реакций. К необходимым микроэлементам следует отнести также Co, Ni, Mo, Cr.

Ряд элементов включены в биохимические реакции растений – сюда относятся As, Hg, Pb, Cd, Sn и др., считается, что они могут быть токсичны для живых организмов даже в малых количествах. Хотя работы последних лет фиксируют их роль и в ряде физиологических процессов.

Почва наряду с геохимической аккумуляцией контролирует перенос химических элементов в атмосферу, гидросферу и живое вещество. Опасность хими-

ческого загрязнения почв усугубляется тем, что оно длительное время может не проявляться в силу высокой буферности почв и практически не теряется со временем и при этом может служить мощным фактором разрушения биосферы в целом [1, 2]. Особенно прочно накапливает ТМ верхний гумусовый горизонт, т.е. наиболее плодородный слой. Увеличение содержания микроэлементов в почве в результате процессов загрязнения переводит их в разряд токсичных элементов, часто называемых тяжелыми металлами. Степень обеспеченности почв биологически доступными формами микроэлементов играет ключевую роль в минеральном питании растений.

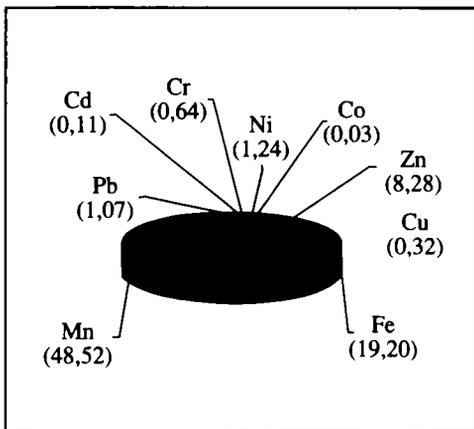
Нами были проведены исследования по определению содержания тяжелых металлов в тех почвенных биоценозах ГЭС, где изучался видовой состав вирусов. Для анализа использовали образцы почвы, отобранные в вегетационный период 2000–2001 гг. Определение тяжелых металлов проводили в вытяжках ацетатно-аммонийного буфера рН 4,8 и в 1N HCl по стандартным методикам, принятым в агрохимии [3–6]. Также был проведен агрохимический анализ почвы: определены гигроскопическая влажность, рН в KCl суспензии, содержание подвижных форм фосфора и калия в вытяжке по Кирсанову, азот–дисульфидно-иодным методом, гумус – по Тюрину [3].

Наиболее активная и доступная растениям часть ТМ находится в почвенном растворе. Как показали наши исследования, содержание подвижных форм микроэлементов и ТМ в почвенных биоценозах варьирует в широких пределах – на диаграммах представлены некоторые из исследованных биоценозов (см. рисунок). Практически во всех биоценозах сада содержание микроэлементов выше фоновых значений¹. Согласно оценочным шкалам, разработанным Почвенным институтом им. В.В. Докучаева, почвы большинства экспозиций и коллекций сада относятся к категории высокой степени обеспеченности такими микроэлементами, как Mn, Zn, Cu. Обращает на себя внимание повышенная концентрация Pb в ряде биоценозов.

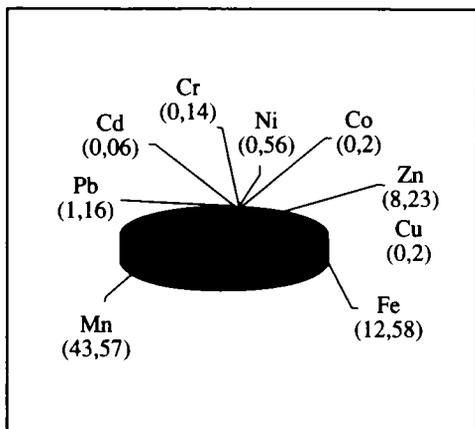
В целом полученные нами данные показали, что содержание подвижных форм марганца варьирует от 56,43 в дендрарии до 25,83 мг/кг на коллекции луков. Минимальное количество цинка было зафиксировано также в дендрарии и на коллекции роз и составило соответственно 1,70 и 1,30 мг/кг. Максимальное содержание подвижных форм цинка отмечено в коллекции рябины (4,03 мг/кг) и абрикосов (6,90 мг/кг). Содержание меди в почвенных биоценозах изменялось от 0,12 (на коллекции рябины) до 1,25 мг/кг (на коллекции роз). Концентрация подвижных форм железа варьировала в диапазоне от 8,18 на коллекции лилий до 80,33 мг/кг в дендрарии. Максимальное содержание свинца наблюдалось в розарии и составило 2,97 мг/кг, а минимальное – 0,28 мг/кг на коллекции рябин. Проводившееся ранее изучение почвенных биоценозов на присутствие вирусной инфекции показало, что в дендрарии зафиксировано 6, в розарии – 8, на коллекциях роз, луков, лилий, рябин – 5, 7, 4, 5 вирусов соответственно.

Подвижность ТМ в почве и доступность их для растений зависят от совокупности многих факторов, ведущую роль среди которых играют реакция среды, окислительно-восстановительный потенциал почвы, ионообменные реакции, адсорбционные процессы, протекающие в почвенно-поглощающем комплексе, физико-химические свойства почвы. Причем при возрастании величины рН бу-

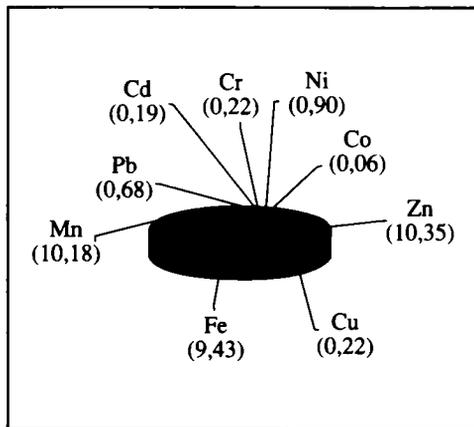
¹ Определение тяжелых металлов выполнено в лаборатории физиологии и биохимии растений ГЭС РАН им. Н.В. Цицина совместно с О.В. Шелеповой.



a



b



v

Содержание подвижных форм ТМ в некоторых биоценозах ГЭС (2001 г.)

a – коллекция абрикосов (отдел природной флоры); б – коллекция рябин (отдел природной флоры); в – питомник (отдел внедрения)

ферность почв по отношению к Zn, Cd, Pb, Cu, Co увеличивается, а по отношению к Mo, As и некоторым другим химическим элементам – уменьшается [4].

