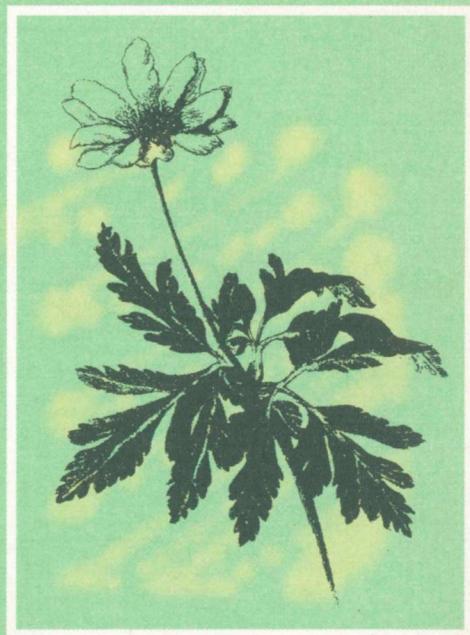


ISSN 0366-502X

БЮЛЛЕТЕНЬ ГЛАВНОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА

Выпуск
193

НАУКА



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

БЮЛЛЕТЕНЬ
ГЛАВНОГО
БОТАНИЧЕСКОГО
САДА

Основан в 1948 году

Выпуск

193



УДК 58
ББК 28.5л6
Б98

Ответственный редактор
доктор биологических наук *А.С. Демидов*

Редакционная коллегия:

Ю.К. Виноградова, Б.Н. Головкин, Ю.Н. Горбунов, Е.Б. Кириченко (зам. отв. редактора),
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. Карпионовна,*
кандидат биологических наук *О.А. Новожилова*

Бюллетень Главного ботанического сада / Гл. ботан. сад им. Н.В. Цицина
РАН. – М. Наука, 1948. – - ISSN 0366-502X.

Вып. 193 / [отв. ред. А.С. Демидов]. – 2007. – 207 с. : ил. – ISBN 978-5-02-035895-9.

В выпуске публикуются материалы по интродукции петрофильно-степных многолетников в Волгограде, представителей скальной флоры на юге Приморья, по уточнению систематики сибирского "бальзамического" тополя и *Pseudolarix*, по анатомии и морфологии орхидных, шалфея, клена, ивы. Сообщается о результатах изучения физиологии и биохимии мелколепестника канадского, тюльпана, семян злаков и представителей семейства кипарисовых. Помещены также материалы по цветоводству и озеленению, семеноведению.

Для интродукторов, систематиков, морфологов и анатомов, физиологов и специалистов по защите растений.

Темплан 2008-1-61

Editor-in-Chief
A.S. Demidov, Doctor of Biology

Editorial Board:

Yu.K. Vinogradova, B.N. Golovkin, Yu.N. Gorbunov, E.B. Kirichenko (Deputy Editor-in-Chief),
Z.E. 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.), O.A. Novozhilova, Cand. Sc. (Biol.)

Bulletin of the Main Botanical Garden / Main Botanical Garden named after
N.V. Tsitsin, RAS. – Moscow Nauka, 1948. – - ISSN 0366-502X.

Issue 193 / [Ed. by A.S. Demidov]. – 2007. – 207 p. ill. – ISBN 978-5-02-035895-9.

The issue contains materials on introduction of petrophilous steppe perennials into the area of Volgograd, and petrophilous plant species into the south regions of Primoriye, on taxonomical revision of the Siberian "balsamic" poplar and the genera *Pseudolarix*, on anatomy and morphology of orchids, sage, maple and willow. The results of physiological and biochemical studies of *Erigeron canadensis* L., tulip, grass seeds, and Cupressaceae species are presented. The articles on floriculture, planting of trees and gardens, and on seed-growing are also included.

For introducers, taxonomists, morphologists and anatomists, specialists in the field of physiology and plant protection.

ISBN 978-5-02-035895-9

© Главный ботанический сад
им. Н.В. Цицина РАН, 2007
© Редакционно-издательское оформление.
Издательство "Наука", 2007

ИНТРОДУКЦИЯ И АККЛИМАТИЗАЦИЯ

УДК 581.522.4:582.683.2

ИНТРОДУКЦИЯ НЕКОТОРЫХ ПЕТРОФИЛЬНО-СТЕПНЫХ МНОГОЛЕТНИХ РАСТЕНИЙ СЕМЕЙСТВА *BRASSICACEAE* ПРИРОДНОЙ ФЛОРЫ ВОЛГОГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ

А.В. Луконина

Введение в культуру растений местной флоры с целью сохранения их генофонда путем культивирования (*ex situ*) – одно из приоритетных направлений деятельности ботанических садов мира, где накоплен большой положительный опыт интродукционной работы. Значимость создания интродукционных популяций особенно возрастает для узкоареальных эндемичных видов, подлежащих охране.

Своеобразные природно-климатические условия Волгоградской области способствовали формированию на ее территории сухих южных степей с преобладанием растений вегетативно-неподвижных и малоподвижных жизненных форм.

Особый интерес для интродукции представляют растения меловых обнажений. Сложная история формирования флоры региона обусловила наличие особых петрофильно-степных растительных сообществ и высокую степень эндемизма кальцефильных растений. Своеобразный химизм и механический состав мелового субстрата, температурные условия и световой режим составляют комплекс факторов, вызвавших развитие особых адаптационных приспособлений у кальцефилов, представляющих немалый научный интерес.

Жизненная форма растений – одно из таких приспособлений. Растения способны в разной степени изменять свою жизненную форму в процессе онтогенеза или при переносе в иные условия обитания. Однако, безусловно, что та или иная жизненная форма предрасполагает к определенной жизненной стратегии и способам размножения растений, определяет естественную вегетативную подвижность. Этот факт играет огромное значение при введении в культуру дикорастущих видов, ограничивая или расширяя возможности естественного и искусственного размножения интродуцентов. Среди петрофильно-степных растений доминируют полукустарнички и многолетние стержнекорневые поликарпичные травы, не способные к естественному вегетативному размножению. Таким образом, важнейшей задачей при интродукции кальцефильных видов является оценка их семенного размножения и определение оптимальных условий прорастания семян.

В процессе интродукционной работы с растениями меловых обнажений нас особенно заинтересовали некоторые виды семейства *Brassicaceae*: многоглавый длинностержнекорневой поликарпик *Matthiola fragrans* Bunge, полукустарнички *Alyssum tortuosum* Waldst. et Kit. ex Willd. и *Lepidium meyeri* Claus. Номенклатура видов дана в соответствии с С.К. Черепановым [1], жизненные формы по классификации И.Г. Серебрякова [2].

Lepidium meyeri и *Matthiola fragrans* – эндемичные виды меловых обнажений юго-востока европейской части России [3–6], подлежащие охране на территории Волгоградской области, откуда оба вида были описаны К. Клаусом (1851 г.) и Бунге (1810 г.).

Lepidium meyeri – полукустарничек высотой 30–40 см с сильно разветвленной корневой шейкой и многочисленными древеснеющими стеблями. Листья толстоватые перисто-раздельные или цельные, сосредоточены у основания побегов в виде розеток. Мелкие белые цветки собраны в щитковидные кисти, которые по мере цветения значительно удлиняются. Плоды – стручочки. Массовое цветение приходится на конец весны – начало лета (май–июнь), затем менее интенсивно особи цветут до октября.

Matthiola fragrans – высокодекоративный травянистый многолетник с беловато-шерстисто-войлочным опушением. Продолговатые, выемчато-зубчатые или перисто-раздельные листья собраны в прикорневую розетку. Немногочисленные стебли заканчиваются рыхлыми кистями из цветков разных оттенков (от кремового до темно-бордового). Плоды – плоские вверх направленные стручки с округлыми семенами. Массовое цветение популяций приходится на май–июль, затем отдельные особи цветут и плодоносят до осени. Вид сильно варьирует в разных частях ареала по форме и степени расчлененности листьев, опушению, величине цветоножки, окраске венчика [7].

Alyssum tortuosum – красивоцветущий высокодекоративный низкорослый полукустарничек, с сильно разветвленным стеблем и многочисленными густо усаженными мелкими овальными листьями побегами серого цвета, разветвленными кистями из мелких желтых цветков. Плоды – стручочки. Цветет с конца апреля до середины июня, возможно вторичное цветение в конце августа–сентябре.

Перечисленные виды поддерживают свою численность семенным путем.

Молодые генеративные особи исследуемых видов были собраны с меловых обнажений близ п. Кондраши Иловлинского района Волгоградской области в мае 2001 г. и высажены на приподнятом террасированном участке Ботанического сада ВГПУ с внесением мелового субстрата.

Регулярные наблюдения за поведением интродуцируемых дикорастущих растений вели согласно методике, рекомендуемой Советом ботанических садов [8]. Успешность интродукции конкретного вида оценивали по общему поведению растений и комплексу признаков, важнейшим из которых является полнота онтогенеза и цикла сезонного развития, а также на основании комплексной оценки интродуцируемых видов [9].

Интродукция является успешной, если растение в новых условиях проходит все стадии онтогенеза, сохраняет присущие ему размеры, разрастается вегетативно и дает полноценные семенные поколения. Таким образом, наличие регулярного семенного воспроизводства – важнейший показатель адаптированности интродуцента к новым условиям. Собранные в природе из одного экотопа испытуемые виды неодинаково ведут себя в условиях культуры.

Alyssum tortuosum по результатам интродукции отнесен нами к группе очень перспективных. Его особи длительно цветут, плодоносят и дают ежегодный

обильный самосев. К настоящему времени сложилась немногочисленная (из 25–30 особей разного возраста) популяция данного вида самовозобновляющаяся семенным путем. Успешность интродукции *A. tortuosum*, по нашим наблюдениям, объясняется его изначально широкой экологической амплитудой. В естественных условиях *A. tortuosum* – факультативный кальцефит, поселяется не только на обнажениях карбонатных горных пород, но и на каменистых склонах различного литологического состава (песчаниках, опоках, глинистых сланцах), реже в плакорных условиях, иногда по степным склонам балок, обладая значительной экологической пластичностью. При введении в культуру у эвритопных видов раскрываются их потенциальные биологические возможности, приобретенные видом в процессе длительного приспособления к меняющимся условиям среды обитания.

В культуре *A. tortuosum* завершает свой жизненный цикл за более короткий период времени (в течение 3–4 лет) по сравнению с естественными популяциями. Ускорение прохождения этапов онтогенеза, сокращение длительности жизни и самовозобновление в искусственном ценозе свидетельствуют о влиянии условий культуры на данный вид, когда срок жизни определяется преимущественно биологическими особенностями растения [10]. Ежегодное массовое длительное цветение и большое количество генеративных побегов приводит к быстрому началу процесса внутреннего разрушения организма, его старению. В естественных ценозах периоды онтогенеза травянистых многолетников растянуты благодаря чередованию благоприятных и неблагоприятных для развития условий конкретных лет [10, 11].

Облигатные кальцефиты не одинаково реагируют на условия культивирования, в частности на изменение эдафического фактора [12]. Вероятно, различная реакция на условия культуры объясняется возрастом и происхождением. *Lepidium meyeri* относится к наиболее древним из них, имея миоцен–плиоценовый возраст [7]. Особи этого вида, как и других реликтов кальцефильной флоры, отрицательно реагируют на перенос в культуру, где зачастую угнетены. В первую очередь это выражается в снижении продуктивности, когда ежегодно формируется меньшее количество побегов, чем у особей природных популяций, сокращаются их размеры. Отсутствие самосева при общей завершенности сезонного развития, ослабление цветения и плодоношения свидетельствуют о неспособности вида самостоятельно поддерживать численность в интродукционной популяции. Узкая специализация к определенным эдафическим условиям таких растений обусловлена биологическими свойствами, закрепленными в генотипе, что также отмечали Е.Н. Кондратюк, В.М. Остапко [13] для реликтовых растений Донбасса. В естественных местообитаниях *L. meyeri* поселяется на плотных и грубощебенчатых, а также нарушенных мелах с разреженной растительностью, его особи не выдерживают конкуренции со стороны других петрофитов.

Matthiola fragrans в природных местообитаниях поселяется на рыхлом мелу, мергеле, мелкой щебенке в основании пологих склонов, образуя разреженные популяции, и относится к эндемикам более молодого плейстоцен–голоценового возраста [7], но в культуре ведет себя подобно *Lepidium meyeri*.

Однако различные виды кальцефильных неэндемиков по-разному ведут себя в культуре. Так, *Hedysarum cretaceum* Fisch. и *Thymus calcareus* Klok. et Shost. являются перспективными по итогам интродукции растениями, что указывает на иные причины их экологической узости. Эндемизм таких видов обусловлен скорее историческими факторами процесса видообразования, ценотическим или

антропогенным давлением, которое не позволяет занимать иные экотопы, а не снижением их жизнеспособности [13].

Исследования семенной продуктивности растений показали, что при переносе в культуру у эвритопных петрофильно-степных растений (факультативных кальцефитов), таких как *Alyssum tortuosum*, наблюдается повышение семенной продуктивности и увеличение числа генеративных побегов. У части стенотопных видов (*Lepidium meyeri*, *Matthiola fragrans* и др.) сокращается число генеративных побегов и снижается семенная продуктивность (табл. 1).

При интродукции в Ботаническом саду ВГПУ факультативные меловики со второго-третьего года дают жизнеспособный самосев, образуя разновозрастные популяции. Облигатные кальцефиты не дают самосева или продуцируют единичный, не регулярный самосев, не способный конкурировать с другими растениями.

Таким образом, способность степных многолетников к естественному семенному размножению и самоподдержанию в условиях интродукции во многом зависит от экологической пластичности или стенотопности вида, причин его эндемизма, что демонстрируют представители семейства *Brassicaceae*.

Одна из важных задач интродукции заключается в разработке рекомендаций по размножению интродуцентов. При этом семенной способ является приоритетным для вегетативно-неподвижных кальцефильных растений. Основное внимание мы уделили изучению всхожести семян и условий прорастания. Для этого проверяли лабораторную всхожесть свежесобранных (не позднее 5–20 дней после сбора) и хранившихся различное время семян в чашках Петри и при посеве в рассадные ящики при переменной комнатной температуре (20–30°); полевую всхожесть свежесобранных и хранившихся различное время семян; всхожесть семян после естественной стратификации (при подзимнем посеве) и искусственной стратификации в холодильнике (5°). Число семян в пробе – 50–100 шт. Повторность 2–4-кратная в зависимости от имеющегося количества посадочного материала.

В результате выяснили, что у исследуемых видов подзимний посев и искусственная стратификация семян текущего года и семян, хранившихся в течение двух лет, не дают положительных результатов (табл. 2).

Таблица 1

Семенная продуктивность исследуемых видов в культуре (1) и природе (2)

Вид	Число генеративных побегов на особи		ПСП генеративного побега		РСП генеративного побега		Процент семенификации		Самосев
	1	2	1	2	1	2	1	2	
<i>Alyssum tortuosum</i>	25,28	18,97	166,11	167,31	134,16	150,66	80,8	90,0	sp.
<i>Lepidium meyeri</i>	12,34	20,61	38,27	58,81	22,32	45,12	58,3	76,7	–
<i>Matthiola fragrans</i>	3,27	8,95	164,45	1264,97	83,27	1037,04	50,6	81,9	–

Примечание. ПСП – потенциальная семенная продуктивность; РСП – реальная.

Таблица 2

Всхожесть семян некоторых видов семейства *Brassicaceae* при интродукции

Вид	Всхожесть семян, %							
	свежесобранных			хранившихся некоторое время			при стратификации	
	в чашках Петри	в рассадных ящиках	полевая	в чашках Петри	в рассадных ящиках	полевая	в холодильнике (5°)	подзимний посев
<i>Alyssum tortuosum</i>	64,8	21,4	12,7	10,6	6,4	0	0	0
<i>Lepidium meyeri</i>	90,1	37,6	1,5	30,2	29,6	0	–	–
<i>Matthiola fragrans</i>	40,0	1,8	4,3	13,4	12,6	0	0	3,1

У *Alyssum tortuosum* высокую всхожесть наблюдают при проращивании свежесобранных семян в лабораторных условиях (см. табл. 2). Причем процент всхожести семян репродукции Ботанического сада ВГПУ заметно выше, чем семян, собранных в природной популяции. Свежесобранные семена не имеют первичного покоя и массово прорастают в течение первых 6–7 дней. Придерживаясь классификации типов прорастания семян, предложенной И.В. Борисовой [14] для степных и пустынных растений, для *Alyssum tortuosum* характерен тип семян с ускоренным прорастанием (тип ИБ – быстрое прорастание). У хранившихся семян всхожесть снижается (6–10%) и наблюдается 2–3 волны прорастания в течение 14 дней, при этом первая остается самой массовой. Полевая (грунтовая) всхожесть выше у свежесобранных семян.

Результаты проращивания семян *Lepidium meyeri* позволяют отнести данный вид к тому же типу прорастания, когда в течение 5–11 дней прорастает до 90% семян (в лабораторных условиях). При этом семена дикорастущих особей обладают гораздо большей всхожестью, чем культивируемых. Со временем всхожесть семян снижается (см. табл. 2). Необходимо отметить, что высокая энергия и скорость прорастания семян *Lepidium meyeri* не обеспечивают его массового размножения. Наши эксперименты показывают слабую жизнеспособность сеянцев на ранних стадиях развития. В естественных сообществах численность популяций данного вида также невелика. Необходимо дальнейшее изучение биологии и развития *L. meyeri*.

Семена *Matthiola fragrans* отличаются наличием первичного покоя и не прорастают или слабо прорастают (0–2%) в свежем состоянии, но быстро прорастают после 1–2 мес хранения (до 40%) после небольшого периода дозревания (тип ША). В дальнейшем всхожесть вновь снижается (см. табл. 2).

Таким образом, некоторые изученные виды семейства *Brassicaceae* природной флоры Волгоградской области демонстрируют зависимость успешности интродукции от степени экологической пластичности (*Alyssum tortuosum*) и причин реликтовости и эндемизма (*Lepidium meyeri*, *Matthiola fragrans*).

Культивирование является действенным путем сохранения эвритопных растений. Для реликтов кальцефильной флоры приоритетным остается сохранение популяций в природных местообитаниях (*in situ*). На данном этапе интродукции они – малоперспективные интродуценты. Но их эндемизм и научная значимость, декоративные качества и лекарственные свойства делают необходимым проведение дальнейших исследований.

Выращивание в ботанических садах, создание искусственных плантаций для промышленного использования, применение в озеленении и использование в селекции дикорастущих растений позволяют увеличить их численность и в той или иной мере способствуют сохранению биоразнообразия. Интродукционные популяции расширяют культивируемый ареал редких видов и служат надежной базой для дальнейшей реинтродукции в естественные местообитания.

ЛИТЕРАТУРА

1. Черепанов С.К. Сосудистые растения. СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с.
2. Серебряков И.Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. М.; Л.: Наука, 1964. Т. 3. С. 146–203.
3. Володина Н.Г. Кувалдина А.И., Сагалаев В.А. Охраняемые растения степей // Красная книга: Редкие и охраняемые растения и животные Волгоградской области. Волгоград: Волгоградинформпечать, 1992.
4. Красная книга РСФСР: (Растения). М.: Росагропромиздат, 1988. 590 с.
5. Красная книга СССР: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. М.: Лесн. пром-сть, 1984. Т. 2. 480 с.
6. Сагалаев В.А., Баитаник Д.Ф. Памятники природы Волгоградской области. Волгоград, 1987.
7. Володина Н.Г. Флора меловых обнажений по р. Иловле // Флора и экология растений Нижнего Поволжья. Волгоград, 1974. С. 13–27.
8. Карписонова Р.А. Травянистые растения широколиственных лесов СССР: Эколого-флористическая и интродукционная характеристика. М.: Наука, 1985. 204 с.
9. Былов В.Н., Карписонова Р.А. Принципы создания и изучения коллекции малораспространенных декоративных многолетников // Бюл. Гл. ботан. сада. 1978. Вып. 107. С. 77–81.
10. Игнатьева И.П. Морфогенез вегетативных органов некоторых декоративных травянистых поликарпиков и причины их "вырождения": Автореф. дис. д-ра биол. наук. М.: 1963. 38 с.
11. Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3, Геоботаника. 1950. Вып. 6. С. 179–196.
12. Луконина А.В. Коллекция растений природной флоры Волгоградской области в Ботаническом саду ВГПУ // Садово-парковое и ландшафтное строительство. Сб. материалов I Всерос. науч.-практ. конф. Орел: ОрелГАУ, 2004. С. 95–100.
13. Кондратюк Е.Н., Остапко В.М. Редкие, эндемичные и реликтовые растения юго-востока Украины в природе и культуре. Киев: Наук. думка, 1990. 148 с.
14. Борисова И.В. Типы прорастания семян степных и пустынных растений // Ботан. журн. 1996. Т. 81, № 12. С. 9–22.

Ботанический сад Волгоградского государственного педагогического университета

Поступила в редакцию 19.02.2005 г.

SUMMARY

Lukonina A.V. Introduction of some petrophilous-steppe perennials of the family Brassicaceae, natives of the Volgograd Province flora

The data on growth and development of *Matthiola fragrans*, *Alyssum tortuosum*, *Lepidium meyeri*, introduced into Botanical Garden of the Volgograd State Teachers' Training University, are presented. The special attention is paid to their seed reproduction.

ОСОБЕННОСТИ СЕЗОННОГО РОСТА И РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЙ СКАЛЬНОЙ ФЛОРЫ ЮЖНОГО ПРИМОРЬЯ В КУЛЬТУРЕ

М.Н. Колдаева

К настоящему времени накоплена огромная информация по сезонному росту и развитию растений различной эколого-ценотической принадлежности, отдельных синузий [1], популяций [2, 3] или целых растительных сообществ [4–8 и др.]. Однако работы по изучению ритмики сезонного роста и развития растений скальной флоры остаются единичными. В пределах обширной территории Дальнего Востока подобными исследованиями была охвачена лишь скальная флора Сахалина и Курильских островов [9]. Между тем исследование сезонного развития растений скальной флоры позволяет получить сведения, помогающие понять пути исторического формирования данной экологической группы и выявить адаптационные особенности растений, произрастающих на скалах. Знание хода сезонного развития растений полезно для их успешного культивирования, в первую очередь редких видов, и для практического использования декоративных представителей. В связи с этим целью данной работы было исследование особенностей ритма сезонного роста и развития растений скальной флоры средне- и низкогорий Южного Приморья.

Объектом исследований послужили 224 вида сосудистых семенных растений. Для 71 таксона фенологические данные получены в ходе многолетних стационарных исследований в коллекции Ботанического сада-института ДВО РАН (Владивосток). Наблюдения проводили в соответствии с общепринятыми методиками [10, 11] не менее 3, обычно в течение 5–12 лет за всей интродукционной популяцией, которая для разных видов составляла от 5 до 30 особей. Наступление фенофаз отмечали в течение марта–августа – раз в 3 дня, в сентябре–ноябре – раз в 5 дней. За начало фазы массового цветения мы принимали одновременное раскрытие более 30% цветков. Обработку первичных данных проводили согласно методике Г.Н. Зайцева [12] с использованием стандартной компьютерной программы “Статистика”. На основании полученных среднемноголетних данных ($M \pm m$) строили графики. Для остальных 153 видов скальной флоры фенологические данные собирали в ходе эпизодических наблюдений в коллекционных посадках, маршрутных исследований в природе, изучения гербарных сборов (VLA, VBG1, Владивосток) и литературных источников [13–17 и др.]. Эти данные использованы при определении феноритмотипов. Группы по длительности вегетации и феноритмотипы выделены согласно классификации И.В. Борисовой [18] с дополнениями [19]. При изучении сезонного ритма развития отмечали наличие нескольких генераций побегов и листьев, длительность сохранения ассимилирующей листвы и степень развития побега в почках возобновления [4, 20]. Названия видов приведены в соответствии с изданием “Сосудистые растения советского Дальнего Востока” [16].

Теплообеспеченность и влагообеспеченность – основные климатические характеристики, определяющие ход сезонной вегетации растений. Безморозный период в Южном Приморье продолжительный, длится около 190 дней, а в от-

дельные годы – 215–230 дней. Сумма эффективных температур (выше 5°) за этот период равна 2600–2800°, сумма активных температур (выше 10°) составляет 2200–2500°. За вегетационный период, т.е. время с благоприятными для жизнедеятельности температурами, выпадает от 400 до 600 мм осадков. Более влажными месяцами являются июнь и август, более сухими – май и июль. Наибольшее количество осадков приходится на конец вегетационного периода [21–24].

Произрастающие в таком относительно теплом и влажном климате Южного Приморья растения скальной флоры по ритму развития ассимилирующей листвы в течение года являются длительновегетирующими и коротковегетирующими. Эфемерные виды не представлены. Согласно классификации И.В. Борисовой [18] с дополнениями, растения скальной флоры отнесены к 6 феноритмотипам.

У вечнозеленых растений листья функционируют 14–16 мес и более, безлистного состояния побегов не бывает. Данный феноритмотип имеют 20 видов растений (8,9% скальной флоры). В их числе селлагинеллы, многие папоротники и ряд других видов.

Летне-зимнезеленые растения все время имеют зеленые листья за счет двух или трех генераций, сменяющих друг друга в течение года. Листья новой генерации начинают отрастать еще до окончательного подсыхания предыдущей. Группа летне-зимнезеленых растений включает 12 видов (5,4% скальной флоры), среди которых папоротник *Dryopteris fragrans*, 6 видов *Orostachys* и др.

У осенне-зимне-летнезеленых растений олиственные побеги возобновления с укороченным стеблем формируются осенью и после зимнего периода относительного покоя весной продолжают рост и растяжение оси. В отличие от предыдущего феноритмотипа новая генерация листьев образуется на новой побеговой оси. По данным С.Б. Гончаровой [19], встречается у *Sedum middendorffianum* Maxim. (0,45% скальной флоры).

Весенне-летне-осеннезеленые с периодом зимнего покоя – наиболее часто встречающийся среди скальных растений Южного Приморья феноритмотип. Он отмечен у 177 видов (79% скальной флоры). Кроме 164 многолетних растений, в эту группу отнесены 13 видов двулетников и длительновегетирующих однолетников.

Группа коротковегетирующих растений немногочисленна (14 видов, или 6,25%, скальной флоры) и включает 2 феноритмотипа.

Летне-осеннезеленые растения с периодом зимне-весеннего покоя вегетируют с начала лета или конца весны (13 видов, или 5,8%, скальной флоры). К ним отнесены термофильные многолетники, например *Platycodon grandiflorus* (Jacq.) A. DC., *Vincetoxicum inamoenum* Maxim. Большинство видов данного феноритмотипа – позднейровые однолетники (11 видов).

Феноритмотип весенне-летнезеленых растений с периодом осенне-зимнего покоя отмечен только у *Tephrosieris kawakamii* (Makino) Holub (0,45% скальной флоры). Вегетация этого растения заканчивается в среднем 10.09 и, согласно периодизации фенологических явлений для территории Южного Приморья [13, 25, 26], входит в подсезон “позднее лето” (“спад лета” [27]).

Анализируя феноритмотипы, мы пытались оценить соответствие этой своеобразной экологической группы – скальной флоры – современным климатическим условиям ее существования. Полученные результаты показывают, что какие-либо особые феноритмотипы отсутствуют, по продолжительности вегетации все растения скальной флоры соответствуют общеклиматическим параметрам, укладываются в существующий вегетационный сезон, успевают

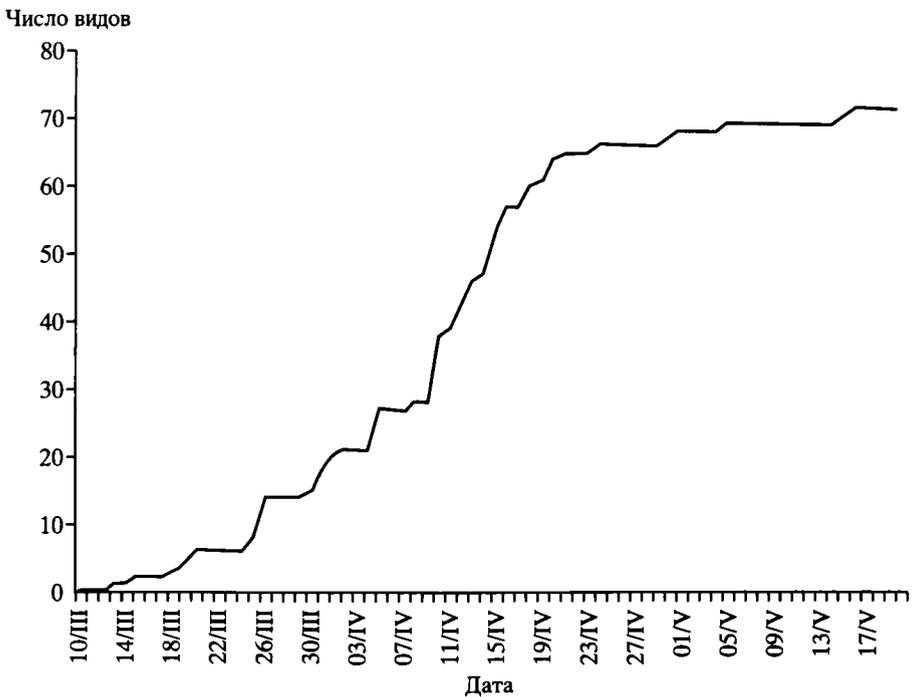


Рис. 1. Сроки начала вегетации растений скальной флоры Южного Приморья

цвети и плодоносить. Казалось бы, в условиях характерной повышенной сухости скал и значительном повышении дневных температур на южных сильно инсолируемых скалах можно было ожидать в составе скальной флоры наличия эфемерных по длительности вегетации видов и большей представительности коротковегетирующих. Однако в действительности мы этого не наблюдаем. По всей видимости, микроклиматические параметры скальных экотопов колеблются в диапазоне условий относительно благоприятных для вегетации растений на протяжении всего теплого времени года. Они не достигают того крайнего предела адаптации, к которому вызывали бы сокращение периода вегетации.

В ботаническом саду ДВО РАН начало отрастания и вегетации растений скал Южного Приморья длится со второй половины марта по вторую половину мая, но сконцентрировано в период с 20 марта по 20 апреля (рис. 1). Наиболее активно виды скальной флоры отрастают во второй декаде апреля, после устойчивого перехода среднесуточных температур через отметку 0° . Почки возобновления у большинства растений скальной флоры располагаются у поверхности почвы.

Фаза цветения является для большинства видов скальной флоры завершением ростовых процессов. Исключения малочисленны. В их число входят растения, имеющие моноподиально-розеточную модель побегообразования, например *Potentilla fragarioides* L., *P. rugulosa* Kitag., *Plantago camtschatica* Link, а также виды со стелющимися или столоновидными вегетативными побегами: *Chrysosplenium flagelliferum* Fr. Schmidt, виды *Thymus*, у которых ростовые процессы после цветения, напротив, активизируются.

Большинство видов скальной флоры Южного Приморья цветет во второй половине вегетационного периода (рис. 2, а), а пик цветения приходится на первую половину августа – наиболее тепло- и влагообеспеченное время. График,

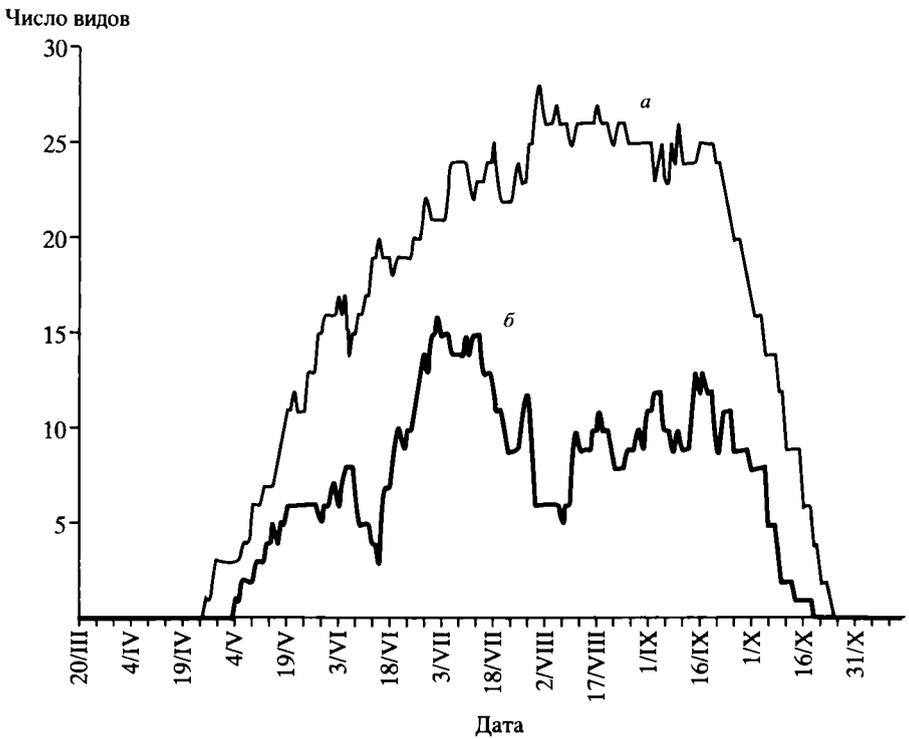


Рис. 2. Сроки цветения растений скальной флоры Южного Приморья
 а – начало цветения, б – массовое цветение

построенный по данным фазы массового цветения, имеет 3 пика, соответствующих 3 группам растений (рис. 2, б). В соответствии со своими эколого-ценотическими особенностями они занимают определенные экологические типы скальных местообитаний.

При анализе эколого-ценотической принадлежности растений I фенологической группы (04.05–10.06) (см. рис. 2, б) выяснено, что ее составляют преимущественно лесо-луговые, лугово-лесные и скально-лесные виды. Среди них *Potentilla fragarioides*, *Chrysosplenium flagelliferum*, *Iris uniflora* Pall. ex Link, *Aruncus parvulus* Kom., а также *Leibnitzia anandria* (L.) Turcz., *Viola variegata* Fisch. ex Link и др. У скально-лесных видов, занимающих затененные скалы под пологом леса, среди факторов, определяющих ход сезонного развития, на первый план, видимо, выступает фактор освещенности. В большинстве своем они цветут в начале вегетационного сезона, когда освещенность под пологом лиственного леса достаточно высокая. Позднее распускающаяся листва создает затенение и смягчает режим увлажнения, в результате в почве сохраняется больше влаги и становится выше влажность воздуха. Поступление атмосферных осадков также регулируется древесным пологом, так как большая часть дождевой влаги перехватывается кронами деревьев [28]. В эту фенологическую группу входят, например, такие моноподиально-розеточные растения, как *Potentilla fragarioides*, *P. rugulosa*, *Viola variegata* и др., у которых ростовые процессы активизируются после цветения. Здесь же встречаются виды с полурозеточными побегами, флоральная часть которых сформирована в почке с осени, например

Aruncus parvulus, *Chrysosplenium flagelliferum*. Развертывание побега у таких растений происходит очень динамично, а завершение роста листовой пластинки идет параллельно с цветением.

II фенологическая группа (20.06.–25.07) (см. рис. 2, б) включает главным образом растения открытых сухих скал и каменистых склонов преимущественно южной экспозиции. Эти виды растут в условиях наибольшей сухости и соответственно приспособлены переносить засуху и довольствоваться скудными атмосферными осадками. В их числе *Saxifraga ascoldica* Sipl., *Pentaphylloides glabrata* (Willd. ex Schlecht.) O. Schwarz, *Thymus komarovii* Serg., *Lilium cernuum* Kom., *Sedum middendorffianum*, *Hedysarum ussuriense* I. Schischk. et Kom. и др. При хорошей дренированности скальных местообитаний, малом объеме и низкой влагоудерживающей способности почвы на скалах, небольшие, но частые осадки первой половины лета, выпадающие в виде туманов и морозящих дождей, создают, по-видимому, более равномерное и поэтому более благоприятное увлажнение для их развития.

III фенологическая группа (10.08 – 15.10) (см. рис. 2, б) состоит по преимуществу из лугово-степных видов. В нее входят *Schizonepeta multifida* (L.) Briq., *Patrinia rupestris* (Pall.) Dufr., *Orostachys spinosa* (L.) С.А. Мей. и др. Сухолуговые и лугово-степные растения, встречающиеся в Южном Приморье главным образом на открытых солнечных скалах, проникли сюда из степных и лесостепных территорий юга Сибири, Монголии и Маньчжурии. Степной тип растительности на перечисленных территориях исторически формировался в условиях дефицита влаги: при малом количестве осадков и высокой испаряемости, вызывающей иссушение почвы. Большая часть осадков на этих территориях выпадает в виде муссонных дождей во второй половине лета. В это время идет глубокое проникновение влаги в почвенный горизонт, откуда растения постепенно извлекают ее благодаря хорошо развитой корневой системе. Поэтому для встречающихся в южном Приморье сухолуговых и лугово-степных растений, исторически сформировавшихся в таких условиях, сложившийся режим увлажнения вполне соответствует их наследственно закрепленному ритму развития. У видов этой фенологической группы темп развития побега, даже если вегетативная часть его сформирована еще в почке, относительно медленный, несмотря на гораздо более высокую влагообеспеченность конца весны–начала лета в условиях юга Приморья по сравнению с континентальными районами их обитания. В данном случае проявляется ведущая роль наследственно закрепленной ритмологической программы. Примечательно и то, что данные виды являются ксеромезофитами или мезоксерофитами. Именно такие растения с двойственной экологической природой прошли климатический отбор для произрастания в условиях более влагообеспеченных прибрежных районов зоны муссонного климата, а необходимое снижение уровня увлажнения обеспечивается именно на скалах – в наиболее сухих и дренированных местообитаниях.

Велика в III фенологической группе доля растений скал и каменистых склонов, в которой сконцентрированы прибрежно-морские виды. В их числе *Saxifraga serotina* Sipl., *Kitagawia litoral* (Worosch. et Gorovoi) M. Pimen., *Erigeron oharae* (Nakai) Botsch., *Allium spirale* Willd. ex Schlecht. и др. Для этих видов характерно позднелетне-осеннее и осеннее цветение. Смягчающее действие моря в наибольшей степени сказывается в переходные сезоны. Весной оно замедляет прогрев прибрежной полосы суши и задерживает развитие растений. В конце вегетационного периода, наоборот, оказывает тепляющее воздействие, проявляющееся в большей длительности и более высокой теплообеспеченности фенологической

осени, меньшей амплитуде колебания суточных температур и более высоких температурах в ночное время. Таким образом, для группы прибрежно-морских видов фактором, регулирующим ритмику сезонного роста и развития, по-видимому, становится термический режим. Для многих из них не менее важной является продолжительность длины дня. Большая часть позднейневых и позднецветущих одно-, двулетних видов скальной флоры Южного Приморья также приурочена или тяготеет к морским побережьям и поэтому является характерным компонентом прибрежноморских скально-каменистых экотопов. Это, например, *Sagina maxima* A. Gray, *Parietaria debilis* Forst. fil., *Chenopodium vachelii* Hook. et Arn., *Bidens parviflora* Willd., *Paraixeris denticulata* (Houtt.) Nakai и др. Для позднецветущих прибрежно-морских видов характерно ускоренное созревание семян; период от начала цветения до начала плодоношения составляет 30–45 дней.

Существенно в III фенологической группе участие ксеромезофитов с широким эколого-ценотическим диапазоном местообитаний, среди них *Platycodon grandiflorus*, *Dianthus chinensis* L., *Orostachys malacophylla* (Pall.) Fisch.

Переходные фенологические группы по своему составу являются смешанными и включают эколого-ценотические типы, свойственные смежным группам. В переходную группу I–II входят растения скал и каменистых склонов открытых и облесенных территорий, переходная группа II–III содержит преимущественно лугово-степные виды и ксеромезофиты с широким спектром местообитаний.

В заключение ритмологической характеристики скальной флоры Южного Приморья следует упомянуть споровые растения. Скальные папоротники, составляющие заметную часть скальной флоры, в большинстве своем растут в лесу. Созревание спор наблюдается у них довольно поздно, в основном в сентябре–октябре. Создающиеся к этому времени под пологом леса сухие условия связаны с опадением листвы и малым количеством осенних осадков. Условия сухой осени наиболее благоприятны для рассеивания спор, когда они свободно и далеко разносятся ветром.

Таким образом, сборная по своей природе скальная флора Южного Приморья разделяется на несколько эколого-ценотических групп, каждая из которых занимает определенные временные пределы, благоприятные для цветения, плодоношения и спороношения и являющиеся результатом взаимодействия наследственно закрепленной программы, отражающей исторические условия его формирования, и современных условий существования.

Вывод, к которому мы приходим в данном случае, можно выразить словами Т.И. Серебряковой [29. С. 235]: «Состав ритмологических групп... ценоза и наличие “ярусности во времени” определяются эколого-ценотическими факторами, которые выступают в роли синхронизаторов ритма второго порядка, и историей флоры и растительности данного района, от которой зависит исходный материал для отбора и переработки ритмологических типов».

Таким образом, мы можем выделить некоторые ритмологические адаптации в сезонном росте и развитии растений различных эколого-ценотических групп скальной флоры Южного Приморья.

1. Виды лесного неморального и лесостепного экофлорогенеза – скально-лесные, лесо-луговые, лугово-лесные, произрастающие на скалах под пологом леса или влажных скалах северной экспозиции: а) сформированность генеративных побегов в почках возобновления с осени; б) цветение в начале вегетационного периода; в) динамичное развертывание побегов возобновления; г) активизация ростовых процессов после цветения.

2. Виды степного экофлорогенеза – сухолуговые, лугово-степные, произрастающие на открытых инсолируемых скалах и на прибрежно-морских скалах: а) в почке возобновления с осени формируется только вегетативная часть побега, причем не полностью; б) медленный темп роста побегов возобновления; в) цветение преимущественно во второй половине лета.

3. Скальные и скально-каменистые виды, произрастающие на открытых инсолируемых скалах и на прибрежно-морских скалах: а) цветение в середине вегетационного периода, преимущественно в первой половине лета; б) заложение зачатков цветков и соцветий преимущественно весной и их быстрое развитие.

4. Прибрежно-морские виды, произрастающие только на морском побережье или тяготеющие к нему: а) медленный темп роста побегов возобновления; б) цветение во второй половине и в конце вегетационного периода; в) сокращение жизненного цикла до 1–2 лет; г) позднеровость однолетних видов.

Переход в состояние зимнего покоя у большинства растений скальной флоры Южного Приморья отмечается в конце октября–первой половине ноября и связан с наступлением заморозков (переход среднесуточной температуры через отметку 0°) и устойчивого похолодания. Прерывание вегетации заморозками демонстрирует способность скальных растений вегетировать более длительное время, чем продолжительность вегетационного периода в данных природно-климатических условиях. У некоторых сухолуговых и луговой степных видов в условиях теплой и продолжительной осени Южного Приморья наблюдается пробуждение почек и отрастание побегов возобновления. Ряд видов, составляющих меньшую часть скальной флоры, заканчивает вегетацию раньше наступления заморозков, после перехода среднесуточной температуры через отметку 5° и имеет органический покой.

Сравнение изучаемой скальной флоры с таковой Сахалина и Курильских островов [9] обнаруживает существенное расхождение ритмики их цветения. По данным Е.М. Егоровой [9], большая часть видов островных территорий проходит фазу цветения в первой половине вегетационного периода. Так, 56% видов цветет в мае–июне, 32% – в июле, и только 12% – в августе. Причем, июнь на Сахалине и Курилах относится к фенологической весне [30].

Анализ видового состава скальной флоры Сахалина и Курил показывает, что на его сложение оказали существенное влияние океаническая и субокеаническая флоры более северных территорий. Преимущественно весенне-раннелетнее цветение растений Сахалина и Курил, возможно, объясняется тем, что это в основном виды климата с более коротким и холодным вегетационным периодом.

Ритм цветения растений скальной флоры Южного Приморья имеет большое сходство с ритмом цветения степных растений и сообществ Юго-Западного и Юго-Восточного Забайкалья и Монголии [31–34]. На наш взгляд, у этого есть несколько причин. Во-первых, сходство общей направленности сезонного изменения основных климатических параметров на фоне повышенной континентальности климата Забайкалья. Снежный покров в Забайкалье небольшой и неустойчивый, поэтому не обеспечивает весеннего влагонакопления почвы. Количество выпадающих осадков весной и в начале лета минимальное, эти периоды характеризуются значительной сухостью. Время осадков приходится на вторую половину лета, когда в Забайкалье внедряются циклоны с тихоокеанского побережья и за короткий период выпадает 60–70% их годового количества. Осень также сухая. Вторая причина заключается в некоторой общности видового состава из числа видов с широким ареалом. Как известно, инсолируемые скалы

Южного Приморья из-за их относительной сухости являются прибежищем многих ксерофитностепных, в том числе монголо-даурских, видов.

По наблюдениям А.А. Юнатова [31] и М.А. Рещикова [32], в степях Забайкалья и Монголии общеклиматические параметры имеют непосредственное влияние на ход сезонного развития и вегетации. Отмечается синхронность в ходе выпадения осадков, изменении температуры и времени цветения растений. Цветение большинства растений приходится на наиболее благоприятный период. Разновременность цветения, наблюдаемая в степях Забайкалья, как продемонстрировал Т.Г. Бойков [34], во многом связана с принадлежностью к различным ярусам травяного покрова, а значит с размерами и строением их побегов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Продолжительность вегетации растений скальной флоры Южного Приморья вполне соответствует общему климатическому режиму. Растения цветут и успешно плодоносят.

Большинство из них являются длительновегетирующими. Среди 6 выделенных феноритмотипов преобладающий – весенне-летне-осеннезеленых растений с периодом зимнего покоя.

Выявленное разнообразие ритмов сезонной вегетации в большой степени связано с тем, что скалы средне- и низкогорий Южного Приморья, как экотоп, обладают достаточно разнообразными условиями произрастания. Это позволяет существовать на них различным по эколого-ценотическим характеристикам растениям.

Анализ фенологических групп, выделенных по срокам массового цветения, обнаруживает что общеклиматические условия существенно корректируются условиями экотопа, которые в значительной степени определяют ритмику цветения каждой из эколого-ценотических групп в отдельности.

Ритм роста, развития и цветения скальных сообществ различных территорий российского Дальнего Востока в большой степени зависит от происхождения и особенностей, составляющих данные экологические флоры растений. Экологические условия скальных местообитаний в этом случае выполняют функцию сита, оставляющего виды с экологическими требованиями, идентичными экологическим параметрам экотопа.

ЛИТЕРАТУРА

1. Степанов Б.П. Ритм сезонного развития растений одной из ассоциаций чернопихтово-широколиственных лесов Южного Приморья // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1968. Т. 73, вып. 5. С. 98–113.
2. Кардашевская В.Е. Ритм развития и морфоструктура особей овсяницы красной в популяциях разной плотности // Тр. 6-й Междунар. конф. по морфологии растений памяти И.Г. и Т.И. Серебряковых. М.: МПГУ, 1999. С. 107–108.
3. Полуянова В.И., Федорова С.В., Шарипова Э.Ф. Сезонная ритмика развития популяции лютика ползучего // Там же. С. 172–173.
4. Серебряков И.Г., Галицкая Т.М. К биологии сезонного развития болотных растений Подмоскovie в связи с условиями их произрастания и происхождением // Учен. зап. МГПИ им. В.П. Потемкина. Каф. ботаники. 1951. Т. 19, вып. 1. С. 19–47.
5. Белостоков Г.П. Ритм сезонного развития растений полупустыни // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1962. Т. 67, вып. 6. С. 68–80.

6. *Борисова И.В.* Ритмы сезонного развития степных растений и зональных типов степной растительности Центрального Казахстана // Биология и экология растений целинных районов Казахстана. Л.; 1965. С. 64–99 (Тр. БИН АН СССР. Сер. 3, Геоботаника; Вып. 17).
7. *Васильева Л.П.* О связи ритма годичного развития растений причерноморских степей с их распространением и происхождением // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1973. Т. 78, вып. 2. С. 100–110.
8. *Мальшева Г.С.* Феноритмотипы южнотаежных ельников европейской части СССР // Ботан. журн. 1973. Т. 58, № 3. С. 369–377.
9. *Егорова Е.М.* Эколого-географическая характеристика скальной флоры Сахалина и Курильских островов: Автореф. дис. канд. биол. наук. М., 1967. 21 с.
10. *Бейдеман И.Н.* Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ. Новосибирск: Наука, 1974. 155 с.
11. Методика фенологических наблюдений в ботанических садах СССР. М.: ГБС АН СССР, 1975. 27 с.
12. *Зайцев Г.Н.* Фенология травянистых многолетников. М.: Наука, 1978. 150 с.
13. *Бойчук З.М., Недолужко В.А., Селедец В.П., Туркень В.Г.* Календарь цветения травянистых растений пригорода Владивостока // Ритмы сезонного развития растений в Приморье. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1980. С. 105–112.
14. *Лешиков Я.И., Недолужко В.А., Туркень В.Г.* Календарь цветения сосудистых растений в бассейне р. Уссури // Там же. С. 84–104.
15. *Скрипка М.А.* Календарь цветения и плодоношения декоративных многолетников флоры юга Дальнего Востока в условиях коллекции (Ботанический сад ДВНЦ АН СССР) // Там же. С. 113–144.
16. Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 1–8. Л.; СПб.: Наука, 1985–1996.
17. *Ракова М.В.* Биология редких видов растений заповедника “Кедровая падь” Владивосток: Дальнаука, 1992. 174 с.
18. *Борисова И.В.* Сезонная динамика растительного сообщества // Полевая геоботаника. Л.: Наука, 1972. Т. 4. С. 5–94.
19. *Гончарова С.Б.* Род *Sedum* L. (*Crassulaceae* DC.) российского Дальнего Востока: Автореф. дис. канд. биол. наук. Владивосток, 1996. 22 с.
20. *Серебряков Г.И.* Сравнительный анализ некоторых признаков ритма сезонного развития растений различных ботанико-географических зон СССР // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1964. Т. 69, вып. 5. С. 62–75.
21. *Гладких Л.Г.* Теплообеспеченность вегетационного периода // Агроклиматические ресурсы Приморского края. Л.; Гидрометеиздат, 1973. С. 26–29.
22. *Василюк В.К.* Материалы к дендрологическому районированию Южного Приморья // Экспериментальная экология и акклиматизация растений на Дальнем Востоке. Владивосток, 1975. С. 114–120.
23. *Петухова И.П., Васьковская Н.Г., Туркень В.Г., Стародубцев В.Н.* Адаптация и методы культуры интродуцированных растений на Дальнем Востоке. Владивосток: ДВО АН СССР, 1987. 236 с.
24. *Туркень В.Г.* Биологические аспекты микроклимата муссонной зоны Дальнего Востока. Владивосток: ДВО АН СССР, 1991. 203 с.
25. *Ракова М.В., Коркишко Р.И.* Календарь природы заповедника “Кедровая падь” // Фенологические явления в Приморье. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1984. С. 110–116.
26. *Федина Л.А., Сасова Л.Е.* Календарь природы Уссурийского заповедника // Там же. С. 117–125.
27. *Шульц Г.Э.* Общая фенология. Л.: Наука, 1981. 188 с.
28. *Таранков В.И.* Микроклимат лесов южного Приморья. Новосибирск: Наука, 1974. 224 с.
29. *Серебрякова Т.Н.* Некоторые итоги ритмологических исследований в разных ботанико-географических зонах СССР // Проблемы экологической морфологии растений. М., 1976. С. 216–238. (Тр. МОИП. Отд. биол.; Т. 42).
30. *Егорова Е.М.* К эколого-географической характеристике скальной флоры Сахалина и Курильских островов // Биологические ресурсы острова Сахалин и Курильских островов. Владивосток, 1970. С. 77–83.
31. *Юнатов А.А.* Основные черты растительного покрова Монгольской Народной Республики. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. 224 с. (Тр. Монг. комис. АН СССР; Вып. 39).

32. Решиков М.А. Степи Западного Забайкалья // Тр. Вост-Сиб. фил. СО АН СССР. Сер. биол. 1961. Вып. 34. С. 1–175.
33. Горшкова А.А. Биология степных пастбищных растений Забайкалья. М.: Наука, 1966. 275 с.
34. Бойков Т.Г. Ритмы развития степных растений и сообществ Юго-Западного Забайкалья // Ботан. журн. 1981. Т. 66, № 5. С. 714–720.

Ботанический сад-институт ДВО РАН,
Владивосток

Поступила в редакцию 18.01.2005 г.

SUMMARY

Koldaeva M.N. Seasonal growth and development characteristics of rupicolous plant species, natives of the Southern Primoriye flora, under cultivation

Most of the plant species under study have long growing period. The plants are divided into six phenological groups according their phenological rhythm. The group of spring-summer-autumn green plants dominates. The plants mainly blossom during the second part of growing period, with the maximum blossoming being at the beginning of August. The plants are united into three groups according to the dates of mass blossoming. The plants of each group grow under specific ecological type conditions of rupicolous habitats. The rhythm of blossoming of rupicolous plants in Southern Primoriye is similar to the same of steppe plants and communities in Trans-Baikal Region and significantly differs from the rhythm of blossoming of rupicolous plants at Sakhalin and Kurile Isles.

УДК 581.14:582.866

ОСОБЕННОСТИ РОСТА И РАЗВИТИЯ ОДНОЛЕТНИХ СЕЯНЦЕВ ВИДОВ РОДА *RHODODENDRON* L.

О.С. Вологодина

Рододендроны – высокодекоративные кустарники из семейства вересковых (*Ericaceae*). Подрод *Rhodorastrum* (Maxim.) Drude. объединяет морфологически трудно различимые виды: рододендрон даурский – *Rh. dauricum* L., рододендрон остроконечный – *Rh. mucronulatum* Turcz., рододендрон сихотинский – *Rh. sichotense* Pojark. [1] – кустарники от 0,5 м до 3 м высотой с опадающей листвой.

Rh. dauricum – вид с обширным южносибирским ареалом, простирающимся от Западной Сибири до Дальнего Востока [2]. Он приурочен к равнинным районам Приморья, а *Rh. sichotense* – к высокогорным северо-восточным районам Приморья. *Rh. mucronulatum* и *Rh. sichotense* выделены систематиками из вида *Rh. dauricum*. Разные авторы рассматривают их в ранге подвидов или видов [1–4].

Настоящая статья посвящена изучению особенностей морфологического строения этих трех видов на ранних этапах онтогенеза растений, главная цель ее – решение спорных вопросов о систематическом статусе видов. Кроме того, сделана попытка разработки методики размножения и введения в культуру редких видов, поскольку именно в раннем возрасте особенности роста и развития наиболее ярко выражены.

Материалом для исследований послужили семена растений, собранные в районах Приморского края и Читинской области, а также коллекционные фонды Ботанического сада-института ДВО РАН. Проводили опыты по выращива-

нию данных видов из семян в лабораторных условиях. Изучали растения в двух возрастных состояниях – проростков и ювенильных растений [5]. Наблюдения за растениями проводили ежедекадно, а в начале первого месяца через 3 дня подробно описывали по 10–12 растений. Измеряли высоту сеянцев, длину надземной и подземной частей гипокотыля, подсчитывали число листьев, их длину, число боковых побегов и измеряли их длину.

Семена всех трех видов рододендрона относятся к альпийскому типу (без придатков), 0,5–2 мм длиной и 0,6–1,2 мм шириной, эллипсовидные, коричневые или темно-коричневые [6]. Всходы появляются при температуре, близкой к 20°, и для прорастания им необходим свет. Виды с так называемым надземным прорастанием. Всходы появляются на 15–18-й день.

Rh. mucronulatum. В III декаде апреля семена находятся над землей с начавшим рост гипокотылем. В I декаде мая семена находятся все еще над землей. Семядоли сложены вместе, они белого цвета, мелкие, овальные или яйцевидные. Белый гипокотыль изогнут (подсемядольное колено). Появляются первые всходы.

Во II декаде мая начинается массовое прорастание. Всхожесть высокая, 75–85%. Семядоли приобретают светло-зеленый цвет, но сложены вместе, на их конце остается семенная кожура. Верхняя часть гипокотыля начинает зеленеть. Корень бледно-серый без боковых ответвлений. Гипокотыль менее изогнут.

В III декаде мая зеленые семядоли раздвинуты на угол около 30°–60°. У некоторых сеянцев появляются ответвления от главного корня, в количестве 4–6.

В I декаде июня семядоли раздвинуты на угол 90°–180°. Гипокотыль почти выпрямлен. Проросток имеет семядоли округлой, эллипсовидной формы, длина около 0,4–0,5 мм, ширина 0,1–0,2 мм. Семядоли ярко-зеленые, неопушенные. Корень имеет боковые ответвления, длина его в среднем 9–12 мм. На конце одного из семядольных листьев остается семенная кожура (см. рисунок).

Во II декаде июня семядоли ярко-зеленые, увеличиваются в размерах до 0,6–0,7 мм длины, 0,2 мм ширины. Корень 10–12 мм длиной. В зародышевой почке образовано два зачаточных листа.

В III декаде июня у ювенильных растений появляется первый лист округлой формы, край листовой пластинки цельный, длина листа 0,5–0,7 мм. Первые листья мелкие, голые. Высота надземной части растения составляет 4–5 мм. Семядоли продолжают увеличиваться в размерах, длина 0,8–1 мм.

В I декаде июля раскрывается первая пара листьев. Форма листьев варьирует от обратнойяйцевидной до правильной овальной. Семядоли ярко-зеленые. Эпикотыль до 3 мм длины.

Во II декаде июля высота надземной части растения увеличивается до 8 мм, но по сравнению с ней длина главного корня увеличивается незначительно, происходит активное ветвление, боковая “масса” кореньков увеличивается. Листья увеличиваются в размерах, они равномерно покрыты как с верхней, так и с нижней стороны волосками.

В III декаде июля семядоли ярко-зеленые, появляются зачатки второй пары листьев. Эпикотыль 6–7 мм. Гипокотыль утончается в диаметре, появляются отличия в окраске надземной и подземной частей.

В I декаде августа длина листьев составляет 2–3 мм, на поверхности листа четко проявляется характерный признак вида – наличие желёзок в виде округлых белых точек. Семядоли ярко-зеленые. Верхняя часть гипокотыля приобретает зеленоватую окраску, а нижняя (подземная) становится коричнево-серой. Корневая система состоит из тонкого светло-серого корня и множества нитчатых боковых корней (порядка 48–53).

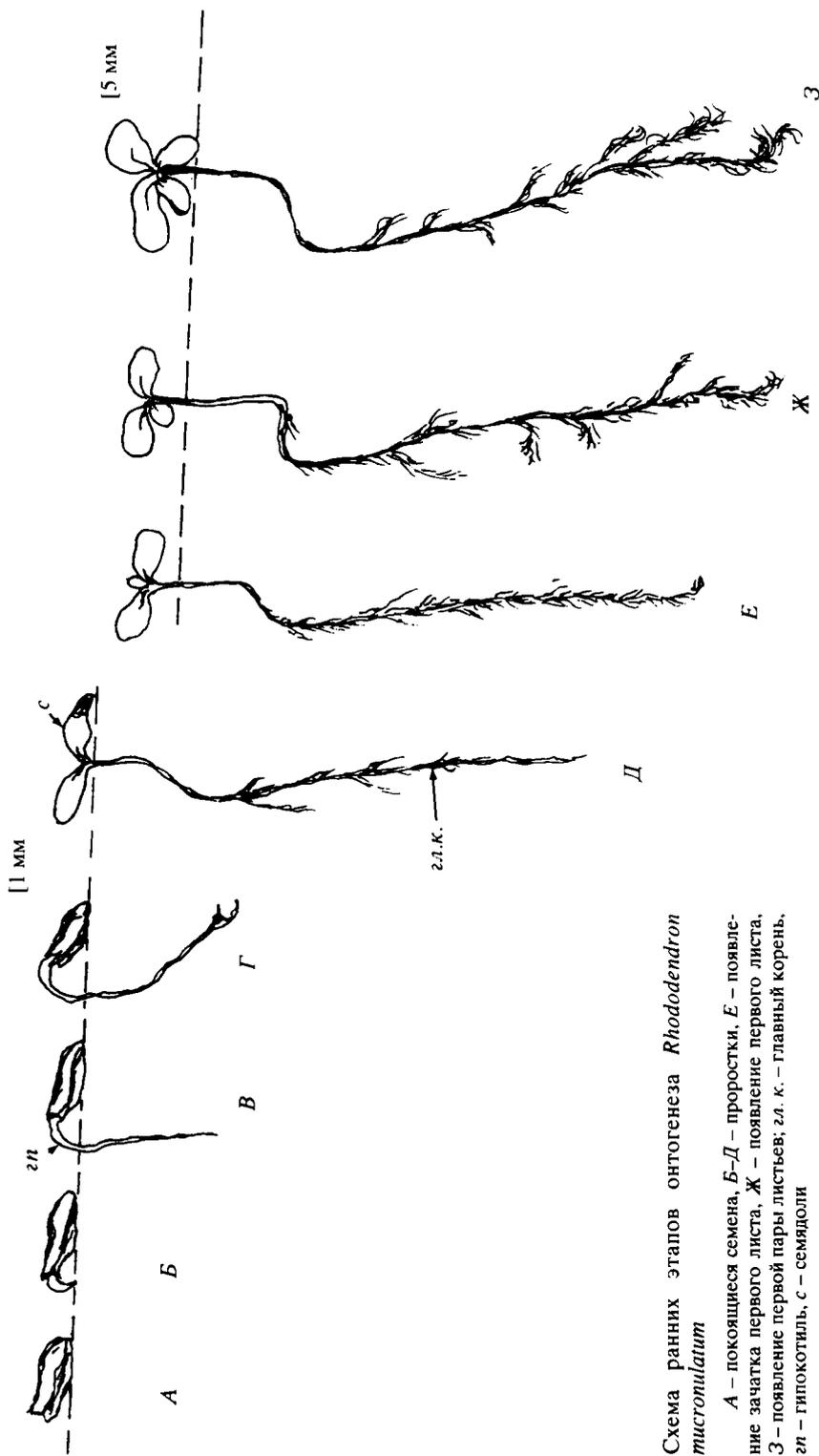


Схема ранних этапов онтогенеза *Rhododendron tiscophilatum*

А — покоящиеся семена, Б-Д — проростки, Е — появление зачатка первого листа, Ж — появление первого листа, З — появление первой пары листьев; гл. к. — главный корень, гл — гипокотиль, с — семядоли

Во II декаде августа длина листа составляет примерно 3–5 мм. Длина корня 22–24 мм. На поверхности первой пары листьев четко видна центральная жилка.

В III декаде августа расстояние между первой парой листьев и семядолями 2–3 мм. Корень делится на две зоны: подземная часть гипокотила без корней и зона боковых корней.

В I декаде сентября на стебле появляется зародышевая почка с двумя листьями. Стебель приобретает красно-коричневую окраску.

Во II декаде сентября появляется один лист из второй пары листьев, округлой формы, светло-зеленый. Расстояние между первой и второй парами листьев составляет 1 мм. Семядоли начинают желтеть.

В III декаде сентября листья из второй пары не симметричные, разных размеров, не имеют жилкования, края листа цельные, без опушения. Листья приобретают красновато-коричневый оттенок. Семядоли начинают засыхать, но не отваливаются. Расстояние между первой и второй парами листьев составляет 1 мм. Характерным признаком годичного побега древесных растений является расчленение его на узлы и междоузлия. Подобное расчленение появляется вследствие вполне определенного способа возникновения листьев на апексе побега и последующего роста оси, несущей листья. Вначале, в ходе образования, листовые зачатки располагаются на оси очень тесно один за другим. Соответственно этому еще совсем молодой побег состоит из ряда очень плоских, наложенных друг на друга дисков, каждый из которых несет 2 листа, что и определяет листорасположение, присущее данному виду. В дальнейшем происходит растяжение в основаниях дисков и места прикрепления листьев оказываются удаленными друг от друга. Это происходит у сеянцев *Rh. mucronulatum* при появлении четвертой пары листьев в середине седьмого месяца развития.

Поскольку формирование междоузлий происходит в разные периоды вегетации, их структура несет на себе отпечаток особенностей тех условий, которые доминировали в эти периоды. К концу первого года жизни особей *Rh. mucronulatum* это проявляется в широко известной смене по длине побега коротких базальных междоузлий, на узлах которых расположены слабо развитые низовые листья, более длинными междоузлиями в средней части побега с обычными для данного растения ассимилирующими листьями, в количестве 6–7 пар. Последние в свою очередь сменяют укороченные междоузлия верхней части побега, несущие менее развитые верхушечные листья, ряд которых нередко заканчивается почечными чешуями на верхушке полностью сформированного побега.

Вполне естественно, что воздействие условий при интродукции способно вносить определенные изменения в структуру годичного побега, типичную для данного растения в природной среде. Необычно продолжительное влияние благоприятных условий в течение всего вегетационного периода выражается в увеличении продолжительности периода дифференциации первичных, а затем и вторичных тканей побега, что в свою очередь ускорит развитие междоузлий, а, в конечном счете, приведет к полному вызреванию верхней части побега. Но это происходит только при культивировании растения в оранжерее.

Rh. sichotense. Рост и развитие у сеянцев идет, как и у растений *Rh. mucronulatum* (см. таблицу). Однако у сеянцев *Rh. sichotense* наблюдается более сильный специфический запах, а на поверхности листьев опушение из волосков присутствует только на краях листовой пластинки.

Rh. dauricum. Развитие растений происходит подобно развитию растений *Rh. mucronulatum* и размеры их колеблются в тех же пределах (см. таблицу).

Таким образом, при прохождении самых ранних этапов онтогенеза у сеянцев изученных видов рододендронов мы не наблюдали морфологических различий.

*Высота и длина корней однолетних сеянцев
Rh. mucronulatum, Rh. dauricum, Rh. sichotense*

Месяц	<i>Rh. mucronulatum</i>	<i>Rh. sichotense</i>	<i>Rh. dauricum</i>
Высота, мм			
Май	2–3	2–3	2–3
Июнь	4–5	3–5	4–5
Июль	5–8	4–8	4–8
Август	7–12	7–12	7–12
Сентябрь	10–14	10–14	10–14
Длина корня, мм			
Май	до 8	до 8	до 8
Июнь	9–12	9–12	9–12
Июль	11–22	10–22	11–22
Август	22–24	22–24	22–24
Сентябрь	24–26	24–26	24–26

На основании этого можно судить об их большом сходстве, одинаковой адаптации к условиям произрастания внутри континента и на его окраине, а также в горных районах Дальнего Востока, в подлеске хвойно-широколиственных лесов. Отсутствуют особенности в развитии этих видов и во взрослом состоянии.

Наблюдая однолетние сеянцы трех видов рододендронов, мы обнаружили, что более активно ростовые процессы протекают в корневой системе. Пластические вещества идут на образование корней, формирование боковых ответвлений. Наличием поверхностной корневой системы можно объяснить мезофитность растений, а у *Rh. dauricum* такой тип развития корневой системы является приспособлением к произрастанию на слое многолетней мерзлоты. Установлено, что у однолетних сеянцев при более активном росте в высоту слабо выражено побегообразование и, наоборот, при интенсификации процессов образования побегов рост растений замедляется.

ВЫВОДЫ

Прорастание семян у *Rh. mucronulatum*, *Rh. dauricum* и *Rh. sichotense* начинается с роста гипокотыля, эпикотиль и гипокотиль морфологически не выражены, семядоли выполняют ассимилирующую функцию.

Надземной части *Rh. mucronulatum*, *Rh. dauricum*, *Rh. sichotense* свойствен менее активный рост, чем корневой системе. На ранних этапах развития корневая система к побегообразованию способна больше, чем надземная часть.

Большое морфологическое сходство сеянцев *Rh. mucronulatum*, *Rh. dauricum* и *Rh. sichotense* на ранних этапах онтогенеза можно объяснить происхождением видов в процессе эволюции от одного предкового вида. Современные ареалы этих трех видов в начале плейстоцена представляли ареал одного родительского вида. Можно предположить, что распад этого родительского вида на дочерние произошел в течение плейстоцена (второй половины плейстоцена). В Приморье вслед за климатическими изменениями и благодаря изоляции северной ча-

сти ареала в горах Сихотэ-Алиня произошла генетическая изоляция из-за несовпадения сроков цветения растений в горах и на равнине. Эта популяция постепенно трансформировалась в *Rh. sichotense*. В южной части Приморья обособление популяции предкового вида привело к формированию *Rh. mucronulatum*. Континентальная часть популяции *Rh. dauricum* в горах Южной Сибири обособилась, самым молодым видом, на наш взгляд, является *Rh. mucronulatum*.

Процесс видообразования в этой группе не прекратился и в настоящее время. Между этими видами возможно скрещивание, и только несовпадение сроков цветения обеспечивает их генетическую изоляцию.

ЛИТЕРАТУРА

1. Пояркова А.И. Род *Rhododendron* L. // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. Т. 18. С. 31–60.
2. Тафинцев Г.П. Сибирские виды рододендрона: Их биология и использование в озеленении: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1974. 25 с.
3. Ворошилов В.Н. Флора советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1972.
4. Хохряков А.П., Мазуренко М.Т. Вересковые – *Ericaceae* Juss. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб.: Наука, 1991. Т. 5. С. 119–166.
5. Методика исследований при интродукции лекарственных растений. М.: Медпром, 1984. 33 с. (Лекарств. растениеводство; Вып. 3).
6. Буч Т.Г. Зорикова В.Т. Морфо-биологические особенности семян некоторых дальневосточных видов рода рододендрон // Биологические основы семеноведения и семеноводства интродуцентов. Новосибирск: Наука, 1974. С. 124–126.

Ботанический сад-институт ДВО РАН,
Владивосток

Поступила в редакцию 15.01.2005 г.

SUMMARY

*Vologdina O.S. Growth and development of one-year seedlings in the genus *Rhododendron* L.*

The data on seedlings of *Rh. mucronulatum*, *Rh. dauricum* and *Rh. sichotense* are presented. The characteristics of growth and development proved to be similar among species under study.

УДК 634.224:581.19

ПРОГНОЗИРОВАНИЕ КАЧЕСТВА ПЛОДОВ У СОРТОВ АЛЫЧИ НА ОСНОВЕ ИХ ХИМИЧЕСКОГО СОСТАВА

А.А. Рухтер, В.М. Горина

В настоящее время большое внимание уделяется селекции на улучшение химического состава плодов и ягод [1]. Селекция сортов алычи (*Prunus cerasifera* Ehrh.) [2] направлена на получение благоприятного сочетания ценных признаков: высокая урожайность, крупные размеры плодов, высокие вкусовые или консервные их качества. Важным направлением остается создание сортов с но-

выми, разнообразными взаимосвязями признаков плодов в ходе гибридизации алычи с другими диплоидными видами сливы [3].

Цель настоящей работы – на основании обобщения многолетних данных изучения сортов *P. cerasifera* показать возможность прогнозирования и целенаправленного изменения химического состава плодов в ходе селекции.

Работу проводили на растениях сортов алычи *Prunus cerasifera* Ehrh. различного назначения – представителей рода *Prunus* L., подсемейства *Prunoideae* Focke, выращенных в условиях Южного берега Крыма.

Изученные образцы *P. cerasifera* были представлены тремя группами сортов. Плоды раносозревающих сортов характеризовались сочной мякотью и маловыразительным вкусом. Плоды сортов среднего срока созревания имели слегка плотную мякоть и приятный гармоничный вкус. Поздносозревающие сорта отличались плодами высокой плотности с мучнистой мякотью и терпковатым привкусом.

Исследования проводили в течение ряда лет (1983, 1989, 1990, 1991, 1996, 1999 гг.). Объектами изучения были сорта *P. cerasifera*, у которых в разные годы наблюдений сроки созревания плодов распределялись с 20 июня по 10 августа.

В 1983 г. эксперименты проводили на следующих сортах: Муза, Премьера, Соседка, Надежда, Виола, Уютная, Селена, Журна, Амазонка, Спутница, Зефир, Награда, Вилора, Забава, Идиллия, Волшебница, Аленький Цветочек, Комета, Иностранка и др.

В 1989 г. – Сестричка, Премьера, Пурпуровая, Спартанка, Курортная, Евгения, Обильная, Волшебница, Комета и др.

В 1990 г. – Малиновка, Лазоревка, Калиновка, Наташенька, Темису, Кармельная, Люша 16, Идиллия, Коммунарка, Десертная ранняя, Сфайра, Ивушка, Оленька, Журна × Новоселовка и др.

В 1991 г. – Субхи Ранняя, Субхи Плотномыся, Субхи 8, Ульяновская 1, Быстричка Афаска, Селена, Пионерка, Красавица, сеянец Риони, Журна, Волшебница, Победа × Румяное Яблочко, Румяное Яблочко × Красавица и др.

В 1996 г. – Ульяновская 2, Евгения, Медовая, Новоселовка, Отличница, Таврическая, Пионерка, Победа, Аленький Цветочек, Красавица, Победа × Румяное Яблочко.

В 1999 г. – Курортная, Евгения, Субхи Ранняя, Спартанка, Пурпуровая, Зарянка, Крымская Смуглянка, Селена, Глобус, Кремень, Южнеда, Памятная и др.

Отбор средних проб плодов, подготовку к анализу и определение их химического состава проводили известными методами [4, 5]. Содержание сухих веществ определяли гравиметрически, пектиновые вещества – фотоэлектроколориметрически с построением калибровочной кривой по галактуроновой кислоте, свободные органические кислоты – титрованием 0,1 н. NaOH с пересчетом по коэффициенту для яблочной кислоты (0,0067), количество сахаров определяли колориметрически по обесцвечиванию жидкости Фелинга, содержание аскорбиновой кислоты – иодометрически. Определение лейкоантоцианов (проантоцианидинов) осуществляли после их окисления в антоцианы. Экстракцию этих компонентов вели 1%-ной HCl в 96%-ном этаноле с последующим разведением кислотным *n*-бутанолом (1:10). Статистическую обработку данных выполняли с помощью пакета программ Statistica-5 [6].

В табл. 1 представлены данные, характеризующие разнообразие изученных сортов по срокам цветения и созревания плодов. Большинство исследованных растений цвело с 15.03 по 12.04.

Таблица 1

Сроки цветения и созревания плодов у сортов *P. cerasifera* (среднее за 1997–1999 гг.)

Сорт	Срок цветения		Срок созревания	
	начало	конец	начало	конец
Курортная	19,03	08,04	22,06	26,06
Ульяновская 1	23,03	10,04	22,06	27,06
Субхи Ранняя	18,03	10,04	23,06	27,06
Евгения	19,03	08,04	23,06	26,06
Ульяновская 2	20,03	09,04	23,06	27,06
Крымская Смуглянка	06,04	19,04	27,06	02,07
Спартанка	01,04	15,04	05,07	10,07
Пурпуровая	25,03	14,04	05,07	10,07
Зарянка	03,04	17,04	05,07	09,07
Селена	25,03	12,04	05,07	11,07
Пионерка	23,03	12,04	09,07	14,07
Быстричка Афаска	06,04	15,04	10,07	18,07
Обильная	02,04	15,04	13,07	18,07
Памятная	23,03	18,04	15,07	20,07
Таврическая	22,03	11,04	16,07	22,07
Люша 16	22,03	12,04	16,07	23,07
Южнеда	28,03	12,04	16,07	24,07
Кремень	06,04	17,04	18,07	22,07
Глобус	06,04	17,04	28,07	02,08

Примечание. Последовательность расположения сортов соответствует началу срока созревания их плодов.

Можно отметить некоторые раноцветущие сорта: Курортная, Субхи Ранняя, Ульяновская 2, Пурпуровая, Пионерка, Люша 16 (19.03–12.04), в то время как по признаку позднего срока цветения (01.04–19.04) выделились сорта – Спартанка, Обильная, Зарянка, Крымская Смуглянка, Быстричка Афаска, Кремень и Глобус.

Считается, что при любых условиях внешней среды в тканях растений различных видов имеются все метаболиты, необходимые для зацветания, однако оно наступает лишь в тех случаях, когда их содержание и интенсивность обмена достигают необходимой величины. Согласно представлений, развиваемых Л.Т. Эванс [7], эвокация цветения в стеблевых почках вызывается взаимодействием и соотношением ростовых гормонов и регуляторов роста (ауксины, гиббереллины, цитокинины и другие), а также ингибиторов (абсцизовая кислота, различные фенольные соединения).

Характер распределения физиологически активных веществ в различных органах и частях растений и их накопление зависят от температурного и фотопериодического факторов. Эти изменения создают в стеблевых почках определенные соотношения регуляторов роста, способствующие вегетативному или генеративному направлению морфогенеза. Так, в условиях неблагоприятных для репродуктивного развития, образуются ингибиторы цветения, удерживающие растение в вегетативном состоянии. При благоприятных условиях внешней среды концентрация ингибиторов падает ниже порогового уровня, и растение зацветает [8].

Таблица 2

Химический состав плодов сортов *P. cerasifera* разных сроков созревания
(в % от сырого вещества)

Сорт	СВ	МС	ΣСАХ	ТК	АСК	ЛА	АНТ	ВП	ПП	МАС
	%	%	%	%	мг/100 г			%	%	г
Курортная*	11,9	4,7	5,8	1,68	9,8	240	165	0,53	0,33	22,1
**	13,6	2,1	6,6	1,57	7,1	124	132	0,51	0,47	19,6
Субхи Ранняя*	11,4	6,3	7,3	1,71	5,7	208	50	0,48	0,36	26,8
**	13,7	2,8	7,7	1,62	6,1	348	143	0,47	0,44	30,9
Евгения*	12,8	4,4	7,7	1,64	7,8	220	110	0,48	0,48	17,2
**	12,5	2,3	7,7	1,80	7,2	184	154	0,44	0,45	13,5
Спартанка*	14,1	5,0	11,9	1,69	10,9	200	77	0,56	0,59	23,6
**	12,6	3,1	7,0	1,98	5,9	184	28	0,45	0,44	22,4
Пурпуровая*	13,0	3,9	10,8	2,32	8,2	148	165	0,62	0,63	16,1
**	16,2	2,1	7,8	2,61	7,1	200	176	0,47	0,41	16,5
Обильная*	13,8	4,7	10,8	2,43	8,0	336	132	0,32	0,23	61,3
**	19,6	6,6	10,4	2,54	8,1	524	495	0,56	0,75	31,3
Южнеда**	18,9	5,3	10,1	2,02	7,1	720	550	0,63	0,47	24,8
Памятная*	18,7	2,5	6,4	2,45	6,4	416	77	0,78	0,47	15,2
Глобус**	14,8	4,0	7,9	2,57	5,5	316	209	0,46	0,47	30,4

Примечание. СВ – сухие вещества, МС – моносахариды, ΣСАХ – сумма сахаров, ТК – титруемые кислоты, АСК – аскорбиновая кислота, ЛА – лейкоантоцианы, АНТ – антоцианы, ВП – водорастворимый пектин, ПП – протопектин, МАС – масса плода. * 1989 г., ** 1999 г.

При рассмотрении сроков созревания плодов этих сортов выделяются следующие группы: 1 – ранозревающие сорта: Курортная, Ульяновская 1, Субхи Ранняя, Евгения, Ульяновская 2, Крымская Смуглянка, Спартанка, Пурпуровая, Зарянка, Селена, Пионерка, Быстричка Афаска (22.06–10.07); 2 – среднесозревающие сорта: Обильная, Памятная, Таврическая, Люша 16, Южнеда, Кремень (12.07–18.07). Поздним сроком созревания плодов характеризовался сорт Глобус (28.07–02.08) (табл. 1). О химическом составе плодов некоторых изученных сортов можно получить представление на основании данных табл. 2.

Большинство изученных сортов имеет гибридное происхождение, в связи с чем отмеченные сроки созревания их плодов, очевидно, обусловлены как определенным соотношением регуляторов роста, так и активностью ряда ферментов, ответственных за биосинтез компонентов химического состава (сахара, кислоты, фенолы, пектины), обуславливающих вкусовые свойства – соотношение сахаров и кислот, кислот и фенолов и размягчение тканей плодов, связанное с преобладанием синтеза водорастворимого пектина над протопектином.

Особенности биохимических признаков различных сортов *P. cerasifera* и их взаимосвязи были обсуждены ранее [9]. Так, для выборки из 6 сортов в течение 3 лет ($n = 18$) показано, что содержание сухих веществ, прямо коррелирует с количеством аскорбиновой кислоты ($r = 0,50^*$; $n = 18$), лейкоантоцианов ($n = 0,51^*$), водорастворимого пектина ($r = 0,76^{**}$), протопектина ($r = 0,53^*$) и их суммой ($r = 0,74^{**}$). Содержание сахарозы положительно коррелирует с суммой сахаров ($r = 0,63^*$), сахарокислотным индексом ($r = 0,78^{**}$) и отрицательно с количеством

титруемых органических кислот ($r = -0,54^{**}$). Сумма сахаров прямо связана с отношением сахар/кислота ($r = 0,71^{**}$). Уровень накопления аскорбиновой кислоты положительно сопряжен с количеством водорастворимого пектина ($r = 0,65^{**}$), а титруемые кислоты с сахаро-кислотным индексом ($r = 0,84^{**}$). Водорастворимый пектин и протопектин с общей суммой пектинов связаны прямой зависимостью ($r = 0,81^{**}$ и $r = 0,89^{**}$ соответственно).

Плотность, или твердость, плодов – важный критерий для свежей продукции различных косточковых растений и обязательно учитывается при создании сортов консервного назначения. Считается, что этот показатель тесно связан с уровнем накопления сухих веществ в плодах. В связи с этим взаимосвязям между содержанием сухих веществ и другими биохимическими признаками уделяется пристальное внимание.

Закономерности, описанные нами на примере выборки из 6 сортов, удовлетворительно воспроизводятся при их сопоставлении с выборками из произвольного набора сортов в отдельные годы вегетации (табл. 3). Например, содержание сухих веществ в плодах различных сортов *P. cerasifera* консервного типа прямо связано с количеством аскорбиновой кислоты ($r = 0,09-0,48$), лейкоантоцианов ($r = 0,05-0,68^{**}$) ($-0,02$), водорастворимым пектином ($r = 0,06-0,78^{**}$) ($-0,16$), протопектином ($r = 0,20-0,68^{**}$) ($-0,14$) и суммой пектиновых веществ ($r = 0,10-0,72^{**}$).

Установленные зависимости прослеживались в течение 6–7 лет наблюдений на выборках из различных сортов *P. cerasifera* ($n = 12-22$) и их целесообразно учитывать при селекции на повышенное содержание сухих веществ. В то же время положительная взаимосвязь сухих веществ и пектинов в изученных образцах сортов подтверждает их консервное назначение.

Размягчение плодовой ткани в процессе созревания плодов различных растений – это результат ферментативных превращений полисахаридов клеточных стенок. Пектиновые вещества (гемицеллюлозные полисахариды) являются главным компонентом первичной клеточной стенки и срединной ламеллы в тканях плодов. Полиурониды были представлены главным образом 1,4- α -галактуроновой кислотой, связанной с нейтральными сахарами в боковых цепях, а деполимеризация полигалактуроновых кислот и разрушение пектинов обуславливают размягчение плодов [10].

Известно [11], что соотношение пектиновых полимеров широко варьирует в плодах различных генотипов *P. cerasifera*. Основываясь на приведенных сведениях (см. табл. 3), обсудим известные взаимоотношения между пектиновыми веществами и другими компонентами клеточных структур плодовых тканей.

Образцы плодов изученных сортов *P. cerasifera*, распределенные по их плотности, указывают на то, что твердость прямо зависит от свойств сорта или формы и от времени созревания их плодов. Большинство плодов у поздносозревающих форм были твердыми или очень плотными, тогда как плоды очень ранних сортов были мягкими или быстро размягчались.

Для растений черешни было показано, что увеличение твердости плодов ассоциировалось с высоким уровнем сухих веществ в них, увеличением содержания спиртонерастворимых компонентов и снижением концентрации водорастворимой фракции пектинов [12]. Однако в более поздних исследованиях достоверной корреляционной зависимости между твердостью плодов и другими их качественными характеристиками (масса плода, содержание сухих веществ, титруемых кислот и pH) обнаружено не было [10].

Таблица 3

*Корреляция признаков в плодах сортов P. cerasifera
консервного назначения в разные сезоны вегетации*

Признак	n = 18	1983	1989	1990	1991	1996	1999	
		n = 13	n = 12	n = 17	n = 17	n = 18	n = 22	
MAC	CB	-0,17	0,19	0,23	-0,27	0,26	0,34	0,14
	MC	0,21	0,30	-0,02	0,07	0,48*	0,67**	0,20
	CAХ	-0,59*	-0,40	0,16	-0,35	-0,51*	0,09	-0,14
	ΣCAХ	-0,53*	-0,16	0,20	-0,33	-0,11	0,54*	0,10
	АСК	0,13	0,54	0,18	-0,39	0,15	0,44	0,13
	TK	0,14	0,20	0,41	-0,24	0,52*	0,23	0,25
	ЛА	0,19	0,07	0,42	0,34	0,38	0,60**	0,37
	АНТ	0,17	-0,04	0,01	-0,11	0,05	0,33	0,20
	ВП	-0,32	0,05	-0,25	0,23	-0,31	0,47*	-0,31
	ПП	-0,18	0,04	-0,43	0,02	0,28	0,22	0,02
	ΣΠ	-0,29	0,05	-0,47	0,14	0,00	0,41	-0,20
	ΣCAХ/TK	-0,40	-0,33	-0,16	-0,13	-0,44	0,14	-0,14
CAХ/MC		-0,39	-0,02	-0,32	-0,55*	-0,34	-0,25	
CB	MC	0,34	0,67*	0,15	0,42	0,23	0,23	0,32
	CAХ	-0,13	0,07	0,42	-0,16	0,23	0,14	-0,03
	ΣCAХ	0,17	0,73*	0,69	-0,01	0,39	0,26	0,27
	АСК	0,50*	0,48	0,41	0,09	0,14	0,31	0,25
	TK	0,31	0,75**	0,44	-0,01	0,26	0,02	0,40
	ЛА	0,51*	0,68**	0,05	-0,02	0,20	0,46	0,63**
	АНТ	0,04	0,17	0,53	0,35	0,50	0,17	0,18
	ВП	0,76**	0,78**	0,06	-0,16	0,23	0,56*	0,38
	ПП	0,53*	0,49	0,68*	0,20	-0,14	0,47*	0,60**
	ΣΠ	0,74**	0,72**	0,54	0,10	0,08	0,63**	0,54**
	ΣCAХ/TK	-0,18	0,12	0,28	0,07	0,03	0,17	-0,07
	CAХ/MC		-0,37	0,19	-0,46	-0,13	-0,02	-0,31
MC	CAХ	-0,62*	-0,55*	-0,70*	-0,25	-0,29	-0,04	-0,18
	ΣCAХ	0,22	0,37	-0,15	0,12	0,48*	0,70**	0,79**
	АСК	0,20	0,51	0,26	-0,29	0,59	0,53*	-0,26
	TK	0,46	0,82**	-0,31	0,35	0,19	0,37	0,00
	ЛА	0,31	0,48	0,14	0,25	0,54*	0,67**	0,31
	АНТ	-0,36	-0,06	0,54	0,00	0,24	0,47*	0,13
	ВП	0,30	0,70**	0,10	-0,39	-0,15	0,52*	0,29
	ПП	0,47*	0,22	-0,14	-0,06	0,01	0,12	0,48*
	ΣΠ	0,46*	0,51	-0,06	-0,33	-0,12	0,38	0,44*
	ΣCAХ/TK	-0,27	-0,29	0,22	-0,09	0,19	0,16	0,47*
	CAХ/MC		-0,89*	-0,82**	-0,60*	-0,85**	-0,69**	-0,86**
	CAХ	0,63**	0,57*	0,81**	0,93**	0,70**	0,69**	0,46*
CAХ	АСК	-0,20	-0,13	0,02	0,56*	0,14	0,15	-0,19
	TK	-0,54*	-0,51	0,43	-0,07	-0,14	-0,77**	-0,53**

Таблица 3 (продолжение)

Признак	n = 18	1983	1989	1990	1991	1996	1999	
		n = 13	n = 12	n = 17	n = 17	n = 18	n = 22	
ЛА	-0,15	-0,01	-0,24	-0,26	-0,20	-0,34	-0,22	
АНТ	0,22	0,21	-0,05	0,12	0,13	0,25	-0,28	
ВП	-0,10	-0,23	0,08	-0,04	0,04	-0,07	-0,39	
ПП	-0,19	0,18	0,45	-0,44	-0,17	-0,59**	-0,32	
ΣΠ	-0,18	-0,01	0,38	-0,45	-0,12	-0,44	-0,41	
ΣСАХ/ТК	0,78**	0,90**	0,32	0,80**	0,46	0,88*	0,63**	
САХ/МС		0,82**	0,85**	0,80**	0,64**	0,69*	0,52*	
ΣСАХ	АСК	-0,05	0,33	0,23	0,46	0,57*	0,50*	-0,35
	ТК	-0,22	0,23	0,34	0,05	0,01	-0,29	-0,33
	ЛА	-0,11	0,46	-0,21	-0,17	0,22	0,24	0,13
	АНТ	-0,08	0,17	0,36	0,12	0,30	0,52*	-0,06
	ВП	0,17	0,43	0,19	-0,19	-0,07	0,33	0,01
	ПП	0,23	0,41	0,50	-0,48*	-0,15	-0,33	0,23
	ΣΠ	0,24	0,49	0,47	-0,58*	-0,20	-0,04	0,14
	ΣСАХ/ТК	0,71**	0,72**	0,61	0,79**	0,56*	0,74**	0,82**
	САХ/МС		0,03	0,50	0,60*	-0,05	0,00	-0,46*
АСК	ТК	-0,12	0,27	0,16	-0,12	0,08	0,07	0,40
	ЛА	0,15	0,07	-0,04	-0,02	0,55*	0,57*	0,07
	АНТ	0,38	0,17	0,84**	0,29	0,48*	0,71**	0,57*
	ВП	0,65*	0,42	0,32	0,17	-0,18	0,51*	0,17
	ПП	0,16	0,30	0,33	-0,23	-0,17	-0,17	0,36
	ΣΠ	0,44	0,41	0,43	-0,08	-0,31	0,17	0,28
	ΣСАХ/ТК	-0,03	0,07	0,07	0,48*	0,38	0,19	-0,48*
	САХ/МС		-0,41	-0,01	0,40	-0,26	-0,24	0,17
ТК	ЛА	0,26	0,53	0,38	0,37	0,23	0,56*	0,35
	АНТ	-0,55*	-0,04	0,14	0,03	0,11	0,07	0,24
	ВП	0,31	0,69**	0,35	-0,40	-0,08	0,37	0,27
	ПП	0,36	0,16	0,24	0,39	0,63**	0,63**	0,28
	ΣΠ	-0,86**	0,47	0,37	0,03	0,53*	0,63**	0,29
	ΣСАХ/ТК	0,84**	-0,50	-0,52	-0,54*	-0,80**	-0,80**	-0,78**
	САХ/МС		-0,74**	0,29	-0,12	-0,07	-0,73**	-0,23
ЛА	АНТ	0,36	0,39	-0,07	0,37	0,31	0,18	0,10
	ВП	0,30	0,61*	0,16	-0,11	-0,32	0,49*	0,16
	ПП	0,46	0,46	-0,25	0,60*	0,12	0,36	0,21
	ΣΠ	-0,46	0,61*	-0,10	0,39	-0,17	0,52*	0,19
	ΣСАХ/ТК	0,14	-0,01	-0,46	-0,27	0,00	-0,21	-0,19
	САХ/МС		-0,32	-0,37	-0,39	-0,48*	-0,57*	-0,32

Таблица 3 (окончание)

Признак	n = 18	1983	1989	1990	1991	1996	1999	
		n = 13	n = 12	n = 17	n = 17	n = 18	n = 22	
АНТ	ВП	0,05	-0,06	0,45	-0,08	0,09	0,50*	0,28
	ПП	-0,10	0,40	0,43	0,60*	-0,09	-0,18	0,11
	ΣП	-0,04	0,22	0,57	0,45	-0,01	0,16	0,24
	ΣСАХ/ТК	0,34	0,13	0,24	0,19	0,14	0,18	-0,14
	САХ/МС		0,05	-0,16	-0,06	-0,09	-0,18	-0,28
ВП	ПП	0,45*	0,47	0,16	-0,12	-0,39	0,30	0,53*
	ΣП	0,81**	0,82**	0,67*	0,52*	0,50*	0,76**	0,90**
	ΣСАХ/ТК	-0,19	-0,11	-0,13	0,04	0,03	0,02	-0,14
	САХ/МС		-0,51	-0,14	-0,02	0,05	-0,40	-0,48*
ПП	ΣП	0,89**	0,89**	0,84**	0,78**	0,61**	0,84**	0,84**
	ΣСАХ/ТК	-0,15	0,20	0,26	-0,52*	-0,66**	-0,61**	-0,08
	САХ/МС		0,06	0,49	-0,38	0,00	-0,49*	-0,50*
ΣП	ΣСАХ/ТК	-0,20	0,07	0,11	-0,43	-0,59*	-0,41	-0,10
	САХ/МС		-0,23	0,29	-0,35	0,05	-0,55*	-0,57**
САХ/ТК	САХ/МС		0,60*	0,15	0,53*	-0,03	0,43	-0,13

Примечание. СВ – сухие вещества, МС – моносахариды, САХ – сазароза, ΣСАХ – сумма сааров, АСК – аскорбиновая кислота, ЛА – лейкоантоцианы, АНТ – антоцианы, ТК – титруемые кислоты, ВП – водорастворимый пектин, ПП – протопектин, ΣП – сумма пектиновых веществ, МАС – масса плода. * $P = 0,95$; ** $P = 0,99$.

Сорта *P. cerasifera* с высоким содержанием сухих веществ синтезируют ткани плодов в более поздние стадии созревания, чем это происходит у форм с мягкими плодами.

Нековалентные связи пектиновых веществ удерживают в клеточных стенках Ca^{2+} , а ионные и стерические (пространственные) связи – пектиновые вещества ламелл. Водорастворимая фракция пектиновых веществ, входящая в клеточные стенки, обуславливает их размягчение. Формы черешни с мягкими плодами имели более высокое содержание водорастворимых пектинов, чем таковые с твердыми плодами, в случае, когда сроки их созревания были более или менее близки [10]. Считается, что сорта поздних сроков созревания с твердыми плодами содержат большую долю ионно- и ковалентно-связанных пектинов. На примере плодов черешни выяснено, что полимеры, экстрагируемые 4% и 24% КОН, обычно содержат высокую долю гемицеллюлозных полисахаридов, которые связаны водородными связями в целлюлозные волокна. Полимеры, богатые гемицеллюлозой, компактно (взаимодействуют) связаны с целлюлозой в микроволокнах, входящих в структуру клеточной стенки. Обе эти фракции содержали минимальное количество уоновых кислот, тогда как процентная доля нейтральных сахаров была относительно выше. Причем уровень суммы гемицеллюлозных нейтральных сахаров и уоновых кислот не коррелировал с твердостью плодов ($P < 0,95$) [10].

Содержание ксилоглюкана в гемицеллюлозной фракции было обычно ниже в мягких плодах черешни, но это не являлось закономерностью для всех форм и сортов. Сообщалось [13, 14], что эндо- β -1,4-глюканаза (C_x -целлюлаза) участвует в деполимеризации ксилоглюкана и может играть важную роль в регулировании размягчения плодовых тканей. Предполагается, что у черешни модификация ксилоглюкана на стадии раннего созревания плодов изменяет скорость транс-глюкозиляции в различных сортах и может маскировать некоторые изменения в его деполимеризации [10].

Существенная доля сухих веществ в плодах *P. cerasifera* представлена сахарами (моносахаридами и сахарозой), а их соотношение с содержанием титруемых органических кислот обуславливает вкусовые ощущения. В связи с этим отметим, что содержание сахарозы прямо связано с суммой сахаров ($r = 0,46^* - 0,93^{**}$) и сахаро-кислотным индексом ($r = 0,32 - 0,90^{**}$), тогда как корреляция с титруемыми органическими кислотами была, как правило, отрицательной ($r = -0,07 \div -0,77^{**}$), что, очевидно, обуславливает преобладание кислого вкуса в общей органолептической оценке плодов.

Наряду с этим сопряженность суммарного содержания сахаров с сахаро-кислотным индексом ($r = 0,61 - 0,79^{**}$) хорошо сочетается с кисло-сладким вкусом плодов.

Положительная связь между содержанием аскорбиновой кислоты и антоцианами ($r = 0,17 - 0,84^{**}$) указывает на возможность создания поливитаминных форм *P. cerasifera* с повышенным содержанием витаминов С и Р.

Прямая корреляция между содержанием аскорбиновой кислоты и водорастворимым пектином ($r = 0,17 - 0,51^*$) ($-0,18$) оставалась слабой в течение 6 лет из 7, хотя в стандартизированной выборке из 6 сортов была достоверной ($r = 0,65^{**}$, $n = 18$), что, вероятно, указывает на разнообразие кисло-терпких вкусовых оттенков плодов *P. cerasifera*. Отмеченная закономерность дополняется отрицательной корреляцией между содержанием титруемых кислот и сахаро-кислотным индексом ($r = 0,50 \div -0,80^{**}$).

Прямая сопряженность между уровнем накопления лейкоантоцианов и антоцианов ($r = 0,10 - 0,39$) ($-0,07$) в течение 6 лет из 7 подтверждает представление об их последовательном биосинтезе (взаимном накоплении) в ряду: халкон-флавонон – лейкоантоцианидин – антоцианидин [15, 16].

Взаимосвязь между суммой пектинов, водорастворимым пектином ($r = 0,50^* - 0,91^{**}$) и протопектином ($r = 0,61^* - 0,89^{**}$) на протяжении всех 7 лет исследования оставалась достоверно положительной, что, очевидно, характерно для сортов консервного типа.

Ранее было показано [9], что признак “масса плода” у сортов *P. cerasifera* отрицательно коррелирует с содержанием сахарозы ($r = -0,59^{**}$) и суммой сахаров ($r = -0,53^{**}$, $n = 18$). Следовательно, селекция на крупноплодность может быть связана с их обеднением сахарами, что повлечет за собой усиление кислого вкуса.

При изучении произвольных выборок сортов *P. cerasifera* нами выявлено, что отрицательная связь между “массой плода” и общей сахаристостью плодов в течение ряда лет была, как правило, слабой и недостоверной и только в один сезон вегетации (1996 г.) наблюдалась положительная корреляция $r = 0,54^*$. Это свидетельствует, что в ходе селекционных программ можно создать крупноплодные сорта с гармоничным кисло-сладким вкусом плодов, тогда как формирование образцов с высокосахаристыми плодами проблематично.

Отсутствие тесных корреляционных связей между признаком “масса плода” и другими биохимическими признаками свидетельствует, что в ходе селекционных программ можно создать крупноплодные сорта с гармоничным сладко-кислым вкусом плодов.