Проведенный анализ влияния ряда почвенных факторов на содержание подвижных форм свинца позволил обнаружить связь между величиной полевой влажности почвы и содержанием подвижных форм свинца. С увеличением влажности почвы наблюдалось снижение его концентрации. По-видимому, это связано с тем, что влажность опосредованно влияет на величину окислительно-восстановительного потенциала – фактора, значительно воздействующего на подвижность микроэлементов.

Опасность повышенной доступности тяжелых металлов для растений при понижении pH среды определяется влиянием этого параметра на сорбционные свойства почв. Уменьшение величины pH вызывает повышение мобильности тяжелых металлов, а увеличение значения pH, напротив, снижает ее. В целом в почвенных биоценозах активная кислотность изменялась от 3,8 до 6,6 (табл. 1). При этом необходимо заметить, что на коллекции рябин при pH 6,6 обнаруживалось наименьшее количество подвижного свинца (0,28 мг/кг). Возможно, минимальное накопление этого элемента можно объяснить в данном случае слабокислой реакцией почвы. По литературным данным, свинец накапливается в слое мощностью 12 см и характеризуется незначительным переносом, что объясняется крайне сильной адсорбцией этого элемента твердой фазой почвы

Таблица 1

Химическая характеристика почвенных биоценозов ГБС РАН

Биоценоз, экспозиция	2000 г.			2001 г.		
	Гигроскопическая влажность, %	pH	Гумус, %	Гигроскопическая влажность, %	pH	Гумус, %
Отдел внедрения						
Питомник	34,1/41,4	5,6	11,8	30,2/38,4	5,6	11,8
Отдел декоративных растений						
Тюльпаны	27,1/42,9	6,3	5,5	29,1/41,1	6,3	5,5
Лилии	15,7/28,4	6,3	5,8	18,7/32,7	6,5	5,8
Коллекция роз	23,1/34,6	5,0	7,2	28,8/35,4	5,1	7,2
Розарий	32,6	6,0	3,0	25,4/33,6	6,0	3,0
Отдел культурных растений						
Луки	18,3/33,4	5,2	8,7	23,5/42,6	5,7/5,9	8,7
Слива	20,2/24,2	4,3	3,7	21,6/34,4	4,8	3,7
Отдел природной флоры						
Рябина	24,1	6,6	6,2	24,5/43,2	6,8/7,0	6,2
Абрикос	43,2	6,0	5,1	21,0/43,2	6,1	5,1
Отдел дендрологии						
Дубрава	19,8/27,9	3,8/5,2	4,0	20,8/31,2	5,5	4,0

(на почвенных частицах) [5, 7]. В данном биоценозе было зарегистрировано 5 вирусов. Величина pH в дубраве и на коллекции роз составила 3,8 и 5,0 соответственно, что, вероятно, способствовало более высокому содержанию подвижных форм микроэлементов, в частности свинца.

Большую роль в миграции ТМ играет содержание гумуса. Металлы способны образовывать комплексные соединения с гуминовыми и фульвокислотами, которые менее доступны для поглощения растениями [8]. Количество гумуса в почвенных биоценозах варьировало от 3,0 в розарии до 11,8% в питомнике. При этом в питомнике ни один из микроэлементов не присутствовал в максимальном количестве, и как показали наши исследования, этот почвенный биоценоз отличался наименьшим инфекционным фоном. В розарии наблюдался максимум в содержании свинца (2,97 мг/кг), цинка (32,20 мг/кг) и меди (2,18 мг/кг). Этот биоценоз характеризуется и максимальным инфекционным фоном.

Наблюдения в течение двух лет выявили динамику в содержании подвижных форм ТМ. Так, например, наблюдалось увеличение содержания свинца во всех биоценозах, кроме питомника и коллекций лилий, сливы и мяты; хрома везде, кроме коллекций роз и мяты. Количество подвижного кадмия и кобальта в почве практически не изменилось. Во всех почвенных биоценозах наблюдалось снижение концентрации подвижных форм никеля.

Как показали наши исследования, для всех ТМ основными факторами, влияющими на их концентрацию и подвижность в почве, являются величина pH и

Таблица 2

Уровень загрязнения почвенных биоценозов ГБС тяжелыми металлами (в мг/кг)

Биоценоз	Коэффициент концентрации элемента (K_c)								Z_c
	Pb	Cd	Cr	Ni	Co	Zn	Cu	Mn	
Питомник	1,77	25,67	3,70	1,21	0,72	103,38	2,83	0,93	133,21
Тюльпаны	1,07	14,33	3,40	1,38	0,50	67,52	2,00	0,62	83,82
Лилии	1,91	10,00	1,95	1,53	0,72	70,62	1,25	0,66	81,64
Колл. Роз	2,32	18,67	2,30	1,65	0,28	109,07	5,21	0,96	133,45
Розарий	5,30	7,33	1,90	1,11	0,06	111,03	9,08	1,02	129,84
Луки	1,20	9,33	1,80	1,65	0,06	50,93	1,96	0,56	60,49
Слива	1,77	3,67	0,65	0,83	0,83	50,93	1,75	1,10	54,53
Мята	0,96	34,33	6,60	1,31	0,50	98,52	3,13	0,69	139,04
Рябина	0,50	3,67	0,35	0,07	0,78	13,90	0,50	1,21	13,98
Абрикос	0,96	2,67	2,65	1,16	0,00	23,79	0,92	0,79	25,94
Дубрава	3,04	4,00	0,75	1,77	0,72	36,03	1,75	1,23	42,29

Примечание. $K_c = \frac{\text{Концентрация в почвах ботанического сада}}{\text{Концентрация в почвах местного геохимического фона}}$

Z_c – суммарный коэффициент загрязнения;

$Z_c = \sum K_c - (n - 1)$ (в мг/кг); K_c – коэффициент концентрирования каждого элемента, n – число элементов в изучаемой ассоциации.