1. Седов Е.Н., Седова З.А. Селекция на улучшение химического состава плодов и ягод. М.: ВНИИТЭИСХ, 1983. 72 с.
2. Index kewensis / J.L.M. Pinner, T.A. Bence, R.A. Davies, K.M. Lloyd. Oxford: Clarendon press, 1987. Suppl. 18. 346 p.
3. Еремин Г.В. Отдаленная гибридизация косточковых плодовых растений. М.: Агропромиздат, 1985. 280с.
4. Кривенцов В.И. Методические рекомендации по анализу плодов на биохимический состав. Ялта, 1982. 22 с.
5. Рихтер А.А. Использование в селекции взаимосвязей биохимических признаков // Тр. Гос. Никит. ботан. сада. 1999. Т. 118. С. 121–130.
6. Электронный учебник по статистике. М.: StatSoft, 1999. WEB: <http://www.statsoft.ru/text-book/default.htm>.
7. Evans L.T. The nature of flower induction // The induction of flowering: Some case hystories. Melburn: Cornell. Univ. press, 1969. P. 457–480.
8. Чайлахян М.Х. Регуляция цветения высших растений. М.: Наука, 1988. 560 с.
9. Рихтер А.А. Взаимосвязь биохимических признаков в плодах сортов алычи столового и консервного назначения // Прикл. биохимия и микробиология 1993. Т. 29, вып. 4. С. 597–603.
10. Choi C., Toivonen P., Wiersma P.A., Kappel F. Differences in levels of pectic substances and firmness in fruit from six sweet cherry genotypes // J. Amer. Pomol. Soc. 2002. Vol. 56, N 4. P. 197–201.
11. Агеева Н.Г., Горина В.М., Елманова Т.С. и др. Абрикос, персик, алыча: Помология. Киев: Урожай, 1997. 280 с.
12. Fasteau T.J. Relationship of soluble solids, alcogol-insoluble solids, fruit calcium, and pectin levels to firmness and surface pitting in 'Lambert' and 'Bing' sweet cherry fruit // J. Amer. Soc. Hort Sci. 1982. Vol. 107, N 1. P. 151–154.
13. Hyashi T., Maclachlan G. Pea xyloglucan and cellulose. I. Macro molecular organization // Plant Physiol. 1984. Vol. 75, N 2 P. 569–604.
14. Maclachlan G., Brady C. Endo-1, 4-β-glucanase, xyloglucanase and xyloglucan endoptransglycosylase activities versus potential substrates in ripening tomatoes // Ibid. 1994. Vol. 105, N 3. P. 965–974.
15. Гребинский С.О. Биохимия растений. Львов: Изд-во Львов. ун-та, 1967. 272 с.
16. Бриттон Г. Биохимия природных пигментов. М.: Мир, 1986. 422 с.

Никитский ботанический сад – Национальный научный центр, Украина, Крым, Ялта

Поступила в редакцию 14.04.2005 г.

SUMMARY

Richter A.A., Gorina V.M. Fruit quality prediction of cherry-plum cultivars on the basis of chemical analysis

The study on selection traits (content of dry matters, monosaccharides, sucrose, total sugar, ascorbic acid, titrated acids, leucoanthocyanins, anthocyanins, pectins and fruit weight) in different cultivars of *Prunus cerasifera* Ehrh., intended for preserving, showed that content of dry matters directly correlated to content of ascorbic acid, leucoanthocyanins, water soluble pectin, protopectin, and total amount of pectins. The lack of close correlations between fruit weight and fruit biochemical traits indicates that large-fruit cultivars with harmonious sweet-sour taste of fruits can be selected in the course of breeding.

ИНТРОДУКЦИЯ ЖИМОЛОСТИ (*LONICERA* L.) НА ЮГЕ САХАЛИНА

В.В. Шейко

Сахалинский ботанический сад расположен на восточной окраине г. Южно-Сахалинска, на краю широкой долины у подножия горного хребта. Юг о-ва Сахалин находится в зоне умеренно-холодного избыточно влажного климата в области восточно-азиатских муссонов. Для него характерны ливневые дожди во второй половине лета, обильные снегопады зимой, некоторое смещение сезонов года на более поздние сроки по сравнению с календарными. Годовая норма осадков – 840 мм. Абсолютный минимум температуры –39°, абсолютный максимум –34,7°. Вегетационный период продолжается с первой декады мая по вторую половину октября, устойчивый снежный покров сохраняется с конца ноября по середину апреля. Высота снежного покрова на территории сада зимой – около 80 см.

Комплексный анализ результатов интродукции видов жимолости ранее проводился во многих регионах, где растения оценивали прежде всего по их зимостойкости и засухоустойчивости. Реакция на условия избыточно влажного климата не исследовалась.

Интродукция жимолости в Сахалинском ботаническом саду была начата в 1993 г. К настоящему времени испытаны 62 вида, относящиеся к двум под родам, 4 секциям и 19 подсекциям. Подсекция голубых жимолостей (*Caeruleae* Rehd.) принята нами по А.К. Скворцову и А.Г. Куклиной [1] в объеме двух видов, 1 подвида (*Lonicera caerulea* L. subsp. *stenantha* (Pojark.) Hulten ex Skvortsov) и еще двух внутривидовых подразделений, ранг которых требует уточнения. Испытывали же в коллекции представителей данной подсекции, поступивших под 12 видовыми названиями. В ранге подвидов и разновидностей рассматривают еще 6 жимолостей из других подсекций, обычно приводимых как самостоятельные виды: 1. *Lonicera chrysantha* Turcz. ex Ledeb. subsp. *koehneana* (Rehd.) Hsu et H.J. Wang ((= *L. koehneana* Rehd.); 2. *L. chrysantha* var. *longipes* Maxim. (= *L. longipes* (Maxim.) Pojark.); 3. *L. involucrata* (Richards.) Banks ex Spreng. var. *ledebourii* (Eschsch.) Jeps. (= *L. ledebourii* Eschsch.); 4. *L. korolkowii* Stapf subsp. *lanata* (Pojark.) R. Kar. (= *L. lanata* Pojark.); 5. *L. maximowiczii* subsp. *sachalinensis* (Fr. Schmidt) Nedoluzh. (= *L. sachalinensis* (Fr. Schmidt) Nakai); 6. *L. trichosantha* Bur. et Franch. var. *hercocalyx* (Diels.) Hsu et H.J. Wang (= *L. deflexicalyx* Batal.). Остальные названия приводятся по G. Krüssmann [2].

Фенологические наблюдения проводили с 1999 по 2004 г. по методике, рекомендованной Советом ботанических садов [3]. По срокам начала и завершения вегетации жимолости были объединены в 8 феногрупп. Границы между группами были проведены по границам между несколькими волнами начала и завершения вегетации, которые наблюдаются в природе у представителей местной дендрофлоры. По срокам начала и завершения вегетации выделены ранние (Р), средние (С) и поздние (П), которые разграничиваются среднемноголетними датами соответственно 21 апреля и 1 мая весной и 22 и 30 октября осенью. Позднее окончание вегетации соответствует периоду, когда все представители мест-

ной дендрофлоры полностью сбросили листья. По срокам завершения роста побегов жимолости объединены в 5 феногрупп (см. таблицы): завершение роста в первую половину лета (до начала муссонных дождей, табл. 1), во вторую половину лета (до начала падения ночных температур, табл. 2), в сентябре (до заморозков, табл. 3), в октябре (табл. 4), в ноябре (рост прерывается морозами, табл. 5). Зимостойкость в феногруппах с поздним завершением вегетации характеризуется лишь более широким диапазоном по сравнению с другими феногруппами, поэтому в качестве основного фенологического индикатора устойчивости в условиях местного климата были выбраны сроки завершения роста побегов, демонстрирующие значительно лучшую корреляцию с зимостойкостью.

Таблица 1

Феноритмы и состояние жимолостей, завершающих рост побегов до середины июля (виды расположены в порядке завершения роста)

Вид	ФГ	Рост побегов		Зимостой- кость, балл	Степень одревесне- ния побегов осенью, %
		начало	конец		
<i>L. hispida</i> *	ПР	19.05	11.06	$\frac{1,1^{2*}}{1(1-2)}$	$\frac{100}{100}$
<i>L. tolmatchevii</i> *	СР	3.05	14.06	1	100
<i>L. glehnii</i> *	СР	13.05	15.06	$\frac{1,1}{1-2}$	$\frac{100}{100}$
<i>L. alpigena</i> *	СР	10.05	16.06 ^{3*}	$\frac{1,3}{1-2}$	$\frac{100}{100}$
<i>L. webbiana</i> *	СС	10.05	23.06 ^{3*}	$\frac{1,1}{1-2}$	$\frac{99}{90-100}$
<i>L. maximowiczii</i> *	СР	11.05	27.06	$\frac{1,1}{1(2)}$	$\frac{99}{(80)100}$
<i>L. utahensis</i> *	РС	4.05	28.06	$\frac{1,6}{1-2}$	$\frac{98}{90-100}$
<i>L. nigra</i> *	СП	11.05	29.06 ^{3*}	$\frac{1,4}{1-2}$	$\frac{100}{100}$
<i>L. × muscaviensis</i> *	РС	5.05	30.06 ^{3*}	$\frac{2,1}{1-3}$	$\frac{98}{95-100}$
<i>L. maximowiczii</i> * subsp. <i>sachalinensis</i>	СР	14.05	7.07	$\frac{1,2}{1(2)}$	$\frac{100}{100}$
<i>L. caerulea</i> *	СС	9.05	11.07	$\frac{1,4}{1±2}$	$\frac{97}{90-100}$
<i>L. chamissoi</i> *	СР	4.05	12.07	$\frac{1,5}{1±2}$	$\frac{99}{(90)100}$
<i>L. canadensis</i> *	РС	7.05	14.07 ^{3*}	$\frac{1,4}{1±2}$	$\frac{96}{80-100}$

Примечания. ФГ – феногруппы по срокам начала и завершения вегетации; * растения достигли генеративного состояния, ^{2*} в числителе – средние значения, в знаменателе – диапазон; ^{3*} сроки с возрастом смещаются на более ранние даты. Средние данные за 6 лет наблюдений по 5–10 растениям каждого вида.

Таблица 2
Феноритмы и состояние жимолостей,
завершающих рост побегов во вторую половину лета

Вид	ФГ	Рост побегов		Зимостой- кость	Степень одревесне- ния побе- гов, %
		начало	конец		
<i>Lonicera caucasica</i> *	ПС	18.05	16.07	$\frac{1,9}{1 \pm 4}$	$\frac{95}{75-100}$
<i>L. \times bella</i> *	РС	5.05	16.07	$\frac{2}{1 \pm 4}$	$\frac{93}{75-100}$
<i>L. maackii</i> *	ПС	14.05	17.07	$\frac{1,5}{1 \pm 2}$	$\frac{100}{100}$
<i>L. chrysantha</i> *	СС	11.05	18.07	$\frac{1,2}{1 \pm 2}$	$\frac{97}{75-100}$
<i>L. caerulea</i> subsp. <i>edulis</i> *	СС	8.05	23. 07 ^{3*}	$\frac{1,5}{1 \pm 2}$	$\frac{97}{75-100}$
<i>L. tatarica</i> *	РС	6.05	24.07	$\frac{1,9}{1 \pm 4}$	$\frac{88}{50-100}$
<i>L. vesicaria</i> *	СП	7.05	25.07	$\frac{1,6}{1 \pm 3}$	$\frac{91}{65-100}$
<i>L. xylosteum</i> *	СП	9.05	30.07	$\frac{1,5}{1 \pm 3}$	$\frac{98}{80-100}$
<i>L. dioica</i> *	РС	2.05	30.07	$\frac{1,9}{1 \pm 3}$	$\frac{90}{50-100}$
<i>L. chrysantha</i> var. <i>longipes</i> *	ПС	13.05	30.07	$\frac{1,5}{1 \pm 2}$	$\frac{99}{80-100}$
<i>L. caerulea</i> subsp., <i>stenantha</i> *	СС	8.05	4.08 ^{3*}	$\frac{1,7}{1 \pm 2}$	$\frac{98}{80-100}$
<i>L. involucrata</i> *	СП	8.05	4.08	$\frac{1,7}{1 \pm 3}$	$\frac{96}{80-100}$
<i>L. demissa</i> *	ПП	14.05	7.08	$\frac{1,3}{1 \pm 2}$	$\frac{99}{90-100}$
<i>L. involucrata</i> var. <i>ledebourii</i> *	СП	8.05	7.08 ^{3*}	$\frac{1,3}{1 \pm 3}$	$\frac{96}{80-100}$
<i>L. praeflorens</i> *	РС	9.05	8.08 ^{3*}	$\frac{1,9}{1 \pm 3}$	$\frac{95}{75-100}$
<i>L. tangutica</i> ^{4*}	СС	9.05	8.08	$\frac{2}{1 \pm 3}$	$\frac{94}{75-100}$
<i>L. glaucescens</i> *	РС	2.05	10.08	$\frac{1,5}{1 \pm 4}$	$\frac{92}{50-100}$
<i>L. \times amoena</i> *	РС	1.05	13.08	$\frac{2,6}{1 \pm 4}$	$\frac{79}{50-100}$
<i>L. altmannii</i> *	РС	30.04	15.08	$\frac{2}{1 \pm 3}$	$\frac{99,8}{99-100}$
<i>L. ruprechtiana</i> *	СС	10.05	17.08	$\frac{2,2}{1 \pm 2(3)}$	$\frac{98}{90-100}$
<i>L. ferdinandii</i>	СП	14.05	22.08	$\frac{2,3}{1 \pm 3(4)}$	$\frac{93}{50-100}$

Примечание. Обозн. см. табл. 1.

Таблица 3
Феноритмы и состояние жимолостей,
завершающих рост побегов в сентябре

Вид	ФГ	Рост побегов		Зимостой- кость, балл	Степень од- ревеснения побегов, %
		начало	конец		
<i>L. nummulariifolia</i>	РП	4.05	2.09	$\frac{3,5}{2 \pm 6}$	$\frac{73}{40 - 100}$
<i>L. prolifera</i> *	СС	8.05	6.09	$\frac{1,9}{1 \pm 3}$	$\frac{89}{50 - 100}$
<i>L. hirsuta</i> *	СС	9.05	6.09	$\frac{3}{2 \pm 4}$	$\frac{78}{25 - 100}$
<i>L. \times notha</i> *	РС	10.05	9.09	$\frac{2}{1 \pm 3}$	$\frac{90}{80 - 100}$
<i>L. korolkovii</i>	РП	8.05	12.09 ^{4*}	$\frac{3,5}{1 \pm 7}$	$\frac{86}{65 - 100}$
<i>L. iliensis</i> *	РП	1.04	13.09 ^{3*}	$\frac{1,5}{1 \pm 2}$	$\frac{93}{80 - 100}$
<i>L. olgae</i>	РС	8.05	15.09	2	65-80
<i>L. trichosantha</i> var. <i>xerocalyx</i>	СП	10.05	17.09	$\frac{4,3}{2 \pm 7}$	$\frac{78}{65 - 80}$
<i>L. microphylla</i>	РС	1.05	18.0 ^{4*}	$\frac{3,5}{1 \pm 7}$	$\frac{76}{0 - 100}$
<i>L. \times pseudochrysantha</i> *	СП	7.05	19.09	$\frac{1,8}{1 \pm 2}$	$\frac{99,9}{99 - 100}$
<i>L. trichosantha</i> *	РП	3.05	26.09	$\frac{3,3}{2 \pm 7}$	$\frac{60}{0 - 90(100)}$
<i>L. chrysantha</i> subsp. <i>koehneana</i> *	СП	7.05	27.09	$\frac{1,6}{1 \pm 2}$	$\frac{96}{75 \pm 100}$
<i>L. morrowii</i> *	СП	11.05	28.09	$\frac{2,4}{2 \pm 3(4)}$	$\frac{82}{40 \pm 100}$
<i>L. gracilipes</i> var. <i>glandulosa</i> *	СП	14.05	29.09	$\frac{2,1}{1 \pm 4}$	$\frac{93}{80 \pm 100}$

Примечание. ^{4*} Сроки с возрастом смещаются на более поздние даты. Ост. обозн. см. табл. 1.

Выразить результаты интродукции жимолостей на Сахалине через стандартную интегральную шкалу проблематично ввиду действия ряда специфических местных факторов. Так, одним из главных критериев перспективности явилась устойчивость к паразитическим грибам, которых выявлено в коллекции 26 видов [4]. Другие специфические факторы – выпревание корневой шейки, которое является следствием глубокого снежного покрова, и вымокание. Наконец, зимостойкость в 5 баллов не обязательно означает низкую перспективность, если обмерзание до уровня снега происходит не в начале, а в конце зимы, когда толщина заносов нередко превышает метр, а местами и полтора.

Таблица 4
Феноритмы и состояние жимолостей, завершающих рост побегов в октябре

Вид	ФГ	Рост побегов		Зимостой- кость, балл	Степень древесне- ния побе- гов, %
		начало	конец		
<i>L. iberica</i>	РП	7.05	4.10 ^{4*}	<u>4,3</u> 2 ± 7	<u>80</u> 75 ± 90
<i>L. japonica</i> *	ПП	20.05	16.10	<u>4,6</u> 3 ± 7 , вп	<u>83</u> 40 ± 100
<i>L. ciliosa</i>	РП	30.04	17.10	<u>2,6</u> 1 ± 4	<u>83</u> 50 ± 100
<i>L. caprifolium</i> *	РП	30.04	17.10	<u>2,5</u> 2 ± 5	<u>88</u> 30 ± 100
<i>L. prostrata</i>	РП	15.04	18.10	<u>2,3</u> (1)2 ± 3	<u>73</u> 65 ± 80
<i>L. standishii</i>	РП	11.05	20.10	<u>6</u> 5 ± 7	<u>88</u> 75 ± 100
<i>L. etrusca</i>	СП	16.05	22.10	<u>3,9</u> 2 ± 7	<u>69</u> 30 ± 90(100)
<i>L. quinquelocularis</i>	СС	30.04	27.10	<u>4</u> 3 ± 7	<u>69</u> 30 ± 100
<i>L. purpurascens</i>	РС	7.05	28.10	?	100
<i>L. pileata</i>	СП	14.05	29.10	<u>3,3</u> 1 ^{5*} ± 5 , вп	<u>76</u> 40 ± 100

Примечание. Зимостойкость побегов в толще снега, вп – выпревание. Ост. обозн. см. табл. 1, 3.

К самым перспективным видам можно отнести европейско-сибирскую *Lonicera xylosteum*, дальневосточную *L. chrysantha* с подвидом (табл. 3) и разновидностью (табл. 2), гибрид обоих видов – *L. × pseudochrysantha* и японскую *L. demissa*. Эти виды обычно причисляют к подсекции *Ochranthae* Zabel, а В.А. Недолужко [5], выделяет их в подсекцию *Lonicera*. Не менее перспективны восточно-азиатская жимолость-гигрофит *Lonicera maackii*, восточно-канадская *L. canadensis* и *L. utahensis* из Скалистых гор. Последние два вида выделены В.А. Недолужко [5] в подсекцию *Americanae* Nedoluzh., хотя чаще их рассматривают в рамках обширной подсекции *Purpurascentes* Rehd. Очень перспективны дальневосточная *L. maximowiczii* и ее сахалинский подвид. Растения всех перечисленных видов высокоустойчивы как к климатическим и почвенным условиям, так и к паразитическим грибам, а также отличаются от остальных жимолостей коллекций теневыносливостью.

Вторая группа перспективности – охотская *L. chamissoi* и средневропейская *L. nigra*, а также циркумбореальная *L. caerulea*. Отличие этих видов от первой группы – требовательность к свету.

Таблица 5
Феноритмы и состояние жимолостей,
завершающих рост побегов в ноябре

Вид	ФГ	Рост побегов		Зимостой- кость, балл.	Степень одревесне- ния побег- ов, %
		начало	конец		
<i>L. henryi</i> *	СП	10.05	1.11	$\frac{4,3}{1^{5*} \pm 5}$, вП	$\frac{77}{65 \pm 100}$
<i>L. \times heckrottii</i>	СП	22.05	1.11	$\frac{6}{5 \pm 7}$, вП	$\frac{80}{80}$
<i>L. affinis</i>	СП	29.04	3.11	$\frac{6}{5 \pm 7}$, вП	$\frac{42}{0 - 90}$
<i>L. periclymenum</i> var. <i>glauco-hirta</i>	СП	4.05	4.11	$\frac{6,7}{6 - 7}$	$\frac{70}{30 - 90}$
<i>L. periclymenum</i>	РП	2.05	5.11	$\frac{3}{2^{5*} \pm 5}$	$\frac{78}{50 - 90}$
<i>L. \times tellmanniana</i>	РП	28.04	7.11	$\frac{4,7}{2^{5*} \pm 7}$	$\frac{70}{50 - 90}$
<i>L. japonica</i> "Halliana"	СП	16.05	7.11	$\frac{5,6}{5 \pm 7}$	$\frac{38}{10 - 65}$
<i>L. japonica</i> "Aureo-Reticulata"	СП	11.05	16.11	$\frac{5,9}{5 \pm 7}$, вП	$\frac{69}{40 - 80(10)}$
<i>L. nitida</i>	СП	13.05	16.11	$\frac{6,5}{6 \pm 7}$, вП	$\frac{79}{65 - 99}$

Примечание. Усл. обозн. см. табл. 1, 4.

Третья группа – пойменная среднеазиатская *L. iliensis* из подсекции *Caeruleae* Rehd. и центрально-азиатская *L. hispida*. Они отличаются от предыдущей группы тем, что нуждаются в рыхлых почвах.

Четвертая группа перспективности – жимолости, хорошо переносящие климатические и почвенные условия, но имеющие среднюю устойчивость к паразитическим грибам, особенно в затенении (некроз 10–50% суммарной листовой поверхности (с.л.п.)). Это все испытанные нами виды подсекции *Alpigenae* Rehd.: сахалино-хоккайдская *L. glehnii*, европейская *L. alpigena* и гималайско-центрально-китайская *L. webbiana*. Те же свойства характерны для дальневосточной *L. ruprechtiana* из подсекции *Ochranthae* и ее гибрида с близкородственной *L. morrowii* – *L. \times muscaviensis*, а также для локального эндемика пойм Среднего Сахалина *L. tolmachevii* Pojark. из подсекции *Distegiae* Rehd.

Пятая группа – растения, зимостойкость которых может иногда опускаться до 3 баллов. Одновременно они требовательны к почвам, а их устойчивость к грибам варьирует от высокой до средней (0–50% с.л.п.). Это вьющиеся североамериканские *L. dioica* и *L. prolifera*, пряморастущие *L. involucrata* из Кордильер и ее калифорнийская разновидность (табл. 2), тьяншаньская *L. altmannii*, дальне-

восточная *L. praeflorens*, северокорейская *L. vesicaria*, западно-китайская *L. tangutica*, японская *L. morrowii* (обильно плодоносящая) и *L. × bella* – гибрид жимолостей Морроу и татарской.

Шестая группа перспективности – жимолости, отличающиеся от растений предыдущей группы сильной подверженностью болезням (30–90% с.л.п.). К ней относятся кавказско-малоазиатская *L. caucasica*, южносибирская *L. tatarica*, ее гибриды с жимолостью Королькова (*L. × amoena*) и с жимолостью Рупрехта (*L. × notha*), западнотибетско-афганская *L. purpurascens*, западнокитайская *L. prostrata*, высокогорная среднеазиатская *L. olgae* и североамериканская лиана *L. hirsuta*. Относительное преимущество этой группы перед перечисляемыми ниже видами заключается в том, что степень поражения инфекцией зависит от размеров кустарников и уменьшается с возрастом в среднем на 30% на каждый метр прироста в высоту.

Седьмая группа – растения, устойчивость к болезням у которых средняя, но зимостойкость нередко снижается до 4 баллов, а иногда и ниже. Это японская *L. gracilipes*, западнокитайские *L. ferdinandii*, *L. trichosantha* и ее разновидность (табл. 3, образец выпал в результате вымокания), североамериканская лиана *L. glaucescens* и южноевропейская *L. caprifolium*. Все эти и приведенные ниже жимолости требуют богатых почв.

Восьмая группа отличается от предыдущей очень высокой пораженностью грибами (70–100% с.л.п.). Хотя болезнь ослабевает многократно после высадки растений на хорошо освещенное место в почвенную смесь с 20%-ным содержанием молотого известняка. В данную группу входят центральноазиатская *L. microphylla*, восточнокавказская *L. iberica*, все экземпляры которой погибли от болезни, виды древнесредиземноморской подсекции *Melanospetidae* Zajts.: *L. quinquelocularis* и *L. nummulariifolia*, а также большинство видов среднеазиатской подсекции *Tataricae* Rehd., за исключением самой жимолости татарской и ее гибридов. Если почти все представители перечисленных выше групп достигли генеративной фазы (за исключением *L. ferdinandii* и трех-, четырехлетних экземпляров еще 3 видов), то из всех растений этой и приведенных ниже групп цветут только 2 лианы (см. ниже).

Девятая группа перспективности – субтропические растения, которые средне- или высокоустойчивы к болезням, но обычно обмерзают выше уровня снега в конце зимы (тип *L. periclymenum*, *L. × tellmanniana*, *L. ciliosa*) либо обмерзают до уровня снега в декабре, некоторые – до земли, но при этом или быстро восстанавливаются (центральнокитайская *L. standishii*, китайская жимолость-гигрофит [6] *L. pileata*), или цветут (тип восточноазиатской *L. japonica*), или даже дают всхожие семена (китайско-вьетнамская *L. henryi*). Последние 4 жимолости подвержены выпреванию, но восстанавливаются отводками.

Наконец, последняя группа – неперспективные по причине крайне низкой зимостойкости, хотя и устойчивые к болезням. Это *L. etrusca*, *L. implexa* и жимолости, перечисленные в табл. 5, не вошедшие в предыдущую группу. Сюда относятся все средиземноморские виды, не встречающиеся за пределами данного региона, и некоторые из вечнозеленых восточноазиатских жимолостей. Последние часто гибнут зимой также от выпревания. Интересно, что к этой группе относится и *L. nitida* из Юго-Западного Китая, которая в отличие от близкородственной и более устойчивой *L. pileata*, растет не в низинных субтропических, а в горных лесах на высотах 1600–3000 м [6]. В эту же группу перспективности, вероятно, можно включить *L. syringantha* var. *wolfii* и *L. alberti*, относящиеся к секции *Isoxylosteum* Rehd., распространенной в Тибете и прилегающих горных

массивах. Сеянцы этих двух видов погибли в первую зиму в результате вымерзания, а также из-за выпревания корневой шейки.

Анализируя приведенные выше данные, можно сделать вывод, что в условиях Сахалина более перспективны те виды, генезис которых связан с влажными районами умеренной зоны. Растения, исторически связанные с засушливыми областями, сильно поражаются паразитическими грибами. Субтропические жимолости Восточной Азии и представители древней центральноазиатской секции *Isoxylosteum* подвержены выпреванию корневой шейки, а средиземноморские виды неперспективны по причине вымерзания.

ЛИТЕРАТУРА

1. Скворцов А.К., Куклина А.Г. Голубые жимолости. Ботаническое изучение и перспективы культуры в средней полосе России. М.: Наука, 2002. 160 с.
2. Krüssmann G. Handbuch der Laubgehölze. Berlin-Hamburg: Verlag Paul Parey, 1977. Bd 2. 468 s.
3. Методика фенологических наблюдений в ботанических садах СССР // Бюл. Гл. ботан. сада. 1979. Вып. 113. С. 3–11.
4. Егорова Л.Н., Шейко В.В. Микобиота рода *Lonicera* на Сахалине // Растения в муссонном климате. Материалы 3-й международной конференции "Растения в муссонном климате" (Владивосток, 22–25 октября 2003 г.). Владивосток: БСИ ДВО РАН, 2003. С. 68–71.
5. Недолужко В.А. Систематический и географический обзор жимолостей северо-востока Евразии // Комаровские чтения. Владивосток, 1986. Вып. 33. С. 54–109.
6. Hsu P.-sh., Wang H.-j. *Lonicera* L. // Flora Republicae Popularis sinicae. Delectus florae Republicae Popularis sinicae. Beijing: Science Press, 1988. Т. 72. Р. 143–259.

Сахалинский ботанический сад ДВО РАН,
Южно-Сахалинск

Поступила в редакцию 23. 12.2005 г.

SUMMARY

Sheiko V.V. Introduction of honeysuckle (Lonicera L.) into the south of Sakhalin

Honeysuckle species, naturally distributed in damp climate regions within the temperate zone, proved to be more perspective for introduction into the redundant damp climatic regions of Sakhalin. The species, naturally distributed in arid regions, are extremely sensitive to pathogenic fungi. Subtropical East-Asian species of honeysuckle and the species of archaic Central Asian Section *Isoxylosteum* are damaged by foot rot. Mediterranean species are not winter hardy.

ФЛОРИСТИКА И СИСТЕМАТИКА

УДК 582.623.2

О СИБИРСКОМ “БАЛЬЗАМИЧЕСКОМ” ТОПОЛЕ

А.К. Скворцов

Тополям, как и всем амфимиктным видам, особенно широкоареальным, свойствен значительный внутривидовой полиморфизм. Кроме того, их виды довольно легко гибридизируют друг с другом (хотя, конечно, и не каждый с любым другим). Тополы легко размножаются вегетативно, быстро растут и поэтому широко используются для озеленительных и разного рода мелиоративных насаждений. Эти обстоятельства порождают большие затруднения для их систематики. Тем более, что здесь сталкиваются два разных подхода: ботаника-систематика интересуют родственные отношения растений, а дендролога и лесоведа – их хозяйственные и эстетические качества. В последнем случае названия, звучащие одинаково с видовыми, часто получают индивидуальные деревья, которые далее хотя и могут быть размножены вегетативно, но все их потомство так и остается индивидуальным генотипом. Как мне представляется, во многих случаях удачным выходом из трудного положения может быть использование категории “ното – вида” (“nothospecies”).

В 1957 г. известный исследователь лесов Сибири Г.В. Крылов [1. С. 123] описал новый вид тополя: “тополь сибирский бальзамический” – *Populus sibirica* G. Kryl. et Grig. sp. nova. И указал для него следующее распространение: “В естественном состоянии встречается по долинам рек в предгорьях Алтая и Саян. В культуре широко распространен в озеленении в Новосибирске, Томске, Красноярске, Барнауле, Новокузнецке, Кемерове, Тобольске, Горно-Алтайске, Онгуде, Семипалатинске, Павлодаре, а также в степных населенных пунктах в Кулунде и Хакасии и в полезащитных лесных полосах” В работе 1961 г. Г.В. Крылов [2. С. 102, рис. 27] дает и карту распространения этого тополя в Западной Сибири.

Согласно Г.В. Григорьеву [3], “сибирский бальзамический тополь” широко распространен в искусственных насаждениях в областях Северного и Центрального Казахстана. З.И. Лучник [4. С. 122–125] также хорошо отличала этот тополь от других и указывала на его широкое распространение в Алтайском крае.

В гербарии Томского университета (ТК) мне удалось видеть образцы, собранные и определенные самим Г.В. Крыловым, поэтому полагаю, что имею достаточно ясное представление об описанном им дереве. Но если упомянутые выше авторы говорили о широком распространении “сибирского бальзамическо-

го” тополя в Сибири и северной половине Казахстана, то я мог засвидетельствовать столь же широкое его обитание на Урале (Екатеринбург, Уфа), а также в областях Саратовской, Волгоградской, Московской, Смоленской, Калужской, Вологодской, Архангельской, в республике Коми (Сыктывкар и окрестности). А к востоку – в Иркутске, Улан-Удэ и Чите. И, наконец, в Москве, в частности, совсем рядом с моим местожительством – в Измайлове на Сиреневом бульваре.

К сожалению, описание Г.В. Крылова было дано только на русском языке и, следовательно, просто было проигнорировано систематиками; потому до сих пор практически игнорируется и в специальной дендрологической литературе.

В подтверждение изложенного приведу несколько цитат из серьезных источников.

Г.В. Григорьев [3. С. 44]: «Несмотря на повсеместное широкое распространение тополя бальзамического в Западной Сибири и в Казахстане, для многих ботаников и лесоводов неясно его видовое название. Во “Флоре СССР” и в дендрологических пособиях этот тополь значителен как *Populus balsamifera* L. Во “Флоре Западной Сибири” он не описан. У ботаников и лесоводов Западной Сибири известен под именами сибирский гибридный (лавролистный × бальзамический), лавролистный × черный, сибирский бальзамический, местный гибридный, сибирский душистый; в Алтайском и Карагандинском ботанических садах значителен как т. бальзамический Линнея».

З.И. Лучник [4. С. 122]: “В дендрологической литературе этот тополь до сих пор не имеет узаконенного и единого ботанического названия. В Горноалтайске он был получен из Ленинградской лесотехнической академии под названием *P. suaveolens*, из Лениногорского сада под названием *P. petrowskiana*, из Липецкой лесостепной станции как *P. balsamifera*. В Западной Сибирь он проник как тополь бальзамический и под этим названием размножался многие, годы”

А.П. Царев [5. С. 42]: “Видимо, разновидностью является и *P. sibirica* G. Kryl. et Grig., естественный ареал которого составляет всего 2–3 тыс. га, а искусственный – до 50 тыс. га” (И больше об этом тополе не сказано ничего!).

И.Ю. Коропачинский и Т.Н. Встовская [6. С. 87]: “В Сибири и на Дальнем Востоке бальзамический тополь и его многочисленные гибриды давно и широко используются в озеленении” (И больше ничего!).

Как явствует из последней цитаты, а равно из специальных трудов П.П. Бессчетнова [7] и В.Т. Бакулина [8], в Сибири и Казахстане до сих пор считается широко распространённым *P. balsamifera* L. Мне *P. balsamifera* хорошо знаком и по гербариям, и по его естественным местообитаниям в ряде районов Аляски. Но в Сибири в массовых посадках мне нигде видеть его не довелось: везде только “сибирский бальзамический”

Что наш тополь – не *P. balsamifera*, а гибрид между представителями секций *Aigeiros* и *Tasamahaca* – это достаточно очевидно. Из секции *Aigeiros* его родитель – это тоже достаточно очевидно – *P. nigra* L.; *P. deltoids* Marsh. проявил бы себя в листьях более решительно, а остальные члены этой секции – южане, и где-нибудь в Сыктывкаре их потомство вряд ли бы выжило. Наиболее вероятный второй родитель из секции *Tasamahaca* – *P. balsamifera* L. Он появился у нас в России, видимо, около середины XVIII в.; в европейской части России его еще можно встретить кое-где в старых парках. Но в целом он явно находится на пути к исчезновению. Зато он с местным *P. nigra* L. породил *P. sibirica*, отличающийся легким размножением, энергичным ростом и нетребовательностью к почвенным условиям и благодаря этому быстро разошедшийся по всей стране – в культуре и даже как бы в одичалом состоянии на месте бывших поселений или стоянок. Такого рода полудикие

растения в предгорьях Алтая и Саян З.И. Лучник и Г.В. Крылов приняли за аборигенные, но по крайней мере на Алтае я мог убедиться, что это не так.

Американский *P. balsamifera* по характеру ареала может быть назван широкобореальным. Наш *P. nigra* в европейской части России достигает на Северной Двине почти 64° с. ш. [9], на Оби – 60°40', а на Енисее – даже до 64° с.ш. [2]. Этим и ареал *P. sibirica* определяется как весьма широкий и соответствующий климатическим условиям России.

Место появления *P. sibirica* определить очень трудно. Можно предположить, что он появился действительно в Сибири от скрещивания местного *P. nigra* с интродуцированным *P. balsamifera*. Время – во всяком случае в середине–конце XIX в. он уже существовал и имел некоторое распространение. В настоящее время он представлен несколькими клонами. В Москве и Подмосковье я мог отметить по крайней мере 3 клона: 2 женские и 1 мужской. Г.В. Григорьев [2] и З.И. Лучник [4] сообщают тоже о наличии ряда клонов, в том числе образующихся от новых скрещиваний.

Из всего изложенного, мне кажется, вытекает необходимость узаконить название *P. sibirica* в качестве ното-вида. Как известно, “границы ното-таксонов устанавливаются так, чтобы ими были охвачены все особи, возникшие от скрещивания представителей указанных родительских таксонов” [10. С. Н-4]. Поэтому диапазон проявления всех признаков может быть весьма широк, и различные отклонения от приводимого описания вполне допустимы.

P. × sibirica G. Krylov et Grigoriev ex A. Skvortsov nothospecies nova. Arbor sat alta (ad 25 m), cortice usque ad aetatem maturam (et saepe senior) glabra viridescente vel lutescente. Ramuli 2–3-ennes rotundati glabri laete viridicinerascens. Ramuli rosulantes desunt. Petioli tenui, ad 5 (–6) cm. longi, superne indistincte sulcati, sub laminam vix compressi, glabri vel paullo pubescentes. Lamina foliorum (rami maturi, nee sobolis) ovate – attenuata, basi saepissime orbicularis v. fere truncata v. late – cuneata, saepe (in foliis superioribus ramuli elongati) subtriangularis; distincte bicolor: superne obscure, subtus pallide viridis; margine minute crenulato-dentata, glabra vel rarius novella paullo pilosa; 6–10 cm longa, 4–6 cm lata. Ratio long, laminae / long, petioli vulgo non excedit 2½. Amenta glabra, feminea capsulis levibus (nee tuberculatis) subsessilibus 2-valvatis, saepissime sterilibus.

Est probabilissime hybrida *Populus balsamifera* L. × *P. nigra* L. In Russia in plantariis frequentissima ab Smolensk ad Saratov et Syktyvkar; etiam Ural et Sibiria medii et australiores, Transbaicalia inclusa.

Typus (hic designatus): In urbe Novosibirsk, platea Lermontovi, in horto scholae calculatorum, 9. Junio 1955 G. et E. Krylov. ТК. Isotypus МНА.

Тополь сибирский. Деревья до 25 м высоты, с корой до достижения зрелого возраста (а часто и далее) гладкой зеленоватой или желтоватой. Молодые побеги гладкие голые, округлые (чем отклоняется участие *P. laurifolia*). Розеточные побеги (истинные брахибласты) отсутствуют (это признак секции *Aigeiros*). Листья с довольно длинными и тонкими черешками и сравнительно короткими пластинками. Черешки сверху обычно с б.м. заметным желобком (влияние *P. balsamifera*), но иногда и без него, под пластинкой обычно очень слабо или даже едва заметно сплюснутые. Пластинки обычно широкояйцевидные с сильно оттянутой верхушкой, не более чем в 2–2½ раза длиннее черешка (что отражает влияние *P. nigra*), отчетливо двуцветные: верхняя сторона темная, а нижняя – бледно-зеленая (это влияние *P. balsamifera* и опять же отклоняется влияние *P. laurifolia*). У ростовых побегов верхние листья часто с усеченным основанием и по общей форме б.м. треугольные (влияние *P. nigra*). По краю листья мелко городчато-зубчатые (что говорит против возможного влияния *P. deltoides*

Marsh). Коробочка двустворчатая (это против возможного участия *P. suaveolens* Fisch.), почти сидячая (что согласно с *P. balsamifera*), часто недоразвитая (что обусловлено гибридной природой растения). Опушение (побегов, листьев, сережек) чаще вовсе отсутствует, но иногда имеется весьма рыхлое.

Тип: Город Новосибирск, улица Лермонтова, сад курсов счетоводов, 9.VI.1955. Г.В. и Э.Г. Крыловы. Гербарий Томского университета (ТК). Изотип – гербарий Главного ботанического сада в Москве (МНА).

Узаконение названия "*Populus sibirica*" вызывает и некоторые вопросы, на которые постараюсь ответить.

Первое: правомерно ли использование эпитета "sibirica"? Index Kewensis содержит одно упоминание [11. Vol. 2. P. 606] названия *Populus sibirica* со ссылкой на Тауша (Tausch [12]). Привожу дословно отрывок из статьи Тауша, в котором упоминается эпитет "sibirica": "Die in Gärten als *P. pendula* und *sibirica* vorkommende Art ist nur eine Abänderung der *P. benzoifera* mit schlaffen hängenden Zweigen" ("Встречающееся в садах под названием *P. pendula* и *sibirica* дерево есть только разновидность *P. benzoifera* с поникающими ветвями"). Ни описания (кроме упоминания плакучести ветвей), ни ссылки на какое-либо опубликованное описание нет. К тому же Тауш считает упоминаемые им садовые формы разновидностями. Т.е. упоминаемый Таушем эпитет *sibirica* есть просто *nomen nudum*. А вот *Populus benzoifera* Tausch на этой же странице действительно описывается как новый вид (правда, это оказался *P. tremuloides* Michaux).

Второй вопрос: нельзя ли воспользоваться для обозначения "сибирского балзамического" тополя каким-то уже раньше действительно опубликованным названием? – Нет, нельзя, и по двум причинам:

1. Все известные мне опубликованные бинарные названия гибридов между секциями Aigeiros и Tacamahaca относятся к другим комбинациям родительских пар. Так, *P. berolinensis* Dippel – это *P. nigra* L. (или *P. deltoids* Marsh) × *P. laurifolia* Ledeb. *P. rasumowskiana* Schröder ex Dippel разными авторами принимается то за *P. candicans* Ait. × *P. suaveolens* Fisch., то за *P. nigra* L. × *P. suaveolens* Fisch. *P. petrowskiana* Schneid. (?)¹ принимается за *P. canadensis* Desf. × *P. suaveolens* Fisch. или даже просто за разновидность *P. canadensis* Desf. *P. woobstii* (Schröder ex Regel) Dode – разными авторами принимается за *P. candicans* Ait. × *P. suaveolens* Fisch. или *P. tristis* Fisch. × *P. laurifolia* Ledeb. (т.е. здесь как будто секция Aigeiros совсем не участвовала); *P. generosa* Henry = *P. deltoids* Marsh. × *P. trichocarpa* Torr. et Gray.

2. Все названия (в частности, все названия, восходящие к каталогу Шредера [13] были даны первоначально индивидуальным деревьям, т.е. как личные прозвища. Если они и были размножены черенками как особый сорт, генотип при этом остается индивидуальным. И давать ему латинские названия, подобные видовым, нежелательно. Следует обратиться к кодексу номенклатуры культурных растений. К тому же индивиды (или клоны) обычно трудно различимы и в коллекциях постоянно перепутываются.

За поддержку моей работы благодарю Российский фонд фундаментальных исследований (грант РФФИ 05-04- 48569 а).

А.И. Шанцеру, И.В. Беляевой и И.А. Савинову я признателен за техническую помощь, а Р.В. Трохинской – за компьютерный набор рукописи.

¹ Rehder [14] приписывает авторство Шнейдеру, но в трудах Шнейдера [15, 16] упомянуты Schröder ex Regel 1989; Регель [17] же *P. petrowskiana* принимает за разновидность *P. canadensis* Desf.

1. Крылов Г.В. Природа лесов Западной Сибири // Тр. по лесн. хоз-ву Зап. Сибири. 1957. Вып. 3. С. 91–146.
2. Крылов Г.В. Леса Западной Сибири. М.: Изд-во АН СССР, 1961.
3. Григорьев Г.В. Опыт интродукции тополей в Центральный Казахстан // Тр. Карагандин. ботан. сада. 1960. Вып. 1. С. 30–52.
4. Лучник З.И. Интродукция деревьев и кустарников в Алтайском крае. М.: Колос, 1970.
5. Царев А.П. Сортоведение тополя. Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та. 1985.
6. Коропачинский И.Ю., Встовская Т.Н. Древесные растения Азиатской России. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2002.
7. Бессчетнов П.П. Тополь: (Культура и селекция). Алма-Ата: Кайнар, 1969.
8. Бакулин В.Т. Интродукция и селекция тополя в Сибири. Новосибирск: Наука, 1990.
9. Скворцов А.К., Гадырка В.Д. О северных пределах распространения черного тополя в Европейской части СССР // Бюл. Гл. ботан. сада. 1987. Вып. 146. С. 30–36.
10. Международный кодекс ботанической номенклатуры (сент-луисский). СПб., 2001.
11. Index kewensis L.: Kew Gardens, 1895. Vol. 2.
12. Tausch J.F. Botanische Beobachtungen // Flora. 1838. Bd. 21, N 47. S. 745–755.
13. Шредер Р. Указатель растений дендрологического сада Московского сельскохозяйственного института. М.: Кушнерев, 1899.
14. Rehder A. Manual of cultivated trees and shrubs. N.Y.: McMillan, 1940.
15. Schneider C.K. Illustriertes Handbuch der Laubholzkunde (1904). Jena: Fischer, 1906. Bd. 1.
16. Schneider C.K. Die bisher bekannten Pappel-Bastarde // Mitt. Dt. dendrol. Ges. 1932. Bd. 44. S. 25–30.
17. Регель Э.Л. Русская дендрология. СПб.: Рилькер, 1889. Вып. 2.

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

Поступила в редакцию 12.01.2006 г.

SUMMARY

Skvortsov A.K. On Siberian “balsamic” poplar.

The poplar, widely cultivated in West Siberia and North Kazakhstan, was supposed to be the American species – *Populus balsamifera*. In 1857 G.V. Krylov, believing it to be an indigenous plant within the area of Altai and Sayan Mountains, proposed to name it *Populus sibirica*. Unfortunately Krylov’s description was published in Russian only and so it was ignored. The author argues in favour of this poplar to be a hybrid between *P. balsamifera* and the native species *P. nigra*, and proposes to validate the name *P. sibirica* as a nothospecies.

УДК 582.475

СТРОЕНИЕ СЕМЯН И СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ *PSEUDOLARIX GORDON (PINACEAE)*

А.Н. Сорокин

Pseudolarix Gordon 1858 – монотипный род сосновых, представленный в настоящее время единственным реликтовым видом *Pseudolarix amabilis* (J. Nelson) Rehder, распространенным на весьма ограниченной территории в Юго-Восточном Китае [1–3]. Несмотря на весьма узкий природный ареал, благодаря высоким декоративным качествам и устойчивости в культуре *Pseudolarix* интродуци-

рован во многих субтропических регионах мира, в том числе в России на Черноморское побережье Кавказа [4–7].

С момента описания этого рода встал вопрос о его систематическом положении. Принадлежность *Pseudolarix* к семейству *Pinaceae* не вызывала сомнения, однако в пределах семейства филогенетические связи этого рода до сих пор остаются неясными.

Так, согласно одной из наиболее распространенных систем семейства, базирующейся на особенностях побеговых систем [8–10], *Pseudolarix* является ближайшим родственником *Larix* Mill. и наряду с *Cedrus* Trew включается в подсемейство *Laricoideae*. О родстве *Pseudolarix* с *Larix*, по мнению сторонников этой системы, свидетельствует отчетливый диморфизм побегов, а также листопадность, характерная для *Pseudolarix*. Подобная точка зрения, особенно широко распространенная в отечественной литературе [11–15], неоднократно подвергалась весьма обоснованной критике, основной аргумент которой – невысокое филогенетическое значение упомянутых признаков вегетативной сферы, появившихся в процессе эволюции в разных таксономических группах независимо (см. [16]).

Противоположной точкой зрения на филогенетические связи *Pseudolarix* можно назвать систему, основы которой были заложены Ph. Van Tieghem [17], изучившим первичное строение корня. На основе особенностей расположения смолоносных каналов, Van Tieghem объединил *Pseudolarix* в одну группу с родами *Abies* Mill., *Cedrus*, *Keteleeria* Carrière, *Tsuga* Carrière, противопоставив им группу *Larix*, *Picea* A. Dietr., *Pinus* L. и *Pseudotsuga* Carrière. Несмотря на то что это подразделение семейства *Pinaceae* основано фактически на единственном признаке, система Van Tieghem находит подтверждение в исследованиях анатомического строения листьев [18], коры [19], отчасти – древесины [20, 21]. В пользу этой же системы свидетельствует строение женских репродуктивных структур сосновых: морфология шишек и семян [16], анатомия кроющих чешуи [22], анатомия семян [23–26], а также результаты исследования эмбриологических процессов [27]. Показательно, что даже хемо- и геносистематические исследования *Pinaceae* [28–30] подтвердили правомерность подхода Van Tieghem [17]. Таким образом, в последнее время большинство специалистов склонно рассматривать *Pseudolarix* в составе *Abietoideae* вместе с *Abies*, *Cedrus*, *Keteleeria* и *Tsuga* s. l. В пределах же этой группы взаимосвязи *Pseudolarix* еще более неясные.

К упомянутым выше двум точкам зрения на систематическое положение *Pseudolarix* следует добавить и третью, которая стала вполне закономерным, на наш взгляд, итогом затянувшейся дискуссии о систематическом положении *Pseudolarix*. Данная точка зрения заключается в обособлении *Pseudolarix* в монотипное подсемейство *Pseudolaricoideae*, что было предложено L. Chu Li [31] с привлечением результатов кариологических исследований. Дело в том, что для большинства представителей *Pinaceae* характерно наличие в диплоидном наборе 24 хромосом ($2n = 24$). Тогда как *Pseudolarix* с 44 хромосомами в диплоидном наборе ($2n = 44$) является исключением [13].

Однако данное систематическое новшество было принято далеко не всеми специалистами. Возможно, не последнюю роль в неприятии данной точки зрения рядом авторов сыграл и тот факт, что в последние десятилетия стремительно выросло число монотипных надродовых таксонов *Coniferae*. Подобная тенденция, на наш взгляд, не должна пугать систематиков, так как отражает объективно более высокий уровень дифференциации хвойных на роды и надродовые единицы, нежели у более прогрессивных в эволюционном отношении групп

цветковых. Достаточно сказать, что большинство современных родов сосновых сформировалось, согласно последним палеонтологическим работам, на границе мела и кайнозоя [32–36], и в настоящее время представляют собой довольно обособленные комплексы. Тогда как время формирования многих современных родов, скажем злаков, приходилось на плейстоценовый период [37]. А кроме того, в таких прогрессивных семействах цветковых и в настоящее время продолжается генезис новых родов.

Что касается рода *Pseudolarix*, то последние палеонтологические исследования фоссилий, относящихся к этому роду, продемонстрировали удивительную эволюционную стабильность *Pseudolarix*. Так, согласно современным данным [33], наиболее древняя достоверная находка *Pinaceae* относится именно к роду *Pseudolarix* – это брахибласты *Pseudolarix* из поздней юры Дальнего Востока России и Северо-Восточного Китая. Удивительно, но как показали детальные исследования этих фоссилий, они практически неотличимы от единственного современного представителя этого рода – *P. amabilis*. Именно к этому, ныне живущему, виду и были отнесены авторами наиболее ранние ископаемые остатки сосновых. Этот поразительный факт служит, по нашему мнению, достаточно убедительным аргументом в пользу обособленного положения *Pseudolarix* в пределах семейства *Pinaceae*.