количество органического вещества, а для свинца, хрома и меди – еще и влажность почвы.

Для характеристики экологической обстановки в почвенных биоценозах ГБС нами был проведен расчет коэффициентов концентрирования каждого элемента, а также суммарного показателя загрязнения отдельных биоценозов ГБС. В качестве контроля был взят образец целинной почвы в Наро-Фоминском районе Московской области (геохимический фон). Результаты расчетов представлены в табл. 2.

Как видно из табл. 2, в почвенных биоценозах в большем количестве накапливаются цинк и кадмий. Подобная ситуация вызвана поступлением этих элементов в почвы коллекций и экспозиций из различных источников: органических и минеральных удобрений, средств химической защиты растений т.п. Наши исследования показали, что в 6 из исследованных биоценозов зафиксировано повышенное содержание ТМ, причем в трех из них отмечался высокий инфекционный фон. Относительно удовлетворительная экологическая обстановка наблюдается в трех случаях.

Подвижные формы ТМ составляют только небольшую долю от их потенциальных запасов. Потенциальные запасы ТМ в почвенных биоценозах можно представить в виде рядов (табл. 3). Как показали наши исследования, наибольшими запасами в почве отличался марганец (122,3–346,3 мг/кг), на втором месте – цинк (18,45–211,27 мг/кг).

Потенциальные запасы никеля не обнаруживались на коллекциях пионов, георгинов и флоксов; а потенциальные запасы кобальта зарегистрированы в незначительных концентрациях. Свинец присутствовал в малом количестве

Таблица 3

Потенциальные запасы тяжелых металлов в почвенных биоценозах ГБС

Почвенный биоценоз	Ряд ТМ
Питомник	Cd < Co < Ni < Cr < Pb < Cu < Mn < Zn
Тюльпаны	Cd < Co < Ni < Cr < Pb < Cu < Zn < Mn
Лилии	Cd < Co < Ni < Cr < Pb < Cu < Zn < Mn
Георгины	Co < Cr < Cd < Ni < Cu < Mn < Zn
Пионы	Cd < Pb < Co < Ni < Cr < Cu < Zn < Mn
Флоксы	Co < Cr < Pb < Cd < Ni < Cu < Zn < Mn
Коллекция роз	Cd < Co < Ni < Cr < Pb < Cu < Zn < Mn
Розарий	Cd < Co < Cr < Ni < Pb < Cu < Zn < Mn
Луки	Cd < Co < Ni < Cr < Pb < Cu < Zn < Mn
Слива	Cd < Cr < Co < Ni < Pb < Cu < Zn < Mn
Мята	Cd < Co < Ni < Pb < Cr < Cu < Zn < Mn
Рябина	Cd < Cr < Co < Ni < Cu < Pb < Zn < Mn
Абрикос	Cd < Cr < Co < Ni < Cu < Pb < Zn < Mn
Дубрава	Cd < Cr < Co < Ni < Cu < Pb < Zn < Mn

только на коллекции пионов. Наименьшими потенциальными запасами в почвенных биоценозах характеризовался кадмий – от 0,16 в дендрарии до 3,31 мг/кг в коллекционных посадках мяты.

Двухгодичные исследования потенциальных запасов ТМ выявили тенденцию к снижению содержания кадмия и хрома практически во всех почвенных биоценозах, а также увеличение содержания кобальта, цинка и марганца.

С повышением концентрации ТМ в почве возрастает их содержание в растениях. Известно, что избыточное содержание ТМ в растениях подавляет ход метаболических процессов, тормозит развитие и снижает продуктивность и тем самым делает их более восприимчивыми к вирусной инфекции. Отрицательное воздействие ТМ сказывается, в частности, на фотосинтетической деятельности растений, выражающейся в значительном уменьшении (по сравнению с контролем) фотосинтезирующей поверхности, а также в снижении содержания хлорофилла и сахаров в листьях [9]. Большинство видов растений отрицательно реагируют на возрастание концентраций микроэлементов в почвах выше оптимальных значений. В качестве наиболее общих проявлений стресса выделяют изменение активности ферментов, повреждение клеточных мембран и ингибирование роста корней и всего растения. Отмеченные нарушения ведут к целому ряду вторичных эффектов, таких как дефицит необходимых элементов, гормональный дисбаланс, ингибирование фотосинтеза, нарушение водного режима и подвижности фотоассимилятов. А это, в свою очередь, вызывает нарушение системы иммуноактивных барьеров, что способствует поражению растений болезнями и вредителями, ухудшает качество растительной продукции, вызывает снижение продуктивности. При этом растения становятся более восприимчивыми к инфекции.

Высшие растения обладают способностью на этапе поглощения избирательно извлекать микроэлементы, участвующие в метаболических процессах, но в тоже время они не в состоянии обеспечить абсолютную селективность по

отношению к необходимым для них элементам. Поэтому присутствие в почве микроэлементов в безопасном (фоновое содержание) и экологически допустимом количестве (удвоенное фоновое содержание) не вызывает изменения жизненных процессов. В то же время практически во всех почвенно-биохимических процессах, прямо или косвенно влияющих на подвижность микроэлементов и их доступность для растений, участвуют микроорганизмы. Степень воздействия микроорганизмов на подвижность микроэлементов различна. Она определяется составом биоты и почвенными условиями. Доступность для растений микроэлементов снижается при усилении аккумулятивных и окислительных процессов, вызванных деятельностью микроорганизмов. Одновременно подвижность микроэлементов существенно возрастает при функционировании микроорганизмов, редуцирующих окисленные соединения металлов и выделяющих хелатирующие агенты.