Таким образом, вопрос о систематическом положении *Pseudolarix* окончательно решенным назвать сложно. Нет сомнения, что для его разрешения требуются как новые факты по строению, экологии, репродуктивной биологии, биохимии, молекулярной биологии *Pseudolarix*, так и переосмысление уже имеющихся сведений в свете современных научных представлений. В настоящее время в систематике главенствует идея о том, что результаты исследований последовательностей нуклеотидов ДНК различных организмов имеют определяющее значение для решения спорных вопросов систематики. Однако, на наш взгляд, данная позиция, возведенная некоторыми исследователями до уровня парадигмы современной систематики, может сыграть не прогрессивную, а, напротив, тормозящую роль в современной биологической науке. При подобном подходе становятся как бы ненужными дальнейшие, более глубокие, морфологические (в широком смысле) исследования, проводимые на более высоком техническом уровне. Быть может, именно данной настрой современной систематики виновен в столь слабом внимании исследователей к особенностям морфологии и анатомии репродуктивных органов семенных растений, являющихся, по мнению подавляющего большинства исследователей, одними из наиболее консервативных структур растительного организма [38–42].

Достаточно сказать, что по анатомическому строению семян *Pseudolarix* данные в литературе практически отсутствуют. Даже в масштабной классической сводке К. Schnarf [26], в которой, помимо оригинальных данных, автор объединил все имевшиеся на тот момент сведения о строении семян хвойных, об анатомии семян *Pseudolarix* ничего не говорится. Данные по анатомии спермодермы *Pseudolarix* появились лишь сравнительно недавно в работах В.М. Тарбаевой [25, 43]. Однако, к сожалению, систематичные описания строения спермодермы представителей семейства в указанных работах не приводятся, а лишь для некоторых видов предельно кратко отмечаются отдельные особенности этой структуры. Заметно усложняет анализ результатов исследований В.М. Тарбаевой терминологическая путаница, допущенная в описаниях анатомического строения спермодермы. Автор смешивает понятия “гистологическая зона” (паренхотеста, склеротеста, саркотеста) и “гистогенетическая зона” (экзо-, мезо- и

эндотеста), практически не различая термины “мезотеста” и “склеротеста”, “эндотеста” и “паренхотеста” (см. [25]). Кроме того, многие результаты исследований спермодермы сосновых, изложенные в работах В.М. Тарбаевой, не соотносятся ни со сведениями более ранних авторов, ни с нашими материалами, что позволяет нам усомниться в достоверности полученных автором результатов.

С целью восполнить указанный пробел в морфологии семейства *Pinaceae* и внести вклад в разрешение вопроса о систематическом положении рода *Pseudolarix* мы изучили строение семян его единственного представителя.

Часть материала для исследования (свежие зрелые семена) была собрана автором в течение 1999–2003 гг. в следующих пунктах интродукции:

- Дендрарий НИИ горного лесоводства и экологии леса, Сочи;
- Дендрологический парк государственного предприятия “Южные культуры”, Адлер, Сочи;
- Городские парки Сочи.

Вторая часть изученного материала (сухие или фиксированные семена) была получена из следующих источников:

- Ботанический музей БИН РАН, Санкт-Петербург;
- Карпологическая коллекция Субтропического ботанического сада Кубани, Уч-Дере, Сочи;
- Карпологическая коллекция группы хемосистематики и эволюционной биохимии ГБС им. Н.В. Цицина РАН, Москва.

Образцы подбирали с целью исследовать семена представителей *Pseudolarix amabilis* как из природных местообитаний, так и из различных пунктов интродукции, характеризующихся неодинаковыми экологическими условиями.

Морфологические исследования проводили при помощи бинокулярной лупы МБС-9. Анатомические срезы проводили в средней части тела семени перпендикулярно большей его оси (для уточнения деталей строения отдельных клеток делали также и продольные срезы) при помощи опасной бритвы или микротомы МРТУ-42. Для изготовления срезов материал предварительно выдерживали в смеси Э. Страсбургера (дистиллированная вода : этиловый спирт 70°: глицерин – 1 1 1). Часть материала подвергали обезвоживанию в серии спиртов возрастающих концентраций с последующей пропиткой парафином, согласно методике, предложенной в указанном издании [44]. Для выявления степени лигнификации клеточных стенок проводили реакцию на одревеснение с флороглюцином и соляной кислотой. Временные препараты готовили по общепринятым методикам [44, 45]. Для исследований использовали световой микроскоп БИОЛАМ; для уточнения ряда деталей проводили исследования на сканирующем электронном микроскопе HITACHI S-405A (Межфакультетская лаборатория электронной микроскопии МГУ). Рисунки были выполнены при помощи рисовального аппарата РА-4. В описаниях использована терминология из работ [26, 38, 46].

Морфология семян *Pseudolarix amabilis* (рис. 1, а). Семена сравнительно крупные, обычно светлые серовато-коричневые, в очертаниях удлинненно-полукаплевидной формы, с единственным крылом. Тело семени в плане широкояйцевидное или округлое, слегка уплощенное, с притупленным микропилярным концом, более светлое, чем крыло. Крыло семени нормально развитое, плотное (непрозрачное), в очертаниях удлинненно-полукаплевидное или неравнобоко-клиновидное, с суженным окончанием, составляющее около 3/4 всей длины семени, прикрепляется к халазальному окончанию тела и охватывает полностью его адаксиальную поверхность и порядка четверти абаксиальной. Крыло легко отделяется от тела семени.

Анатомическое строение спермодермы *Pseudolarix amabilis* (рис. 1 б, 2). (Общее число слоев клеток спермодермы [16–30]).

Спермодерма представлена тес-той, дифференцированной на три гистогенетические зоны: экзо-, мезо- и эндотесту. Экзотеста состоит из эпидермы и одно-, трехслойной гиподермы. Клетки первой мелкие, на поперечном срезе обычно удлиненные тангентально; стенки их утолщены несильно и неравномерно (наружные тангентальные – более мощные), полностью одревесневшие, слоистые; полости содержат флобафены. Гиподерма представлена склереидами разных размеров (от средних до очень мелких) в поперечном сечении обычно округлых или слегка удлиненных тангентально с полностью одревесневшими слоистыми стенками и бесцветными полостями. Стенки склереид, расположенных ближе к эпидерме, очень сильно утолщены и пронизаны немногочисленными длинными ветвящимися поровыми каналцами. Кутикула на поверхности экзотесты тонкая, очень неровная.

Мезотеста подразделена на три зоны. Наружная зона состоит из 3–5 слоев мелких слегка смятых клеток со слабо утолщенными не полностью одревесневшими стенками и бесцветными полостями. Вторая зона (3–6 слоев) представлена округлыми или слабо удлиненными тангентально (на поперечном срезе) некрупными склереидами, сильно утолщенные полностью одревесневшие слоистые стенки которых пронизаны многочисленными длинными почти неветвящимися поровыми каналцами, а полости не окрашены. Внутренняя зона мезотесты (3–4 слоя) образована очень крупными многоугольными частично смятыми (или реже разрушенными) бесцветными клетками с тонкими волнистыми стенками. Между мезо- и эндотестой имеются одна-две очень крупные схизогенные полости, на границе с которыми клетки мезотесты (внутренняя зона) сильно смяты и заполнены флобафенами. В перифериче-

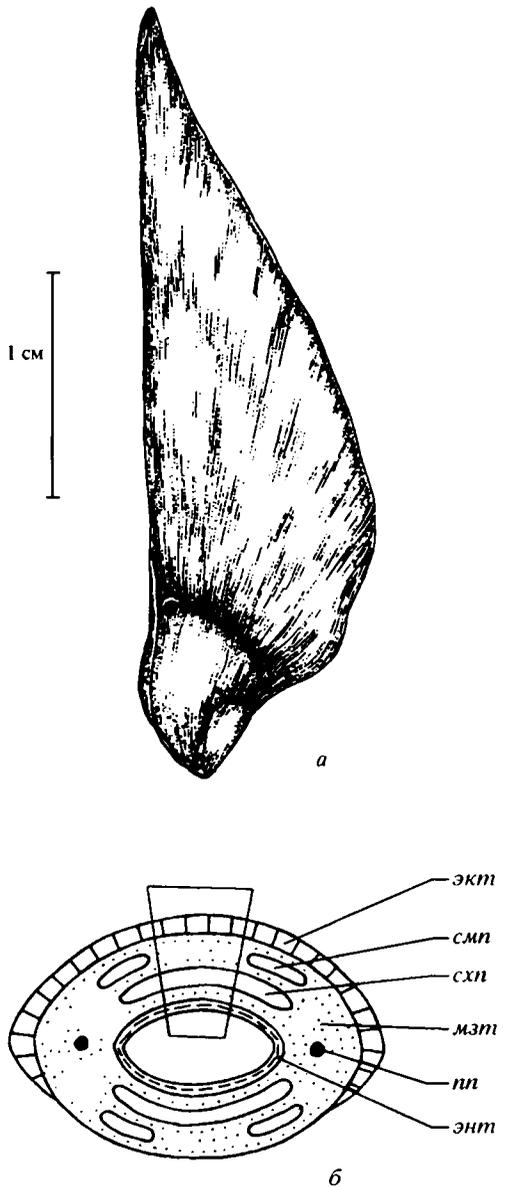


Рис. 1. Семя *Pseudolarix amabilis*

а – вид с абаксальной стороны, б – схема поперечного среза (в рамке часть, изображенная на рис. 2); экт – экзотеста, мзт – мезотеста, эндт – эндотеста, смп – смолоносная полость, схп – схизогенная полость, пт – проводящий пучок

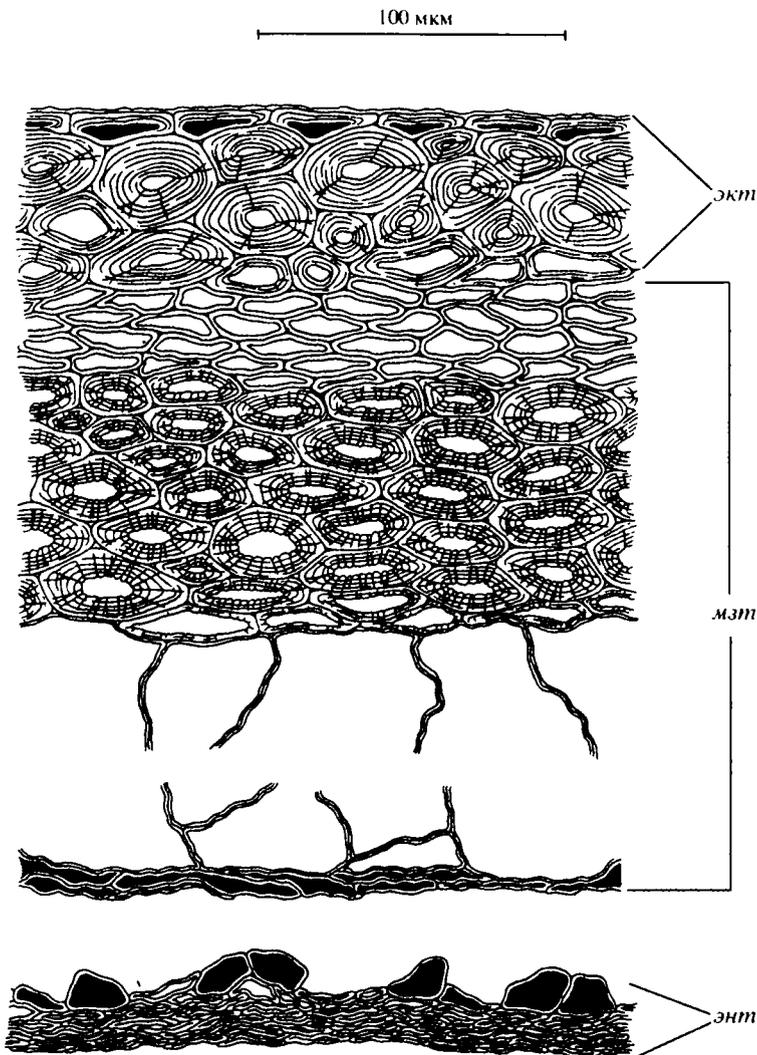


Рис. 2. Строение семенной кожуры *P. amabilis* (поперечный срез)

Усл. обозн. те же, что на рис. 1

ской зоне мезотесты развиты немногочисленные обширные смоляные вместилища с индивидуальными эпителиальными обкладками, в участках расположения которых число клеточных слоев склеротесты сокращается до 1–2, а внутренней зоны мезотесты – до одного.

Эндотеста (5–8 слой) представлена сильно смятыми некрупными бесцветными клетками со слабо утолщенными стенками. Некоторые клетки самого наружного слоя эндотесты содержат в полостях флорафены и могут оставаться несмятыми.

В области ребер семени на границе второй и третьей зон мезотесты сохраняются дериваты двух проводящих пучков (по 2–3 проводящих элемента в каждом).

Как уже отмечалось ранее [23, 47], внешнее строение семян *Pinaceae* весьма однообразно, что в первую очередь связано, по-видимому, с единым основным способом диссеминации – анемохорией. Однако, несмотря на это, нами были выявлены признаки внешнего строения семян, имеющие систематическое значение: форма тела и крыла семени; степень развития и текстура крыла семени; степень покрытия крылом (экзотестой) тела семени; отделимость крыла от тела семени. Учитывая указанные признаки, внешнее строение семян *Pseudolarix* можно охарактеризовать следующим образом. Семена крупные; крыло нормально развито, плотное, покрывает адаксиальную и значительно заходит на абаксиальную сторону тела семени (до 1/4 поверхности), легко отделяется от тела. Подобная характеристика из остальных родов *Pinaceae* применима лишь к родам *Abies* и *Keteleeria*, семена которых, хотя и заметно отличаются формой тела и крыла, но, безусловно, являются наиболее близкими к *Pseudolarix* по внешнему строению.

Анатомическое строение семян (в первую очередь – спермодермы) сосновых гораздо более разнообразно, нежели внешнее строение, причем в основном благодаря многообразию вариантов устройства семенных покровов. Остальные же структуры семени (зародыш и запасающие ткани) в целом устроены у представителей *Pinaceae* весьма однообразно [25, 26, 43, 48].

Семенные покровы *Pinaceae* представлены тестой, подразделенной на три гистогенетические зоны: экзо-, мезо- и эндотесту. Экзотеста в большинстве случаев многослойная, как правило, дифференцированная на эпидерму и гиподерму, сложенную сильно удлинненными вдоль большей оси семени склеренхимными элементами. Мезотеста большинства исследованных представителей семейства подразделена на паренхотесту, довольно однотипную в пределах сосновых, и лежащую конутри от нее склеротесту, демонстрирующую различные варианты дифференциации на подзоны. Склеротеста может в различной степени паренхиматизироваться и редуцироваться. Эндотеста в большинстве случаев немногослойная, паренхимная, зачастую сильно сминаемая в процессе развития семени. Таким образом, изученное нами строение спермодермы *Pseudolarix* полностью вписывается в общий план строения семенной кожуры *Pinaceae*.

Тем не менее в строении спермодермы *Pseudolarix* можно отметить целый ряд признаков, которые могут быть использованы для решения вопроса о филогенетических отношениях *Pseudolarix* с остальными сосновыми. Во-первых, это наличие в спермодерме смоляных вместилищ, что характерно также для семян всех представителей *Abies*, *Cedrus*, *Hesperopeuce*, *Keteleeria*, *Tsuga* s. 1. и не встречается среди представителей остальных *Pinaceae*. Заметим, что этому признаку придавали большое филогенетическое значение многие систематики [16, 17, 26].

Кроме того, наши исследования продемонстрировали наличие в спермодерме *Pseudolarix* дериватов двух проводящих пучков. Помимо *Pseudolarix*, васкуляризация интегумента характерна также для *Abies*, *Cedrus* и *Keteleeria*. Сядует отметить, что ранее в литературе уже указывалось на васкуляризацию спермодермы указанных родов сосновых, кроме *Pseudolarix*, хотя в известных нам более поздних работах, посвященных строению семян *Pinaceae*, данные М. Radais [49] не учитывались и не обсуждались. Исключение составляют представители *Cedrus*, данные о васкуляризации интегумента которых имеются и в других работах [13, 25]. Проводящие пучки в семенной коже *Pseudolarix* нами описаны, по-видимому, впервые, и ранее подобные данные не приводились.

Сходство *Pseudolarix* с родами *Abies*, *Cedrus* и *Keteleeria* выражается также и в гистологической дифференциации мезотесты *Pseudolarix*, гистогенетической зоны спермодермы, демонстрирующей наибольшее многообразие вариантов строения у *Pinaceae*. Мезотеста *Pseudolarix*, как и у представителей указанных родов, довольно многослойная, заметно паренхиматизированная, дифференцированная на наружную и внутреннюю паренхотесты и склеротесту. Однако существенным, по нашему мнению, отличием спермодермы *Pseudolarix* от *Abies*, *Cedrus* и *Keteleeria* является иная структура мезотестальных элементов, которые в данном случае заметно удлинены вдоль большей оси семени, а не тангентально. Проведенные нами исследования строения семенной кожуры у более 80 представителей из 11 узко понимаемых родов *Pinaceae* [23, 24], продемонстрировали высокое систематическое значение такого признака, как форма мезотестальных склерейд и их ориентация относительно большей оси семени. Заметим, что склеренхимные элементы, удлинённые вдоль большей оси семени среди сосновых, помимо *Pseudolarix*, встречаются лишь у представителей рода *Picea*, весьма удалённого по строению семян от *Abies*, *Cedrus* и *Keteleeria*. Этот факт позволяет рассматривать семена *Pseudolarix* в составе отдельной линии морфолого-эволюционных преобразований [24]. Дополнительным доводом в пользу нашего мнения может служить необычная для *Pinaceae* структура клеток наружной паренхотесты *Pseudolarix*, стенки которых заметно утолщены.

Сблизить род *Pseudolarix* по строению семян с каким-либо одним родом из *Abies*, *Cedrus* и *Keteleeria* не представляется возможным. В строении семян *Pseudolarix* признаки этих родов сочетаются калейдоскопически. Так, по морфологии семян *Pseudolarix* ближе к *Abies* и *Keteleeria* (плотное крыло, степень покрытия крылом тела семени, лёгкость его отделения), а по анатомии – к *Cedrus* и отчасти *Keteleeria* (наличие схизогенных полостей в спермодерме, развитая внутренняя паренхотеста). Наиболее логично предположить, что тип строения семян *Pseudolarix* развивался в значительной степени параллельно *Abies*, *Cedrus* и *Keteleeria*-типам и находится с ними приблизительно на одном уровне специализации за исключением некоторых подвинутых *Abies* – *A. nephrolepis* (Trautv., ex Maxim.) Maxim., *A. sutchuenensis* (Franch.) Rehder & H.E. Wilson). Что же касается предполагаемого рядом автором родства *Pseudolarix* с *Larix*, то наши материалы не могут свидетельствовать в пользу этой точки зрения.

Продemonстрированное в нашей работе значительное своеобразие строения семян *Pseudolarix* в очередной раз подтверждается целесообразность подхода L. Chu Li [31], предложившего рассматривать этот род в составе монотипного подсемейства *Pseudolaricoideae*. На основании полученных данных мы полностью поддерживаем точку зрения этого автора, несмотря на то что многие систематики включали *Pseudolarix* либо в *Abietoideae*, либо в *Laricoideae*. На наш взгляд, подобная нестабильность систематического положения *Pseudolarix* внутри семейства также свидетельствует о своеобразии этого рода, что отчасти демонстрируют результаты иммунохимических [29, 50], геносистематических [30] и палеонтологических [33] исследований.

Автор выражает искреннюю благодарность и признательность всем коллегам, оказавшим неоценимую помощь в работе над статьей и в подборе материала для исследования: проф. Л.С. Плотниковой, проф. Е.С. Чавчавадзе, проф. А.П. Меликяну, проф. Ю.Н. Карпуну, проф. В.Ф. Семихову, д-ру биол. наук А.В. Боброву, канд. биол. наук М.С. Романову, Dr. В.А. LePage, Dr. Xuyang Xue.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 05-04-48591).

1. Flora Republicae Popularis Sinica: *Gymnospermae* / Ed. W.C. Cheng, L.-K. Fu. Beijing: Acad. Sinica, 1978. Vol. 7. 542 p.
2. Fu L.K. et al. *Pinaceae* // Flora in China / Ed. Z.Y. Wu, P.H. Raven. Beijing: Science press; St. Louis: Missouri Bot. Garden press, 1999. Vol. 4. P. 11–52.
3. *Rushforth K.D.* Conifers. Facts on File; L.: Helm, 1987. 232 p.
4. Каталог культивируемых древесных растений России. Сочи; Петрозаводск, 1999. 173 с.
5. Вульф Е.В. Хвойные, натурализованные в Государственном Никитском ботаническом саду и на Южном берегу Крыма // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1927/1928. Т. 18. С. 15–66.
6. Карпун Ю.Н. Декоративная дендрология Северного Кавказа. Сочи, 2003. Ч. 1. 111 с.
7. Пилипенко Ф.С. Иноземные деревья и кустарники на Черноморском побережье Кавказа. Л.: Наука, 1978. 292 с.
8. *Vierhapper F.* Entwurf eines neuen Systems der Coniferen // Abh. Kgl. Zool. Bot. Ges. Wien. 1910. Bd. 5. N 4. S. 1–56.
9. *Pilger R.* Klasse *Coniferae* // Die Natürlichen Pflanzenfamilien. 2. Aufl. Leipzig: Engelmann, 1926. Bd. 13. S. 121–166, 199–403.
10. *Krüssmann G.* Handbuch der Nadelgehölze. 2 Aufl. B.; Hamburg: Parey, 1979. 366 S.
11. Булыгин Н.Е., Ярмишко В.Т. Дендрология. СПб.: Наука, 2000. 528 с.
12. Еленевский А.Г. и др. Ботаника высших или наземных растений. М.: Академия, 2000. 432 с.
13. Козубов Г.М., Муратова Е.Н. Современные голосеменные: (морфолого-систематический обзор и кариология). Л.: Наука, 1986. 192 с.
14. Тахтаджян А.Л. Высшие растения. 1. От псилофитовых до хвойных. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 1956. 488 с.
15. Чавчавадзе Е.С., Яценко-Хмелевский А.А. Семейство сосновые (*Pinaceae*) // Жизнь растений. М.: Просвещение, 1978. Т. 4. С. 350–374.
16. *Frankis M.P.* Generic inter-relationships in *Pinaceae* // Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh. 1988. Vol. 45. N 3. P. 527–548.
17. *Van Tieghem P.* Structures et affinités des *Abies* et des genres les plus voisins // Bull. Soc. bot. France. 1891. Vol. 38. P. 406–416.
18. Зеркаль С.В. Сравнительная анатомия листа сосновых (*Pinaceae* Lindl.): Автореф. дис. канд. биол. наук. Минск., 2000. 22 с.
19. Логова Л.И. Анатомия коры хвойных. М.: Наука, 1987. 152 с.
20. Будкевич Е.В. Древесина сосновых. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. 151 с.
21. Чавчавадзе Е.С. Древесина хвойных. Л.: Наука, 1979. 192 с.
22. *Napp-Zinn K., Yu Shi Hu.* Anatomical studies on the bracts in pinaceous female cones. III Comparative study of (mostly Chinese) representatives of all genera // Bot. Jab. Syst. 1989. Vol. 110. N 4. P. 461–477.
23. Сорокин А.Н. Морфология и анатомия семян представителей семейства *Pinaceae* Adans. в связи с проблемами его систематики: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2004. 18 с.
24. Сорокин А.Н., Бобров А.В. Анатомия семенной кожуры представителей *Pinaceae* Adans. и ее значение для систематики семейства // Бюл. Гл. ботан. сада. 2005. Вып. 189. С. 225–235.
25. Тарбаева В.М. Сравнительная морфология и анатомия семян голосеменных. Сыктывкар, 1995. 243 с.
26. *Schnarf K.* Anatomie der Gymnospermen-Samen. В.: Borntraeger, 1937. 156 S. (Handbuch der Pflanzenanatomie); Abt. II. T. 2. Bd. 10 [1].
27. *Buchholz J.T.* Polyembryony among *Abietinae* // Bot. Gas. 1920. Vol. 69. P. 153–167.
28. Арефьева Л.П. и др. Иммунохимические связи в роде *Pinus* и его взаимоотношения с другими родами семейства *Pinaceae* // Бюл. Гл. ботан. сада. 2000. Вып. 179. С. 126–132.
29. *Price R.A.* et al. Relationships among the genera of *Pinaceae*: An immunological comparison // Syst. Bot. 1987. Vol. 33. P. 227–245.
30. *Wang X.-Q.* et al. Phylogeny and divergence times in *Pinaceae*: evidence from three genomes // Mol. Biol. Evol. 2000. Vol. 17. P. 773–781.
31. *Chu Li L.* Subfamily *Pseudolaricoideae* // Acta phytotaxon sinica. 1995. Vol. 33. P. 427–431.
32. *Le Page B.A.* Coniferophytes // Encyclopedia of paleontology / Ed. R. Singer. Chicago; L.: Fitzroy Dearborn publ. 1999. Vol. 1. P. 298–305.

33. *Le Page B.A., Basinger J.F.* Evolutionary and biogeographic history of the genus *Pseudolarix* Gordon (*Pinaceae*) // Intern. J. Plant. Sci. 1995. Vol. 156. P. 910–950.
34. *Miller C.N., Jr.* Mesozoic conifers // Bot. Rev. 1977. Vol. 43. P. 217–280.
35. *Miller C.N. Jr.* The origin of modern conifer families // Origin and evolution of the gymnosperms / Ed. C.N. Beck. N.Y.: Columbia Univ. Press, 1988. P. 448–486.
36. *Stewart W.N., Rothwell G.W.* Paleobotany and the evolution of plants. Cambridge: Cambridge Univ. press, 1993. 521 p.
37. *Цвелев Н.Н.* О происхождении арктических злаков (*Poaceae*) // Ботан. журн. 1976. Т. 61. № 10. С. 1354–1363.
38. *Бобров А.В.* Филогения хвойных: (Анализ современных представлений). М., 2002. 194 с.
39. *Тахтаджян А.Л.* Система магнoliофитов. Л.: Наука, 1987. 439 с.
40. *Меликян А.П.* Сравнительная карпология и систематика покрытосеменных растений // IX Моск. совещ. по филогении растений: Материалы. М.: Изд-во МГУ, 1996. С. 86–88.
41. *Cronquist A.* An integrated system of classification of flowering plants. N.Y.: Columbia Univ. Press, 1981. 1262 p.
42. *Cronquist A.* The evolution and classification of flowering plants. N.Y.: New York Bot. Garden, 1988. 555 p.
43. *Тарбаева В.М.* Атлас ультраструктуры семян голосеменных. СПб.: Наука, 1997. 55 с.
44. *Прозина М.Н.* Ботаническая микротехника. М.: Высшая школа, 1960. 205 с.
45. *Фурст Г.Г.* Методы анатомо-гистохимического исследования растительных тканей. М.: Наука, 1979. 155 с.
46. *Schmid R.* On comorian and other terminology of angiospermous and gymnospermous seed coats: historical perspective and terminological recommendations // Taxon. 1986. Bd. 35. S. 476–491.
47. *Сорокин А.Н.* Значение признаков внешнего строения семян для систематики семейства *Pinaceae* Adans. / Вопросы общей ботаники: традиции и перспективы: Материалы Междунар. науч. конф., посвящ. 200-летию Казан. бот. школы (Казань, 23–27 янв. 2006 г.) Казань, 2006. Ч. 2. С. 40–42.
48. *Martin A.C.* The comparative internal morphology of seeds // Amer. Middl and Natur. 1946. Vol. 36. P. 503–666.
49. *Radais M.* Contribution à l'étude de l'anatomie comparée du fruit des Conifères // Ann. Sci. Natur. Sér. 7. 1894. Vol. 19. P. 165–368.
50. *Семихов В.Ф.* и др. Хемосистематика семейства *Pinaceae* // Фундаментальные проблемы ботаники и ботанического образования: Традиции и перспективы: Тез. докл. конф., посвящ. 200-летию каф. высших растений МГУ (Москва, 26–30 янв. 2004 г.). М.: КМК, 2004. С. 73–74.

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

Поступила в редакцию 17.05.2006 г.

SUMMARU

Sorokin A.N. Seed structure and taxonomical status of *Pseudolarix* Gordon (*Pinaceae*)

Taxonomical status of the monotypic genus *Pseudolarix* in the family *Pinaceae* still has not been clearly defined. Seed morphology and anatomy were studied in order to reveal phylogenetic relationships of the genus. The description and line drawing of anatomical structure of *Pseudolarix* seed coat have been presented for the first time. The vascularization of *Pseudolarix*'s ovules by two lateral bundles has been demonstrated first. The results indicate sufficient isolation of the genus *Pseudolarix* from other genera in the family *Pinaceae*, which is also confirmed by biochemical, molecular and paleontological data. They support conversion of the genus *Pseudolarix* into the monotypic subfamily Pseudolaricoideae L. Chu Li 1995 of *Pinaceae*.

АНАТОМИЯ, МОРФОЛОГИЯ

УДК 581.46:582.949.27

МОРФОЛОГИЯ АНДРОЦЕЯ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ШАЛФЕЯ (*Salvia L.*)

Е.В. Байкова

Адаптация цветков многих видов шалфея к определенным группам опылителей обусловила специализацию цветка, в особенности венчика и андроцея, так как именно эти части цветка определяют эффективность процесса перекрестного опыления [1–10]. В отличие от большинства представителей семейства губоцветных в роде *Salvia L.* нормально развиты только две передние тычинки; задние тычинки преобразованы в стаминодии или отсутствуют. Морфологическое строение тычинки весьма своеобразно: связник дорсивентрально уплощенный, разросшийся, сопоставим по ширине с длиной тычиночной нити или превышает ее¹. В связи со значительным разрастанием связника в ширину в пыльнике шалфея выделяются две части, расположенные по разные стороны от тычиночной нити – передняя и задняя² (рис. 1). Задняя часть пыльника объединяет заднее колено связника и заднюю теку, всегда фертильную. Передняя часть пыльника состоит из переднего колена связника и передней теки, более или менее редуцированной, часто стерильной. Разросшиеся связники в цветке шалфея вместе с тычиночными нитями и трубкой венчика обеспечивают строго определенную ориентацию опылителя относительно пыльников и рылец. У многих мелитофильных видов шалфея сформировались тычинки достаточно сложной биомеханической конструкции, в которых разросшееся стерильное переднее колено связника функционирует как “противовес” при опылении [11–16].

Эволюция андроцея и формирование различных структурно-функциональных типов “аппарата опыления” в значительной степени обусловили филогенез рода *Salvia* и дифференциацию внутривидовых таксонов [8, 10]. Тип тычиночного аппарата определяет уровень структурной организации, соответствующий в общепринятых системах [17–19] рангу подрода и лишь в некоторых случаях –

¹ Здесь и далее термином “тычиночная нить” мы обозначаем свободную часть тычиночной нити, не сросшуюся с венчиком.

² Определения “передний” и “задний” обозначают положение частей пыльника относительно тычиночной нити на начальных этапах формирования цветка, как это принято в отечественной литературе.

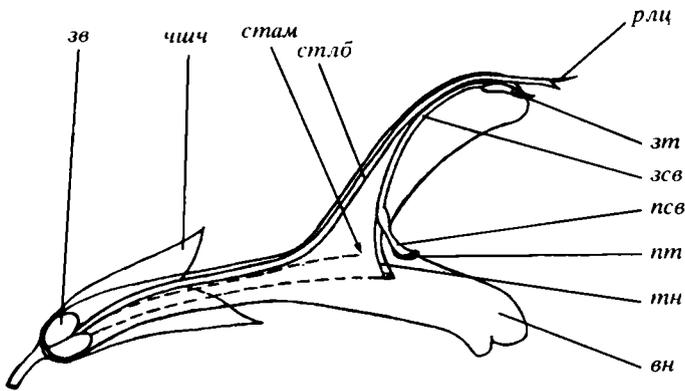


Рис. 1. Схема цветка *Salvia glutinosa* в разрезе

чшч – чашечка, вн – венчик, псв – переднее колено связника, зсв – заднее колено связника, пт – передняя тека, зт – задняя тека, тн – свободная часть тычиночной нити, стам – стаминодий, рлц – рыльце, стлб – столбик, зв – завязь

секции. Основные морфологические признаки тычинок (соотношения длины тычиночной нити и связника, а также колен связника друг с другом, степень редукции передних гнезд, особенности их срастания) отражают степень их специализации и имеют диагностическое значение на надвидовом уровне.

Цель данной работы – выявить устойчивые сочетания основных морфологических признаков тычинок для видов шалфея, интродуцированных в Центральном сибирском ботаническом саду, и установить их соответствие выделенным нами ранее основным структурным типам андроеца [8, 10] и таксономическим группам. Анализ структурных особенностей андроеца модельных видов шалфея является частью комплексного эволюционно-морфологического исследования представителей этого рода, выполняемого нами с 1988 г. до настоящего времени.

На растениях, выращенных на интродукционных участках Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (ЦСБС), было изучено строение андроеца у 42 видов рода *Salvia* (см. таблицу). Исследованные виды относятся к 12 секциям, согласно системе G. Bentham [17], и к 13 секциям, согласно системе J. Briquet [19], т.е. охватывают почти все секции рода. Поскольку системы Bentham и Briquet, отражающие надвидовую структуру рода в полном объеме, в значительной степени устарели, при отнесении исследованных видов к той или иной секции нами учтены более поздние таксономические работы. Для видов шалфея Старого Света в основном придерживались системы А.М. Махмедова [20]. Для видов американского подрода *Calosphace* Benth. указаны секции согласно монографической обработке С. Epling [21], приведенные в квадратных скобках, так как они сопоставимы с группами более низкого ранга в системах, принятых ранее для других подродов.

Растения были выращены из семян, полученных по делектусам, их видовая принадлежность проверена автором по соответствующим региональным сводкам и монографиям. Строение тычинок изучали в цветках разного возраста в пределах тирса, выбрав по 5 соцветий с 10 модельных растений каждого вида. Измерения проводили на свежесобранном материале. Микроморфологические признаки (расположение проводящих пучков, степень редукции передних тек, особенности срастания тычинок) изучали на временных препаратах, изготов-

Структурные особенности тычинок у видов *Salvia*, интродуцированных в ЦСБС СО РАН

Вид	Заднее колено связника	Переднее колено связника	Соотношение длины колена связника	Передние теки	Характер соединения тычинок	Структурный тип (по 8) и наличие подвижного сочленения нити со связником (+)
Subg. <i>Salvia</i>						
Sect. <i>Salvia</i>						
<i>Salvia officinalis</i> L.	Слегка изогнутое	Слегка изогнутое	1,17	Фертильные	Постгенитальное срастание между передними теками	2+
<i>S. ringens</i> Sibth. et Sm.	То же	То же	1,53		То же	2+
<i>S. taraxacifolia</i> Coss. ex Hook. f.	"	Слегка изогнутое, уплощенное, слегка расширенное	1,14		Тычинки свободные	1+
Sect. <i>Drymosphace</i>						
<i>S. glutinosa</i> L.	Удлиненное, дуговидно изогнутое	Короткое, слегка изогнутое, уплощенное, с расширением	4,82	Стерильные	Постгенитальное срастание между передними теками	3+
<i>S. nubicola</i> Wall.	То же	То же	4,75		То же	3+
<i>S. forskahelei</i> L.	"	"	4,41	Стерильные, редуцированы	Тычинки свободные	3+
Sect. <i>Euryphace</i>						
<i>S. przewalskii</i> Maxim	Изогнутое	Изогнутое	1,05	Фертильные	Постгенитальное срастание между передними теками	1+
Sect. <i>Nactosphace</i>						
<i>S. canariensis</i>	Удлиненное, слегка изогнутое	Короткое, слегка изогнутое, уплощенное с расширением	4,86	Стерильные, редуцированы	То же	3+

(продолжение таблицы)

Вид	Заднее колено связника	Переднее колено связника	Соотношение длины колен связника	Передние теки	Характер соединения тычинок	Структурный тип (по 8) и наличие подвижного сочленения нити со связником (+)
Subg. <i>Leonia</i>						
Sect. <i>Pycnosphace</i>						
<i>S. columbariae</i> Benth.	Слегка изогнутое	Слегка изогнутое	2,25	Фертильные	Тычинки свободные	1+
Sect. <i>Echinosphece</i>						
<i>S. cardiacea</i> Benth.	Удлиненное, прямое	Короткое, прямое	4,33	Фертильные, редуцированы	То же	1+
Sect. <i>Heterosphece</i>						
<i>S. stenophylla</i> Burch. et Benth.	Слегка изогнутое	Слегка изогнутое	1,33	Фертильные		1+
Sect. <i>Neosphece</i>						
<i>S. nilotica</i> Juss. ex Jacq.	То же	То же	1,11			1+
Sect. <i>Eremosphace</i>						
<i>S. aegyptiaca</i> L.	То же		1,40			1+
Subg. <i>Covola</i>						
Sect. <i>Hemisphace</i>						
<i>S. verticillata</i>	Прямое	Короткое, прямое	2,00	Абортированы	Непочное соединение между задними теками посред- ством пере- плетения трихом	5
<i>S. amasiaca</i> Freyn et Bornm.	Прямое	То же	2,13		То же	5

Subg. *Sclarea*

Sect. *Horminum*

S. viridis L.

4+

Слегка изогнутое

Короткое, изогнутое, уплощенное, расширенное

2,45

Соединение между передними коленами связников посредством папилл

Sect. *Aethiopsis*

S. aethiopsis L.

3+

Удлиненное, дуговидно изогнутое

То же

4,57

Стерильные, редуцированы

Постгенитальное срастание между передними теками

S. argentea L.

3+

То же

То же

4,42

То же

3+

4,68

Sect. *Plethiosphace*

S. pratensis L.

3+

То же

То же

3,33

S. haematodes L.

3+

То же

То же

3,71

S. transylvanica (Shur. ex Griseb.) Schur.

3+

То же

То же

3,13

S. dumetorum Andrz.

3+

Удлиненное, слегка изогнутое

То же

1,03

S. stepposa Schost.

3+

То же

То же

2,27

S. nemorosa L.

3+

То же

То же

1,02

S. deserta Schangin

3+

То же

То же

2,20

S. moldavica Klokov

3+

То же

То же

1,81

S. amplexicaulis Lam.

3+

То же

То же

1,20

S. nutans L.

3+

То же

То же

3,00

S. austriaca Jacq.

3+

То же

То же

5,22

S. jurisicii Cošanin

3+

То же

То же

2,28

S. verbenaca L.

3+

То же

То же

1,30

S. viscosa Jacq.

3+

То же

То же

2,31

(окончание таблицы)

Вид	Заднее колено связника	Переднее колено связника	Соотношение длины колен связника	Передние тески	Характер соединения тычинок	Структурный тип (по 8) и наличие подвижного сочленения нити со связником (+)
Subg. <i>Calosphace</i> [Sect. <i>Blakea</i>] <i>S. patens</i> Cav.	Удлиненное, изогнутое	Короткое, прямое, уплощенное, слегка расширенное	4,64	Абортированы	Тычинки свободные	4+
[Sect. <i>Uliginosae</i>] <i>S. arizonica</i> A. Gray	Слегка изогнутое	Изогнутое, уплощенное, расширенное	0,67		То же	4+
[Sect. <i>Uliginosae</i>] <i>S. arizonica</i> A. Gray	Слегка изогнутое	Изогнутое, уплощенное, расширенное	0,67		То же	4+
[Sect. <i>Glaresosae</i>] <i>S. reflexa</i> Hornem.	Прямое	Прямое, уплощенное, слегка расширенное, с апофизой	0,71		То же	4+
[Sect. <i>Potiles</i>] <i>S. hispanica</i> L.	Слегка изогнутое	Прямое, уплощенное, с апофизой	0,85			4+
[Sect. <i>Subrotundae</i>] <i>S. coccinea</i> Ehl.	Удлиненное, прямое	Удлиненное, прямое, уплощенное	1,57			4+

[Sect. *Farinaceae*]

S. farinacea Benth.

Прямое

Прямое, упло-
щенное, слегка
расширенное,
с апофизой

0,73

4+

[Sect. *Fulgentes*]

S. microphylla Kunth

Удлиненное,
слегка
изогнутое

Удлиненное,
прямое, упло-
щенное, слегка
расширенное,
с апофизой

0,95

4+

[Sect. *Angulatae*]

S. tiliaefolia Vahl

Слегка
изогнутое

Прямое, упло-
щенное, слегка
расширенное

1,53

4+

[Sect. *Secundae*]

S. splendens Sellow ex Roem. et
Schult.

Удлиненное,
прямое

Удлиненное,
прямое, упло-
щенное, слегка
расширенное

0,92

4+

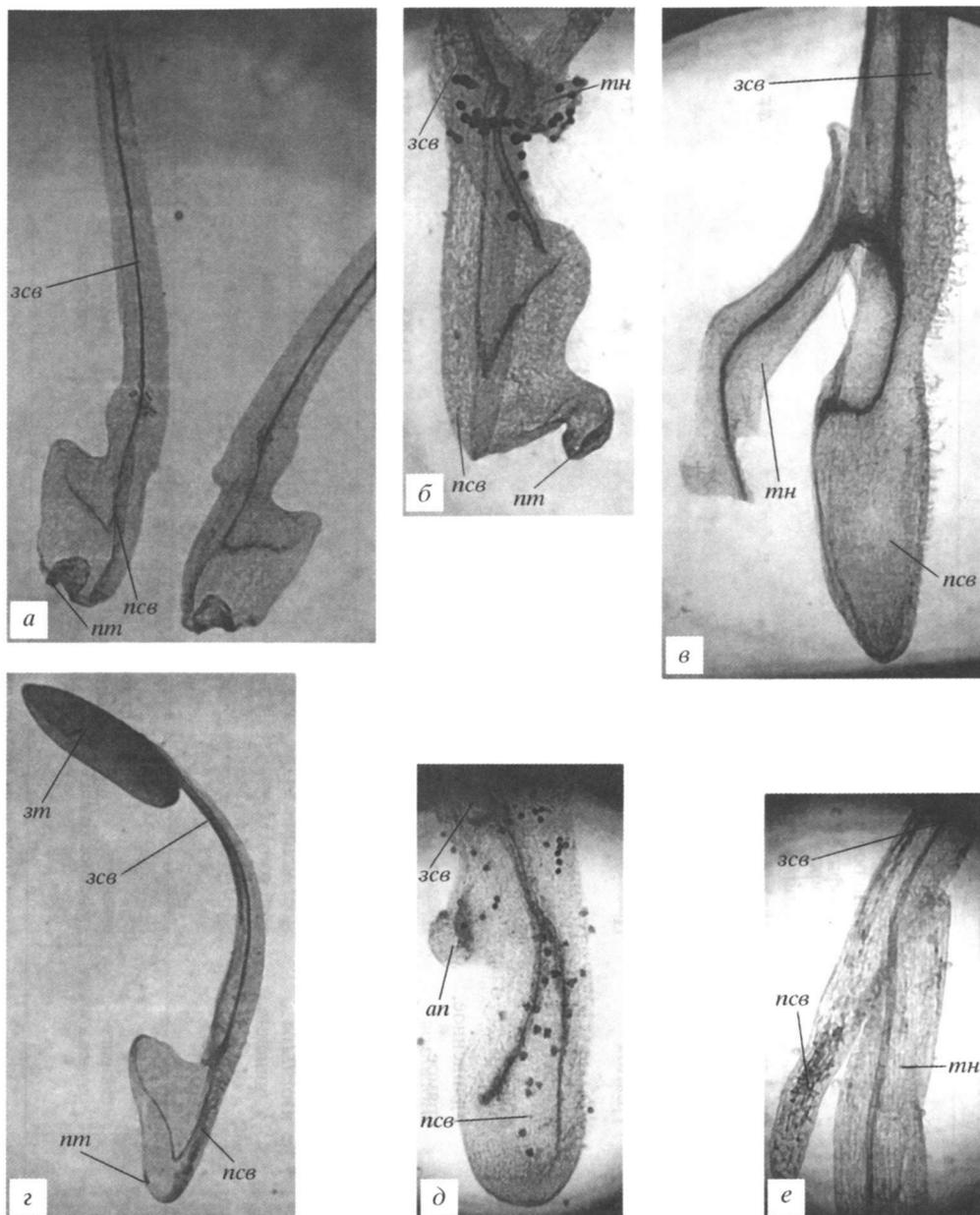


Рис. 2. Фрагменты тычинок некоторых видов шалфея: *S. canariensis* (а), *S. nutans* (б), *S. patens* (в), *S. virides* (г), *S. reflexa* (д), *S. verticillata* (е)

ап – апофиза, остальные обозначения те же, что на рис. 1; а, в, г – 32-кратное, б, д, е – 84-кратное увеличение

ленных из материала, зафиксированного в 70°-м этиловом спирте. Препарирование проводили под бинокулярной лупой при 32-кратном увеличении, исследование препаратов – с помощью светового микроскопа Carl Zeiss при 84-кратном увеличении.

Основные морфологические признаки тычинок исследованных видов представлены в таблице. Анализ полученных результатов показывает, что существуют некоторые устойчивые сочетания признаков, которые можно трактовать как морфофизиологические (по терминологии А.Н. Северцова [22]) или динамические (по терминологии И.И. Шмальгаузена [23]) филетические корреляции, или координации.

Так, для всех евразийских видов с удлинённым задним коленом связника характерно относительно короткое, уплощённое и расширенное переднее колено связника, а также стерильные передние теки (рис. 2, а, б), посредством которых происходит постгенитальное срастание тычинок. Этот комплекс признаков соответствует выделенному нами ранее [8, 10] третьему структурному типу андроцея (рис. 3, ж–н). В этом типе наиболее ярко проявляются черты мелитофилии, т.е. адаптации к опылению шмелями и пчелами. Подобное сочетание признаков характерно и для одного из американских шалфеев – *S. patens* (рис. 3, м). Отличие этого вида заключается в том, что передние теки абортированы (рис. 2, в), а тычинки свободны. Хотя по формальным признакам андроцея этого вида соответствует четвертому типу, близость к третьему типу очевидна, на что указывает и мелитофильный характер опыления этого вида. Таким образом, *S. patens* по структуре тычиночного аппарата занимает промежуточное положение между типичными тычинками третьего и четвертого типов.

У большинства американских видов удлиненное заднее колено связника сочетается с удлинённым прямым, уплощённым, слегка расширенным передним коленом, абортированными теками и соединением тычинок посредством папилл вдоль передних колен связника, что соответствует четвертому структурному типу (рис. 3, у, ф). Существенно, что у всех этих видов венчик имеет ярко-красную окраску и длинную трубку (эти признаки всегда отсутствуют у видов шалфея, имеющих андроцея третьего типа). Такой комплекс признаков свидетельствует об орнитофильной специализации цветков [12], хотя в условиях интродукции цветки *S. coccinea* и *S. splendens* посещаются насекомыми.

Особое положение среди исследованных видов занимает *S. carduacea*, относящийся к монотипной сонорской секции *Echinosphace*. Удлиненное заднее колено связника сочетается у этого вида с коротким прямым, нерасширенным передним коленом, несущим фертильную теку (рис. 3, г). Таким образом, по совокупности признаков андроцея этого вида близок к первому структурному типу, но является более специализированным, производным от него вариантом.

У шалфеев с неудлинённым задним коленом связника выделяется несколько устойчивых комбинаций признаков андроцея, рассмотренных нами далее. Тычинки со слегка изогнутыми, близкими по длине коленами связника обыкновенно имеют фертильными обе теки (исключение составляет лишь *S. arizonica*) и соответствуют первому или второму структурному типам (рис. 3, а–в, д, е) в зависимости от наличия постгенитального срастания. Это наименее специализированные формы тычинок, характерные для групп, которые обычно считают более примитивными [8]. *S. arizonica* отличается от них уплощённым и расширенным передним коленом связника и абортированными передними теками, что позволяет отнести этот вид к четвертому структурному типу.



Рис. 3. Основные структурные варианты тычинок видов шалфея, интродуцированных в ЦСБС

IA – *S. stenophylla* (а), *S. taraxacifolia* (б), *S. columbariae* (в), IB – *S. carduacea* (г), II – *S. przewalskii* (д), *S. officinalis* (е), III – *S. forskahlei* (ж), *S. glutinosa* (з), *S. canariensis* (и), *S. sclarea* (к), *S. verbenacea* (л), *S. cadmica* (м), *S. dumetorum* (н), IVA – *S. virides* (о), IVБ – *S. tiliaefolia* (п), *S. hispanica* (р), *S. reflexa* (с), IVB – *S. patens* (т), IVГ – *S. splendens* (у), *S. coccinea* (ф), V – *S. verticillata* (х)

У *S. viridis* (рис. 3, о) нами выявлена уникальная комбинация признаков андроеца: слегка изогнутое заднее колено сочетается с коротким, изогнутым, уплощенным и расширенным передним коленом, абортированными теками и соединением тычинок между передними коленами связников посредством папилл. Такое сочетание признаков сближает этот вид с *S. arizonica*, от которого *S. viridis* отличается соотношением длины колен связника, срastанием тычинок друг с другом и наличием небольшого рудимента передней теки (рис. 2, г). Мы относим андроец этих видов к особым, достаточно примитивным вариантам четвертого структурного типа.

Два устойчивых сочетания признаков характерны для тычинок с прямыми неудлиненными коленами связника и абортированными передними теками. В одном из них (*S. reflexa*, *S. farinacea*) колена связника сопоставимы по длине, переднее колено уплощено и слегка расширено, имеет вырост – апофизу (рис. 2, д), а тычинки соединены друг с другом посредством папилл вдоль передних колен связника. Такое сочетание представляет собой один из вариантов четвертого структурного типа андроеца (рис. 3, р, с).