Адекватные уровни содержания микроэлементов, таких как Fe, Mn, Zn, Cu, являются обязательными для нормального развития растений. Как показали наши исследования, содержание марганца в растениях варьирует в широком диапазоне от 7,9 (мальва) до 97,43 мг/кг (коллекция сливы) – этот элемент характеризуется активным поглощением, его метаболические функции достаточно хорошо изучены (он участвует в кислородообразующей системе фотосинтеза и в целом ряде окислительно-восстановительных реакций). Кобальт, как и кадмий, обнаруживался в растениях в небольшой концентрации, его содержание изменялось от 0,04 в тюльпанах и луках до 0,35 мг/кг в растениях мяты. Максимальное количество цинка было зафиксировано в луках и составило 32,72 мг/кг, а минимальное в малине – 24,14 мг/кг. Содержание меди в растениях варьировало в пределах 4,04–8,68 мг/кг (максимум наблюдался у сливы, а минимум – в лилиях). В образцах здоровых растений тюльпанов и лилий были обнаружены лишь следы свинца (<0,01 мг/кг). В целом же концентрация этого элемента в растениях колебалась в пределах 0,11–5,44 мг/кг (максимум наблюдался в растениях мальвы, а минимум – у рябины). В таких фитоценозах, как розы, коллекции луков, нарциссов, флоксов, тюльпанов, сливы, концентрация кадмия в растениях составила <0,01 мг/кг. Незначительным содержанием этого элемента отличались георгины (0,02 мг/кг), малина (0,04 мг/кг), рябина (0,06 мг/кг), мята (0,08 мг/кг). Концентрация никеля <0,01 мг/кг была зафиксирована в пионах, тюльпанах, луках, мальве. Содержание кобальта не превышало 0,19 мг/кг, а в лилиях, нарциссах, луках, сливе, а также в растениях дуба (дендрарий) и в розарии его концентрация была <0,01 мг/кг. Концентрация цинка в растениях изменялась от 8,35 в розарии до 35,90 мг/кг во флоксах. В среднем концентрация цинка в контрольных растениях в 1,5 раза меньше, чем в больных. Содержание меди изменяется в пределах 3,33–7,16 мг/кг (максимум был зарегистрирован у пионов, а минимум – у лилий). Как в больных, так и контрольных образцах здоровых растений больше всего накапливался марганец. Концентрация марганца в растениях колебалась в широком диапазоне от 0,89 до 62,44 мг/кг. Максимальное его содержание было зафиксировано в листьях сливы.

Для определения влияния повышенных концентраций ТМ в почвах на устойчивость отдельных видов к ряду болезней были проведены исследования больных и здоровых (контрольных) растений на содержания в них ТМ. В обоих случаях был проведен расчет коэффициентов биологического накопления (КБН) для каждого элемента (табл. 4), который позволяет определить, насколько интенсивно поглощается тот или иной элемент растениями. У инфицированных растений КБН таких элементов, как Mn, Zn, Co, Ni, Pb, Cd и особенно Cu значительно выше, чем у здоровых. Возможно, увеличение скорости поглоще-

Таблица 4
Степень накопления ТМ в растениях

Фитоценоз	Коэффициент накопления			
	Pb	Cd	Cr	Ni
Тюльпаны	22,82/0	0,21/0	1,68/0,31	0,60/0
Лилии	0,08/0	1,03/0,80	4,85/2,26	1,26/28
Розарий	1,79/0,48	0,36/0	3,21/3,13	2,00/1,89
Луки	0,72/0,43	0,36/1,46	3,64/0,22	1,64/0
Слива	17,13/0,44	0,73/0	5,62/5,62	5,67/3,52
Мята	1,06/2,61	0,13/0,08	0,86/0,21	1,74/27
Рябина	14,96/0,39	1,00/0,55	20,86/11,76	34,14/11,14
Дубрава	2,03/1,98	0,75/0,58	17,20/5,53	1,36/1,21

Фитоценоз	Коэффициент накопления			
	Co	Zn	Cu	Mn
Тюльпаны	0,56/0,44	1,40/1,40	17,13/9,33	2,91/0,46
Лилии	1,00/0	1,49/1,26	13,47/11,10	0,51/0,25
Розарий	30,00/0	0,99/0,26	3,83/2,16	1,71/0,53
Луки	4,00/0	3,03/2,22	18,02/13,87	0,37/0,37
Слива	1,00/0	3,20/2,17	20,67/12,83	1,93/1,23
Мята	3,89/2,67	1,10/0,50	10,52/4,45	0,61/0,16
Рябина	1,14/0,07	8,45/4,67	61,17/51,00	1,08/0,80
Дубрава	1,31/0	3,22/2,91	17,10/13,29	1,49/0,91

Примечание. КБН = $\frac{\text{Концентрация элемента в растении (в мг/кг)}}{\text{Концентрация в почве (в мг/кг)}}$. В числителе – больные растения, в знаменателе – здоровые.

ния элементов свидетельствует о нарушении метаболических процессов. Особо обращает на себя внимание рябина, больные растения которой поглощают Pb, Ni, Co, Zn, Mn во много раз больше.

В целом становится очевидным, что больные растения накапливали ТМ в большем количестве, чем здоровые. Возможно, это связано с тем, что они (растения) становятся более восприимчивыми к антропогенному воздействию, в данном случае к тяжелым металлам. Токсическое действие на растения высоких концентраций ТМ проявлялось также в нарушении поступления необходимых для роста и развития питательных элементов [9].

Проведенные нами исследования показали, что тяжелые металлы в почвенных биоценозах накапливаются в неодинаковых количествах. Наибольшими потенциальными запасами в почве отличаются марганец (122,3–346,3 мг/кг) и цинк (22,7–211,0 мг/кг). Менее всего было обнаружено кадмия – от 0,16 в дендрарии до 3,31 мг/кг в коллекционных посадках мяты. На концентрацию и подвижность ТМ в почве влияли величина рН, содержание органического вещества, а в случае свинца, хрома и меди – также влажность почвы.

Установлена корреляция между влажностью, величиной рН, содержанием гумуса и аккумуляцией тяжелых металлов в почвенных биоценозах. Выявлено, что почвенные биоценозы неоднородны по накоплению тяжелых металлов.

На фоне повышенного содержания цинка, свинца и меди в розарии отмечен и наибольший инфекционный потенциал.

Установлено, что больные растения аккумулируют ТМ в большей степени, чем здоровые, что приводит к ослаблению физиологических процессов и тем самым способствует повышению восприимчивости к патогенам.

Таким образом, тяжелые металлы могут оказывать влияние на распространение и проявление вирусной инфекции.

ЛИТЕРАТУРА

1. Lummerstorfer E., Kandeler E., Kamel A., Horak O. Wirkung kombinirte Schwermetallgaben auf die Aggregatstabilität und Aktivität von Mikroorganismen in verschiedenem Böden // VDLUFA-Schriftenreihe. Kongreßband. 1992. N 35. S. 587–590.
2. Черных Н.А. Закономерности поведения тяжелых металлов в системе почва–растение при различной антропогенной нагрузке: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1995. 20 с.
3. Практикум по агрохимии / Под ред. В.Г. Минеева. М.: Изд-во МГУ, 2001. 677 с.
4. Ильин В.Б. Оценка буферности почв по отношению к тяжелым металлам // Агрохимия. 1995. № 10. С. 23–25.
5. Gerth J., Brummer G. Quantitäts – Intensitäts – Beziehungen von Cadmium, Zink und Nickel in Böden unterschiedlichen Stoffbestandes // Mitt. Dt. Bodenk. Ges. 1977. Bd. 29. S. 555–556.
6. Zeien H., Brummer G. Chemische Extraktionen zur Bestimmung von Schwermetallbindungsformen in Böden // Ibid. 1989. Bd. 59, N 1. S. 505–510.
7. Filius A., Jörg R. Desorption und Verlagerung von Schwermetallen in Abhängigkeit vom pH-Wert // Ibid. 1991. Bd. 66, N 1. S. 299–302.
8. Обухов А.И., Попова А.А. Сезонная динамика и пространственная вариабельность содержания тяжелых металлов в почвах и в почвенно-грунтовых водах // Почвоведение. 1992. № 9. С. 1123–1126.
9. Бабкин В.В., Черных Н.А., Бабкина О.Б., Чернова Л.С. Рост и развитие сельскохозяйственных культур на почвах, загрязненных тяжелыми металлами // Тез. докл. конф. молодых ученых “Эффективность средств химизации и продуктивность сельскохозяйственных культур”. М., 1993. С. 4–5.
10. Папко И.О. Роль почвы как источника вирусной инфекции растений-интродуцентов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2003. 22 с.
11. Перечень предельно допустимых концентраций и ориентировочно допустимых количеств химических веществ в почве. № 6229-91. М., 1993. 14 с.

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

Поступила в редакцию 18.05.2003 г.

SUMMARY

Papko I.O., Keldysh M.A., Vozna L.I., Chervyakova O.N. Role of heavy metals in virus infection distribution in the MBG biocenoses

A body of virus reserve and a mobility of viruses were studied in different ecosystems. Frequency of pathogenic virus outbreaks was correlated with concentration of heavy metals in the ecosystem. The plants, affected by virus disease, were found to accumulate heavy metals to a larger extent than healthy ones.

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 061.75

ЖИЗНЬ, ПОСВЯЩЕННАЯ КЛЕМАТИСАМ

Памяти М.А. Бескаравайной, 1928–2003 гг.

Закончила свой жизненный и творческий путь ведущий в России специалист по культуре клематисов – профессор Маргарита Алексеевна Бескаравайная.

Она родилась 9 апреля 1928 г. в городе Усмань Липецкой области, училась в Воронежском государственном университете у известного генетика Б.М. Козо-Полянского, закончила аспирантуру в Московском государственном университете. Успела поучаствовать в молодежном движении и поработать на целине.

Основная ее творческая и научная карьера состоялась в Никитском ботаническом саду (Ялта), где она проработала более 30 лет. Там она начала работать с известным специалистом и первым в стране селекционером клематисов – А.Н. Волосенко-Валенисом. У него приняла коллекцию клематисов и довела ее до уровня лучшей в СССР. Последние 12 лет М.А. Бескаравайная жила в Воронеже с дочерью, будучи тяжело больной и практически потеряв слух. Можно только удивляться, откуда черпала энергию эта миниатюрная женщина, сколько и как страстно она работала. Хотя последние годы жизни были омрачены тяжелой болезнью, это не помешало Маргарите Алексеевне творчески работать, писать научные статьи и книги. Никто не подозревал, что две ее последние книги были написаны в это нелегкое время.

Трудно представить, что после первой операции она прожила 45 лет, и именно в этот период она плодотворно работает, создает большинство своих лучших сортов клематиса в Никитском ботаническом саду.

А выйдя из больницы после последней операции в возрасте семидесяти с лишним лет, она поставила перед собой задачу написать еще одну книгу. Для этого она освоила компьютер, сама набрала и подготовила новую книгу к изданию. Удивительная жажда к жизни и творчеству давали ей стимул для плодотворной работы, но истощенный болезнью организм не выдержал, и 12 июля 2003 г. Маргариты Алексеевны Бескаравайной не стало.