Тычинки *S. verticillata* и *S. amasiaca* наряду с прямыми неудлиненными коленами связника имеют ряд признаков, позволяющих отнести их к особому, пятому структурному типу (рис. 3, х). Эти характерные особенности – очень короткое переднее колено связника (рис. 2, е), часто называемое “шиловидным” [24], наличие соединения тычинок посредством переплетения трихом, покрывающих снаружи задние теки, и неподвижное сочленение тычиночной нити со связником. Последний признак встречается у шалфея редко: среди исследованных нами видов, кроме *S. verticillata* и *S. amasiaca*, он отмечен только у *S. carduacea*.

Подтверждены выявленные нами ранее [8, 10] соответствия тех или иных структурных вариантов андроеца определенным под родам и секциям. Так, все исследованные нами представители под рода *Leonia* (из 5 различных секций) имеют андроец первого типа. Тычинки шалфеев под рода *Salvia* относятся к первому, второму и третьему типам (третий тип представлен в секциях *Drymosphace* и *Nactosphace*). Все виды из под рода *Sclarea*, за исключением представителей олиготипной секции *Horminum*, имеют андроец третьего типа, а все исследованные виды шалфея под рода *Calosphace* – андроец четвертого типа.

ВЫВОДЫ

Устойчивые сочетания основных морфологических признаков тычинок у исследованных видов шалфея в основном соответствуют выделенным нами ранее пяти структурным типам; исключения составляют лишь *S. patens* и *S. carduacea*.

Андроец *S. patens* соответствует четвертому типу, однако некоторые признаки связника (размерное соотношение колен связника, форма заднего колена) сближают его с третьим типом андроеца.

Андроец *S. carduacea* по совокупности признаков близок к первому структурному типу, однако отличается от него по соотношению длины колен связника и характеру сочленения связника с тычиночной нитью. Мы считаем такой андроец специализированным вариантом, производным от первого структурного типа.

Для четвертого структурного типа выделено 5 вариантов сочетаний признаков, из которых комбинации *S. viridis*, *S. arizonica* и *S. patens* уникальны, остальные включают по несколько видов.

Выделенные нами устойчивые сочетания основных морфологических признаков тычинок шалфея специфичны для таксономических групп в ранге подродов или секций.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Himmelbaur W., Stibal E.* Entwicklungsrichtungen in der Blütenregion der Gattung *Salvia* L. I // *Biol. gen.* 1933. Vol. 8. P. 449–474.
2. *Himmelbaur W., Stibal E.* Entwicklungsrichtungen in der Blütenregion (dey Gattung *Salvia* L. II // *Ibid.* 1934. Vol. 9. P. 129–150.
3. *Himmelbaur W., Stibal E.* Entwicklungsrichtungen in der Blütenregion der Gattung *Salvia* L. III // *Ibid.* 1935. Vol. 10. P. 17–48.
4. *Stibal E. Labiatae – Salvia L.* (nebst Revision der chinesischen und ostbirmanischen Arten der Gattung) // *Acta horti gotoburgensis.* 1934. Bd. 9. S. 101–145.
5. *Hedge I.C.* A revision of *Salvia* in Africa including Madagascar and the Canary Islands // *Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh.* 1974. Vol. 33, N 1. P. 1–121.
6. *Hedge I.C. Labiatae* // *Flowering plants of the world.* N.Y.: Oxford Univ. press, 1993. P. 238–239.
7. *Байкова Е.В.* Морфология цветка некоторых шалфеев как отражение его адаптации к опылителям и основа системы рода // *Бюл. МОИП. Отд. биол.* 1998. Т. 103. Вып. 4. С. 52–58.
8. *Байкова Е.В.* Структурные типы и морфогенез тычинок в роде *Salvia (Lamiaceae)* // *Ботан. журн.* 2004. Т. 89, № 6. С. 881–895.
9. *Claßen-Bockhoff R., Crone M., Baikova E.* Stamen development in *Salvia* L.: Homology reinvestigated // *Intern. J. Plant Sci.* 2004. Vol. 145. N 4. P. 475–498.
10. *Байкова Е.В.* Закономерности морфологической эволюции шалфеев (*Salvia, Lamiaceae*): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2005. 36 с.
11. *Цвелев Н.Н.* Сем. Губоцветные // *Жизнь растений.* М.: Просвещение, 1981. Т. 5, ч. 2. С. 404–412.
12. *Фегри К., Пэйл Л. ван дер.* Основы экологии опыления. М.: Мир, 1982. 381 с.
13. *Speck T., Claßen-Bockhoff R.* Biomechanik und Funktionsmorphologie der Staubblätter von insektenblütigen und vogelblütigen *Salvia*-Arten // *Biona-Rep.* 2000. Vol. 14. P. 153–157.
14. *Claßen-Bockhoff R.* No force, no nectar – structural, biomechanical and functional diversity of the ‘staminal lever arm mechanism’ in *Salvia* // *Botanikertagung 2002, Freiburg, Sept. 22–27. Freiburg,* 2002. P. 370.
15. *Wester P., Claßen-Bockhoff R.* *Salvia haenkei* Benth. and *S. orbignaei* Benth. – two ornithophilous species from Bolivia and their hybrids // *Ibid.* P. 377.
16. *Claßen-Bockhoff R., Wester P., Tweraser E.* The staminal lever mechanism in *Salvia (Lamiaceae)*: A review // *Plant Biol.* 2003. Vol. 5. P. 33–41.
17. *Bentham G.* *Salvia* L. // *Labiatarum genera et species.* L., 1833. Fasc. 3. P. 190–312.
18. *Bentham G.* *Salvia* L. // *Bentham G., Hooker J.D. Genera plantarum.* L., 1876. Vol. 2(2). P. 1194–1196.
19. *Briquet J.* *Salvia* L. / *Engler A., Prantl K.* Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1897. Bd. 4, 3a. S. 270–286.
20. *Махмедов А.М.* Шалфей Средней Азии и Казахстана: (Систематика, география и рациональное использование). Ташкент: Фан, 1984. 112 с.
21. *Epling C.* A revision of *Salvia*, subgenus *Calosphace* // *Fedde Rep. Beich.* 1939. Bd. 110. S. 1–383.
22. *Северцов А.Н.* Морфологические закономерности эволюции. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939. 610 с.
23. *Шмальгаузен И.И.* Пути и закономерности эволюционного процесса. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939. 232 с.
24. *Победимов К.Г.* *Salvia* L. // *Флора СССР.* М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. Т. 21. С. 244–363.

SUMMARY

Baikova E.V. Androecium morphology of several sage species (Salvia L.)

The stamens of forty two sage species, cultivated in the Central Siberian Botanical Garden SB RAS (Novosibirsk, Russia), have been divided into 5 structural types and 10 variants, according to their morphological traits. The differences between species consist in the extent of the lower theca reduction and in the length of the lower connective arm. The superspecies taxonomical value of some morphological traits has been established.

УДК 581.4:582.594.2

ГОЛОМЕТАМОРФОЗ В ОНТОМОРФОГЕНЕЗЕ ОРХИДНЫХ

Г.Л. Коломейцева

Два типа метаморфоза у орхидных

Семейство орхидных является более сложным морфологическим объектом, чем большинство других травянистых растений, поскольку большая его часть (около 70% эпифитов) не привязана к горизонтально расположенному земельному субстрату, характеризуется наличием в онтоморфогенезе голометаморфоза, имеет специфический этап развития (этап протосоомообразования) и т.д. Предложенные ранее биоморфологические системы орхидных не учитывали этих особенностей [1].

Термин “метаморфоз”, введенный I.V. Goethe [2], в ботанике употребляется неоднозначно. Его используют как для обозначения процесса глубоких преобразований в ходе онтогенеза организма [3], так и для обозначения результатов преобразований отдельных органов в специализированные структуры в связи с переменной их функций [4, 5]. В настоящем исследовании мы также были вынуждены рассматривать термин “метаморфоз” двояко. С одной стороны, мы рассматривали метаморфоз в качестве особого процесса в онтоморфогенезе организма, связанного с глубокими и резкими функциональными, морфологическими и анатомическими преобразованиями особи на определенном этапе ее развития, обусловленными изменением типа метаболизма, полярности и др. [6, 7]. С другой – метаморфозами также считали любые морфологические и анатомические видоизменения органов (стеблей, листьев, корней), связанные с изменением их функций в процессе онтогенетического и филогенетического развития [5].

Подобные проблемы уже рассматривались Е.Л. Нухимовским [8], а еще ранее Н.Ф. Реймерсом [4]. Авторы различали метаморфоз как процесс, сопровождающий превращение ювенильного организма во взрослый организм с глубокой анатомической, морфологической и функциональной перестройками; метаморфоз как результат видоизменения основных органов растения в связи с переменной их функций.

П. Рейвн и др. [9] предпочли заменить термин “метаморфоз” на термин “модификация”, а Е.Л. Нухимовский [8] предложил использовать два термина –

наряду с термином “метаморфоз”, обозначающим процесс видоизменения органов, он использовал термин “метаморфа” как результат этого процесса.

Е.Л. Нухимовский [8], подробно проанализировав различные аспекты проблемы метаморфозов растительных организмов, показал, что метаморфозы – не сравнительные изменения одних органов (атипичных, метаморфозированных) по сравнению с другими (типичными, неметаморфозированными), а составная часть морфогенеза организма, одна из всеобщих форм его трансформации в онтогенезе и филогенезе. Разделяя метаморфоз на процесс и результат, он показал, что понятие “метаморфоз” у растительных организмов необходимо рассматривать как процесс трансформации в организации биоморфы, а понятие “метаморфа” – как результат метаморфоза, выраженный в модификации целого органа или его части. Метаморфозированное развитие всех живых организмов, по мнению Е.Л. Нухимовского, можно считать всеобщим эволюционным проявлением, являющимся процессом глобального филогенетического масштаба и выражающимся в постоянном изменении биоморф.

Первый тип метаморфоза (по Н.Ф. Реймерсу [4] – голометаморфоз; по Е.Л. Нухимовскому [8] – метаморфозный синдром) свойственен большинству представителей семейства орхидных. Он выражается в смене монополярной организации протосомы биполярной организацией первичного корнепобега (корнепобегов), а также в изменении типа метаболизма у фотофильных видов (гетеротрофный тип метаболизма изменяется на автотрофный тип метаболизма) [6,7,10].

Продолжительный этап протосомообразования в онтогенезе некоторых орхидных (фотофильных и афотофильных), на наш взгляд, также должен найти свое место при описании алгоритма их онтоморфогенеза.

Рассматривая метаморфоз на уровне целого организма (голометаморфоз, метаморфозный синдром) с позиций архитектурного моделирования, мы пришли к заключению, что при описании онтоморфогенеза тропических деревьев [11] он не принимался в расчет, поскольку это явление среди цветковых растений встречается крайне редко.

При изучении онтоморфогенеза орхидных этап протосомообразования обычно принимают за этап побегообразования [12, 13] и рассматривают протокорм орхидных в качестве проростка [14, 15] или первичного побега [12]. При этом разветвляющиеся структуры, входящие в состав протосом или микоризом, рассматривают в качестве побегов последовательных порядков [12]. Во многих биоморфологических исследованиях этап протосомообразования вообще не рассматривается, а классификации учитывают только структуру побегов в генеративном возрастном состоянии [1]. Между тем наши исследования показали, что модели развития организма на этапе развития протосомы и на этапе развития системы одноосных побегов (корнепобегов) более взрослого растения часто не совпадают [16].

Поскольку в семействе орхидных мы наблюдали не один, а два типа метаморфоза как процесса (на уровне целого организма и на уровне части организма), возникла потребность терминологически размежевать понятия “метаморфоз как особый этап в онтогенезе организма” (или “метаморфоз как проявление в онтоморфогенезе вида”) и “метаморфоз как видоизменение побега”. Придерживаясь взглядов Н.Ф. Реймерса [4] и Е.Л. Нухимовского [8] на метаморфоз как на “процесс”, мы выделили в онтогенезе орхидных процессы, происходящие на двух уровнях, – метаморфоз на уровне всего организма (голометаморфоз [4]) и метаморфоз на уровне видоизменения побега в узком смысле (метаморфоз s.str.) (видоизменение s.str. [17]).

Голометаморфоз – метаморфоз на уровне целого организма

Голометаморфоз в семействе орхидных можно рассматривать в качестве особого этапа онтоморфогенеза, на котором сосредоточено множество анатомо-морфологических преобразований, сопровождающих возрастные изменения биоморфы при смене этапа протосомообразования на этап побегообразования. Голометаморфоз характерен для большинства (или даже для всех) видов из семейства *Orchidaceae*, он соотв. в смене протосомы системой одноосных побегов с придаточными корнями корнепобегов.

Как мы уже отмечали, голометаморфоз как метаморфоз на уровне целого организма ранее почти никогда не рассматривался у цветковых растений [5]. Исключение составляли работы, посвященные трансформации начальных стадий развития паразитных цветковых растений [6], орхидных [7, 10], а также анализ онтоморфогенеза цветковых растений Е.Л. Нухимовского [8].

Литературные данные [6, 7, 15] и собственные экспериментальные исследования [10, 16] показали, что на определенном этапе постсеменного развития все фотофильные виды орхидных претерпевают голометаморфоз.

Согласно нашим представлениям, голометаморфоз в онтоморфогенезе орхидных характеризуется, во-первых, образованием протосомы, во-вторых, сменой однополярной организации протосомы первичным корнепобегом (корнепобегам) с биполярной структурой и, в-третьих, отмиранием выполнившей свою функцию протосомы в процессе развития корневой системы первичного корнепобега (корнепобегов). Одновременно у фотофильных видов орхидных происходит замена гетеротрофного питания на автотрофное. У сеянцев, находящихся в асимбиотических условиях культивационных флаконов, смена способа метаболизма нередко затягивается из-за преобладания гетеротрофного питания над автотрофным, а протосома у некоторых видов орхидных сохраняется на протяжении всего времени культивирования в асептических условиях, иногда вплоть до цветения или отмирания особи [10, 18].

Рассматривая онтоморфогенез в семействе орхидных как двухэтапный процесс (протосомообразование и побегообразование), разделенный голометаморфозом, мы попытались построить две отдельные морфологические классификации орхидных (классификацию протосом и классификацию корнепобегов), которые без всестороннего предварительного анализа невозможно объединить в единую систему.

Протосомообразование как особый этап в онтоморфогенезе орхидных

В начале этого методического раздела мы хотели бы обсудить и уточнить некоторые использованные в настоящей работе термины. Прежде всего, это касается понятий “протокорм”, “проторизом”, “протосома” и “протосомообразование”

Протокорм. Термин “протокорм”, впервые введенный М. Treub [19] для характеристики зародышевых клубней (заростков) у плаунообразных, впоследствии активно использовал N. Bernard [20], связывающий возникновение протокорма у орхидных не только с функцией раннего обособления и прикрепления к субстрату, но и с симбиотическим питанием [21]. В некоторых более поздних исследованиях чаще отмечали функции запасающих протокормами питательных веществ [22] и воды [23], однако в последнее время функции прикрепления к субстрату и ориентирования протокормов в пространстве вновь начали вызывать интерес [24].

Ранее большинство исследователей сходились на том, что протокорм орхидных гомологичен гипокотиллю других покрытосеменных растений [10, 22], сегодня преобладает мнение, что протокорм – это проросток. В литературе встречаются и терминологические разночтения, касающиеся листовидных органов, дифференцирующихся на апексе протокорма. Одни исследователи считали первый листовидный орган протокорма семядолей, а второй – листом [25]; другие рассматривали оба листовидных органа как две семядоли [26]; третьи – как два настоящих листа [15]; четвертые – как два листовидных органа [10, 27, 28]. Некоторые авторы предпочитали рассматривать эти структуры протокорма комплексно, объединяя их в одну апикальную почку с листовыми зачатками [12]. Изучая протокормообразование у эпифитных орхидных, мы убедились, что таких первичных почек может быть не одна, а несколько, к тому же они не всегда являются апикальными [29]. Кроме того, структура апикальной почки протокорма оказалась неодинаковой у видов из разных таксономических групп.

Вторым важным моментом при описании протокорма у орхидных явился выбор критериев его поэтапного развития. Одни исследователи считали собственно протокормом сферическое радиальносимметричное тело с недифференцированной зачаточной почкой [28]; другие принимали за протокорм слабо дифференцированное тело с заложенной апикальной меристемой и первым листовидным органом [25]; третьи определяли протокорм как растение, образующееся от момента прорастания семени до окончательного формирования почки в его апикальной части [12]; четвертые считали протокормом весь проросток, нарастающий вплоть до начала формирования первичного корнепобега с корнями и листьями [30]. Отсутствие единого критерия, отделяющего тело собственно протокорма от последующих слабо дифференцированных структур протосомы или первичного корнепобега, часто приводило к анализу структур, находящихся на разных стадиях развития.

Уяснение этого заблуждения стало безусловным шагом вперед при изучении начальных стадий онтогенеза орхидных, и, пожалуй, первым исследованием в этой области следует считать работу Е.А. Чудовской [28], в которой для характеристики самой ранней стадии протокормообразования у *Angraecum eburneum* Vogt употребляется, с нашей точки зрения, не очень удачный термин “протокормоподобное тело”. Термин “протокормоподобное тело” уже давно употребляется в специальной литературе для обозначения начальных стадий развития орхидных при клональном микроразмножении [31], а называть одинаково две структуры разного происхождения (семенного и вегетативного) нам представляется некорректным.

Стадию протокорма в культуре *in vitro* проходят проростки всех орхидных. Их зародыш после набухания вначале преобразуется в радиально-симметричное клубнеобразное недифференцированное тело с углублением в районе апикальной меристемы. Большинство систематиков воспринимают форму протокорма у орхидных скорее как экологический, нежели как таксономический признак [32], который отражает, прежде всего, экологические приспособления к самым разным местам обитания.

Экспериментальные данные по развитию протокормов орхидных широко отражены в литературе [33, 34]. Однако их обобщение до сих пор затруднено из-за чрезвычайного полиморфизма проростков в культуре *in vitro*, обусловленного различными причинами.

В качестве примера обобщения результатов, полученных при микрклональном (но не семенном) размножении *Cymbidium hybr.*, можно привести рабо-

ты украинских и российских орхидологов [7, 33], где были исследованы различные варианты нормального и аномального развития микроклонированных протокормов и отмечена их склонность к тотипотентности – развитию многовершинности и почкованию в культуре *in vitro*.

О том, что продолжительность жизни протокорма в природе тесно связана со скоростью перехода вида к автотрофному питанию, впервые писал J. Harley [35], отмечавший, что в естественных условиях эпифитные орхидеи могут прорасти без симбиоза с эндомикоризными грибами, получая углеводы и минеральные соли из растворов с влажной коры дерева-хозяина. Короткая гетеротрофная стадия в развитии протокормов эпифитных орхидей связана с периодическим просыханием субстрата (коры) и неспособностью эндомикоцизного гриба долго существовать в таких условиях. Протокормы эпифитных видов орхидных рано переходят к автотрофному питанию, поэтому зависимость от внешнего источника углерода, какой бы ни была его природа, быстро минует, а в некоторых случаях даже не наступает. Однако, как справедливо отмечал J. Harley [35], результаты толкования опытов по проращиванию семян орхидей во многом зависят от того, что принимать за критерий успешного прорастания. Если для разрывания семенной кожуры и образования протокорма достаточно присутствия воды и определенной температуры, то для успешного развития первичного корнепобега необходим иной комплекс факторов: внешние источники углеводов, определенная кислотность субстрата, наличие стимулирующих веществ и т.д.

На стадии развития протокорма особое значение для морфологического описания приобретает его симметричность. Впервые это заметил H. Burgeff [36], разделивший протокормы орхидных по типам симметрии: радиально-симметричные (протокормы симподиально нарастающих видов) и дорзовентрально-симметричные (протокормы моноподиально нарастающих видов). Мы, в свою очередь, выявили три типа симметрии у протокормов орхидных – радиальный, билатеральный и дорзовентральный [10, 29].

Следующая классификация протокормов орхидных принадлежала Y. Veyret [37], различавшему 4 типа протокормов:

- 1) удлинённые, относительно тонкие протокормы (*Neottia*, *Cranichideae*);
- 2) дорзовентральные протокормы, иногда развивающие гребнеподобные структуры на верхней стороне (*Vandaeae*);
- 3) крышковидные дискоидные или суженные протокормы (*Epidendreae*);
- 4) крышковидные протокормы (*Orchidoideae*, *Cypripedioideae*).

Эта классификация, на наш взгляд, оказалась менее удачной, поскольку в ней рассматривались структуры, находящиеся на разных стадиях развития: первый и второй тип протокормов явно описывает форму протосом, а не протокормов.

Обычно при описании протокормов орхидных рассматривают две основные зоны – базальную (соответствующую району суспензора в семени) и апикальную (соответствующую району халазы в семени). Протокормы орхидных различают по способности к автотрофному питанию, по степени микоризации, по особенностям геотропической реакции, при этом отмечается, что уже на ранних стадиях развития протокормы могут иметь положительный или отрицательный геотропизм или оставаться индифферентными к ориентации в пространстве. Неоднократно было отмечено, что на стадии протокорма эпидермис базальной зоны протокормов орхидных развивает одноклеточные или многоклеточные ризоиды [10, 27, 33].

У некоторых орхидных морфологически и функционально не менее интересной и важной оказалась медиальная зона в верхней трети протокорма, где наблюдается развитие дополнительных образований. По мнению Э.С. Терехина [6], эти выросты являются остаточным гаусториальным аппаратом чужеродного питания. Наличие дополнительных выростов на теле протосом характерно для орхидных из подсемейств *Orchidoideae*, *Vanilloideae*, *Epidendroideae* и их появление можно связать не только с образованием специализированных структур для чужеродного питания, но и со структурными особенностями протокормов, а также с ранними функциями вегетативного размножения [29].

Хотя до сих пор не было принято различать протосомы, находящиеся на разных стадиях развития, мы, проанализировав литературные данные и опираясь на собственные исследования, выявили, что размеры протокормов у орхидных могут варьировать от 0,1 до 2,0 мм, а размеры протосом – от 2 до 24 мм в длину и от 2 до 10 мм в ширину [38]. Наиболее внушительные протосомы были отмечены у орхидей из родов *Cymbidium* Sw. и *Geodorum* Jack. – до 10 см длиной и 4 см шириной [30, 39]. К сожалению, авторы не делали различий между протокормами (т.е. протосомами, находящимися на самой ранней стадии развития) и хорошо развитыми протосомами, размер которых определяла структура и длина проторизома. На наш взгляд, только понимая эти различия, можно адекватно оценить результаты экспериментов по проращиванию орхидных в культуре *in vitro*.

Автором одной из спорных классификаций протокормов орхидных явился австралийский ученый М.А. Clements [30], изучивший прорастание у 252 видов орхидных из 95 родов, относящихся ко всем подсемействам, кроме *Apostasioideae*. Его систему мы считаем неудачной именно вследствие смешения автором понятий “протокорм” и “протосома” как структур, образующихся на разных стадиях развития проростка. Поскольку, с нашей точки зрения, нецелесообразно идентифицировать протокормы и протосомы орхидных, как это делают некоторые современные авторы [30, 38], более правильным подходом мы считаем разделение протосомообразования у орхидных на отдельные стадии.

Вслед за другими исследователями определяя протокорм орхидных как своеобразную начальную стадию развития проростка [22], к более поздней стадии формирования протосомы мы отнесли стадию развития проторизома (проторизомов).

Проторизом. У многих орхидных начальные стадии развития не ограничиваются только образованием гомологичного гипокотилу сферического тела, т.е. собственно протокорма. Более поздней стадией протосомообразования у орхидных мы считаем развитие проторизома – видоизмененного подземного, иногда слабо сегментированного, стебля (или системы стеблей последовательных порядков), формирующегося в результате моноспидального, ложнодихотомического или симподиального нарастания, несущего зачаточные листья и открытые почки. Проторизом выполняет функции поиска субстрата, симбиотрофного питания и раннего вегетативного размножения. Синонимом термина проторизом можно считать термин микоризом [36] с оговоркой, что развитие проторизома можно наблюдать не только в симбиотических условиях естественной среды обитания, но и в асимбиотических условиях культуры *in vitro*.

Особого обсуждения требуют следующие вопросы:
чем отличается проторизом от одноосного побега;

можно ли идентифицировать все тело проторизома с одноосным побегом или же каждый сегмент (междоузлие) проторизома представляет собой отдельный побег.

По нашему мнению, проторизом орхидных не всегда можно идентифицировать с одноосным побегом, поскольку осью проторизома может являться не только моноподиально нарастающий стебель (как у видов из подсемейства *Orchidoideae*), но и разветвленный стебель, образующийся в результате деятельности придаточных меристем (как у некоторых видов из подсемейства *Epidendroideae*). В то же время с некоторой натяжкой каждый из сегментов, составляющих проторизом, можно представить как отдельный одноосный побег, состоящий из единственного междоузлия, образованный в результате деятельности одной апикальной меристемы и несущий зачаточный лист (листья), открытые боковые (и/или субтерминальные) почки, ризоиды. С этой точки зрения, проторизомы орхидных из подсемейства *Orchidoideae* можно представить как ось, составленную из однометамерных одноосных побегов, нарастающих моноподиально, а проторизомы некоторых орхидных их подсемейства *Epidendroideae* – как ось, составленную из однометамерных одноосных побегов, нарастающих симподиально. При этом ни многометамерные проторизомы-побеги, ни однометамерные побеги, составляющие ось проторизома, нельзя считать корнепобегами, поскольку они никогда не образуют ни придаточных корней, ни листьев срединной формации.

Итак, введенный нами термин “проторизом” характеризует развитие протосомы от заложения первого зачаточного листа протокорма до начала формирования первичного корнепобега, т.е. первого одноосного побега с корнями и листьями. Таким образом, подобно протокорму, проторизом является составной частью протосомы. У многих видов орхидных из подсемейства *Epidendroideae* проторизомы образуются не из апекса протокорма, а вследствие заложения новых меристематических очагов в теле протосомы.

Протосома. На необходимость выделения у паразитных цветковых растений особой стадии онтогенеза, связанной с чужеродным питанием, впервые указали Э.С. Терёхин и З.И. Никитичева [26]. Авторы понимали термин “протосома” (специализированное свободноживущее тело (сомы), не способное без изменения организации к половой репродукции) в широком смысле, объединяя в эту структуру все постсеменные стадии развития, включая протокорм. Протосомы орхидных разные авторы называли многолетним микоризомом (некоторые виды из подсемейства *Orchidoideae*) [36], или многолетним кораллоподобным корневищем (некоторые наземные виды из подсемейства *Epidendroideae*) [40], или зародышем-проростком, зародышем-протосомой [6].

В данном исследовании мы воспользовались термином Э.С. Терёхина и З.И. Никитичевой [26] “протосома”, введенным ими в качестве общего названия для постсеменной стадии эмбриогенеза высокоспециализированных паразитных цветковых растений. Мы посчитали возможным воспользоваться этим термином, определив протосому орхидных как особый тип проростка, характеризующийся двухстадийным развитием (первая стадия – развитие протокорма, вторая – развитие одного или нескольких проторизомов) и осуществляющий гетеротрофное питание посредством микосимбиотрофизма.

У разных видов орхидных протосома может быть короткой или длинной, утолщенной или нитевидной, фотофильной или афотофильной, одноосной или

разветвляющейся. В любом случае ее особые морфологические характеристики, а именно

однополярность;

образование открытых почек;

отсутствие придаточных корней;

недоразвитие листового аппарата (отсутствие жилкования, заложение незамкнутых листовых примордиев), иногда особый тип филлотаксиса;

гомоксильная проводящая система, представленная у большинства протосом не закрытыми проводящими пучками, а пучками, состоящими только из трахеид;

преобладание гетеротрофного питания (микосимбиотрофизма);

иногда тип нарастания, отличный от типа нарастания системы корнепобегов,

все это позволило нам отнести протосому к особому этапу морфогенеза вегетативного тела орхидных.

Протосомообразование. Подобно тому как процесс формирования системы корнепобегов у травянистых растений в литературе называют “побегообразованием” [41], мы назвали процесс формирования протокорма “протокормообразованием” [10, 16], а процесс формирования протосомы – “протосомообразованием” [16].

Для типификации протокормов, находящихся в одной и той же фазе развития, мы воспользовались таким хорошо выраженным морфологическим признаком, как заложение первого зачаточного листа на теле протокорма. Эту фазу развития проходили сеянцы всех экспериментальных видов, при этом она хорошо фиксировалась визуально у протокормов любых типов.

Протокорм орхидных мы рассматривали как гомологичное гипокотилу образование, развивающееся из зародыша семени от момента прорастания до визуально зафиксированного появления в его апикальной зоне первого зачаточного листа, в естественных условиях выполняющее функции ассоциативных контактов с эндомикоризными грибами и накопления питательных веществ при симбиотическом прорастании. В такой интерпретации протокорм можно идентифицировать с проростками других ангиоспермных растений в понимании И.Г. Серебрякова [14].

При дальнейшем образовании вторичных зародышевых органов (дополнительных меристематических центров, гаусториальных выростов, зачаточных листьев), протосомы некоторых орхидных вступают в следующую стадию развития, во время которой их структура усложняется за счет развития одного или нескольких проторизомов. Стадией проторизома мы назвали отрезок постсеменного развития от заложения и формирования первого зачаточного листа на теле протокорма до начала формирования первичного корнепобега с корнями и листьями. Как отмечалось выше, протосомы, состоящие из протокорма и одного или нескольких проторизомов, отличаются от автотрофных корнепобегов открытым заложением почек, отсутствием придаточных корней, слабо дифференцированным листовым аппаратом, гомоксильной проводящей системой, иногда иным типом нарастания. Оказалось, что протосому орхидных как комплексную структуру, состоящую из гипокотилеподобного протокорма и проторизома (проторизомов), уже нельзя идентифицировать с проростком в понимании И.Г. Серебрякова [14]. Поэтому мы выделили процесс образования протосомы у орхидных в особый этап постсеменного развития, который назвали этапом протосомообразования.

Таблица 1

Схема образования ювенильного растения у орхидных

Этап протосомообразования		Этап побегообразования
Стадия развития протокорма	Стадия развития проторизма	Стадия развития первичного корнепобега
От прорастания до заложения первого зачаточного листа	От заложения первого зачаточного листа до начала формирования первичного корнепобега	От начала формирования первичного корнепобега до его перевершинивания или до элиминации особи

Разделив образование протосомы у орхидных на две стадии – стадию развития протокорма и стадию развития проторизма (проторизомов), мы отнесли образование ювенильного растения к двум этапам онтоморфогенеза (этапу протосомообразования и этапу побегообразования) (табл. 1).

Особенности развития ювенильного растения. Ювенильным растением мы считали комплексную структуру, включающую в себя протосому (протокорм или протокорм+проторизом) и образующийся из ее почки (почек) первичный корнепобег (корнепобеги), который может развиваться вплоть до образования верхушечного соцветия, паренхиматизации апикальной меристемы и перевершинивания или отмирания. У некоторых видов из подсемейств *Orchidoideae*, *Vanilloideae* и *Epidendroideae* (триба *Vandaeae*) первичный корнепобег может нарастать без перевершинивания продолжительное время (до нескольких лет и даже до многих десятков лет), вступая в генеративное взрослое состояние.

Следует отметить, что двухстадийное протосомообразование (протокорм+проторизом) характерно не для всех орхидных. Например, протосомы большинства эпифитных видов из подтриб *Dendrobiinae*, *Epidendrinae*, *Oncidiinae* не имеют особой стадии проторизома, в то время как протосомы многих наземных, литофитных и даже некоторых эпифитных видов, напротив, имеют продолжительную стадию проторизома.

У многих эпифитных видов орхидных стадия проторизома отсутствует, поскольку морфогенез начальных стадий развития проходит ускоренными темпами, срединные листья и придаточные корни первичного корнепобега появляются сразу же вслед за формированием протокорма. Но у отдельных эпифитных видов (например, у мадагаскарского вида *Eulophiella roempleriana* Rolfe, многих моноподиально нарастающих видов из трибы *Vandaeae*) стадия проторизома при прорастании сохраняется [29]. У большинства микосимбиотрофных видов стадия проторизома растягивается на несколько лет и выражается в образовании особых структур (многолетних одновершинных или многовершинных микоризомов), которые по своему происхождению и морфологическим характеристикам гомологичны проторизомам эпифитных орхидных.

Нуждается также в уточнении и определении начальных стадий развития афототрофных облигатных симбиотрофов, которые не образуют ни придаточных корней, ни нормальных зеленых листьев. Некоторые из них образуют кораллоподобные подземные корневищеподобные структуры, которые в данном исследовании мы обсуждаем под введенным нами термином “проторизом”. У этих видов протосома состоит из протокорма и проторизома (проторизомов), а систе-

ма корнепобегов – из частично редуцированного детерминированного первичного корнепобега, как правило, не несущего ни придаточных корней, ни нормальных зеленых листьев. Анализ протосом тропических орхидных и орхидных умеренного климата показал, что структура ветвящегося проторизома является предпосылкой для образования не одного, а сразу нескольких первичных корнепобегов из его разных почек [16, 29].

Предпосылки поливариантного протосомообразования у орхидных

При описании развития протосом орхидных в асимбиотической культуре необходимо учитывать несколько предпосылок, определяющих поливариантность их развития (табл. 2).

Генетические предпосылки поливариантного протосомообразования орхидных в культуре *in vitro* могут быть обусловлены многими причинами. Например, они могут быть связаны с исходной гетерогенностью семян и нарушениями гормональной регуляции в клетках зародыша под действием фитогормонов среды. В культуре *in vitro* это может привести к образованию миксоплоидных популя-

Таблица 2

Предпосылки поливариантности протосомообразования у орхидных в культуре in vitro

Предпосылки			
генетические	эмбриологические	модификационные	структурные
Специфические перестройки генома	Эмбриогенез (образование наряду с половыми соматических зародышей)	Тотипотентность клеток и тканей	Морфологические особенности протокорма
Миксоплоидия	Полиэмбриония (развитие агрегата сросшихся протокормов из многозародышевого семени)	Тераты и фасциации (калусообразное разрастание)	Морфологические особенности протосомы

ций и повышению хромосомных aberrаций. Под действием культивационных стрессоров *in vitro* (изменения климатических и эдафических условий, поранения и т.д.) у сеянцев может наблюдаться увеличение частоты хромосомных перестроек, что может приводить к химерности. Стрессовые воздействия в этих случаях вызывают физиологические нарушения, одним из результатов которых являются аномальные митозы, обуславливающие возникновение клеток с измененным числом хромосом [42].

В то же время можно предположить, что мутагенез не является основной причиной фенотипической поливариантности при проращивании семян орхидных в культуре *in vitro*. Во-первых, здесь отсутствует основной фактор, вызывающий изменения экспрессии генов, а именно – культивирование изолированных клеток и их продолжительный недифференцированный рост. Во-вторых, морфологические изменения часто носят аккомодационный характер и усиливаются прямо пропорционально интенсивности внешнего воздействия (чего не наблюдается при мутагенезе). Такие модификации, по нашему мнению, имеют адаптивную природу и способствуют выживанию проростков орхидных в культуре *in vitro*.

Эмбриологические предпосылки поливариантного протосомообразования, связанные с развитием в одном и том же семени наряду с половыми зародышами соматических зародышей (апомиксис), были рассмотрены в целом ряде работ. Специально не занимаясь вопросами эмбриологии орхидных, в данном исследовании мы опирались на существующие хорошие обзоры по их эмбриогенезу, которые, к сожалению, не охватывают семейства целиком [15, 25, 37]. В этих работах были подробно освещены такие вопросы, как роль гаусториальных подвесок в предрасположенности семян к прорастанию, способность семян к полиэмбрионии (в результате чего внутри одного семени развивается сразу несколько зародышей) и апомиксису (когда при отсутствии оплодотворения соматические зародыши развиваются из клеток нуцеллуса или покровов семяпочки).

Например, виды из рода *Thecostele* Rchb.f. (*Thecostele alata* (Roxb.) Par.et Rchb.f.) имеют семена, в каждом из которых мы наблюдали одновременное развитие от 9 до 14 эмбрионов (по другим источникам – 4–12 эмбрионов [32]). В литературе были описаны семена *Neottia nidus-avis* (L.) Rich. с двумя зародышами; *Zygopetalum mackayi* Hook. с двумя, тремя и четырьмя зародышами; *Cymbidium hybr.* с двумя зародышами [43].

Нуцеллярная полиэмбриония была описана у видов из рода *Zeuxine* Lindl. [44]. У *Cymbidium bicolor* Lindl. два половых зародыша образовывались в результате деления зиготы с дальнейшим раздельным развитием ее дочерних клеток [45]. У *Eulophia* нитевидный проэмбрио разветвлялся и на конце каждой такой “ветви” развивался собственный зародыш. Оба эти типа развития зародышней орхидных в литературе относят к проявлению зиготической полиэмбрионии [44]. Нуцеллярная и интегументальная эмбриоидогения была выявлена у *Nigritella nigra* (L.) Rchb.f., *Spiranthes cernua* (L.) Rich. [46] на разных стадиях развития семязачатков.

Другой тип полиэмбрионии у орхидных, при котором добавочные зародыши возникают в разных зародышевых мешках, был описан при изучении зародышей у *Calanthe Veitchii* [43]. Это явление наблюдали в тех случаях, когда покровы семяпочек срастались, в то время как зародышевые мешки оставались изолированными.

Естественно, что при разных типах полиэмбрионии образуются зародыши с клетками различной пloidности. Причины полиэмбрионии до сих пор не установлены [44], однако в литературе высказывались предположения об адаптивном значении образования соматических зародышей, замещающих половой зародыш в стрессовых ситуациях (например, при его гибели) [47]. Если в одном семени образуются эмбриониды разного происхождения – материнского (овулярного) и дочернего (эмбрионального), то из семени развиваются два клона с разными генотипами [47]. Это может служить причиной образования из одного семени растений с двумя разными генотипами и в сочетании с многосемянностью дополнительная предпосылкой для гетерогенности популяций орхидных.

Тотиотентность при культивировании растений-регенерантов в культуре *in vitro* также обсуждалась ранее [7, 33, 47]. В статье Р.В. Иванникова [48], посвященной изучению начальных стадий развития орхидей из рода *Laelia* Lindl., было показано, что склонность к тотипотентности носит видоспецифический характер. Наряду с видами, производящими в условиях культуры *in vitro* до 90% тотипотентно развивающихся протокормов (*L. rubescens* Lindl., *L. sincorana* Schltr.), были выявлены виды, развивающие исключительно одиночные протокормы (*L. lundii* Rchb.f.).

Структурные предпосылки поливариантного протосомообразования у орхидных предопределяются уже на стадии протокорма и выражаются в типе его симметрии. Вслед за Н. Burgeff [36], основоположником методики разделения протокормов орхидных на радиально-симметричные и дорзовентральные, мы разделили протокормы орхидных по типам симметрии, но предложили унифицировать протосомы не столько по внешнему сходству, сколько по особенностям их нарастания.

Три типа нарастания протесом у орхидных

Основываясь на нашем представлении о протосоме как о структуре с двухстадийным развитием (у которой вначале развивается гипокотилеподобное вегетативное тело (протокорм), а затем один или несколько проторизомов), мы разработали предварительную классификацию структурированных протесом орхидных, изученных нами в настоящее время (рис. 1).

Протосомы орхидных мы предложили различать не по внешнему сходству, а по типам нарастания:

- 1) протосомы с радиальной симметрией протокорма и моноподиальным нарастанием проторизома; встречаются во всех подсемействах семейства орхидных (*Apostasioideae*, *Cypripedioideae*, *Orchidoideae*, *Vanilloideae*, *Epidendroideae*);
- 2) протосомы с билатеральной симметрией протокорма и симподиальным моноазиальным нарастанием проторизомов; характерны для представителей подсемейства *Epidendroideae* из родов *Acriopsis* Reinw., *Corallorhiza* Chat., *Calypso* Salisb. и некоторых представителей подтриб *Bletiinae*, *Lycastinae*, *Maxillariinae*, *Stanhopeinae*, *Catasetinae*, *Cyrtopodiinae*;
- 3) протосомы с дорзовентральной симметрией протокорма и симподиальным дихазиальным нарастанием проторизома; характерны для некоторых видов из подсемейства *Epidendroideae*.

По-видимому, по мере дальнейшего изучения протесом у орхидных число вариантов их морфотипов будет увеличиваться.

Варианты развития протесом с моноподиальной организацией протокорма и моноподиальным нарастанием проторизома

Исследование начальных этапов протосомообразования у орхидных с хорошо развитыми моноподиально нарастающими протесомами выявило несколько вариантов образования проторизомов. Предпосылками для развития протесом с различными типами нарастания проторизомов явились не только структурные особенности проторизомов, но и развитие медиальных выростов, несущих почки вегетативного размножения.

Здесь более примитивными, по-видимому, следует признать протосомы с многолетними многоклеточными проторизомами, не образующие медиальных выростов (виды из подсемейств *Apostasioideae*, *Orchidoideae*, *Cypripedioideae*).

Развитие протесом с моноподиальным нарастанием у наземных орхидных умеренной зоны было описано в целом ряде работ [12, 13, 36, 49, 50]. Было показано, что в культуре *in vitro* протосомы наземных видов орхидных из подсемейства *Orchidoideae* длительное время (иногда до 3–5 лет) нарастают моноподиально. Затем моноподиальное нарастание апикальной меристемы протесомы сменяется моноподиальным нарастанием первичного корнепобега, который может быть детерминированным, как у *Spiranthes sinensis* (Pers.) Ames, *Goodyera*

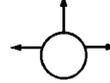
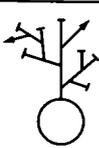
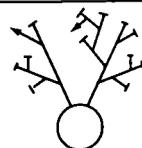
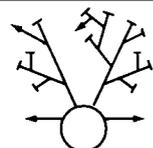
Тип нарастания проторизома	Тип нарастания протокорма			
	Без медиальных выростов			С медиальными выростами
	моноподиальное	билатеральное	дорзовентральное	
Моноподиальное				
Симподиальное, монохазильное				
Симподиальное, дихазильное				

Рис. 1. Морфотипы протосом в семействе орхидных

repens (L.) R.Br., или недетерминированным, как у *Dactylorhiza* Neck. ex Nevsk., *Orchis* L., *Platanthera* Rich.

Вследствие элиминации части протосомы прошлогоднего прироста, протосомы некоторых видов орхидных умеренной зоны, обнаруженных в природных местообитаниях, на полевых рисунках часто отображаются лишь фрагментарно [49]. В то же время в культуре *in vitro* многоклеточные протосомы орхидных из трибы *Orchideae* нарастают значительно быстрее, чем в природе, полностью сохраняя свое тело в асептических условиях. Поэтому нередко в одном посеве можно наблюдать как протосомы, развитие которых остановилось на стадии протокорма, несущего хорошо развитые ризоиды и апикальную почку с фотосинтезирующими листовыми зачатками, так и протосомы с многоклеточными проторизомами, длительное время нарастающие моноподиально и не переходящие к образованию корнепобегов (рис. 2, а).

Образование многоклеточной протосомы в культуре *in vitro* также характерно для тропических видов из трибы *Cranichideae* подтрибы *Goodyerinae*. Протосомы *Ludisia discolor* (Ker.-Gawl.) A. Rich., например, плавно переходят к побегообразованию, иногда сохраняясь вплоть до цветения первичного корнепобега (рис. 2, б).

У многих эпифитных тропических орхидных с моноподиально нарастающими протосомами (*Cattleya* Lindl., *Laelia* Lindl. и др.) стадия проторизома явно не

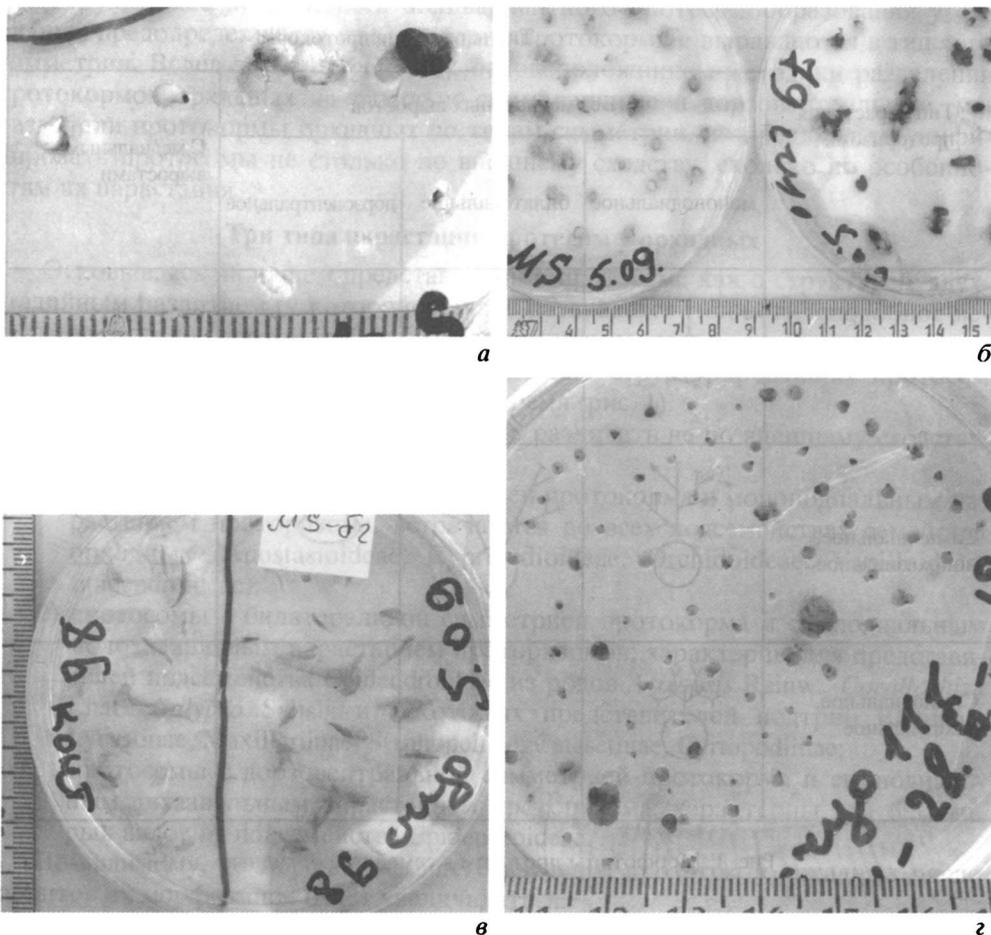


Рис. 2. Варианты развития протосом с монопоидиальным нарастанием

а – протосомы *Eripactis helleborine* на разных стадиях развития, *б* – протосомы *Dactylorhiza maculata* на разных стадиях развития, *в* – протосомы *Ludisia discolor* на среде MS без гормонов, *г* – поливариантность развития протосом *Anguloa clowesii* с образованием одиночных протокормов дискоидной формы, групп сросшихся протокормов и фасцированных протокормов

выражена. По нашему мнению, редукция проторизома как структуры, утратившей свое значение для активного симбиотрофизма (и как лишнего этапа органогенеза), была связана с быстрым переходом к автотрофному питанию при эпифитном образе жизни. У некоторых исследованных нами наземных орхидных из трибы *Orchideae* проторизом был очень коротким, а на его присутствие указывало активное почкование на отрезке между протокормом и первичным корнепобегом (рис. 2, *в*).

Помимо смещения природных ритмов, культура *in vitro* может вызывать такие адаптивные фенотипические реакции протосом, как почкование и каллусообразное разрастание, хорошо описанные для протокормоподобных тел растений-регенерантов *Cymbidium hybridum* [7, 33]. Точно такие же аномалии развития протосом с апикальным нарастанием присущи и другим тропическим орхидным (рис. 2, *г*).

Варианты развития протосом с билатеральной организацией протокорма и симподиальным нарастанием проторизмов

Особенности ложнодихотомического и симподиального нарастания протосом у орхидных из подсемейства *Epidendroideae* ранее уже обсуждались нами [16, 29]. У других видов орхидных предпосылкой для образования крупной ветвящейся протосомы является дифференциация двух практически равноценных апикальных почек, каждая из которых развивает собственный проторизом с симподиальным типом нарастания [29]. Особенности нарастания проторизмов этого типа состоят

в заложении открытых зачаточных почек, представленных апикальной меристемой с листовым примордием в виде незамкнутого валика;

в ориентации первого листового примордия не к оси побега (адаксиально), а наружу (абаксиально).

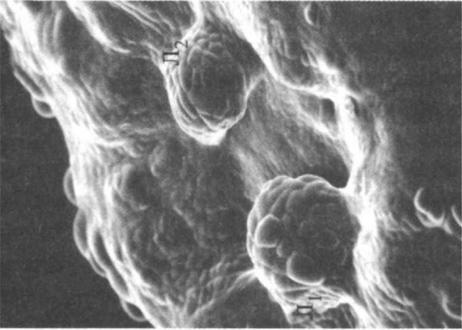
Процесс формирования протосомы со сложной структурой, развивающей не один, а сразу несколько проторизмов, представляет, на наш взгляд, не особую форму полиэмбрионии или тотипотентного развития, а развитие структуры с четко выраженной билатеральной организацией.

J Eulophiella roempleriana. Развитие протосомы с ложнодихотомическим нарастанием протокорма и симподиальным нарастанием проторизма может проходить по нескольким вариантам. Приоритетом в развитии обладают две морфологически верхние почки протокорма, которые в культуре *in vitro* дают начало двум равноценным проторизмам, а затем двум одинаковым первичным корнепобегам [29]. В случае недоразвития одной из двух верхушечных зачаточных почек протокорма проторизом начинает формировать соседняя зачаточная почка. В итоге развивается трехосевая протосома. В случае пробуждения одной верхушечной почки развивается “кораллоподобная” протосома, которая может расти в стерильной гетеротрофной культуре продолжительное время (более трех лет) (рис. 2).