Она была талантливым селекционером клематисов, очень много сделала для пропаганды этой культуры и внедрения ее в практику зеленого строительства. Ею получены интересные научные результаты по систематике, физиологии видов рода *Clematis* L. Однако главная ее заслуга в том, что она вывела около 50 высокодекоративных, устойчивых к засухе и болезням сортов клематисов, 28 из них имеют авторские свидетельства, а многие – и международные сертификаты.

Маргарита Алексеевна написала более 100 научных работ, в том числе четыре книги, в которых изложены результаты многолетней работы по изучению клематисов и отражены различные теоретические и практические аспекты биологии, систематики и селекции этой культуры.

Она верила в большое будущее клематисов, не зря одна из ее книг называется “Клематисы – лианы будущего”. Она мечтала о новых садах и парках, в которых клематисы будут представлены во всем своем разнообразии и великолепии. В свое 70-летие Маргарита Алексеевна писала: “Клематисы – моя жизнь! Я посвятила им свою жизнь и никогда не жалела об этом. Десятки новых сортов, сотни великолепных белых и розовых, голубых и синих, красных и фиолетовых цветков окружали меня всегда – разве это не достойная награда за труд, который приносит радость!”

М.А. Бескаравайной не стало, но память о ней живет в ее прекрасных клематисах, в которые она вложила душу и сердце и которые будут радовать нас каждую весну и лето своим пышным цветением.

Наша задача – сохранить все это многообразие.

Л.М. Дорофеева

Ботанический сад-институт УрО РАН,
Екатеринбург

Поступила в редакцию 5.01.2004 г.

ПАМЯТИ В.Л. ТИХОНОВОЙ (23 февраля 1938 г. – 11 января 2004 г.)

Не стало Валентины Львовны Тихоновой – доктора биологических наук, зав. лабораторией семеноведения ГБС. Еще совсем недавно мы имели счастье работать с ней. Она умела пробудить в окружающих интерес к научно-исследовательской работе, ее подход к научной проблеме был всегда глубоким, творческим, самобытным.

Еще в годы учебы на плодоовощном факультете Московской сельскохозяйственной академии имени К.А. Тимирязева Валентина Львовна проявила способности к постановке научного эксперимента, за что была премирована персональной стипендией.

После окончания Академии в 1960 г. Валентина Львовна стала работать во Всесоюзном институте лекарственных и ароматических растений. Двадцать лет она отдала интродукционному изучению таких важных лекарственных видов, как горец змеиный и почечуйный, диоскорея дельтовидная, патриния средняя. Итоги многолетней работы по изучению биологии и введению в культуру лапчатки прямостоячей были подведены ею в 1970 г. в кандидатской диссертации.

Перейдя в 1980 г. во Всесоюзный научно-исследовательский институт охраны природы и заповедного дела Министерства сельского хозяйства СССР Валентина Львовна включается в работу по теме “Охрана редких растительных сообществ”. За 10 лет до принятия Конвенции о биологическом разнообразии на конференции ООН по охране окружающей среды и развитию (в 1992 г. в Рио-де-Жанейро) ею была детально разработана методика реинтродукции редких и охраняемых видов растений без нанесения ущерба их природным популяциям. Параллельно велась полевая работа: в многочисленных экспедициях изучали особенности биологии растений, проводили сбор семян материала для дальнейшего изучения. Так, под ее научным руководством было исследовано более 150 популяций 35 видов растений. Особенно результативной стала экспедиция на остров Кунашир, где были собраны ценные образцы семян, составившие основу банка долговременного хранения генофонда дикорастущих растений. Несомненной заслугой Валентины Львовны является широкое практическое внедрение теоретических разработок – был заключен договор о творческом сотрудничестве с Управлением лесопаркового хозяйства Москвы, благодаря которому культивирование и реинтродукцию охраняемых растений вели на базе московских и пригородных лесопарков (в Национальном парке “Лосиный остров”, Измайловском лесопарке и заповеднике-леспаркхозе “Горки”). Подготовленная в 1992 г. на основе этих работ докторская диссертация Валентины Львовны Тихоновой “Ресурсы внутривидовой изменчивости дикорастущих травянистых растений, их изучение, сохранение и использование (на примере охраняемых и лекарственных видов)” является весомым вкладом в изучение резервов внутривидовой изменчивости дикорастущих видов растений. Необходи-

димо отметить, что изучение внутривидовой изменчивости растений было одним из главных направлений ее научных исследований.

В 1996 г. Валентина Львовна перешла в Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, в лабораторию семеноведения и мобилизации растительных ресурсов с актуальной и перспективной тематикой: сохранение генофонда дикорастущих растений РФ *ex situ* в ГБС РАН. Важным этапом этой работы стало создание банка долговременного хранения семян (в том числе и криобанка) дикорастущих видов растений.

Валентина Львовна всегда критически относилась к себе и своим научным исследованиям. Эти качества прекрасно дополняли ее огромную эрудицию в области биологии, что позволило ей плодотворно трудиться во Всероссийской аттестационной комиссии вплоть до последних дней ее жизни.

Многосторонние научные интересы Валентины Львовны отражены в 140 публикациях, основные из них “Дикорастущие полезные растения СССР” (в соавт.), 1976; “Реинтродукция – перспективный путь восстановления генофонда редких и охраняемых видов растений” (в соавт.), 1992; “Долговременное хранение семян”, 1999.

В лице Валентины Львовны мы потеряли крупного ученого-ботаника, высококлассного специалиста по разработке научно-методических основ восстановления численности охраняемых видов в природных экотипах путем создания искусственных популяций, долговременного хранения семян охраняемых видов растений.

В повседневной жизни Валентина Львовна была удивительно деликатным, скромным, доброжелательным человеком. Однако, когда дело касалось науки, она становилась непримиримой к проявлениям беспринципности, недобросовестности, профессиональной некомпетентности и нечестности. Валентина Львовна Тихонова останется для нас идеалом ученого, сумевшего подчинить свою жизнь любимому делу.

Н.Н. Евсеева, В.П. Викторов, А.Е. Баранова

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

Поступила в редакцию 5.02.2004 г.

СОДЕРЖАНИЕ

Интродукция и акклиматизация

Головкин Б.Н. Этноботаническая этимология и поиск новых полезных растений	3
Виравчева Л.Л., Кудрявцева О.В. Итоги интродукции козульника водопадного (<i>Doronicum catacactarum</i> Widder) в Полярно-альпийском ботаническом саду	6
Данилова Н.С., Борисова С.З., Романова А.Ю., Рогожина Т.Ю., Петрова А.Е., Иванова Н.С. Формирование коллекции редких и исчезающих растений в ботаническом саду Якутского государственного университета	13

Флористика, систематика

Скворцов А.К. Об одном забытом виде шиповника	19
Виноградова Ю.К. Изменчивость биологических признаков аира обыкновенного (<i>Acorus calamus</i> L.) в естественных и инвазионных популяциях	23
Шанцер И.А. Что такое <i>Erysimum leucanthemum</i> (Steph.) B. Fedtch. и <i>E. versicolor</i> (Bieb.) Andr. (<i>Brassicaceae</i>)?	31
Куклина А.Г. Анализ изменчивости жимолости илийской (<i>Lonicera iliensis</i> Pojark.) в природе и интродукционной популяции	38
Добровольная О.К. Новые и редкие виды сосудистых растений Анюйского национального парка (Хабаровский край)	43

Охрана растительного мира

Коровин С.Е., Кузьмин З.Е. О репатриации растений (понятия и терминология)	46
Гутников В.А., Швецов А.Н. Ландшафтная индикация ценных природных объектов на территории Москвы	50

Морфология, анатомия

Виноградова Т.Н. Смена жизненных форм у некоторых орхидных в ходе онтогенеза .	71
Михалевская О.Б., Кобякова Т.Е. Структура и динамика развития побегов у некоторых тропических деревьев Южной Америки	77
Кривошапкина Н.П. Морфоструктура <i>Agrostis gigantea</i> Roth на первом году жизни при интродукции в Якутии	87
Сорокин А.Н. Анатомия семенной кожуры представителей <i>Abies</i> в связи с филогенией, систематикой и историей расселения рода	93

Физиология и биохимия

Арефьева Л.П., Гринаш М.Н., Новожилова О.А., Семихов В.Ф. Полиморфизм белков семян <i>Pinus sylvestris</i> L. в зависимости от эколого-географических условий произрастания	104
---	-----

<i>Кондратьева В.В., Кириченко Е.Б., Воронкова Т.В.</i> Гормональные аспекты устойчивости южных форм мяты в Средней полосе России	112
<i>Рункова Л.В.</i> , <i>Александрова В.С., Вагин Ю.Е.</i> Действие некоторых гомеопатических препаратов на рост растений	120

Защита растений

<i>Талиева М.Н., Павленко Е.П., Вагин Ю.Е.</i> Устойчивость растений к грибной инфекции при действии гомеопатических средств	126
<i>Богунов Ю.В., Гнутова Р.В.</i> Ультраструктура клеток растений, пораженных вирусом мозаики цветной капусты	133
<i>Папко И.О., Келдыш М.А., Возна Л.И., Червякова О.Н.</i> О влиянии тяжелых металлов на распространение вирусной инфекции в биоценозах ГБС РАН	139

Потери науки

Жизнь, посвященная клематисам (Памяти М.А. Бескаравайной, 1928–2003 гг.)	148
Памяти В.Л. Тихоновой (23 февраля 1938 г. – 11 января 2004 г.)	150

CONTENTS

Introduction and acclimatization

<i>Golovkin B.N.</i> Ethnobotanical etymology and screening of new useful plants	3
<i>Viracheva L.L., Kudryavtseva O.V.</i> Results of <i>Doronicum catarractarum</i> Widder introduction into the Polar-Alpine Botanical Garden	6
<i>Danilova N.S., Borisova S.Z., Romanova A.Yu., Rogozhina T.Yu., Petrova A.E., Ivanova N.S.</i> The formation of a rare and disappearing plant collection in the Botanical Garden of the Yakutsk State University	13

Floristics, taxonomy

<i>Skvortsov A.K.</i> On a certain forgotten dog-rose species	19
<i>Vinogradova Yu.K.</i> Variability of <i>Acorus calamus</i> L. biological characteristics in natural and invasive populations	23
<i>Schanzer I.A.</i> What are <i>Erysium leucanthemum</i> (Steph.) B. Fedtch. and <i>E. versicolor</i> (Bieb.) Andr. (<i>Brassicaceae</i>)?	31
<i>Kuklina A.G.</i> Analysis of <i>Lonicera iliensis</i> Pojark. variability in nature and in introduction population	38
<i>Dobrovolnaya O.K.</i> New and rare vascular plant species in the Anyui National Park (Khabarovsk Territory)	43

Plant conservation

<i>Korovin S.E., Kuzmin Z.E.</i> On plant repatriation (concepts and terminology)	46
<i>Gutnikov V.A., Shvetsov A.N.</i> Landscape indication of valuable natural objects in the area of Moscow	50

Morphology, anatomy

<i>Vinogradova T.N.</i> Early stages of terrestrial orchid ontogeny as an example of life-form replacement in the course of individual plant development	71
<i>Mikhalevskaya O.B., Kobyakova T.E.</i> Structure and dynamics of shoot development in several tropical tree species of South America	77
<i>Krivoshapkina N.P.</i> Morphological structure of <i>Agrostis gigantea</i> Roth during the first year of life under introduction into Yakutiya	87
<i>Sorokin A.N.</i> Anatomy of spermoderm in the genus <i>Abies</i> Mill. in connection with phylogeny, taxonomy and history of the genus expansion	93