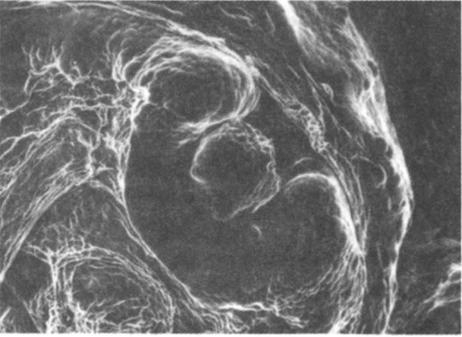
Образование первичных корнепобегов с придаточными корнями и зелеными листьями наблюдается у протосом *E. roempleriana*, проторизомы которых имеют не менее 5–7 порядков ветвления. У каждого первого побега (побегов) формируется по 6 листьев, разделенных на влагилицную часть и листовую пластинку.

Развитие протосом с билатеральной организацией в подсемействе *Epidendroideae* оказалось свойственно видам из подтриб *Bletiinae*, *Catasetinae*, *Cyrtopodiinae*, *Lycastinae*, *Maxillariinae*, *Stanhopeinae*. При этом у многих эпифитных и наземных тропических видов стадия проторизма оказалась слабо или совсем не выраженной. Такие двустороннесимметричные протосомы, представляющие собой двухвершинные протокормы, дающие начало двум равноценным корнепобегам, мы отнесли к протосомам с билатерально нарастающими протокормами и моноподиально нарастающими проторизмами. Примером такого типа развития могут служить протосомы некоторых видов из подсемейства *Orchidoideae*. Развитие протосом с билатеральной организацией протокорма и симподиально нарастающими проторизмами отмечено у *Eulophiella roempleriana* [29], *Cymbidium nipponicum* (Franchet & Savatier) Rolfe. [39].

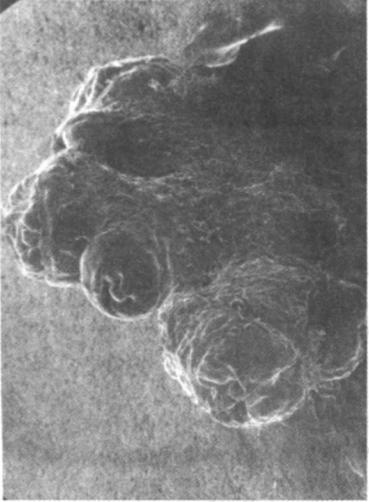
По нашему мнению, билатеральная организация протокорма, дополненная симподиальным нарастанием проторизма, является более прогрессивным способом нарастания протосом у представителей подсемейства *Epidendroideae* по сравнению с моноподиальным нарастанием протосом у представителей подсемейств *Apostasioideae*, *Cypripedioideae* и *Orchidoideae*. Здесь заложение двух или сразу нескольких зачаточных почек способствует



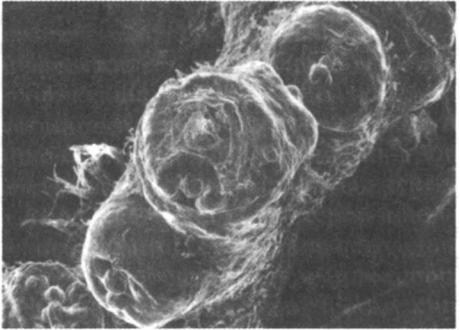
а



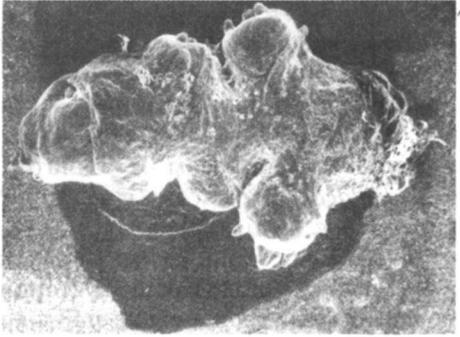
б



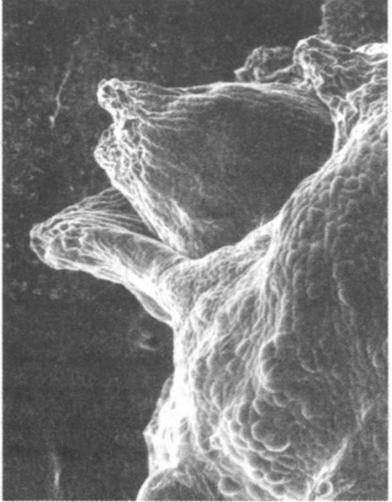
в



г



д



е

Рис. 3. Протосообразование *Eutlorpitella goempletiana* в культуре *in vitro*

а — заложение первой пары зачаточных листьев в апикальной зоне протокорма, л₁, л₂ — зачаточные листья, б — заложение открытых почек (меристематических бугорков и листовых примордиев в виде незамкнутых валиков), в — симподиальное нарастание проторизомов, г — вид сверху на развитую протосома, д — ветвящаяся протосома, е — начало развития первичного корнепобега

быстрому освоению субстрата в горизонтальном и вертикальном направлениях, осуществлению раннего вегетативного размножения сеянца и продлению срока репродуктивной активности протосомы за счет реализации резервных меристематических центров.

Многими авторами было показано, что ветвление протосом на ранних стадиях развития характерно для некоторых фотофильных и сапрофитных видов орхидных, ведущих преимущественно подземный образ жизни [6, 16, 26, 39]. На примере *E. roempleriana* мы убедились, что ветвление протосомы характерно не только для наземных, но также и для эпифитных орхидей [29].

Варианты развития протосом с симподиальным нарастанием

Развитие дорзовентральных протосом с симподиальным нарастанием оказалось характерно для многих наземных и эпифитных видов орхидных из подсемейства *Epidendroideae* [10]. Единый сценарий развития состоит в образовании первичного корнепобега не из апикальной почки протокорма, а из третьей или из последующих, более молодых придаточных почек нарастающей вбок протосомы. Так, например, у исследованных нами видов *Phalaenopsis amabilis* (L.) Blume, *Cymbidium lowianum* (Rchb. f.) Rchb. f. реализовывалась и давала начало первичному корнепобегу только третья почка протосомы (рис. 4).

Попытки некоторых авторов [27] связать своеобразие протосом орхидных из рода *Phalaenopsis* Blume с изменением их геотропической реакции, с нашей точки зрения, выглядели недостаточно убедительными. Впоследствии тем же автором [39] при анатомическом изучении протосом орхидей из рода *Cymbidium* Sw. была показано явная дорзовентральная организация симподиально нарастающей протосомы у одних видов (например, у *C. pumilum* Rolfe) и билатеральная организация симподиально нарастающей протосомы у других видов (*C. goeringii* Rchb. f., *C. nipponicum* Makino). То, что авторы не разобрались в структурных особенностях изученных протосом, помешало им обобщить полученные результаты и сделать соответствующие выводы.

Развитие протосом с дихазальным нарастанием

Особенности развития протосом с этим типом нарастания мы обсуждали ранее на примере *Epipogium aphyllum* (F.W. Schmidt) Sw. [16]. Было показано, что у этого вида проторизом нарастает дихазально, причем на начальных стадиях развития у образующегося дихазия явно выражены паренхиматизированные апексы верхушек побегов первого и второго порядков. Этот факт, на наш взгляд, указывает на редукцию, которую претерпела побеговая система вида в связи с приспособлением к микосимбиотрофизму. Полная утеря придаточных корней этим видом, скорее всего, также обусловлена общей редукцией в связи с переходом к облигатному симбиотрофизму.

Э.С. Терехин и З.И. Никитичева [26] выделяли две формы протосом, свойственных орхидным. По их мнению, первая форма существования протосомы соответствовала задаче освоения субстрата и характеризовалась каллусообразным разрастанием ее тела, вторая форма существования протосомы соответствовала задаче вегетативного размножения и характеризовалась ее ветвлением. По нашему мнению, отнеся протосомы орхидных из родов *Bletilla* Rchb. f., *Calanthe* Lindl., *Stanhopea* Frost ex Hook, к форме каллусообразного разрастания, авторы не разглядели их структурной организации.

Полученные данные позволили нам уточнить схему эволюционного преобразования протосом в подсемействе *Epidendroideae*, предложенную Э.С. Терехиным [6], и предположить, что протосомы с дорзовентральной симметрией воз-

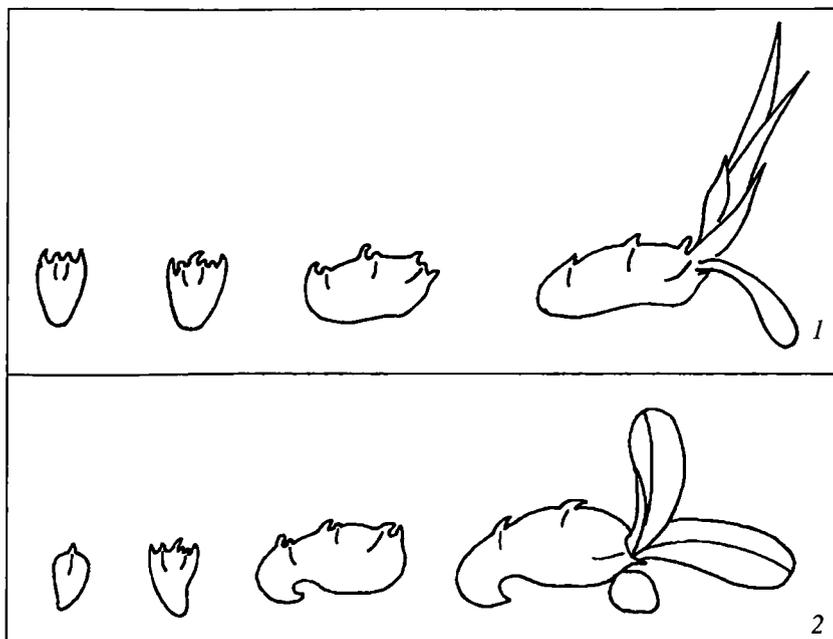


Рис. 4. Симподиальное нарастание протосом орхидных

1 – *Cymbidium lowianum*, 2 – *Phalaenopsis amabilis*

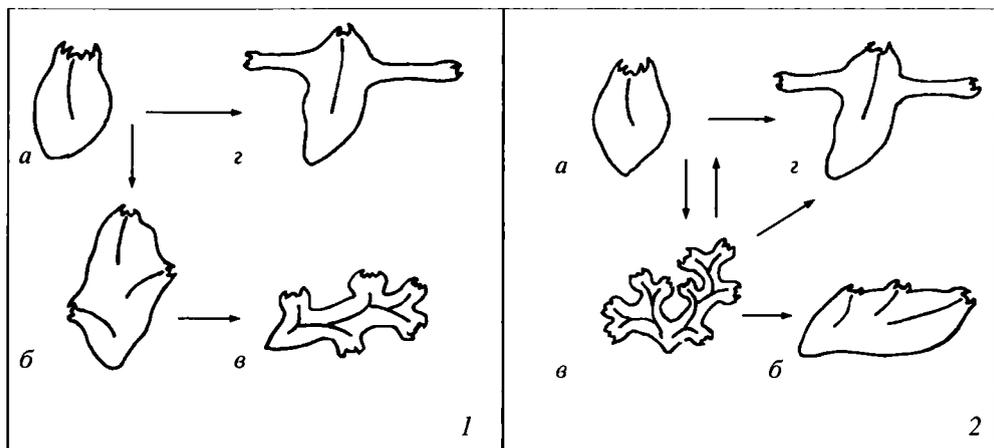


Рис. 5. Схема филогенеза протосом орхидных

1 – по Э.С. Терехину [6], 2 – схема, принятая в данном исследовании

а – моноапикально нарастающая протосома, б – симподиально нарастающая протосома, в – дихазисно нарастающая протосома, з – протосома с гаусториальными выростами

ники в результате аббревиации – выпадения развития одного из двух апексов у двухвершинного протокорма. Предложенный нами ряд “одновершинная протосома → двухвершинная протосома → дорзовентральная протосома” не вполне совпадает с эволюционным рядом “одновершинная протосома → каллусообразно разрастающаяся протосома → ветвящаяся протосома”, представленном в работе Э.С. Терехина “Паразитные цветковые растения” [6] (рис. 5).

ВЫВОДЫ

Голометаморфоз разделяет онтоморфогенез всех без исключения орхидных на два этапа – протосомообразования и побегообразования. Голометаморфоз также можно рассматривать в качестве особого этапа онтоморфогенеза орхидных, на котором в особой точке пространства и времени сконцентрирована совокупность множества метаморфозов органов, проявляющихся почти одновременно. Сделанный вывод подтверждает взгляд Е.Л. Нухимовского [8] на голометаморфоз как на метаморфозный синдром.

В семействе орхидных выявлены протосомы с тремя типами нарастания – моноподиальным, ложнодихотомическим и симподиальным. Основываясь на нашем представлении о протосоме как о структуре с двухстадийным развитием (гипокотилеподобное вегетативное тело (протокорм) + один или несколько проторизомов), можно выделить следующие типы протосом:

протосомы с радиальной симметрией протокорма и моноподиальным нарастанием проторизома;

протосомы с билатеральной симметрией протокорма и симподиальным, моноазиальным нарастанием проторизома;

протосомы с дорзовентральной симметрией протокорма и симподиальным дихазиальным нарастанием проторизома.

Заложение симподиально и нарастающими протосомами нескольких зачаточных почек, дающих начало двум или нескольким системам корнепобегов, способствует более быстрому освоению субстрата в горизонтальном и вертикальном направлениях, осуществлению раннего вегетативного размножения сеянца и продлению срока репродуктивной активности протосомы за счет реализации резервных меристематических центров.

Поливариантность протосомообразования у орхидных в культуре *in vitro* зависит не только от особенностей эмбриологического развития и генетического полиморфизма семян, от склонности к тотипотентности и фасциациям, но также и от структурных особенностей протосом и вариантов реализации их развития.

ЛИТЕРАТУРА

1. Смирнова Е.С. Морфология побеговых систем орхидных. М.: Наука, 1990. 208 с.
2. Гете И.В. Избранные сочинения по естествознанию. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957. 553 с.
3. Барыкина Р.П., Гуленкова М.А. Метаморфоз и его значение в жизни растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1990. Т. 95, вып. 5. С. 103–110.
4. Реймерс Н.Ф. Популярный биологический словарь. М.: Наука, 1991. 544 с.
5. Лотова Л.И. Морфология и анатомия высших растений. М.: Эдиториал УРСС, 2001. 528 с.
6. Терехин Э.С. Паразитные цветковые растения. Л.: Наука, 1977. 219 с.
7. Батыгина Т.Е., Шевцова Г.Г. Метаморфоз в онтогенезе орхидных (на примере *Cymbidium hybridum*, *Orchidaceae*) // Ботан. журн. 1985. Т. 70. № 12. С. 1614–1621.
8. Нухимовский Е.Л. Основы биоморфологии семенных растений. Т. 2. Габитус и формы роста в организации биоморф. М.: Оверлей, 2002. 859 с.
9. Рейвн П., Эверт П., Айкхорн С. Современная ботаника: В 2 т.: Пер. с англ. М.: Мир, 1990. Т. 1. 348 с; Т. 2. 344 с.
10. Залукаева Г.Л. Особенности онтогенеза тропических и субтропических орхидей в оранжерейной культуре: Дис. ... канд. биол. наук. М., 1990. 245 с.
11. Halle F., Oldeman R.A.A., Tomlimon P.B. Tropical trees and forests: An architectural analysis. В.; Heidelberg; N.Y.: Springer, 1978. 441 с.
12. Виноградова Т.Н. Морфология и биология некоторых бореальных орхидных (*Orchidaceae* Juss.) на ранних стадиях их развития: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1999. 24 с.

13. Татаренко И.В. Орхидные России: Жизненные формы, биология, вопросы охраны. М.: Аргус, 1996. 208 с.
14. Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Сов. наука, 1952. 391 с.
15. Батыгина Т.Е., Васильева В.К. Система воспроизведения у орхидных // Тез. докл. I Всесоюз. совещ. "Охрана и культивирование орхидей" Таллин, 1980. С. 107–110.
16. Коломейцева Г.Л. Архитектурная модель с чередующимися детерминированными и недетерминированными побегами в подсемействе *Epidendroideae* (*Orchidaceae* Juss.) // Бюл. Гл. ботан. сада. 2005. Вып. 189. С. 151–188.
17. Серебрякова Т.Н. Метаморфоз у растений: Онтогенетический и эволюционный аспекты // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1984. Т. 80, вып. 5. С. 94–102.
18. Коломейцева Г.Л., Червченко Т.М., Лаврентьева А.Н. Особенности онтогенеза *Dendrobium unicum* Seid. (*Orchidaceae* Juss.) в культуре *in vitro* и в оранжерейной культуре // Интродукция растений. Київ: Академперіодика, 2002. № 2. С. 62–68.
19. Treub M. Etudes sur les Lycopodiasees; l'embryon et la plantule du *Lycopodium cernuum* L. // Ann. Jardin. Bot. Buitenzorg, 1890. Т. 8. Цит. по: Магзу Ж. Симбиоз у орхидей и у картофеля. М.: Изд-во иностр. лит., 1949. 139 с.
20. Bernard N. l'evolution dans la symbiose, les orchidees et leurs champignons commensaux // Ann. Sci. Natur. Bot. et Biol. 1909. Т. 9. P. 1–196.
21. Магзу Ж. Симбиоз у орхидей и у картофеля. М.: Изд-во иностр. лит., 1949. 139 с.
22. Батыгина Т.Е., Андропова Е.В. Есть ли семядоля у орхидных? // Тез. докл. III Всесоюз. совещ. "Охрана и культивирование орхидей" М., 1986. С. 7–9.
23. Madison M. Vascular epiphytes: their systematic occurrence and salient features // Selbyana. 1977. Vol. 2, N 1. P. 1–13.
24. Иванников Р.В., Лаврентьева А.Н. Семенное размножение *Psychopsiella limminghei* Lindl. (*Orchidaceae* Juss.) в условиях асептической культуры // Материалы Международной конф. "Ботанические сады как центры сохранения биоразнообразия и рационального использования растительных ресурсов". М., 2005. С. 190–192.
25. Veyret Y. Embriogonie comparee et blastogenie chez des orchidaceae monandrae. P., 1965. 106 p.
26. Терехин Э.С., Никитичева З.И. Постсеменное развитие паразитных *Angiospermae*. 1. Метаморфоз // Ботан. журн. 1968. Т. 53, № 1. С. 39–57.
27. Nishimura G. Comparative morphology of *Cattleya aurantiaca* and *Phalaenopsis lueddemanniana* (*Orchidaceae*) seedlings // Bot. Gaz. 1981. Vol. 142, N 3. P. 360–365.
28. Чудовская Е.А. Прорастание семян и формирование проростков *Angraecum eburneum* Bory (*Orchidaceae* Juss.) в культуре *in vitro* // Биол. вестн. 2003. Т. 7, № 1/2. С. 49–52.
29. Коломейцева Г.Л. Особенности онтогенеза *Eulophiella roempleriana* Schltr. (*Orchidaceae*) в оранжерейных условиях // Бюл. Гл. ботан. сада. 2000. Вып. 179. С. 87–98.
30. Clements M.A. Reproductive biology in relation to phylogeny of the *Orchidaceae* especially the tribe Diurideae: Ph. D. thesis. Canberra, 1995. 28 p.
31. Chia T.F., Arditti J., Segeren M.J., Hew C.S. Review: *in vitro* flowering of orchids // Lindleyana. 1999. Vol. 14, N 2. P. 60–76.
32. Dressier R.L. Phylogeny and classification of the Orchid family. Portland, (Oregon): Dioscorides press, 1993. 314 p.
33. Червченко Т.М., Кушнир Г.П. Орхидеи в культуре. Киев: Наук. думка, 1986. 200 с.
34. Vinogradova T.N., Andronova E.V. Development of orchid seedlings // Orchid biology: Reviews and perspectives. VIII / Ed. J. Arditti, I. Cull. Dordrecht; Boston: Kluwer, 2002. Vol. 8. P. 167–234.
35. Harley J.L. The biology of mycorrhiza. L.: Hall, 1959. 234 p.
36. Burgeff H. Samenkeimung der Orchideen und Entwicklung ihrer Keimpflanzen. Jena: Fischer, 1936. 312 S.
37. Veyret Y. Development of the embryo and the young seedling stages of orchids // The orchids: Scientific studies / Ed. C.L. Withner. N.Y.: Wiley, 1974. P. 223–265.
38. Genera *Orchidacearum*. Vol. 1. General introduction, *Apostasioideae*, *Cypripedioideae* / Ed. A.M. Pridgeon et al. N.Y.: Oxford Univ. press, 1999. 197 p.
39. Nishimura G., Tamura M. Comparative seedlings morphology in three *Cymbidium* species // J. Jap. Bot. 1993. Vol. 68, N 1. P. 1–6.
40. Биоморфология растений: Иллюстрированный словарь / П.Ю. Жмылев, Ю.Е. Алексеев, Е.А. Карнухина и др. М.: Гриф и К, 2002. 240 с.

41. Серебрякова Т.И. Об основных "архитектурных моделях" травянистых многолетников и модусах их преобразования // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1977. Т. 82, вып. 5. С. 112–128.
42. Лутова Л.А. Биотехнология высших растений. СПб.: Изд-во СПб. ун-та, 2003. 227 с.
43. Поддубная-Арнольди В.А. Цитоэмбриология покрытосеменных растений. М., 1976. 507 с.
44. Терехин Э.С. Семя и семенное размножение. СПб.: Мир и семья-95, 1996. 376 с.
45. Swamy B.G.L. Female gametophyte and embryogeny in *Cymbidium bicolor* Lindl. // Proc. Ind. Acad. Sci. B. 1942. Vol. 15. P. 194–201.
46. Swamy B.G.L. Embryology of *Orchidaceae* // Curt. Sci. 1943. Vol. 12. P. 13–17.
47. Батыгина Т.Е., Васильева В.Е. Размножение растений: Учебник. СПб.: Изд-во СПб. ун-та, 2002. 232 с.
48. Иванников Р.В. Возможные варианты развития семян *Laelia* Lindl. (*Orchidaceae* Juss.) на начальных этапах онтоморфогенеза в условиях культуры // Биол. вестн. 2003. Т. 7, № 1/2. С. 75–78.
49. Prochazka F., Velisek V. *Orchideje nasi prirody*. Praha: Academia, 1983. 281 s.
50. Андропова Е.В. Новые аспекты изучения семенного размножения северных видов орхидных // Биол. вестн. 2003. Т. 7, № 1/2. С. 67–69.

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

Поступила в редакцию 08.01.2006 г.

SUMMARY

Kolomeitseva G.L. Holometamorphosis in Orchidaceae ontomorphogenesis

Holometamorphosis in ontomorphogenesis of the family *Orchidaceae* has been described for the first time. Holometamorphosis manifests itself as a shift of unipolar organization of protosoma for bipolar organization of juvenile cormus with rhizogenic roots, and as a shift of heterotrophic type of metabolism for autotrophic one. Two-phase development of protosoma has been found out in several plant species. Three types of protosoma growth have been revealed: monopodial, pseudodichotomous and sympodial. Taking into account these results, the circuit of evolutionary transformation of protosoma in the subfamily *Epidendroideae* has been specified.

УДК 581.4:582.772.2

РОЛЬ ГЕНЕРАТИВНЫХ ПОБЕГОВ В ПОСТРОЕНИИ КРОНЫ У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *ACER*

М.В. Костина

Крона древесных растений представляет собой сложную динамическую систему побегов, в пределах которой обычно хорошо выделяются оси видимых порядков ветвления. Осью первого порядка является ствол, осями второго порядка – скелетные ветви, отходящие от ствола и т.д. Обычно в кроне одноствольных и многоствольных деревьев умеренной зоны можно выделить до восьми видимых порядков ветвления [1]. После вступления растения в период цветения и плодоношения в формировании осей видимых порядков ветвления могут принимать участие и генеративные побеги. Особенности строения генеративных побегов и расположения их в кроне во многом определяют форму кроны.

Основной задачей данной работы было изучение систем побегов, в формировании которых генеративные побеги принимают непосредственное участие. Для исследования были выбраны *Acer platanoides* L., *A. tataricum* L., *A. negundo* L. и *A. rubrum* L. Эти виды относятся к разным секциям рода и часто используются в озеленении. Изучение генеративных побегов проводили по материалам гербариев ЛЕ, МНА, а также по материалам коллекций ГБС РАН.

Структурно-ритмологические единицы побеговых систем древесных растений. Понимание процессов становления и организации архитектурных моделей в значительной мере определяется выбором структурно-ритмологической единицы. В качестве таковой мы используем элементарный побег, т.е. побег, формирующийся за один цикл роста [2]. В структуре элементарных побегов находит отражение ритмичность ростовых процессов, которая у большинства древесных растений умеренной зоны проявляется в изменении вдоль оси размеров последовательных метамеров [3]. У многих видов это выражается в закономерном изменении длины междоузлий и размеров листьев. Поэтому элементарные побеги, как правило, хорошо вычлениаются в побеговой системе растения. Однако среди древесных растений есть виды, у которых границу между элементарными побегами по этим признакам провести невозможно или достаточно трудно [3]. Но поскольку в состав метамера входит не только лист и междоузлие, но и почка, то ритмичность ростовых процессов материнского побега может находить свое отражение и в закономерном чередовании удлиненных и укороченных, вегетативных и генеративных побегов, развивающихся из пазушных почек, и в динамике их развития по отношению к материнскому побегу. Хаотичное расположение побегов, имеющих разное строение и выполняющих разные функции, делало бы крону растений неузнаваемой и исключало бы возможность выделения архитектурных моделей.

У древесных растений умеренной зоны в течение вегетационного периода обычно наблюдается один цикл роста побегов. В этом случае границы элементарного и годичного побегов совпадают. Кроме того, элементарные вегетативные побеги таких растений, как правило, не ветвятся. Однако, например, у представителей родов *Salix* L., *Betula* L., *Prunus* s.l. за один цикл видимого роста можно нередко наблюдать развитие системы вегетативных побегов [4–7].

Следует отметить, что системы побегов могут сформироваться в результате разных ритмологических вариантов развития дочерних побегов по отношению к материнскому побегу. Для описания этих вариантов D. Müller-Doblies и F. Weberling [8] использовали следующие термины: 1) силленсис – развитие дочерних побегов происходит без периода покоя и одновременно с продолжающимся ростом его материнского побега; 2) пролепсис – развитие дочерних побегов происходит в том же сезоне, что и развитие материнского побега, но все же после небольшого периода покоя; 3) каталепсис – развитие дочерних побегов происходит с периодом покоя, причем лишь на следующий год после того, как разовьется материнский побег.

Системы побегов, образовавшиеся в результате силлепсиса, будут отличаться от систем, возникающих при пролептическом или каталептическом ветвлении, несмотря на целый ряд общих признаков, связанных с характером нарастания главной оси [4, 6, 9, 10]. Развитие силлептических побегов начинается со средней фазы, характеризующейся интенсивным ростом, поэтому у них в отличие от побегов, образующихся в результате каталептического или пролептического ветвления, обычно отсутствует формация низовых листьев.

У клена элементарные вегетативные побеги, как правило, не ветвятся, и в их основании формируются укороченные междоузлия и почечные чешуи, благо-

даря которым границы между элементарными побегами выражены отчетливо. В пазухах почечных чешуй обычно развиваются спящие почки, а самые крупные вегетативные почки формируются ближе к верхушке материнского удлиненного побега (акротонное ветвление) (рис. 1, а).

Иногда у клена за один цикл роста образуется система вегетативных побегов. Формирование такой системы происходит в акропетальной последовательности, т.е. самыми первыми на оси материнского побега возникают нижние силлептические побеги (рис. 1, б). Однако, по нашим наблюдениям, у *A. tataricum* развитие силлептических побегов может происходить и в базипетальной последовательности (рис. 1, в). В обоих случаях в основании силлептических побегов не формируется почечное кольцо и их развитие происходит при продолжении видимого роста материнского побега. Однако при акропетальной последовательности их образования верхушечная меристема материнского побега сохраняет способность к неограниченному нарастанию. При базипетальном направлении развития силлептических побегов материнский побег по тем или иным причинам утрачивает эту способность, но его видимый рост продолжается за счет деятельности интеркалярных меристем. По-видимому, в этом случае гибель верхушечной меристемы приводит к снятию апикального доминирования и вызывает образование силлептических побегов. В целом же роль силлептических побегов, формирующихся на материнском вегетативном побеге, в построении многолетней осевой системы у кленов невелика.

По достижении генеративной фазы развития в формировании тела растения начинают принимать участие и генеративные побеги. Понятие “генеративный побег” в литературе имеет весьма расплывчатое определение. Так, в словаре по “Биоморфологии растений” [11] под генеративными побегами понимают побеги ветвления с редуцированными листьями (брактеями, чешуями) или безлистные побеги, несущие один или несколько цветков, собранных в простое соцветие. К генеративным побегам относят также побеги обогащения сложного соцветия; часто генеративным побегом называют генеративный прирост побега вегетативно-генеративного. При анализе многолетней системы древесных растений характер и положение генеративных побегов не принимают во внимание или учитывают недостаточно последовательно.

Под генеративными побегами автор данной статьи понимает побеги, формирующиеся за один цикл роста в результате силлептического ветвления и несущие, помимо листьев и почек, еще и соцветие. Согласно широко распространенному определению, соцветие – это собрание цветоносных побегов и цветков на них, более или менее отграниченное от вегетативных частей растения [12, 13]. Многие исследователи считают необходимым дополнить это определение еще и ритмологическим критерием, указывая на то, что соцветие представляет собой результат силлептического ветвления. Силлептический характер формирования соцветия во многом определяет его структурные особенности и полное отмирание после цветения и плодоношения [14–16]. Таким образом, генеративные побеги в отличие от вегетативных почти всегда представляют собой систему побегов и имеют две составляющие – вегетативную зону, как правило, многолетнюю, и односезонное соцветие. В вегетативной зоне у многих видов клена, помимо листьев и почек, формируются еще и силлептические вегетативные побеги. Генеративные побеги отличаются от вегетативных по характеру отмирания и положению на них почек возобновления, поэтому их появление обуславливает специфику кроны в период цветения и плодоношения.

Генеративные побеги, как и вегетативные, обычно имеют в основании зону укороченных междоузлий и почечных чешуи и хорошо вычленяются в побеговой системе растения. Их наряду с вегетативными можно использовать как структурно-ритмологические единицы.

Системы генеративных побегов, как и системы вегетативных побегов, образующиеся за один цикл роста, могут формироваться в результате как акропетального, так и базипетального развития силлептических побегов [16].

У видов рода *Acer* генеративные побеги завершаются верхушечным соцветием – метелкой, закрытым тирсом, кистью или зонтиком. В вегетативной зоне у большинства видов формируются листья срединной формации, в пазухах которых образуются либо силлептические вегетативные побеги (рис. 1, з), либо почки возобновления (генеративные или вегетативные) (рис. 1, д). Формирование силлептических побегов происходит в базипетальной последовательности, т.е. переход апикальной меристемы во флоральное состояние вызывает развитие силлептических побегов. У одних видов клена силлептические побеги обычно завершаются верхушечными генеративными почками, у других – вегетативными. У целого ряда видов *Acer* верхушечная почка на силлептических побегах не образуется. У некоторых представителей этого рода генеративные побеги после цветения и плодоношения полностью отмирают, поскольку в вегетативной зоне не образуются почки возобновления (рис. 1, е).

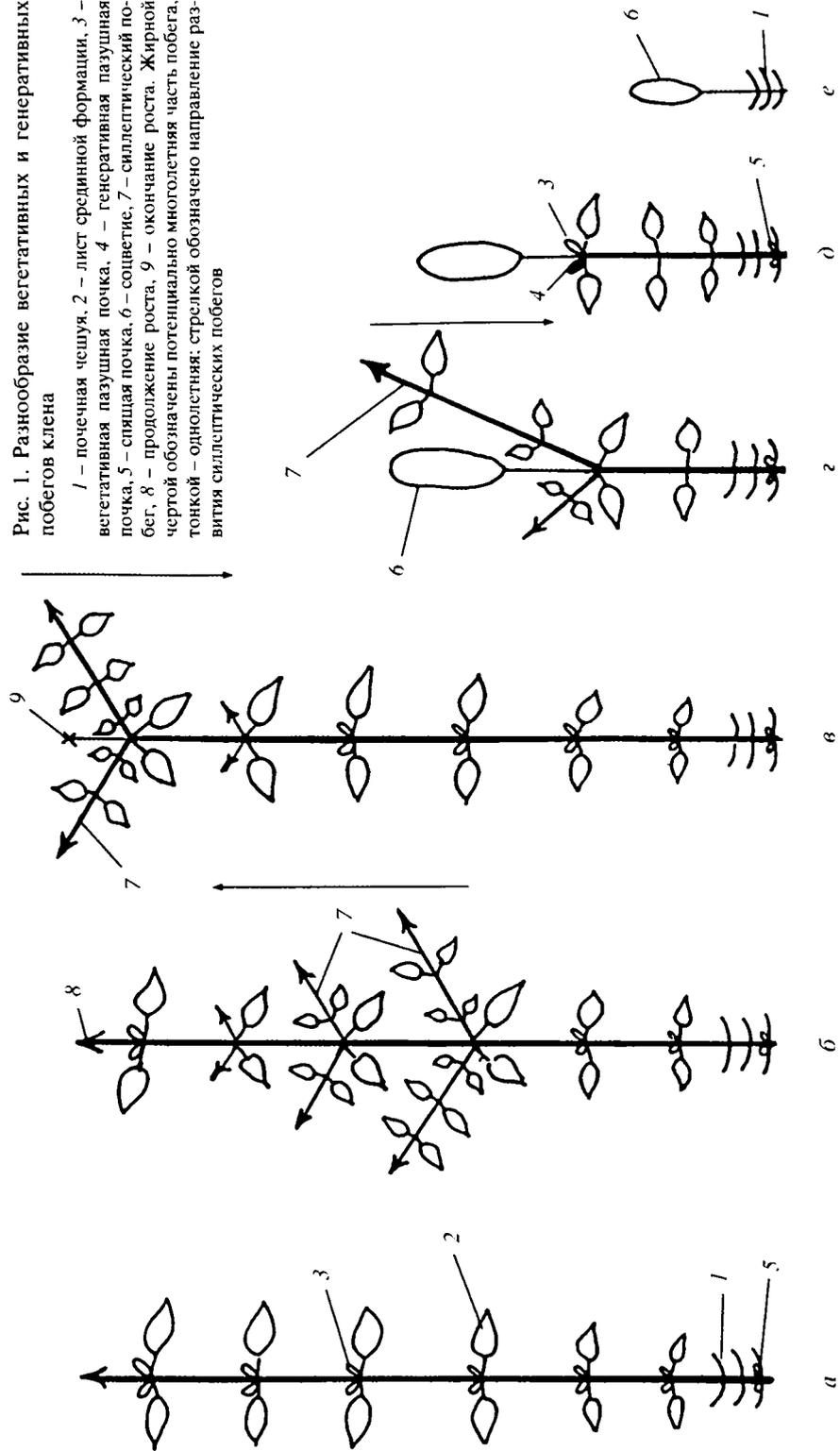
Структура осевых систем видимых порядков ветвления. В результате повторяющихся циклов роста у растений происходит формирование систем побегов, различающихся по выполняемым функциям, составу входящих в них элементарных побегов, характеру их сочленения, длительности существования и т.д. На первый взгляд кажется, что эти системы образуют континуум. Однако, по всей видимости, число типов таких систем для каждого вида ограничено. Без выделения этих типов невозможно построение цельной модели побегового тела растения. Как нам представляется вероятным, формирование основных типов систем связано с осями видимого порядка ветвления. Как отмечает В.И. Тихонов [17], крона древесных растений может пониматься как комплекс осевых систем, образующих ее скелет. Осевые системы формируются в результате моноподиального или симподиального нарастания [14].

Для обоснования этой точки зрения необходимо обратиться к работам известного советского плодовода П.Г. Шитта (1875–1950), который занимался изучением роста и развития важнейших плодовых древесных и кустарниковых растений, произрастающих в умеренной зоне. П.Г. Шитт – автор многих фундаментальных трудов и учебников по плодоводству, и его справедливо следует называть предшественником модульной теории [18].

П.Г. Шитт [19–21] обращал внимание на то, что боковые почки, развивающиеся на побегах деревьев, неодинаковы по своим свойствам. Из почек, находящихся ближе к верхушке материнского побега, обычно образуются самые мощные побеги (акротонное ветвление), дающие начало наиболее крупным ветвям следующего порядка ветвления. Из почек, расположенных в средней части материнского побега, формируются небольшие побеги, на основе которых образуются быстро отмирающие веточки. Почки, расположенные в основании материнского побега, остаются спящими. Таким образом, боковые побеги, развивающиеся на материнском, различаются по способности к дальнейшему нарастанию, ветвлению, продолжительности существования, способности ко вторичному утолщению и т.д.

Рис. 1. Разнообразие вегетативных и генеративных побегов клена

1 – почечная чешуя, 2 – лист срединной формации, 3 – вегетативная пазушная почка, 4 – генеративная пазушная почка, 5 – спящая почка, 6 – соцветие, 7 – силлептический побег, 8 – продолжение роста, 9 – окончание роста. Жирной чертой обозначены потенциально многолетняя часть побега, тонкой – однолетней; стрелкой обозначено направление развития силлептических побегов



Далее П.Г. Шитт [19–21] останавливается на различной долговечности осей разного порядка ветвления. Наибольшей продолжительностью существования в кроне одноствольного дерева, естественно, обладает ствол, сохраняющийся на протяжении всей жизни растения. Менее долговечны ветви, отходящие от ствола и т.д. Разная долговечность материнской и дочерних осей и их способность к нарастанию приводят к тому, что образовавшиеся первыми боковые оси, отмирая со временем, заменяются вновь образующимися. Это приводит к оголению материнской оси с базального конца и перемещению боковых осей на ее дистальный конец, т.е. от центра к периферии. Таким образом, в кроне дерева постоянно осуществляется процесс воспроизводства осей видимых порядков ветвления, начиная со второго, который протекает параллельно с отмиранием ранее образовавшихся осей.

Способность к нарастанию и ветвлению осей всех порядков ветвления, включая и ствол, наследственно предопределена, хотя и зависит от условий произрастания. Длительность существования оси может увеличиться за счет резервных точек роста, т.е. за счет развития побегов из спящих почек. Эти спящие почки, как уже говорилось ранее, формируются в основании всех элементарных побегов. П.Г. Шитт [19–21] подробно рассматривает и это явление. Он отмечает, что материнская ось любого порядка ветвления, потеряв способность к дальнейшему нарастанию, начинает отмирать с верхушки. Этот процесс вызывает пробуждение спящих почек и образование волчковых побегов, которые замещают отмирающую часть материнской оси. Просуществовав некоторое время и сформировав свои системы, волчковые побеги, в свою очередь, отмирают вместе с той частью материнской оси, на которой они расположены. Это вызывает пробуждение спящих почек в средней части материнской оси. Таким образом, длительность существования материнской оси, отмирающей с дистального конца, продлевается за счет последовательного развития волчковых побегов из спящих почек от периферии к центру. В конце концов спящие почки могут проснуться и в самом основании материнской оси, тогда образующиеся из них дочерние оси смогут полностью заменить материнскую. Таким образом, в способности растения формировать побеговые системы из спящих почек, в расположении таких систем и динамике их развития прослеживаются определенные закономерности, свойственные каждому виду и даже сорту. Это во многом определяет, как отмечает П.Г. Шитт, тот или иной способ обрезки плодовых культур. Различного рода травматические повреждения также могут вызвать пробуждение спящих почек и восстановление той или иной части кроны.

Анализируя крону, П.Г. Шитт [19–21] установил, что ветви последующего порядка ветвления располагаются на материнской ветви ярусами. Под ярусом понимается группа наиболее сильно развитых скелетных ветвей на одном горизонтальном уровне, ориентированных в разные стороны. Такое расположение связано, как уже отмечалось ранее, с формированием на материнском побеге дочерних, различающихся по силе развития. У деревьев наиболее мощные побеги развиваются из почек, расположенных ближе к верхушке. Далее П.Г. Шитт отмечает, что ветви одного яруса сходны по силе роста, по углу отхождения от материнской ветви, а также по числу, порядку размещения и силе развития разветвлений следующего порядка. Это закономерное сходство в организации определенных групп ветвей в кронах древесных растений, а также различных деревьев и кустарников одного и того же вида и возраста, произрастающих в сходных условиях, П.Г. Шитт назвал морфологическим параллелизмом. По его мне-

нию, обе закономерности – ярусность и морфологический параллелизм – дают способ практической расшифровки крон древесных растений.

Наши наблюдения показывают, что понятие “морфологический параллелизм” можно несколько расширить, применив его не только к ветвям, составляющим один ярус, но и к ветвям одного порядка ветвления, входящим в состав разных ярусов. Так, например, самые мощные оси II порядка (ветви, отходящие от ствола) входят в состав разных ярусов. Однако все они, несмотря на значительную вариабельность, будут иметь закономерное сходство в организации и выполнять одинаковые функции. Эти оси обладают максимальной для своего порядка долговечностью и дают начало всем остальным порядкам ветвления, вплоть до VII–VIII. Основные функции этих осей – придание конструктивной прочности, транспорт веществ и запасание влаги и питательных веществ. Менее мощные и долговечные оси того же порядка могут ветвиться только до V–VI порядков. Наиболее слабые оси II порядка вообще не ветвятся и часто бывают однолетними. Основной их функцией является ассимиляция. Таким образом, среди осей II порядка можно выделить несколько групп, различающихся по перечисленным выше признакам. Приведенные наблюдения справедливы и для осей всех последующих порядков, вплоть до VI. С каждым последующим порядком падает способность осей к нарастанию и ветвлению и уменьшается длительность их существования. Оси VII–VIII порядка уже не способны ветвиться и давать начало осям более высоких порядков.

Этими же особенностями организации побегового тела древесных растений объясняется стабилизация порядков ветвления растения. Так, как уже отмечалось выше, деревья, произрастающие в зоне умеренного климата, ветвятся до VI–VIII порядков, вследствие чего формируется хорошо развитая крона. Порядок ветвления возрастает с переходом от одного возрастного состояния к другому. Например, у *A. platanoides* взрослые виргинильные особи имеют V, реже VI порядков ветвления главной оси. У генеративных растений ветвление обычно достигает VI–VII порядков и с возрастом более не увеличивается [22]. Таким образом, каждое возрастное состояние характеризуется своим порядком ветвления и число этих порядков по достижению генеративного состояния стабилизируется, несмотря на то что растение продолжает расти и ветвиться.

Ю.Л. Цельникер и др. [23] предлагают выделять оси в зависимости от порядка ветвления главной оси. Такой подход оказывается результативным при анализе кроны хвойных растений, для которых характерно моноподиальное нарастание осей. Однако для большинства покрытосеменных растений умеренной зоны, имеющих симподильное или смешанное нарастание осей, истинный порядок ветвления осей установить практически невозможно. Иначе обстоит дело с осями видимого порядка ветвления. Именно благодаря особенностям строения и взаимного расположения этих осей крона древесных растений приобретает характерный для вида облик. Кроме того, эти оси могут послужить теми точками отчета, которые позволят упорядочить и систематизировать описание модулей древесных растений.

Таким образом, выделение основных типов побеговых систем (модулей), закономерно повторяющихся в кроне дерева и имеющих сходство в организации и выполняемых функциях, можно связать с числом видимых порядков ветвления. Помимо этих основных типов (модулей), в кроне древесного растения следует выделить системы побегов, развивающихся из спящих почек и выполняющих функции восстановления той или иной части кроны. Эти системы имеют свои специфические закономерности появления, функционирования и отмирания.

Изучение побеговых систем (модулей) можно проводить по двум направлениям. С одной стороны, рассматривать способ нарастания главной оси (моноподиальный, симподиальный, смешанный), характер элементарных побегов, из которых она складывается, длительность ее существования, способность к вторичному утолщению, выполняемые функции. С другой – можно исследовать строение боковых осей и особенности ветвления. Как уже отмечалось, крупные боковые оси одного видимого порядка ветвления дают начало системам осей следующего, более высокого порядка. Поэтому, изучая особенности ветвления материнской системы, можно “перекинуть мостик” к дочерним системам. В онтогенезе систем побегов разного уровня, как и в онтогенезе древесного растения в целом [23], можно выделить следующие периоды: 1) преобладания ростовых процессов, 2) равновесия роста и отмирания, 3) отмирания и регенерации.

Следует обратить внимание на то, что в процессе формирования кроны оси низших порядков ветвления дают начало осям высших, а не наоборот. Поэтому хотя дочерние оси и входят в состав системы материнской оси, но их объединение не может привести к ее возникновению.

Для более полного выявления всех конструктивных особенностей побеговых систем, на основе которых формируются оси видимых порядков ветвления, желательно в качестве объектов исследования выбирать растения, произрастающие в оптимальных условиях, когда наследственная программа реализуется наиболее полно. Предлагаемый нами подход позволяет изучать системы побегов в пределах одного растения. Кроме того, можно сравнивать системы побегов у растений одного вида, относящихся к одинаковому возрастному состоянию и произрастающих в сходных условиях. Возможно также выявление отклонений в развитии систем разных уровней ветвления, вызванных неблагоприятными факторами.

Таким образом, анализ кроны древесного растения заключается, прежде всего, в выявлении всего разнообразия систем побегов, формирующихся за один цикл видимого роста. На следующем этапе исследуется строение той или иной системы побегов, на основе которой формируются оси видимых порядков ветвления с учетом характера вегетативных и генеративных побегов, их взаимного расположения, особенностей их дальнейших метаморфозов, отмирания и т.д.

Предложенный нами способ описания кроны древесных растений умеренной зоны во многом перекликается с подходом И.С. Антоновой и др. [18], который также во многом основывается на взглядах П.Г. Шитта [19–21]. И.С. Антонова и ее коллеги обращают внимание на строение малолетних разветвленных систем побегов, делающих кроны древесных растений умеренной зоны узнаваемыми. Ими были выявлены принципиально важные признаки, характеризующие и выделяющие такие системы: тип продольной симметрии, ее пространственное расположение, тип листорасположения и т.д. Дополнение данного подхода понятием “генеративный побег” и выделение систем побегов в соответствии с осями видимых порядков ветвления, на наш взгляд, сделают описание кроны древесных растений более наглядным и упорядоченным.

Поскольку системы побегов, на основе которых формируются оси разных видимых порядков ветвления, не только закономерно организованы, но и выполняют определенные функции, то их анализ и классификация возможны и с позиций подхода, предложенного М.Т. Мазуренко и А.П. Хохряковым [24], основанного на разграничении модулей в зависимости от их основных функций.

Генеративные побеги *A. platanoides*, *A. tataricum*, *A. negundo*: строение, положение в кроне, степень участия в формировании осей видимых порядков ветвления. Вопросы, связанные со строением генеративных побегов *A. platanoides*, *A. tataricum*, *A. negundo* рассматривались в работах многих исследователей [5, 25, 26]. Однако при изучении систем, в формировании которых принимают участие генеративные побеги, необходимо, во-первых, учитывать положение генеративных почек на вегетативных побегах при переходе растения в период цветения и плодоношения, а во-вторых, следует обращать внимание на наличие или отсутствие почек возобновления и их расположение на самих генеративных побегах.

***Acer platanoides*.** Генеративные побеги *A. platanoides* завершаются соцветием – метелкой, под которой располагаются две (реже одна) пара листьев срединной формации и почечные чешуи. В пазухах верхней пары листьев обычно развиваются силлептические побеги, которые имеют, как правило, одну-две пары листьев срединной формации и часто завершаются верхушечной генеративной почкой (рис. 2, а). Длина силлептических побегов колеблется от 1 до 35 см, и обычно один из них развит сильнее другого. Иногда силлептические побеги завершаются вегетативными почками. Из этих почек на следующий год вырастают мощные вегетативные побеги, на которых может образоваться до 6–8 пар листьев срединной формации.