Physiology and biochemistry

<i>Arefieva L.P., Grinash M.N., Novozhilova O.A., Semikhov V.F.</i> Seed protein polymorphism in <i>Pinus sylvestris</i> L. in dependence on ecological and geographical conditions	104
---	-----

<i>Kondratieva V.V., Kirichenko E.B., Voronkova T.V.</i> Hormonal aspects of resistance in the southern forms of <i>Mentha</i> spp. in the Central region of Russia	112
Runkova L.V. , <i>Alexandrova V.S., Vagin Yu.E.</i> Effect of some of homoeopathic medicines on plant growth	120

Plant protection

<i>Talieva M.N., Pavlenko E.P., Vagin Yu.E.</i> Study on plant resistance to fungal infection under the action of homoeopathic medicines	126
<i>Bogunov Yu.V., Gnutova R.V.</i> Ultrastructure of plant cells infected by cauliflower mosaic virus	133
<i>Papko I.O., Keldysh M.A., Vozna L.I., Chervyakova O.N.</i> Role of heavy metals in virus infection distribution in the MBG biocenoses	139
Life devoted to Virgin's Bowers. Obituary Margarita A. Beskaravainaya (1928–2003)	148
Obituary Valentina L. Tichonova (1938–2004)	150

Научное издание

Бюллетень
Главного ботанического сада

Выпуск 187

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 *М.К. Зарайская*
Корректоры *З.Д. Алексеева, Г.В. Дубовицкая,*
Т.А. Печко

Подписано к печати 28.04.2004
Формат 70 × 100 1/16. Гарнитура Таймс
Печать офсетная
Усл.печ.л. 13,0. Усл.кр.-отг. 13,3. Уч.-изд.л. 14,0
Тираж 350 экз. Тип. зак. 284

Издательство "Наука"
117997, Москва, Профсоюзная ул., 90

E-mail: secret@naukaran.ru
Internet: www.naukaran.ru

Отпечатано с готовых диапозитивов
в ГУП «Типография «Наука»
199034. Санкт-Петербург. 9 линия. 12

В ИЗДАТЕЛЬСТВЕ “НАУКА” ГОТОВИТСЯ К ПЕЧАТИ

**Экосистемы Теллермановского леса / Отв. ред. В.В. Осипов;
Ин-т лесоведения. – М.: Наука, 2004**

В книге обобщены результаты исследований постоянно действующей экспедиции Института лесоведения РАН в Теллермановском опытном лесничестве с 1945 по 2000 г. Представлена история Теллермановской рощи и опытного лесничества. Охарактеризованы особенности ландшафта, климата, флоры и фауны. Систематизированы накопленные сведения о запасах и потоках в углеродном, азотном и водном циклах этого типичного лесного массива южной лесостепи. Проанализированы динамические процессы, определяющие колебания по годам и многолетним периодам мощности (продуктивности) леса; механизмы его устойчивости. Рассмотрена динамика популяций дуба черешчатого – основного эдификатора лесостепных лесов, его спутников и главных консументов. Продукционный процесс широколиственных лесов в лесостепи сопоставлен с иными экосистемами Русской равнины.

Для специалистов в области лесоведения, экологии, географии, климатологии, аспирантов и студентов.

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) 235-40-64

Магазины “Академкнига” с указанием “Книга-почтой”

690088 Владивосток, Океанский пр-т, 140 (“Книга-почтой”); (код 4232) 45-27-91 antoli@mail.ru

620151 Екатеринбург, ул. Мамина-Сибиряка, 137 (“Книга-почтой”); (код 3432)

50-10-03 KNIGA@SKY.ru

664033 Иркутск, ул. Лермонтова, 298 (“Книга-почтой”); (код 3952) 42-96-20

660049 Красноярск, ул. Сурикова, 45; (код 3912) 27-03-90 AKADEMKNIGA@KRASMAIL.RU

220012 Минск, проспект Ф. Скорины, 72; (код 10375-17) 232-00-52, 232-46-52

117312 Москва, ул. Вавилова, 55/7; 124-55-00 akadkniga@voxnnet.ru <http://akadkniga.nm.ru>

117192 Москва, Мичуринский пр-т, 12; 932-74-79

103054 Москва, Цветной бульвар, 21, строение 2; 921-55-96

113105 Москва, Варшавское ш., 9, Книж. ярмарка на Тульской (5 эт.); 737-03-33,

737-03-77 (доб. 50-10)

630901 Новосибирск, Красный пр-т, 51; (код 3832) 21-15-60 akademkniga@mail.ru

630090 Новосибирск, Морской пр-т, 22 (“Книга-почтой”);

(код 3832) 30-09-22 akdmn2@mail.nsk.ru

142290 Пушкино Московской обл., МКР “В”, 1 (“Книга-почтой”);

(код 277) 3-38-80

443022 Самара, проспект Ленина, 2 (“Книга-почтой”); (код 8462) 37-10-60

191104 Санкт-Петербург, Литейный пр-т, 57; (код 812) 272-36-65 ak@akbook.ru

199164 Санкт-Петербург, Таможенный пер., 2; (код 812) 328-32-11

194064 Санкт-Петербург, Тихорецкий пр-т, 4; (код 812) 247-70-39

199034 Санкт-Петербург, Васильевский остров, 9-я линия, 16;

(код 812) 323-34-62

634050 Томск, Набережная р. Ушайки, 18; (код 3822) 51-60-36 akademkniga@mail.tomsknet.ru

450059 Уфа, ул. Р. Зорге, 10 (“Книга-почтой”); (код 3472) 24-47-74

450025 Уфа, ул. Коммунистическая, 49; (код 3472) 22-91-85

Коммерческий отдел, г. Москва

Телефон 241-03-09

Е-mail: akadem.kniga@g 23.relcom.ru

akadkniga@voxnnet.ru

Склад, телефон 291-58-87

Факс 241-02-77

*По вопросам приобретения книг
государственные организации
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*