Таким образом, генеративные побеги этого вида клена, помимо репродуктивной, выполняют еще и функцию ассимиляции, которая усиливается за счет образования олиственных силлептических побегов. Последовательное развитие

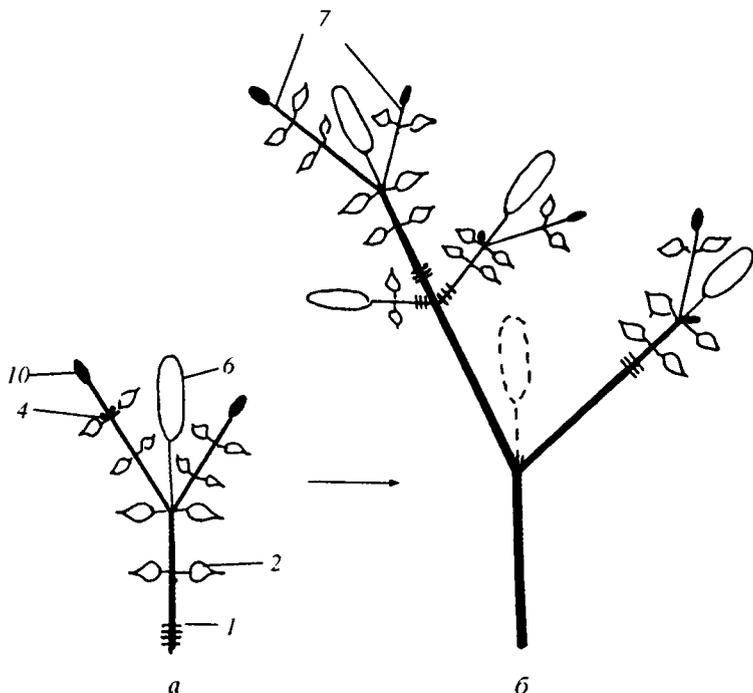


Рис. 2. Развитие двулетней системы генеративных побегов *Acer platanoides*

10 – генеративная верхушечная почка. Пунктиром обозначены отмирающие части побега. Ост. обозн. те же, что на рис. 1

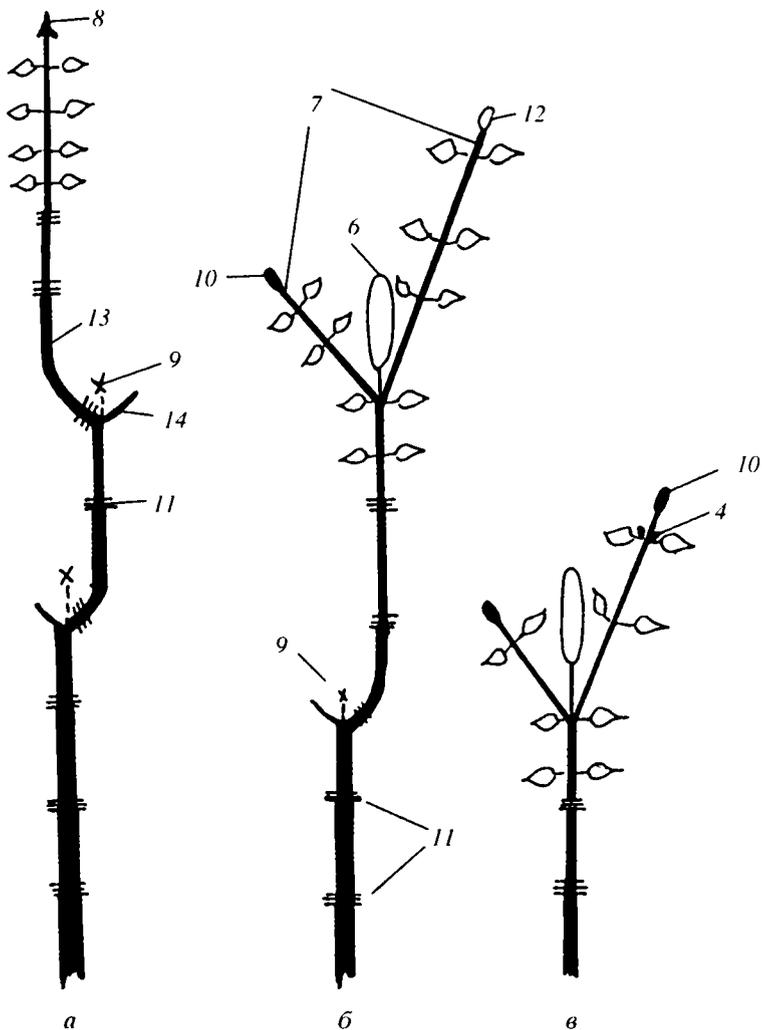


Рис. 3. Формирование осей I-IV порядков ветвления *Acer platanoides*

11 – граница между элементарными побегами, 12 – верхушечная вегетативная почка, 13 – побег замещения, продолжающий нарастание материнской оси, 14 – побег замещения, дающий начало оси следующего порядка

дочерних генеративных побегов на материнском путем ложнодихотомического ветвления может протекать в течение 5–6 лет и более. С увеличением порядка ветвления уменьшается длина как генеративных, так и формирующихся на них силлептических побегов, а также общее число листьев и цветков в соцветии (рис. 2, а, б). Исчерпав свой ростовой потенциал, данные системы, на основе которых формируются оси V–VII порядков ветвления, отмирают.

В образовании осей I порядка ветвления у *A. platanoides* принимают участие только вегетативные побеги. Вначале развитие этих осей происходит в результате моноподиального нарастания, которое затем сменяется на симподиальное. Переворшинивание обусловлено эндогенными факторами и не связано с образованием соцветия. Поскольку для кленов характерно супротивное листво-

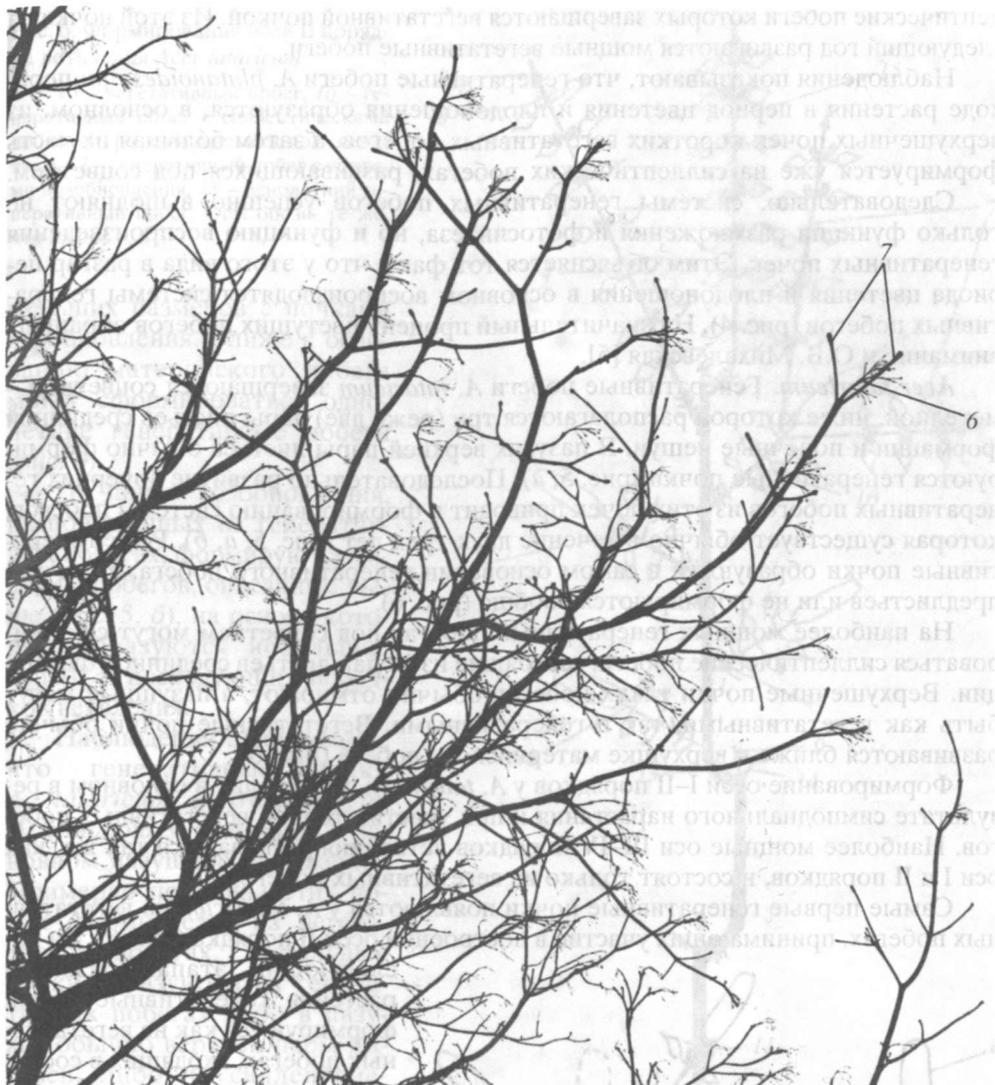


Рис. 4. Генеративные побеги *Acer platanoides*

6 – соцветие, 7 – силлептические побеги

ние, то под погибшей верхушкой обычно развиваются два побега замещения. Один из них позднее становится сильнее и продолжает материнскую ось. Другой, более слабый, дает начало оси следующего порядка ветвления (рис. 3, а).

Оси II–IV порядков ветвления также сначала нарастают моноподиально, а затем симподиально. Однако причина перевершинивания может быть обусловлена образованием верхушечной генеративной почки, наступающим в зависимости от мощности осей на второй–седьмой год (рис. 3, б, в). Таким образом, оси II–IV порядков ветвления завершаются генеративными побегами, которые далее формируют описанные выше системы генеративных побегов. Причем на наиболее крупных осях II–III порядков ветвления нередко сначала развиваются генеративные побеги, сил-

лептические побеги которых завершаются вегетативной почкой. Из этой почки на следующий год развиваются мощные вегетативные побеги.

Наблюдения показывают, что генеративные побеги *A. platanoides* при переходе растения в период цветения и плодоношения образуются, в основном, из верхушечных почек коротких вегетативных побегов, а затем большая их часть формируется уже на силлептических побегах, развивающихся под соцветием.

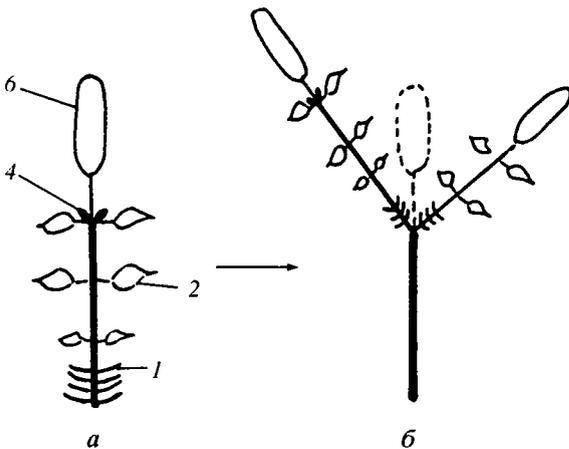
Следовательно, системы генеративных побегов успешно выполняют не только функции размножения и фотосинтеза, но и функцию воспроизведения генеративных почек. Этим объясняется тот факт, что у этого вида в разгар периода цветения и плодоношения в основном воспроизводятся системы генеративных побегов (рис. 4). На значительный процент цветущих побегов обращала внимание и О.Б. Михалевская [5].

***Acer tataricum*.** Генеративные побеги *A. tataricum* завершаются соцветием – метелкой, ниже которой располагаются три (реже две) пары листьев срединной формации и почечные чешуи. В пазухах верхней пары листьев обычно формируются генеративные почки (рис. 5, а). Последовательно развитие дочерних генеративных побегов из этих почек приводит к формированию системы побегов, которая существует обычно в течение двух-трех лет (рис. 5, а, б). Реже генеративные почки образуются в самом основании генеративного побега, в пазухах предлистьев или не формируются вообще (рис. 6).

На наиболее мощных генеративных побегах под соцветием могут сформироваться силлептические побеги, состоящие из 10 пар листьев срединной формации. Верхушечные почки таких побегов обычно отмирают, а пазушные могут быть как вегетативными, так и генеративными. Вегетативные почки обычно развиваются ближе к верхушке материнского побега (рис. 6).

Формирование осей I–II порядков у *A. tataricum* происходит в основном в результате симподиального нарастания и при участии только вегетативных побегов. Наиболее мощные оси III–IV порядков ветвления развиваются так же, как оси I и II порядков, и состоят только из вегетативных побегов.

Самые первые генеративные почки появляются у *A. tataricum* на вегетативных побегах, принимающих участие в построении осей II порядка (рис. 6). На последующих этапах развития



растения генеративные почки формируются как на вегетативных побегах, входящих в состав осей более высоких порядков ветвления, так и на самих генеративных побегах. Генеративные почки у этого вида обычно занимают пазушное положение. Характер генеративных побегов, развивающихся на вегетативном, во многом определяется их положением на этом побеге. Самые мощные генеративные побеги с силлептическими побегами под соцветием развиваются ближе к верхушке материнского побега. Ниже по оси располагаются побеги

Рис. 5. Развитие двулетней системы генеративных побегов *Acer tataricum*

Усл. обозн. те же, что на рис. 1

Рис. 6. Формирование осей II порядка ветвления *Acer tataricum*

15 – вегетативный побег, 16 – генеративный побег с силлептическими побегами, развивающимися под соцветием, 17 – генеративный побег с почками возобновления, 18 – однолетний генеративный побег. Ост. обозн. те же, что на рис. 1 и 3

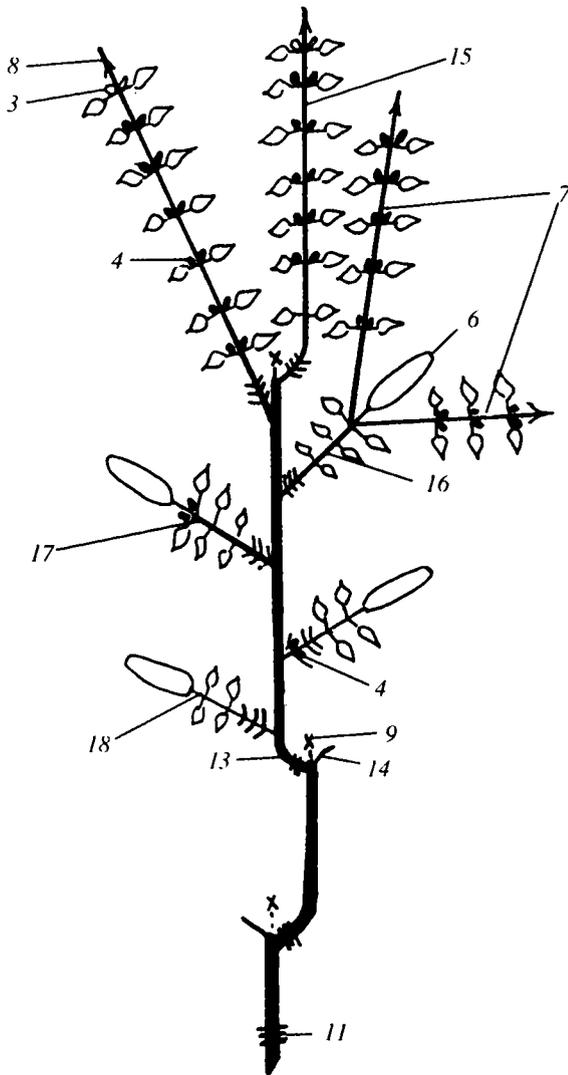
меньших размеров с почками возобновления. Ближе к основанию материнского побега могут сформироваться однолетние генеративные побеги (рис. 6).

Из почек возобновления, расположенных на генеративных побегах, формируются системы побегов, описанные выше (рис. 5, б), на основе которых образуются небольшие оси III и последующих порядков ветвления.

Наблюдения показывают, что генеративные почки *A. tataricum* в отличие от *A. platanoides*, занимают в основном пазушное положение. Примерно половина этих почек формируется на вегетативных побегах. Остальные почки образуются на генеративных побегах либо в пазухах обычно верхней пары листьев, либо на силлептических побегах, развивающихся под соцветием.

Генеративные побеги этого вида наряду с репродуктивной функцией выполняют еще и ассимиляционную. Однако по сравнению с *A. platanoides* функция ассимиляции у *A. tataricum* выражена в меньшей степени, поскольку под соцветием у этого вида силлептические побеги развиваются достаточно редко. Кроме того, последовательное формирование дочерних генеративных побегов на материнском в отличие от *A. platanoides*, происходит в течение всего двух-трех лет, после чего система генеративных побегов отмирает.

Перенисленные выше особенности строения и положения генеративных побегов *A. tataricum* приводят к тому, что в зрелом генеративном состоянии у этого вида в верхней части кроны постоянно развиваются удлиненные вегетативные побеги и удлиненные силлептические побеги, развивающиеся под соцветием. Эти побеги выполняют не только функцию ассимиляции, но и функцию воспроизведения генеративных почек (рис. 7).



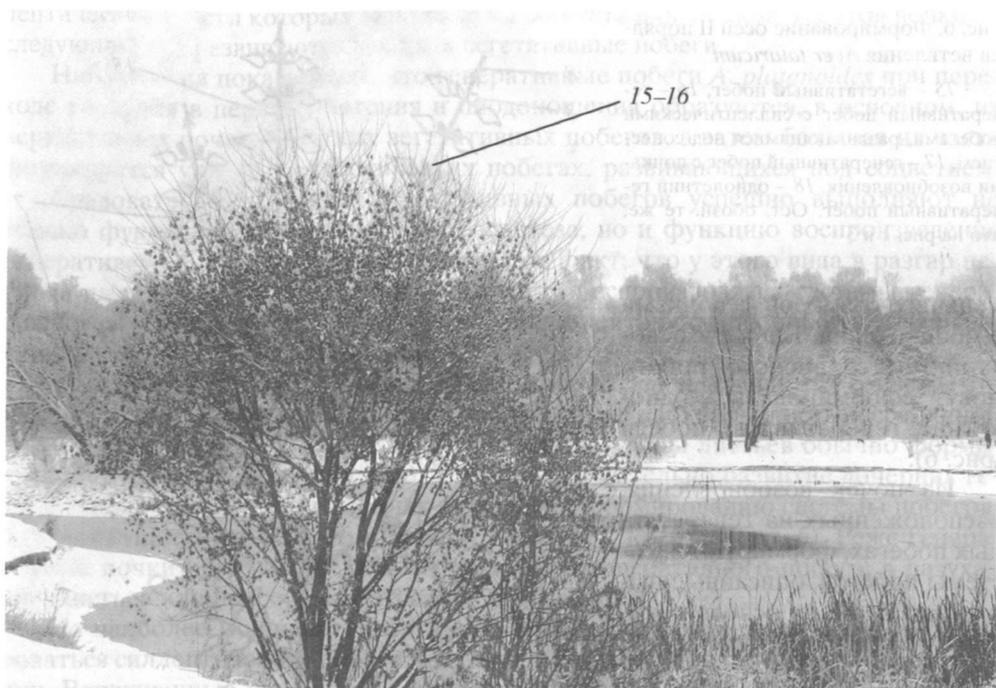


Рис. 7. Вегетативные и генеративные побеги с силлептическими побегами, развивающимися под соцветием у *Acer tataricum*

15 – вегетативный побег, 16 – генеративный побег с силлептическими побегами, развивающимися под соцветием

***Acer negundo*.** Генеративные побеги мужских растений *A. negundo* завершаются соцветием – малоцветковым зонтиком, в вегетативной зоне формируются только почечные чешуи (рис. 9, а). Генеративные побеги женских растений завершаются многоцветковым соцветием – кистью, в вегетативной зоне, помимо почечных чешуй, развивается несколько небольших зеленых листьев, но почки возобновления, как и на генеративных побегах мужских растений, не формируются (рис. 8, а). После цветения и плодоношения генеративные побеги как мужских, так и женских растений полностью отмирают и не принимают никакого участия в построении многолетней системы растения. Оси всех видимых порядков ветвления этого вида клена формируются только при участии вегетативных побегов и в результате в основном моноподиального нарастания. Таким образом, у *A. negundo* наблюдается четкое разделение репродуктивных и ассимиляционных функций между генеративными и вегетативными побегами.

Для *A. negundo* характерно внутрпочечное ветвление, под которым понимают формирование дочерних почек на побеге в период его внутрпочечного роста [11, 27]. У *A. negundo* дочерние почки на этапе внутрпочечного формирования материнского побега догоняют его в своем развитии. Поэтому на одном узле годичного побега образуется группа почек, представляющих собой разветвленную систему материнской почки. Следующей весной из материнской и дочерних почек одновременно развиваются генеративные и вегетативные побеги. Ветвиться могут как верхушечные (вегетативные), так и пазушные (генеративные и вегетативные) почки.

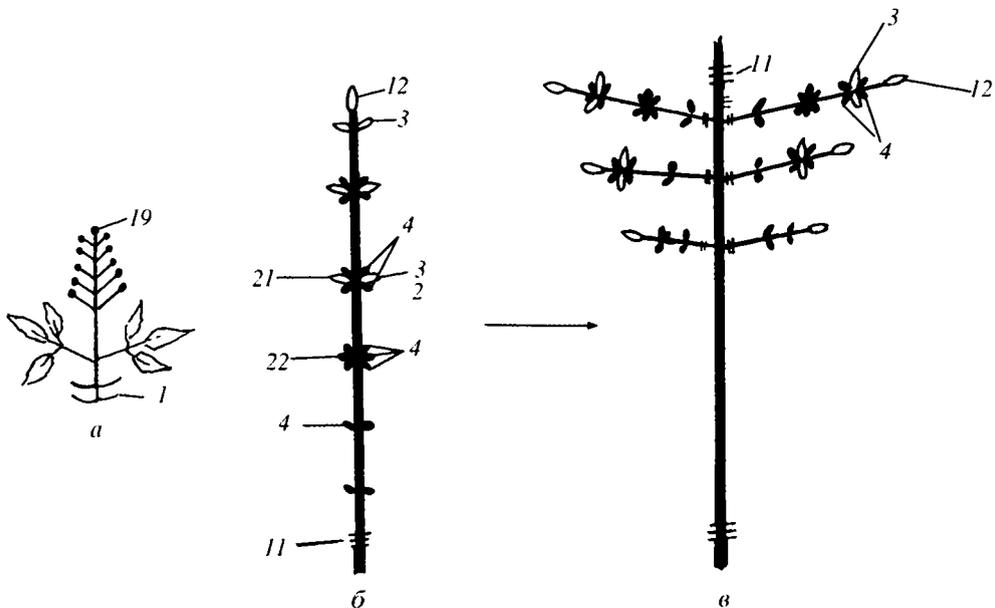


Рис. 8. Формирование двулетней системы побегов у женских растений *Acer negundo*
 19 – цветок, 20 – ветвящаяся верхушечная почка, 21 – ветвящаяся вегетативная пазушная почка, 22 – ветвящаяся генеративная пазушная почка. Ост. усл. обозн. см. рис. 1 и 3

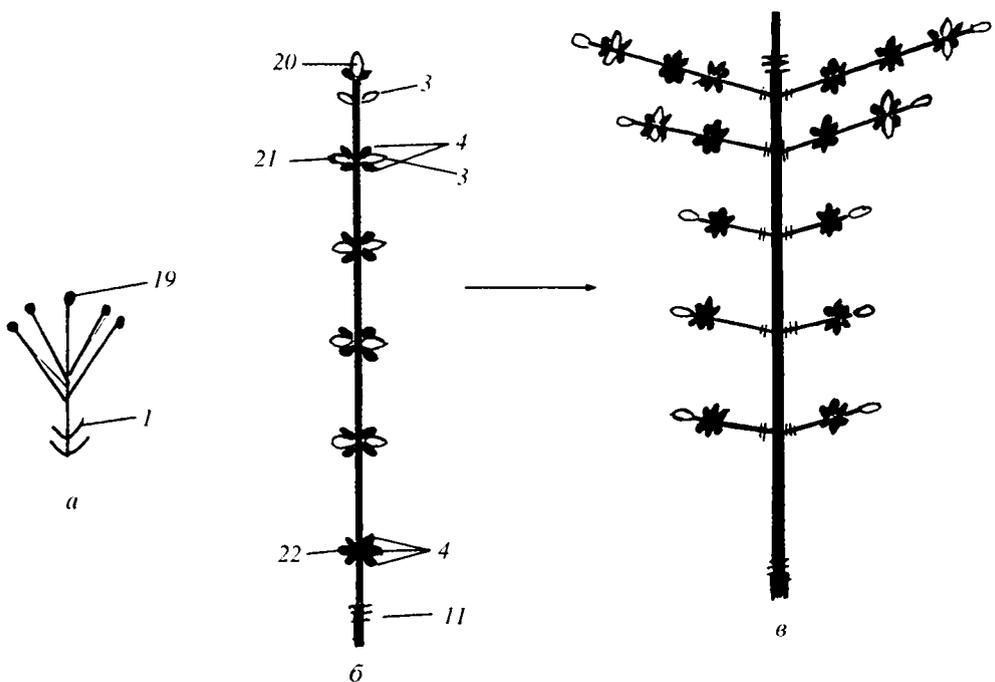


Рис. 9. Формирование двулетней системы побегов у мужских растений *Acer negundo*
 Усл. обозн. те же, что на рис. 1-3, 8



Рис. 10. Проявление полового диморфизма в построении кроны у *Acer negundo*
23 – мужские, 24 – женские растения

Дочерние почки обычно бывают генеративными (рис. 8, б, в; рис. 9 б, в) [5].

При ветвлении пазушной вегетативной почки из нее развивается вегетативный побег, который обычно в течение двух лет и более может нарастать моноподиально. Из дочерних почек формируются однолетние генеративные побеги. Если ветвится генеративная почка, то вся система генеративных побегов, развивающихся из материнской и дочерних почек, после цветения и плодоношения полностью опадает.

В расположении групповых почек у рассматриваемого вида наблюдается определенная закономерность. Так, на удлинённых вегетативных побегах в верхней их части закладываются ветвящиеся вегетативные почки, ниже располагаются ветвящиеся и не ветвящиеся генеративные почки. На коротких побегах обычно формируются одиночные или групповые генеративные почки, поэтому такие побеги обычно не ветвятся (рис. 8, б, в; рис. 9, б, в).

Отражение полового диморфизма в строении кроны *Acer negundo*. Как уже отмечалось выше, генеративные побеги у мужских растений *A. negundo* безлистные, завершаются соцветием – малоцветковым зонтиком (рис. 9, а). У женских растений генеративные побеги более крупные, до 10 см длиной, на них могут развиваться небольшие зеленые листья, соцветие – закрытая кисть из 15–50 цветков (рис. 8, а).

Размеры и характер генеративных побегов у *A. negundo* коррелируют со способностью пазушных почек к ветвлению. У женских растений ветвление почек, в том числе и вегетативных, наблюдается реже, чем у мужских. Поскольку генеративные побеги после цветения и плодоношения полностью опадают, то процесс оголения скелетных ветвей у женских растений происходит быстрее, чем у мужских (рис. 8, б, в). У мужских растений в результате ветвления вегетативных пазушных почек развивается много коротких побегов, нарастающих моноподи-

ально в течение двух-трех лет (рис. 9, б, в), поэтому крона женских растений более прозрачна, чем мужских. Это особенно хорошо видно в конце зимы–начале весны, когда опадают плоды (рис. 10).

Таким образом, различия в характере кроны мужских и женских растений *A. negundo* определяются степенью ветвления пазушных почек, которая коррелирует со строением генеративных побегов.

***Acer rubrum*.** Генеративные побеги *A. rubrum*, как и у *A. negundo*, полностью опадают после цветения и плодоношения, и оси всех порядков ветвления, нарастающих в основном моноподиально, формируются на основе вегетативных побегов. У этого вида, как и у *A. negundo*, наблюдается ветвление пазушных и верхушечных почек. Однако у *A. rubrum* дифференциация вегетативных побегов на длинные и короткие выражена еще более отчетливо, чем у мужских растений *A. negundo*.

Сравнительный анализ строения кроны *A. platanoides* L. и *A. tataricum* L. с кроной *Malus domestica* Borkh. и *M. prunifolia* (Willd.) Borkh. В связи с затронутой проблемой, связанной с ролью генеративных побегов в формировании кроны, следует остановиться и еще на одном ее аспекте. Так, у видов, относящихся к разным систематическим группам, но имеющих генеративные побеги сходного строения, в построении кроны наблюдается целый ряд общих признаков.

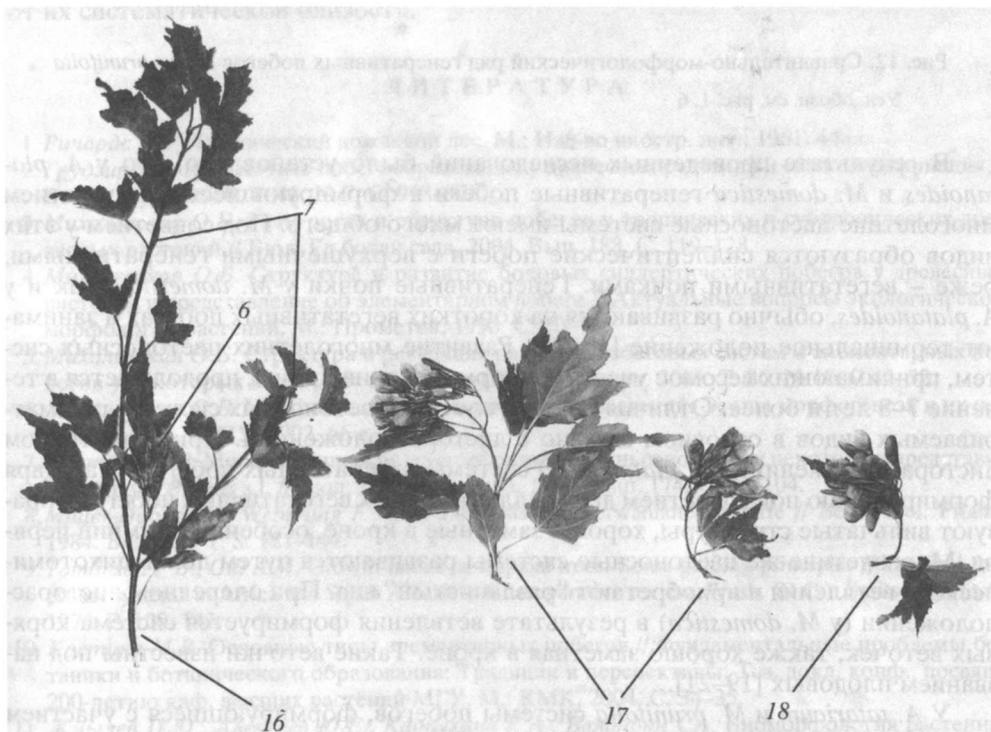


Рис. 11. Сравнительно-морфологический ряд генеративных побегов *Acer tataricum*

6 – соцветие, 7 – силлептические побеги, 16 – генеративный побег с силлептическими побегами, развивающимися под соцветием, 17 – генеративный побег с почками возобновления, 18 – однолетний генеративный побег. Усл. обозн. см. рис. 1, 6

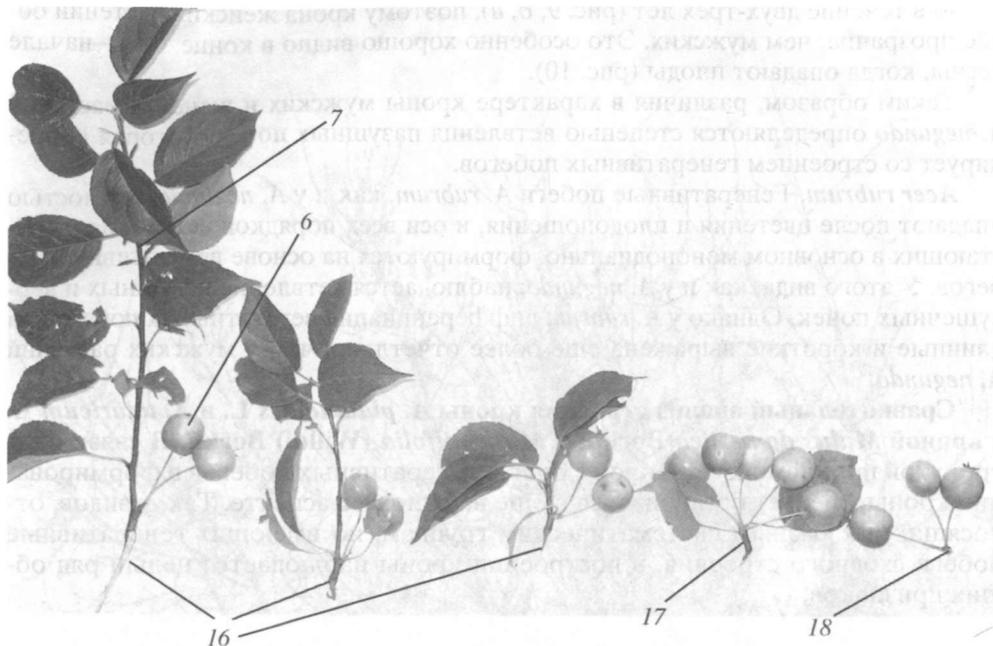


Рис. 12. Сравнительно-морфологический ряд генеративных побегов *Malus prunifolia*

Усл. обозн. см. рис. 1, 6

В результате проведенных исследований было установлено, что у *A. platanoides* и *M. domestica* генеративные побеги и формирующиеся с их участием многолетние цветonoсные системы имеют много общего. Под соцветием у этих видов образуются силлептические побеги с верхушечными генеративными, реже – вегетативными почками. Генеративные почки у *M. domestica*, как и у *A. platanoides*, обычно развиваются на коротких вегетативных побегах и занимают терминальное положение [19–21]. Развитие многолетних цветonoсных систем, принимающих весомое участие в формировании кроны, продолжается в течение 7–8 лет и более. Отличия же многолетних цветonoсных систем у рассматриваемых видов в основном связано с листорасположением. При супротивном листорасположении (у *A. platanoides*) системы генеративных побегов благодаря формированию под соцветием двух силлептических вегетативных побегов образуют вильчатые структуры, хорошо заметные в кроне, особенно в зимний период. Многолетние же цветonoсные системы развиваются путем ложнодихотомического ветвления и приобретают “разлапистый” вид. При очередном листорасположении (у *M. domestica*) в результате ветвления формируется система корявых веточек, также хорошо заметная в кроне. Такие веточки известны под названием плодовых [19–21].

У *A. tataricum* и *M. prunifolia* системы побегов, формирующиеся с участием генеративных побегов, недолговечны и менее заметны в кроне растения. Генеративные побеги, развивающиеся у данных видов, образуют сходные сравнительно-морфологические ряды (рис. 11, 12). У *M. prunifolia* под соцветием развиваются силлептические вегетативные побеги или генеративные почки. Реже генеративные побеги после цветения и плодоношения полностью опадают. В раз-

мещении генеративных побегов на материнском у *M. prunifolia* прослеживаются те же закономерности, что и у *A. tataricum* (рис. 6). Генеративные почки у *M. prunifolia*, как и у *A. tataricum*, обычно занимают пазушное положение и закладываются или на удлинённых вегетативных побегах, или на силлептических вегетативных побегах, развивающихся под соцветием. Эти побеги отчетливо выделяются в верхней части кроны.

ВЫВОДЫ

Сравнение систем побегов, на основе которых формируются оси разных порядков ветвления у трех видов клена, выявило следующие закономерности.

Наиболее однородными являются системы побегов у *A. negundo* и *A. rubrum*, для которых характерно четкое разделение функций между вегетативными и генеративными побегами. У этих видов побеговые системы (модули), на основе которых формируются оси всех видимых порядков ветвления, состоят только из вегетативных побегов. У *A. platanoides* и *A. tataricum*, генеративные побеги которых выполняют как вегетативные, так и генеративные функции, выделяется большее число систем побегов (модулей) и в целом организация их побегового тела в конструктивном аспекте более сложна и неоднородна.

Сходство строения генеративных побегов и формирующихся с их участием систем во многом определяет габитус плодоносящих деревьев вне зависимости от их систематической близости.

ЛИТЕРАТУРА

1. Ричардс П.У. Тропический дождевой лес. М.: Изд-во иностр. лит., 1961. 448 с.
2. Грудзинская И.А. Летнее побегообразование у древесных растений и его классификация // Ботан. журн. 1960. Т. 45, № 7. С. 968–978.
3. Михалевская О.Б. Ритм роста и структура побегов у тропических и субтропических древесных растений // Бюл. Гл. ботан. сада. 2004. Вып. 188. С. 119–128.
4. Михалевская О.Б. Структура и развитие боковых силлептических побегов у древесных растений и представление об элементарном побеге // Актуальные вопросы экологической морфологии растений. М.: Прометей, 1995. С. 70–76.
5. Михалевская О.Б. Структура и регуляция развития побеговых систем и элементарных побегов у некоторых видов *Acer* (*Aceraceae*) // Ботан. журн. 2001. Т. 86, № 10. С. 42–52.
6. Михалевская О.Б. Морфогенез побегов древесных растений: Этапы морфогенеза и их регуляция. М.: МГПУ, 2002. 66 с.
7. Костина М.В. Морфологическое разнообразие годичных побегов у некоторых представителей рода *Prunus* s.l. // Бюл. Гл. ботан. сада. 1997. Вып. 174. С. 93–104.
8. Müller-Doblies D., Weberling F. Über Prolepsis und verwandte Begriffe // Beitr. Biol. Pflanz. 1984. Bd. 59, N 1. S. 121–144.
9. Tomlinson P.B., Gill A.M. Growth habits of tropical trees: Some guiding principles // Tropical forest ecosystems in Africa and South America: A comparative review. Wash. (D.C.): Smithsonian Inst., 1973. P. 129–143.
10. Костина М.В. Основные типы элементарных побегов // Фундаментальные проблемы ботаники и ботанического образования: Традиции и перспективы: Тез. докл. конф., посвящ. 200-летию каф. высших растений МГУ. М.: КМК, 2004. С. 34–35.
11. Жмылев П.Ю., Алексеев Ю.Е., Карпухина Е.А., Баландин С.А. Биоморфология растений. М.: Изд-во МГУ, 2002. 240 с.
12. Кузнецова Т.В., Прахина Н.И., Яковлев Г.П. Соцветия: Морфологическая классификация. СПб.: Хим.-фармацевт. ин-т, 1992. 126 с.
13. Васильев А.Е., Воронины Н.С., Еленевский А.Г. и др. Ботаника: Анатомия и морфология растений. М.: Просвещение, 1988. 480 с.

14. Нухимовский Е.Л. Основы биоморфологии семенных растений. Т. 1. Теория организации биоморф. М.: Недра, 1997. 630 с.
15. Кузнецова Т.В. Морфология соцветий: Современное состояние // Итоги науки и техники / Ботаника. М.: ВИНТИ, 1991. Т. 12. С. 51–174.
16. Костина М.В. Строение и ритм развития генеративных побегов древесных растений в связи с продолжительностью цветения // Бюл. Гл. ботан. сада. 2005. Вып. 189. С. 188–208.
17. Тихонов В.И. Организация осевых систем наземной части многолетних растений // Ботан. журн. 1979. Т. 64, № 5. С. 740–750.
18. Антонова И.С., Азова О.В. Архитектурные модели кроны древесных растений // Там же. 1999. Т. 88, № 3. С. 11–32.
19. Михалевская О.Б., Шитт П.Г. Метлицкий З.А. Плодоводство. М.: Сельхозгиз, 1940. 659 с.
20. Шитт П.Г. Учение о росте и развитии плодовых и ягодных растений. М.: Сельхозгиз, 1958. 447 с.
21. Шитт П.Г. Избранные сочинения. М.: Колос, 1968. 584 с.
22. Вахромеева М.Л. Морфологическая характеристика возрастных состояний остролистного клена // Вестн. МГУ. Сер. 6, Биология, почвоведение. 1975/1976. № 6. С. 116–119.
23. Цельникер Ю.Л., Корзухин М.Д., Зейде Б.Б. Морфологические и физиологические исследования кроны деревьев. М., 2000. 93 с.
24. Мазуренко М.Т., Хохряков А.П. Модульная организация дерева // Конструктивные единицы в морфологии растений. Киров: Вят. гос. гуманит. ун-т, 2004. С. 62–72.
25. Тихонов В.И. Ритм внутрипочечного развития вегетативного и генеративного побегов на примере клена ясенелистного // Лесоведение. 1977. № 3. С. 47–52.
26. Челябинова А.И. Закономерности органогенеза кустарников. М.: Изд-во МГУ, 1976. 40 с.
27. Белостоков Г.П. Строение генеративных побегов клена ясенелистного (*Acer negundo* L.) // Ботан. журн. 1961. Т. 46, № 6. С. 863–869.

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

Поступила в редакцию 23.04.2005 г.

SUMMARY

Kostina M.V Role of fertile shoots in crown architecture in the genus *Acer*

A fertile shoot is realized as a shoot, which forms over a single growth cycle and bears inflorescences, besides leaves and buds. The main shoot systems (modules) have been distinguished according to the axes of visible branching orders.

УДК 581.41: 582.734.4

ПУТИ СОМАТИЧЕСКОЙ ЭВОЛЮЦИИ ИВЫ (*SALIX* L.) ПОДРОДА *CHAMAETIA* (*DUMORTIER*) NASAROV НА СЕВЕРО-ВОСТОКЕ АЗИИ

М.Т. Мазуренко

Виды ивы подрода *Chamaetia* представляют собой естественную группу, связанную с высокогорьями и арктическими областями. В большинстве их биоморфы – стелющиеся кустарнички. А.К. Скворцов [1] отмечает для этой секции размер почек типа “arctica”. Характерно формирование соцветий (сережек) в конце лета, что также характеризует северный тип видов этого

подрода. Кроме того, прицветные чешуи у этих видов после цветения не опадают.

В подроде *Chamaetia* на севере распространены две секции: *Myrtosalix* Kerner и *Retusae* Kerner [2].

Виды секции *Myrtosalix* приурочены исключительно к тундрам в альпийском поясе гор бореальной Азии и Америки. А.К. Скворцов [1] подразделяет виды этой секции на две хорошо различимые группы: 1 – с опадающими на зиму листьями и 2 – с неоппадающими. На этом основании А.П. Хохряков [3] выделил две подсекции: *Sempverintes* Khokhr. и *Deciduae* Khokhr.

Со времени выхода сводки А.К. Скворцова “Ивы СССР” в 1968 г. [1] число видов подсекции *Sempverintes* увеличилось на 5. Оказалось, что большинство видов ивы с неоппадающей листвой сосредоточено на северо-востоке России с четко выраженным центром видообразования в центральных районах Колымского нагорья [3].

А.П. Хохряков [3] в секции *Myrtosalix* подразделяет виды субсекции *Sempverintes* на 4 серии.

Большинство видов подсекции *Sempverintes* распространено на северо-востоке России в основном на Колымском нагорье, во внеарктической части Крайнего Севера. Наибольшая концентрация видов этой подсекции приходится на район между верховьями рек Ясачной и Омолона и Тауйской губой. Здесь распространены все представители всех рядов подсекции.

Мы предприняли исследование биоморф видов ивы субсекции *Sempverintes*. В каждом конкретном случае указывается место наблюдений. Также был просмотрен и проанализирован гербарный материал в гербариях LE, MNA, KW. При описании биоморф и онтогенеза мы пользовались методикой, разработанной нами ранее [4, 5].

Ser 1. *Myrsinites* (Hook.) Moss. К первой серии А.П. Хохряков относит викарирующий ряд: *S. myrsinites* L. – *S. berberifolia* Pall., *S. tschuktschorum* Skvortz., *S. khokhrjakovii* Skvortz. Все виды этой серии – похожие на трагаканты подушковидные кустарнички с жесткими блестящими листьями.

S. myrsinites распространен в Арктической Европе от Скандинавии до Урала. В высокогорьях селится по проточным болотам. Ближе к восточной границе ареала – на Урале – становится редким и приурочен преимущественно к известнякам.

Высота растений в зависимости от местообитаний варьирует. На Кольском полуострове в Хибинах, в долине р. Юкспорйок, по южному склону ущелья (сборы Т. Коноваловой 20.17.1988 г.), в защищенных от ветров понижениях рельефа это кустарничек высотой до 30 см с компактной кроной и оголенными в основании куста скелетными осями. На обдуваемых щебнистых плато крона “садится на грунт”. Растение приобретает вид крупной подушки размером 20–30 см в диаметре с кулолообразным центром и разрастающимися в стороны удлиненными побегами. Подземных столонов, ксилоризомов [6], у этого вида нет. Иногда прикрытые неонадающей и постепенно разрушающейся листвой побеги приобретают вид столонов, но не специализированных.

Ива барбарисолистная (*Salix berberifolia*) – высокогорный восточносибирский вид, приуроченный к известнякам. Мы исследовали этот вид на Томпонском перевале через Верхоянский хребет в Северо-Восточной Якутии в районе полюса холода. Листья перистые с четко выраженными зубцами, жесткие и блестящие. Осенью листья приобретают ярко-красный цвет и после отмирания не опадают. Стелющиеся ветви прячутся среди крупнообломочных пород и одно-

временно растение несет черты подушковидности: сближенное расположение укороченных побегов, активное ветвление. В онтогенезе формируется плагиотропное карликовое до 1 м деревце с четко выраженным стволом и боковыми ветвями, простирающимися в стороны не более чем на 30 см [7]. В первом периоде онтогенеза 4 фазы. Формирование куста идет медленно в течение не менее 30–50 лет. Второй период длится в среднем 100 лет. Характеризуется сменой боковых ветвей и их укоренением в разложившемся листовом перегное. Неоппадающая листва разлагается, будучи прикрепленной к ветвям. В третьем периоде миниатюрная плагиотропная крона деградирует, побеги уменьшаются, усиливается отрастание недолговечных систем побегов дополнения.

В том же географическом пункте на выровненных, хорошо увлажненных щебнистых плато ива барбарисолистная – вегетативно-подвижный кустарничек с едва возвышающимися над грунтом побегами. Плотный куст с погруженными в грунт скелетными осями, укореняющимися по всей протяженности. По вертикали отграничивается верхняя часть – надземных облиственных побегов, за ней следует средняя зона – надземных скелетных осей и побегов дополнения с сохраняющейся на стеблях отмершей листвой, третья – погруженные в субстрат главные скелетные оси. Верхнюю часть, 2–5 см сверху вниз, занимают побеги последнего года. Здесь располагается зеленая ассимилирующая масса листьев. За ней следуют скелетные оси и побеги дополнения с сохраняющейся на них отмершей листвой. За ними вниз, в субстрат, уходят 2–3 главные скелетные оси.

Ива Хохрякова (*S. khokhrjakovii*) распространена в центральных районах Колымского нагорья, в верховьях р. Колымы, где ее ареал перекрывается ивой чукчей. На юге своего ареала она заходит в Охотоморские районы (Тауйская губа, полуостров Кони и др.).

Листья овальные, цельнокрайние, снизу сизые, покрыты восковым налетом. Яркой чертой этой ивы является специфический запах прелой листвы, высыхающей и остающейся на ветвях.

Магаданская область, Ольское плато в 150 км к северу от побережья Охотского моря. Водораздел р. Олы и Малтана. 1200 м над ур. моря. Выше редкостойного лиственничника на мелкощебнистых каменистых осыпях пологих склонов при подъеме на плато.

Грибовидные, похожие на трагаканты, кусты высотой 0,3 м находятся на расстоянии 0,5–1 м друг от друга. Семенное возобновление активное. Проростки и молодые растения нетрудно обнаружить на выпирающих пятнах вечной мерзлоты, на мелкой щебенке. Популяция представлена разновозрастными особями (рис. 1).

Первый период онтогенеза включает 4 фазы. В первой фазе первичный побег нарастает 3–4 года. По достижении 0,5–1 см начинает ежегодно замещаться побегами ветвления (ПВ) 0,2–0,3 см. 2–3 листа 5 × 3 мм концентрируются у верхушки побега. К концу фазы основание системы первичного побега изгибается, укореняясь на влажном каменистом грунте.

Вторая фаза продолжается до 10 лет. Ежегодно очередной ПВ замещается двумя ПВ следующего порядка. Соседние побеги ветвления прижимаются друг к другу, смыкаются. К концу фазы растения приобретают вид миниатюрной подушечки 3 × 3 см в поперечнике высотой от 3 до 4 см. Сверху находится густой покров из живых листьев, под ним слой (1 см) отмерших, но не опавших листьев скрывает под собой скелетные оси. На полегших частях скелетных осей отрастают 1–2 плагиотропных побега формирования, подобные первичному побегу. Но их может и не быть. Фаза кущения носит факультативный характер.

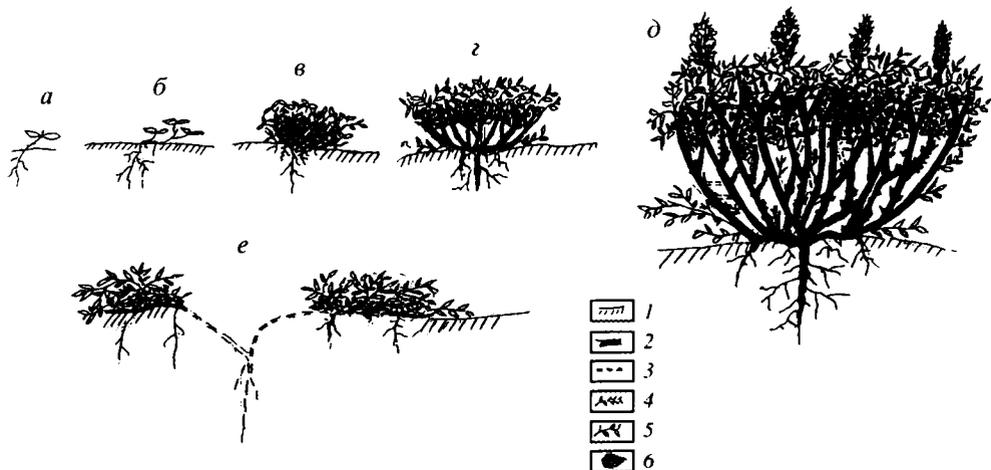


Рис. 1. Этапы онтогенеза *Salix khokhrjakovii*

Фазы: а – проросток, б – кушения, в – молодой подушки, з – начало плодоношения, д – плодоношения (равновесие роста – отмирания), е – старения, отмирания;

1 – поверхность почвы, 2 – скелетные оси, 3 – отмершие оси, 4 – отмершая листва, 5 – молодые побеги, 6 – соцветие

В начале третьей фазы растение возвышается над грунтом на 3–5 см, приобретая полусферическую форму. На плагитропных, надземных, еще не погруженных в грунт частях скелетных осей возможно отрастание розеточных побегов дополнения (ПД). Они, как и очередные побеги ветвления, могут быстро отмирать или строят небольшую систему побегов дополнения, основаниями погружаясь в грунт и увеличивая компактность подушки. В грунт погружаются 3–4-летние скелетные оси, поэтому высота растений остается прежней.

Идет последовательное увеличение биомассы куста. Ежегодно ПВ замещается 2–3, иногда 4 последующими. Из них верхний продолжает ветвление и повторяет цикл материнского. А нижние побеги менее долговечные, часто в конце вегетации отмирают, сохраняя на себе отмершую листву и постепенно разрушаясь. В то же время слабые ПВ замещаются всего одним. Те, что находятся в центре куста, сохраняют ортотропное положение, зажатые соседними побегами, отмирают. А ПВ по бокам подушки более сильные, косо вверх направленные (рис. 2). В основании полусферической подушки плагитропные побеги усиленного роста на 2–3 см отрастают в стороны, ложась на грунт и увеличивая диаметр подушки. На 2–3-летних скелетных осях возможно отрастание ПД, структурно во всем подобных побегам ветвления. Но сжатые плотно прилегающие друг к другу ПВ побеги дополнения большей частью бывают эфемерными, отмирая



Рис. 2. Типы ветвления *Salix khokhrjakovii*

а – по краю подушки, б – в середине подушки

в конце вегетации. Изредка они ветвятся. Слабая система побега дополнения через 1–2 года также отмирает.

В четвертой фазе, продолжающейся в среднем до 50-летнего возраста, растение приобретает грибовидную форму. В основании несколько (до 10) скелетных осей, разветвляясь кверху, приобретают веерообразную форму. Высота растения к концу фазы может достигать 30 см. Листья – 3,5 × 1,5 см, цельнокрайние, блестящие. Они располагаются по всей длине побега в числе 3–5. Длина побегов в среднем 5–7 см. По краю подушки побега формирования более крупные, плагиотропные, 10–12 см, с более крупными листьями. За счет их активного роста распластанная подушка увеличивается по краям, расширяется.

К концу фазы высота растений достигает 0,3 м. Как и раньше, куст по вертикали делится на три зоны, размеры которых достигают размеров взрослых растений. Верхние 6–8 см кроны составляют молодые облиственные, плотно прижатые друг к другу побеги, благодаря чему поверхность подушки плотная, однородная. Вторая зона подушки по вертикали вниз 10–12 см – зона скелетных осей полностью покрыта густым покровом отмерших, но не опавших листьев. Третья сверху вниз зона – 4–6 основных скелетных осей, не скрытых под опавшей листвой.

Второй период длится 50–100 лет. Четвертая фаза. Высота кустов достигает своих максимальных размеров и перестает увеличиваться. Возникает определенный баланс ортотропной части куста и плагиотропной. Нарастание вверх очередных побегов компенсируется одновременным полеганием скелетных осей в основании куста примерно на ту же высоту. Скелетные оси в основании куста утолщаются до 2 см. Часто основания скелетных осей засыпаются щебенкой с верхних частей склона и тогда укореняются все погруженные части. Система главного корня намного превосходит по своей длине и мощности придаточные корни, в некоторых случаях достигая 1,5 м. Глубоко в грунт она не погружается. Ее ответвления принимают горизонтальное положение на глубине 20, реже 30 см, протягиваясь в разные стороны, что объясняется близким залеганием вечной мерзлоты. Надземная часть куста, как и в третьей фазе, разграничена на три зоны. Плотнo сомкнутые приросты последнего года, часто розеточные. Растения плодоносят. Ортотропные соцветия – сережки 1,2 см возвышаются на 1,2–1,5 см над покровом листвы, располагаясь на расстоянии 3–4 см друг от друга. Они густо опушены серебристо-серыми волосками. В начале цветения они едва выглядывают из подушки. В период плодоношения хорошо заметны. Так как они одревесневают, то после плодоношения не опадают, а обламываются зимними ветрами.

Вторая сверху вниз зона отмершей листвы, сохраняющейся на молодых скелетных осях. Скелетные оси не просматриваются под густым покровом отмерших листьев, часто скрыты под шапкой густой зеленой поверхности кроны. Нижняя часть скелетных осей – третья зона. Отмершие листья здесь отсутствуют. Они разрушились и опали, оголив скелетные оси. Бросается в глаза яркая блестящая коричневая корка. Скелетные оси соответственно перевершиниваниям ПВ, на базе которых образовались скелетные оси, выглядят четковидно. На них располагаются спящие почки – резерв возобновления. В некоторых случаях они реализуются, образуя побеги дополнения.

В зависимости от рельефа высота кустов варьирует. На пологих склонах горных плато она максимальная, в среднем 0,5 м. В верхней части сопки, в защищенных от ветра местах, находятся наиболее крупные растения.

Третий период. Пятая фаза. 100–150 лет. Вместо 2–3 замещающих побегов ветвления начинает отрастать только один. То же самое происходит и с систе-

мой побегов пополнения. Цикл СПД сокращается. Часто ПД, зажатые плотным скоплением отмершей листвы и покрывающих их сверху листьями, тонкие, этиолированные, отмирают.

В подушке появляются редины. Крона разбивается на несколько фрагментов. Главный корень у шейки утолщается до 2–3 см в диаметре и партикулирует.

На вершинах сопок, на плоских горных плато ива Хохрякова образует стелющуюся форму дробных подушек. Здесь не редкость этиолированные, погруженные во влажную щебенку, укорененные по всей протяженности ПВ и ПД, внешне напоминающие столоны. Удлиненные, более мощные побеги формирования, возникающие по краю подушки, присыпаются грунтом более активно и укореняются чаще.

В более влажном климате Охотоморья (полуостров Кони) листья и побеги у ивы Хохрякова более крупные.

Онтогенез ивы чукчей (*S. tschuktschorum*) идет так же, как и у ивы Хохрякова.

Ser.2 *Erythrocarpa* Khokhr. Ива красноплодная (*S. erythrocarpa* Kom.). Ко второй серии А.П. Хохряков [3] относит иву красноплодную (*Salix erythrocarpa*). А.К. Скворцов [1] считает эту иву родственной не ивам секции *Mytosalix*, а секции *Chamaetia*. Жизненная форма этого вида так же характеризуется свойством сохранения листвы после ее отмирания и подушковидной формой роста.

На Камчатке ее не зазубренные по краям листья почти округлые, иногда на верхушке притуплены.

Подушковидная куртина. Изучали на Камчатке, в районе пос. Эссо на высокогорном плато на высоте 1200 м над ур. моря. От 0,5 до 1 м в диаметре подушковидные куртины как бы разбросаны на голой щебенке. Они едва возвышаются над грунтом. Скелетные оси погружены в сыпучий вулканический грунт. Активно расселяется с помощью длинных ксилоризом. Рядом с взрослыми и стареющими подушками развиваются разновозрастные растения. В онтогенезе 5 фаз.

Первый период. В начале онтогенеза формируется шаровидная подушечка не более 2 см. Основание ее погружается в сыпучий грунт. Над землей находится густой плотный покров из плотно прижатых друг к другу побегов, покрытых жесткими листьями. Внутри подушечки скапливается опад и полуразрушенная не опавшая после отмирания листва.

В 20-летнем возрасте ветвление усиливается, а побеги достигают размеров взрослых растений. Подушка расширяется, становится похожей на латку. На погруженных скелетных осях активно столонообразование. Но растение в течение всего онтогенеза не утрачивает единства, хотя внешне латка в середине и, особенно, в конце онтогенеза выглядит дробной подушкой.

У недавно выделенной из ивы красноплодной ивы магаданской (*S. magadanense* Nedolusko [8, 9]) на полуострове Старицкого южнее Магадана в курумниках Каменного венца на высоте 100 м над ур. моря формирование взрослых кустов идет быстрее [10] при больших размерах растений, что объясняется защищенными от ветра местообитаниями среди камней. Скелетные оси полностью скрыты в плотной массе отмершей листвы. Имеются все переходы от более крупной охотоморской формы – ивы магаданской к типичной иве красноплодной.

Начиная с четвертой фазы (2 период) подушка, зажатая между камнями, не расширяется, а внедряется на глубину от 0,5 до 1 м в щели камней. Высота ее не превышает размеров камней. Скелетные оси скрыты в плотной массе отмершей листвы. Куст приобретает форму конуса. Отмершая листва разрушаясь, не выдувается, а спрессовывается, заполняя расщелины скал. Перегной подпитывает придаточные корни, проникающие в его толщу. По мере разветвления скелет-

ных осей подушка утрачивает компактность. Ответвляющиеся скелетные оси, проникая в соседние щели, часто создают полуавтономные подушковидные образования.

В пятой фазе (3 период) подушка еще сильнее рассредотачивается. Дочерние субпарциали старятся и отмирают. Онтогенез заканчивается вместе с отмиранием главного корня.

Онтогенез ивы магаданской по своему складу приближается к ходу онтогенеза ивы барбарисолистной. Благодаря ортотропному расположению скелетных осей внутренняя среда – перегной более эффективно обеспечивает придаточные корневые системы.

На щебнистых, но обязательно влажных грунтах горных плато у ивы магаданской активизируется клонообразование подобно иве краснолодной на Камчатке.

Сер.3 *Phlebophyllae* Khokhr. Ива жилковатолистная (*S. phlabophylla* Anderss.) с типичным берингийским ареалом на Чукотке и Аляске приурочена к каменистым горным склонам и гольцам, где активно разрастается с помощью ксилоризом [6]. Прижатые друг к другу листья создают плотные ковры. Сережки вертикальные, возвышаются над плотной сомкнутой зеленой массой побегов на 5 см. Родственная ей ива Доджа (*S. dodgeana* Rydb.) – американский вид с локальным ареалом в Скалистых горах характеризуется мелкими листьями и прячущимися в середине листьев двухцветковыми соцветиями, демонстрируя ярко выраженную редукцию [11].

Сер.4 *Rotundifoliae* Khokhr. Серия включает *S. rotundifolia* Trautv., *S. jurtzevii* A. Skvortz., *S. darpirensis* Jurtz. et Khokhr., *S. flabellinervis* Khokhr. Ареалы этих видов не перекрываются. Ива Юрцева, ива дарпирская и ива веерножилковая – эндемы Колымского нагорья. Ива круглолистная – берингийский вид, обычный на Чукотке и Аляске. Фрагментарно встречается в бассейнах Верхнего Омолона, на Верхней Колыме и в среднем течении р. Индигирки. Биоморфы всех трех видов весьма однотипны. Все они высокогорные, приуроченные к щебнистым, обязательно влажным склонам, долинам ручьев в гольцах. Их карликовые биоморфы полностью погружены во влажный сыпучий грунт или мох. На поверхности субстрата – щебенки или мха – простираются только приросты последнего года величиной в 1–2 мм с двумя также простертыми на субстрате мелкими, едва достигающими 1–2 см (а то и меньше) листьями. Скелетные оси очень тонкие.

Жизненную форму ивы круглолистной изучали в Магаданской области на водоразделе между реками Жданкой и Омолоном. Моховина 50 × 50 см находится на склоне крутизной 40° среди осыпей и скал на высоте 1500 м над ур. моря. Моховую подушку из зеленых мхов на глубину 13 см пронизывают белые тонкие косо вверх направленные ветвящиеся столоны (рис. 3). Они отрастают от горизонтальной, более толстой, до 2 мм толщиной, скелетной оси. Тонкие белые столоны 5–15 см, недолговечны, симподиально ветвятся внутри подушки. Некоторые выходят на дневную поверхность и тогда следующие приросты становятся укороченными надземными побегами от 5 до 10 мм с двумя листьями 4 × 6 мм. Едва выглядывающие из мха розеточные побеги завершают свой цикл формированием терминального соцветия высотой от 6 до 10 мм. Зарастая мхом скелетные оси, составленные розеточными побегами, насчитывают от 10 до 20 порядков ветвлений. Реже надмоховые побеги несут 3 листа. Облиственные побеги, связанные в моховом покрове подземными ксилоризомами и столонами, располагаются на моховой подушке на расстоянии нескольких сантиметров друг

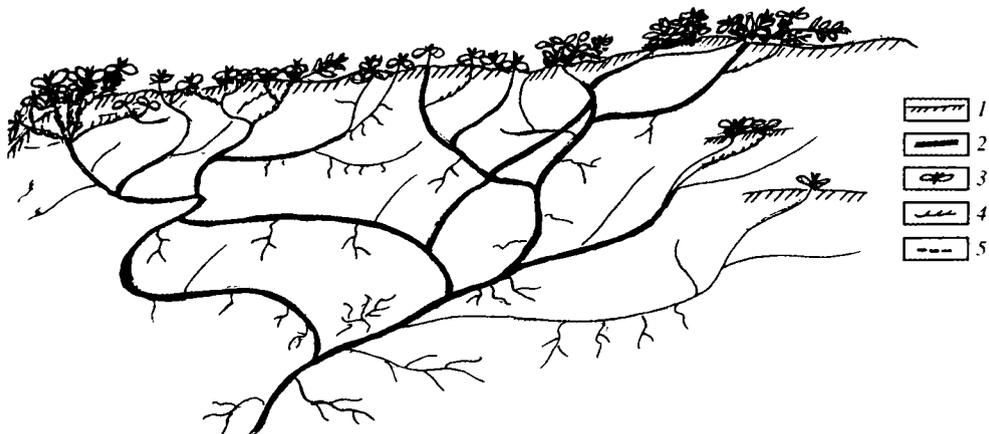


Рис. 3. Схема погруженного в сфагнум кустарничка *Salix rotundifolia*

1 – поверхность мха, 2 – скелетные оси, 3 – укороченный побег с соцветием, 4 – система укороченных побегов, 5 – отмершие оси

от друга. И только выкапывая, расплетая побеговые системы, обнаруживается их общность. Листья опадают на второй год.

Как вертикальные, так и горизонтальные столоны укореняются. На них отрастают новые дочерние столоны, за счет чего система побегов разрастается. Образование столонов очень активно. На одном двулетнем столоне длиной 3 м могут отрасти до 10 дочерних.

Такую же жизненную форму имеют ива Юрцева и ива дарпирская. Но у ивы Юрцева листья не округлые, с четко выраженными зубчиками. А ива дарпирская всегда тяготеет к известнякам и имеет более крупные листья, 6–16 мм, с 3–6 парами жилок. Будь то влажная щепенка или моховая подушка, расселение и размножение ив этой секции идет за счет многочисленных столонов, пронизывающих субстрат на глубину до 15 см. На моховых подушках проростков этих видов ивы нами не обнаружено, хотя все виды обильно цветут. Все без исключения популяции этих видов представлены клонами, разрастающимися за счет многочисленных столонов. Площадь, их не велика, не превышает 50 см в диаметре.

На о-ве Врангеля ива круглолистная на моховых покровах полигональных тундр также растет в виде клона, активно разрастаясь с помощью систем побегов, погруженных в моховую подушку. На р. Кувет и в верховьях р. Красный флаг (сборы Б.Н. Городкова) в полигональной пустыне на известняках в моховых покровах ее побеги протягиваются горизонтально на длину до 40 см и укореняются по всей длине. От ксилоризом отрастают в разные стороны многочисленные тонкие белые столоны, пронизывающие подушку, затем выходят на дневную поверхность, где формируется розеточный побег с двумя листьями длиной 2 мм. Листья плотно закрывают розеточный побег, сохраняясь на нем в зеленом состоянии 4–6 лет(!), затем отмирают, но не отваливаются.

В бухте Сомнительной на щебнистых местах, лишенных мохового покрова, ива круглолистная образует плотные подушки 5 × 5 см в диаметре. По устному сообщению Т.Г. Полозовой, подушки могут быть и более крупными. На дневной поверхности находятся плотно прижатые друг к другу розеточные ПВ, что и создает подушковидный облик растения высотой до 5 см. В основании подушка

плотно прикрыта отмершими, но не опавшими листьями, размеры которых не превышают 2 мм. Соцветия до 3 мм высотой прячутся в глубине розеточного побега, несущего 2 листа. Растения первых стадий онтогенеза характеризуются медленным развитием и минимальными размерами. Кроме типичных подушек, там, где грунт более влажный, растут расслоенные на фрагменты дробные подушки, в подземной части взаимосвязанные. Субпарциали, надземные фрагменты подушки, – маленькие подушечки в диаметре не превышают 1 см. Стержневой корень углубляется в рыхлый грунт на глубину 10–20 см.

Как справедливо указывает А.К. Скворцов [1], все представители семейства *Salicaceae* характеризуются влаголюбием, светолюбием и способностью к быстрому расселению. Высокогорные ивы подсекции *Semperverintes* сохраняют свою влаголюбивую природу. Своеобразная группа кустарничков трагакантового облика активно подпитывает корни влагой при оттаивании вечной мерзлоты. Крона же этих кустарничков в летние месяцы в условиях резко континентального климата нагревается, а в зимние – обдувается сильными ветрами, часто сдувающими весь снежный покров. Ветер несет и ледяную крошку, наматывает в подушку щепенку и песок. Непадающая после отмирания листва играет роль надежной защиты. Наиболее высокие кусты находятся в ложбинах горных ручьев, где скапливается снег, который также служит защитой в зимние месяцы. Ива чукчей, ива Хохрякова, ива барбарисолистная и ива магаданская, обитающие среди курумов, кроме покрова из непадающей листвы и снега, надежно защищены от ветра в расщелинах камней. Это обеспечивает им не только защиту, но и возможность накапливать перегной в виде разложившейся отмершей листвы.

Все виды этой серии, выходя на горные плато, образуют типичные шпалерные формы роста в виде плотных латок и ковров. В этом случае они приобретают способность активного укоренения и разрастания по поверхности грунта. Рядом со шпалерными формами ивы растут разнообразные кустистые лишайники, часто внедряющиеся в кусты и тем самым препятствующие выдуванию разложившейся листвы. У этих биоморф подземные ксилоризомы возникают в редких случаях и только факультативно.

По стержнекорневому типу развиваются ива барбарисолистная и ива магаданская. Благодаря разложению отмирающей листвы обеспечивается дополнительное питание придаточным корням.

Ива жилковатолистная – типичное плагиотропное ковровое растение с плотно прижатыми друг к другу побегами и специализированными ксилоризомами.

Все перечисленные выше ивы сохраняют склонность к подушковидности, имеют листья одинаковых размеров. Родственные отношения этих видов очевидны.

В серии *Rotundifoliae* растения совсем иного облика. Это крайне мелкие, с также очень мелкими листьями и соцветиями растения с погруженными в толщу щепня или мха побегами и травянистыми, ветвящимися в субстрате, столонами.

Возможно предположить, что резкое отравянивание видов этой серии возникло в результате задержки онтогенетической стадии в юном возрасте и закрепилось генетически. А.К. Скворцов [1], указывая на ювенильную форму листьев у видов этой серии, также предполагает неотеническое происхождение этих видов. Этому способствовало усиление вегетативной подвижности с помощью быстро разрастающихся столонов и возможностью обитать на влажном субстрате, а главное защищать в грунте или в моховой подушке побеги. На начальных стадиях ксилоризомы еще не одревеснели и погруженные мелкие формы получили возможность вегетативного расселения с помощью столонов.

На упрощенную форму листьев обращает внимание и А.К. Скворцов [1. С. 77]: “Упрощенная форма листьев и своеобразное жилкование (стягивание места боковых жилок к основанию листа, так что получается впечатление почти пальчатонервности), несомненно, являются результатом редукции или в известной степени неотении. Такую редукцию или неотению очень хорошо можно проследить в рамках секции *Myrtosalix* (*S. myrsinites*, *S. phlebophylla*, *S. rotundifolia*)”. А.К. Скворцов обращает внимание и на то, что и в секции *Glausa* у кустарников с листопадными листьями прослеживается также тенденция к стягиванию жилок и сокращению размеров листьев. Редукционный ряд, предложенный А.К. Скворцовым на основе строения листьев ивы, полностью совпадает и с редукционным рядом жизненных форм секции *Myrtosalix*.

Переход к травянистой форме некоторых видов ивы северо-востока связан с резкими экстремальными условиями вместе с резкой олигомеризацией всех органов растения: побегов, листьев, соцветий [12]. Во влажных обитаниях моховых покровов подушковидность утрачивается, а вместе с ней и свойство сохранения на побегах прошлогодней листвы. А в крайне экстремальных условиях сухих щебнистых тундр (ива круглолистная на о-ве Врангеля) подушковидность сохраняется. Стремление к подушковидности в сухих условиях обитания, расслоение подушек на фрагменты при усилении вегетативной подвижности – явление типичное и для других систематических групп растений, обитающих на крайнем северо-востоке [5]. Олигомеризация ярко проявляется и в редукции сережек. У “трагакантовых” кустарничков сережки крупные, нормального типа, с десятками цветков, у травянистых или почти травянистых видов их единицы, 2–5, они не поднимаются над поверхностью листьев, а прячутся в листе, едва выглядывая.

Травянистые погруженные формы роста ивы могли возникать конвергентно в примерно одинаковых условиях субарктических высокогорий, о чем свидетельствует гибридогенный характер этих видов и форма листьев, как цельнокрайних (ива дарпирская), так и округлых (ива круглолистная) и зубчатых по краю (ива Юрцева) [13].

ЛИТЕРАТУРА

1. Скворцов А.К. Ивы СССР. М.: Наука, 1968. 262 с.
2. Хохряков А.П. Флора Магаданской области. М.: Наука, 1985. 397 с.
3. Хохряков А.П. Ивы (*Salix* L.) подсекции *Semperviventes* Khokhg. на северо-востоке Азии // Новости систематики высш. растений. 1978. Т. 15. С. 93–96.
4. Мазуренко М.Т., Хохряков А.П. Структура и морфогенез кустарников. М.: Наука, 1977. 160 с.
5. Мазуренко М.Т. Рододендроны Дальнего Востока. М.: Наука, 1980. 231 с.
6. Дервиз-Соколова Т.Г. Анатомо-морфологическое строение *Salix phlebophylla* и *S. rotundifolia* // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1966. Т. 71, вып. 2. С. 28–36.
7. Мазуренко М.Т. Биоморфологические адаптации растений Крайнего Севера. М.: Наука, 1986. 209 с.
8. Недолужко В.А. Новый вид ивы из Магаданской области // Бюл. Гл. ботан. сада. 1989. Вып. 153. С. 29–31.
9. Недолужко В.А. Salicaceae // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1995. С. 145–212.
10. Мазуренко М.Т. Сравнительный анализ онтогенезов нескольких видов ив с непадающей листвой северо-востока СССР // Экология, распространение и жизненные формы растений Магаданской области. Владивосток, 1988. С. 108–199.
11. Hulten E. Flora of Alaska and neighbouring territories. Standford, 1968. 1008 p.

12. Полозова Т.Г. Жизненные формы кустарниковых видов *Salix* (*Salicaceae*) на острове Врангеля // Ботан.журн. 1990. Т. 75, №. С. 1700–1711.
13. Юрцев Б.А., Жукова П.Г. Хромосомные числа некоторых растений Северо-Восточной Якутии: (Бассейн среднего течения реки Индигирки) // Там же. 1982. Т. 67, № 6. С. 778–788.

Ботанический сад-институт
ДВО РАН, Владивосток

Поступила в редакцию 15.03.2005 г.

SUMMARY

*Mazurenko M.T. The courses of somatic evolution of willows (*Salix* L.), the subgenus *Chamaetia* (Dumortier) Nasarov, in northeastern Asia*

Willow species in the subgenus *Chamaetia* are the natural group of species, distributed at high altitudes and in Arctic habitats. The biomorphs of this group of species have been studied in nature on the basis of original method, developed by the author.

УДК 581.192:582.998

СОДЕРЖАНИЕ ФЕНОЛЬНЫХ СОЕДИНЕНИЙ И КРЕМНИЯ В РАСТЕНИЯХ МЕЛКОЛЕПЕСТНИКА КАНАДСКОГО (*CONYZA CANADENSIS* (L.) CRONQUIST)

Ю.К. Виноградова, М.П. Колесников

Мелколепестник канадский – однолетнее растение из семейства *Asteraceae*. Его естественный ареал занимает часть Канады южнее 55 параллели и большую часть США, достигая на юге штатов Техас и Орегон. В XVII в. мелколепестник был завезен в ботанические сады Западной Европы, по-видимому, как редкостное заморское растение, но уже через 100 лет стал на новой родине обычным сорняком, а к началу XX в. распространился по всей Евразии вплоть до Сахалина. Поскольку *C. canadensis* может проходить полный цикл развития за один год, надо полагать, что в настоящее время на территории Европы произрастает, по меньшей мере, двухсотое поколение этого вида. В ходе натурализации *C. canadensis* выработал и генетически закрепил важнейшие адаптивные признаки: менее продолжительный период роста и более быстрое прохождение полного цикла развития по направлению с юга на север, что соответствует изменениям климатических условий вдоль широтного профиля [1].

Использование мелколепестника канадского в качестве лекарственного растения довольно ограничено. В старину он применялся “для ращения волос”, в народной медицине используется редко, в основном как кровоостанавливающее и закрепляющее средство. В растении содержатся танины, наибольшее количество которых найдено в листьях (в период вегетации 0,2%, в период плодоношения 0,3%) и цветках – 0,3%. Листья мелколепестника содержат целый ряд стеролов. В фазу цветения в свежем сырье мелколепестника содержится до 1,08–1,45% эфирного масла [2–4].

Известно, что растения, используемые в медицине, содержат полифенолы – биологически активные вещества, обладающие широким спектром действия. Полифенолы участвуют в окислительно-восстановительных процессах и принимают участие в поддержании иммунитета растений. Наряду с антиоксидантной активностью фенольные соединения (и в первую очередь флавоноиды) проявляют антигистаминный эффект, уменьшая проницаемость капилляров, и используются как сосудоукрепляющие средства. Р-витаминной активностью обладают флавоноиды, содержащие 3',4'-диоксигруппу (кверцетин, мирицетин, лутеолин

и их гликозиды). Центральное положение в биосинтезе большинства фенольных соединений у высших растений занимают оксикоричные кислоты, являясь предшественниками халконов, катехинов, флавонов и антоцианов.

Кремний – наиболее распространенный элемент в природе. Ежедневно человеку требуется не менее 20–30 мг SiO_2 , который поступает с водой, овощами и фруктами; уменьшение этой дозы может приводить к атеросклерозу, лимфатическим заболеваниям, рахиту, туберкулезу, сердечно-сосудистым заболеваниям и злокачественным опухолям. Подчеркнем, что физиологически активным (в отличие от неорганических силикатов) в первую очередь является “растительный” кремний. Кремнезем используется в гомеопатической практике в целях восстановления нарушенного кремниевого обмена и функции соединительных тканей. Кремний – обязательный компонент препаратов мумие, некоторые фармакологические свойства которых (например, ускорение сроков заживления переломов костей), вероятно, связаны с присутствием этого элемента. Трисиликат магния используется в медицине как адсорбирующее и противокислотное средство при повышенной кислотности желудочного сока и для лечения язвенной болезни. Силикат алюминия и тальк служат составной частью паст и мазей при лечении кожных заболеваний, ожогов и язв. В народной медицине отвары из кремнефильных растений (хвоща, тысячелистника) используются при нарушениях свертываемости крови. Полученные из хвоща препараты применяются при лечении заболеваний верхних дыхательных путей, туберкулеза и рекомендуются также для активирования процессов жизнедеятельности кожи [5].

В растительных и животных тканях Si находится в виде водорастворимых соединений типа ортокремниевой кислоты, ортокремниевых эфиров, а также в форме нерастворимых минеральных полимеров (поликремниевые кислоты и аморфный кремнезем, из которых состоят растительные опалы – фитолиты) и кристаллических примесей. В составе органического вещества растительных тканей Si образует ортокремниевые эфиры оксиаминокислот, оксикарбоновых кислот, полифенолов, углеводов, стероидов, а также Si-N-производные аминокислот, аминокислот, аминокислот и пептидов [5].

Цель работы – оценить содержание кремния и изучить соотношение четырех групп фенольных соединений – простых полифенолов и оксibenзойных кислот, оксикоричных кислот и их сложных эфиров с хинной кислотой, флавоноидов (включая полиметоксифлавоны), а также полимерных и конденсированных полифенолов в одном из инвазионных видов флоры Евразии – мелколепестнике канадском. В задачи исследования входит:

- 1) оценить амплитуду изменчивости содержания кремния и фенольных соединений в интродукционной популяции *C. canadensis*, сформированной из семян, собранных в различных точках вторичного ареала вида;
- 2) определить содержание кремния и фенольных соединений в различных органах *C. canadensis*;
- 3) оценить содержание кремния и фенольных соединений в *C. canadensis* по сравнению с модельными лекарственными растениями.

Семена были собраны в 2003 г. в 25 точках вторичного ареала вида: в Австрии (9 пунктов сбора), в Архангельской, Кировской, Ленинградской (2), Тверской (2), в Московской (2), Липецкой, Воронежской, Донецкой областях, в Крыму (3) и на Дальнем Востоке (2). Помимо этого, для оценки внутривидовой изменчивости были собраны семена из 15 локальных популяций Москвы. Весной 2004 г. нестратифицированные семена были высеяны на экспериментальный участок ГБС РАН. Проявили себя как яровые и образовали генератив-

ные побеги на первый год жизни только образцы из Архангельской области и с Дальнего Востока. Остальные образцы к концу вегетационного периода сформировали зимующие розетки и вступили в генеративный период развития на следующий, 2005 г.

Для оценки изменчивости содержания кремния и фенольных соединений в различных органах мелколепестника (соцветия, листья, стебли) отобрано 4 образца. У трех образцов (Австрия, г. Мюлдорф; Австрия, г. Санта Фэ и Воронежская обл., г. Павловск) исследовали отдельно соцветия и стебли без листьев, а у образца из Ялты – соцветия и стебель с листьями. У остальных образцов содержание фенольных соединений и кремния определяли только в соцветиях в стадии начала цветения.

Флавонолы определяли по специально разработанной методике, сравнивая спектры флуоресценции и возбуждения флуоресценции этанольных растворов пигментов со спектрами их комплексов с $AlCl_3$, H_3BO_3 и лимонной кислотой. Гликозиды пигментов предварительно гидролизовали в смеси 4 н HCl и 90%-го этанола (1:1) до агликонов. Полученные агликоны идентифицировали по максимумам излучения в области 470–520 нм для их этанольных растворов, 480–500 нм для их комплексов с $AlCl_3$ и 520–540 нм для их комплексов с H_3BO_3 и цитратом натрия. В спектрах возбуждения флуоресценции соответственно наблюдали полосы при 365–375, 420–430 и 440–470 нм. В работе использовали спектрофлуориметр Флюорат-02-Панорама (фирма “ЛЮМЭКС”, Россия), работающий в режиме двумерного сканирования спектров флуоресценции и возбуждения флуоресценции. Режим двумерного сканирования позволял получать полную картину флуоресценции растворов пигментов в диапазоне 400–600 нм.

Для разделения пигментов использовали высокоэффективную жидкостную хроматографию (ВЭЖХ) в системе 0,05M NaH_2O_4 – ацетонитрил (4:1), pH 4,5. В качестве стандартов использовали препараты кверцитина и рутина, а также флавоноидный экстракт из листьев кипрея (*Epilobium angustifolium*), состав которого был ранее установлен химическими методами. Общая схема анализа флавоноидов приведена на рис. 1.

Экстракцию органогенного кремния проводили по разработанному нами методу [5], обеспечивающему раздельное определение минеральных и органогенных форм этого элемента, не прибегая к озолению растительного материала. Для этого были подобраны такие условия обработки растительного материала, при которых освобождается только Si, связанный с органическим веществом, тогда как аморфный кремнезем и поликремниевые кислоты остаются в нерастворимом состоянии и не мешают анализу.

Амплитуда изменчивости содержания фенольных соединений в интродукционной популяции *C. canadensis*.

В соцветиях мелколепестника канадского отмечено довольно высокое (в среднем 2,95%) общее содержание флавоноидов (рис. 2). Наименьшее количество флавоноидов (2,56%) содержал образец из г. Пушкино Ленинградской области, наибольшее (3,26%) – образец из Архангельской области. Простые полифенолы и оксibenзойные кислоты в изученных образцах обнаружены в количестве 0,45% – от 0,38% у образца из г. Щebetовки (Крым) до 0,52% у образцов из г. Санта Фэ (Австрия) и ст. Угольная (Приморье), а фракция оксикоричных кислот, включая сложные эфиры этих кислот с хинной кислотой, составляла 0,13% – от 0,10% у образца из д. Алферово Московской области до 0,15% у образцов из г. Пушкино (Ленинградская область), г. Липецка, г. Мюлдорф (Австрия) и г. Санта Фэ (Австрия). Содержание конденсированных и полимерных

Сухой материал

Экстракция 96%-ным этанолом в аппарате Сокслета

Отгонка экстракта досуха и
последовательное растворение сухого остатка в

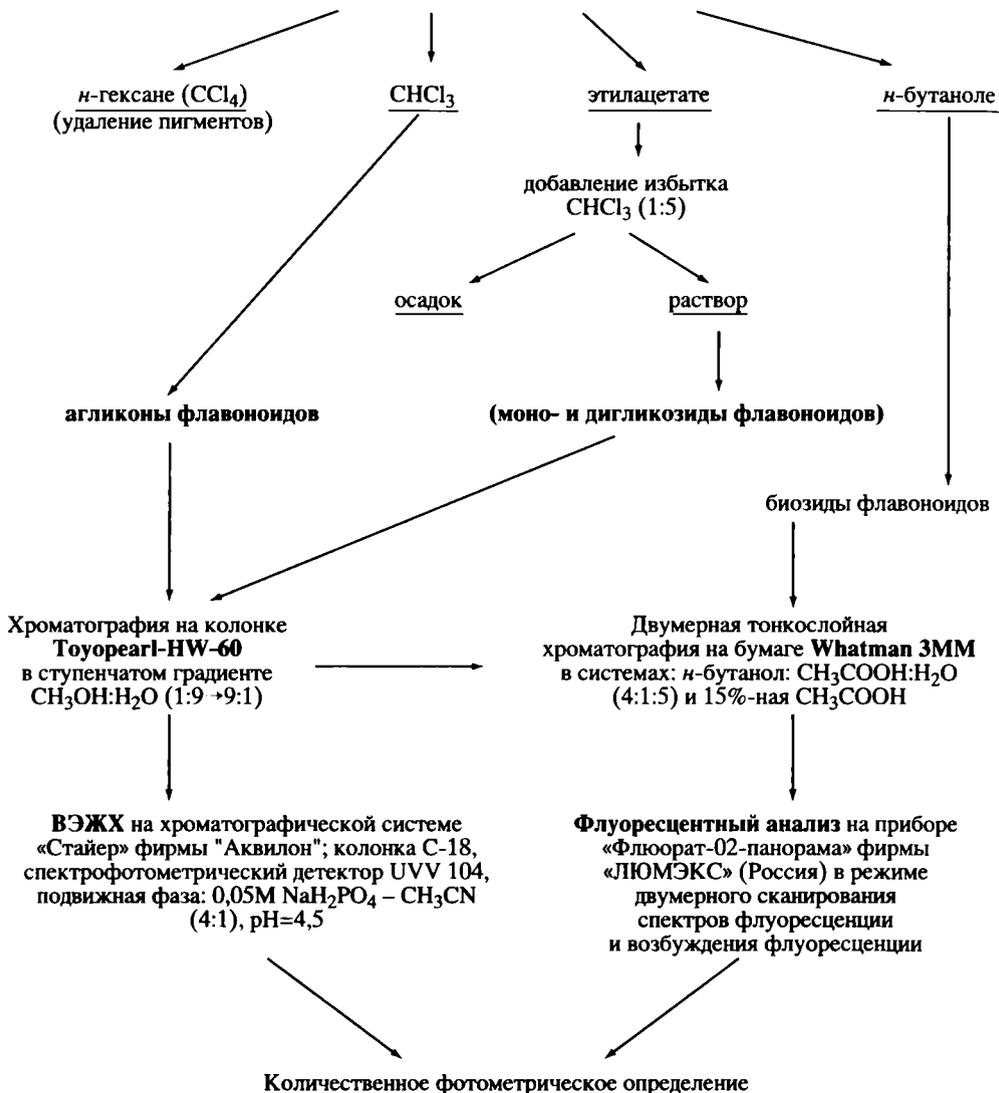


Рис. 1. Схема анализа флавоноидов в растительном материале, содержащем дубильные вещества

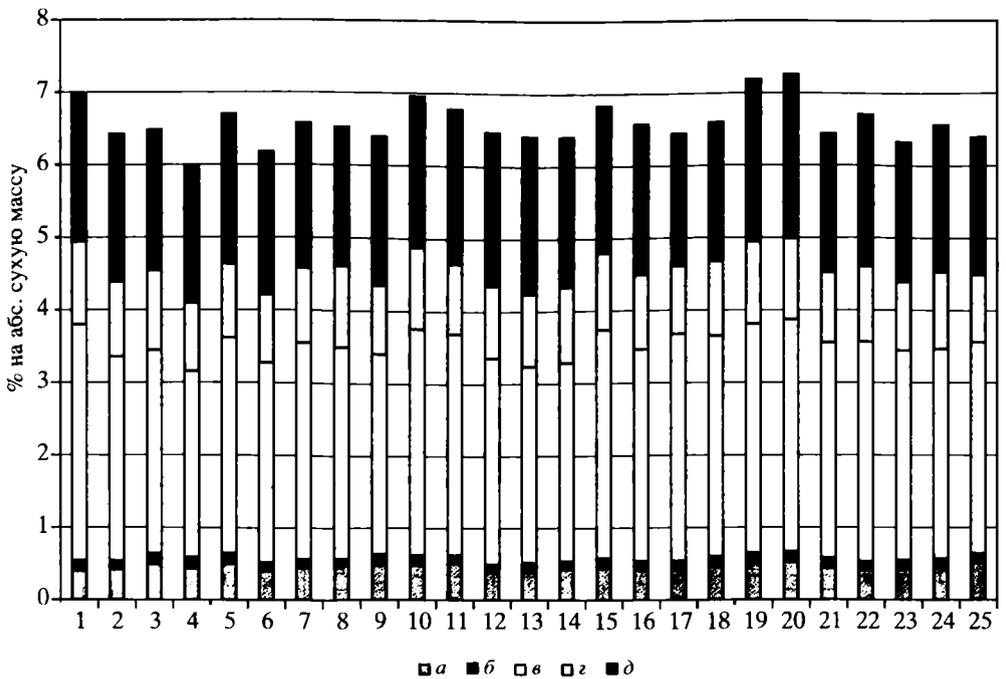


Рис. 2. Фракционный состав полифенолов в растениях интродукционной популяции *Conyza canadensis*

1 – Архангельская обл., ст. Костылево, 2 – Киров, 3 – Санкт-Петербург, 4 – Ленинградская обл., Пушкин, 5 – Тверская обл., Торжок, 6 – Тверь, 7 – Москва, 8 – Московская обл., Егорьевский район, д. Алферово, 9 – Липецк, 10 – Воронежская обл., пос. Павловский, 11 – Донецкая обл., пос. Октябрьский, 12 – Крым, пос. Щebetовка, 13 – Крым, Ялта, 14 – Крым, пос. Новый Свет, 15 – Австрия, Мария Сааль, 16 – Австрия, Баден, 17 – Австрия, Фельден, 18 – Австрия, Доллах, 19 – Австрия, Мюлдор, 20 – Австрия, Санта-Фэ, 21 – Австрия, Хохостервиц, 22 – Австрия, Клагенфурт, 23 – Австрия, Вена, 24 – Владивосток, 25 – Приморский край, ст. Угольная; а – простые ПФ и оксисбензойные кислоты, б – оксикоричные кислоты, в – флавоноиды, г – апигенин, д – конденсированные дубильные вещества

фенольных соединений лежит в пределах от 1,84% (г. Фельден, Австрия) до 2,27% (г. Санта Фэ, Австрия), составляя в среднем 2,03%. Закономерностей изменчивости содержания фенольных соединений от высоты над уровнем моря или широты географического пункта сбора семян нами не отмечено.

В состав флавоноидного комплекса соцветий мелколепестника канадского входят (табл. 1): кверцетин-3-О-глюкозид – 0,41% (от 0,36% в образце из г. Щebetовка до 0,48% в образце из пос. Октябрьский Донецкой области), кверцетин-3-О-галактозид – 0,36% (от 0,31 в образце из Нового Света (Крым) до 0,44% в образце из Воронежской области), кемпферол-3-О-глюкозид – 0,40% – от 0,34% в образцах из г. Пушкино (Ленинградская область), Нового Света и г. Хохостервиц (Австрия) до 0,46% в образце из г. Мария Сааль (Австрия). Отмечено также наличие незначительного количества лютеолин-7-О-глюкозида (амплитуда изменчивости 0,12–0,32%, в среднем 0,23%) и диосметин-7-О-глюкозида (от полного отсутствия до 0,26%, в среднем 0,18%). Содержание апигенина составляет в среднем 1,03% (от 0,94 до 1,14%). Обнаружены также апигенин-7-О-глюкозид (амплитуда изменчивости 0,12–0,33%, в среднем 0,22%) и акацетин-7-О-глюкозид (от полного отсутствия в некоторых образцах до 0,25%, в среднем 0,11%).

Таблица 1

Флавоноидный комплекс мелколлестника канадского (в % на абсолютно сухую массу)

Соединение	Архангельская обл.	Киров	Ленинградская обл.		Тверская обл.		Москва		Липецк	Воронежская	Донецкая обл.
			С.-Петербург	Пушкино	Торжок	Тверь	д. Алферово	Павловск			
Кверцетин-3-О-глюкозид	0,38	0,40	0,42	0,44	0,40	0,42	0,41	0,40	0,39	0,42	0,48
Кверцетин-3-О-галактозид	0,34	0,35	0,34	0,32	0,36	0,35	0,36	0,38	0,32	0,44	0,38
Кемпферол-3-О-глюкозид	0,40	0,40	0,40	0,34	0,44	0,42	0,39	0,42	0,40	0,40	0,35
Лютеолин-7-О-глюкозид	0,32	0,20	0,12	0,20	0,20	0,20	0,24	0,18	0,26	0,22	0,32
Диосметин-7-О-глюкозид	0,24	0,22	0,12	0,10	0,22	0,22	0,16	0,20	0,14	0,20	0,00
Апигенин	1,14	1,04	1,10	0,94	1,02	0,94	1,02	1,11	1,03	1,12	0,97
Апигенин-7-О-глюкозид	0,24	0,20	0,20	0,22	0,20	0,20	0,22	0,12	0,26	0,22	0,33
Акацетин-7-О-глюкозид	0,20	0,00	0,10	0,00	0,12	0,00	0,12	0,12	0,21	0,12	0,24
Σ флавоноидов	3,26	2,81	2,80	2,56	2,96	2,75	2,92	2,93	3,01	3,14	3,07

Соединение	Крым			Австрия					Приморский край			
	Щебетовка	Ялта	Новый Свет	Маририя Сааль	Баден	Фельден	Доллах	Мюлдорф		Вена	Хохенстервиц	Клагенфурт
Кверцетин-3-О-глюкозид	0,36	0,37	0,38	0,41	0,41	0,40	0,39	0,44	0,42	0,43	0,38	0,44
Кверцетин-3-О-галактозид	0,33	0,32	0,31	0,39	0,33	0,42	0,39	0,42	0,34	0,40	0,35	0,40
Кемпферол-3-О-глюкозид	0,35	0,35	0,34	0,46	0,35	0,42	0,43	0,42	0,40	0,34	0,40	0,40
Лютеолин-7-О-глюкозид	0,28	0,20	0,22	0,29	0,25	0,25	0,25	0,20	0,24	0,27	0,24	0,22
Диосметин-7-О-глюкозид	0,22	0,11	0,22	0,26	0,05	0,20	0,11	0,24	0,22	0,24	0,24	0,24
Апигенин	1,01	1,00	1,05	1,09	1,03	0,94	1,03	1,14	0,95	0,97	1,04	1,12
Апигенин-7-О-глюкозид	0,24	0,25	0,17	0,21	0,25	0,25	0,17	0,20	0,20	0,20	0,22	0,24
Акацетин-7-О-глюкозид	0,06	0,12	0,05	0,05	0,12	0,25	0,16	0,10	0,12	0,12	0,16	0,14
Σ флавоноидов	2,85	2,72	2,74	3,15	2,78	3,13	2,93	3,16	2,89	2,97	3,03	3,20

Опять-таки, хотя мы и отметили некоторые образцы с наибольшим содержанием активных веществ, закономерностей изменчивости содержания изученных веществ от географического пункта сбора семян нами не выявлено.

Амплитуда изменчивости содержания фенольных соединений в различных органах растения.

В разных органах *C. canadensis* количество полифенолов варьирует очень значительно. В стеблях содержится значительно меньше полифенолов, чем в соцветиях, и при этом преобладают конденсированные полифенолы. Оксикоричных кислот в стеблях в 1,5 раза меньше, чем в соцветиях. Сумма флавоноидов в стеблях в 3 раза меньше, чем в соцветиях, и в 2 раза меньше, чем в листьях (табл. 2). Отсюда следует, что для лекарственных целей целесообразно брать не надземную часть растения в целом, а сбор листьев и соцветий.

Таблица 2

Фракционный состав полифенолов (ПФ) в различных органах C. canadensis (в % на абс. сухую массу)

Орган	Общая сумма ПФ	Простые ПФ и фенол-карбоновые кислоты		Дифенилганропаноиды		Конденсированные ПФ (дубильные вещества)
		Простые ПФ и оксibenзойные кислоты	Оксикоричные кислоты	Σ флавоноидов	Апигенин	
Соцветия	5,83	0,48	0,15	3,03	1,07	2,18
Листья и стебли	4,82	0,44	0,14	2,50	1,02	1,74
Стебли	4,58	0,33	0,10	1,07	0,42	3,07

Содержание активных веществ флавоноидной природы в разных органах растений также сильно варьирует (рис. 3). Два флавонола – кверцетин-3-О-галактозид и кемпферол-3-О-глюкозид в наибольшей степени представлены в соцветиях, а в стеблях не содержатся вовсе. Два других флавонола – кверцетин-3-О-глюкозид и диосметин-7-О-глюкозид – отмечены и в соцветиях, и в листьях; при этом в соцветиях содержание кверцетин-3-О-глюкозида в 4 раза, а содержание диосметин-7-О-глюкозида – в 2 раза выше, чем в стеблях. Лютеолин-7-О-глюкозид, напротив, в основном концентрируется в стеблях, а содержание его в соцветиях ниже в 1,5 раза. В флавоноидном комплексе *C. canadensis* преобладает апигенин, который накапливается, в основном, в соцветиях; в стеблях апигенина в 2–3 раза меньше, чем в соцветиях. Наблюдали присутствие в соцветиях небольшого количества акацетин-7-О-глюкозида.

Содержание фенольных соединений в *C. canadensis* по сравнению с модельными лекарственными растениями.

По содержанию фенольных соединений мелкопестник канадский не уступает ряду широкораспространенных лекарственных растений, 21 вид из которых исследовали по аналогичной методике [6]. По сумме флавоноидов (3,17%) он даже несколько превосходит *Hippophae rhamnoides* (2,17%), *Ferula varia* (3,14%), *Pulsatilla multifida* (2,41%), *Rhodiola linearifolia* (2,17%), *Schisandra chinensis* (2,97%) и *Sedum hybridum* (1,94%). По сумме оксикоричных кислот (0,13%) *E. canadensis* немного превосходит *Asparagus officinalis*, *Betonica foliosa*, *Gentiana decumbens*, *Melissa officinalis*, *Mentha piperita*, *Origanum vulgare*, *Primula veris*, *Sedum hybridum*, *Valeriana officinalis*. По сумме конденсированных полифенолов (дубильных ве-

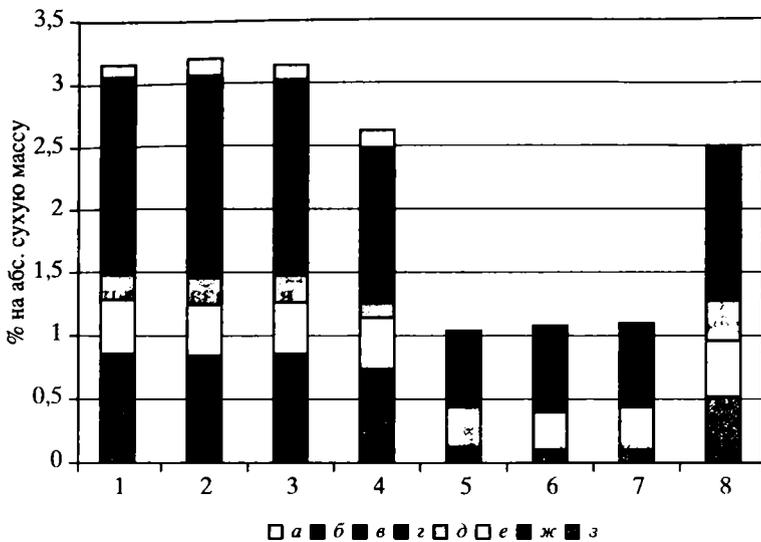


Рис. 3. Флавоноидный комплекс в разных органах растений *Conyza canadensis*

1 – соцветия (семена собраны Австрия, Мюлдор), 2 – соцветия (Австрия, Санта Фэ), 3 – соцветия (Воронежская обл.), 4 – соцветия (Крым, Ялта), 5 – стебли (Австрия, Мюлдор), 6 – стебли (Австрия, Санта Фэ), 7 – стебли (Воронежская обл.), 8 – стебли (Крым, Ялта); а – акацетин-7-О-глюкозид, б – апигенин, в – диосметин-7-О-глюкозид, г – лютеолин-7-О-глюкозид, д – кемпферол-3-О-глюкозид, ж – кверцетин-3-О-галактозид, з – кверцетин-3-О-глюкозид

ществ) мелколепестник (2,03%) превосходит любой из 21 вида (от 0,41 до 1,23%). По сумме простых полифенолов и оксибензойных кислот (0,45%) мелколепестник также не уступает ранее изученным лекарственным растениям (от 0,27 до 0,57%).

У *E. canadensis* обнаружены кверцетин и его гликозиды (0,38%), обладающие противоязвенной, антирадикальной и антиоксидантной активностями. Очень высоко у мелколепестника канадского содержание апигенина (1,03%), количество которого превышает таковое у всех других исследованных лекарственных растений, за исключением изученной нами ранее [7] ромашки душистой (1,90%). Таким образом, полученные данные расширяют представления о физиологически активных веществах фенольной природы, содержащихся в мелколепестнике канадском, позволяя рассматривать этот вид в качестве нового лекарственного растения.

Амплитуда изменчивости содержания кремния в интродукционной популяции *C. canadensis*.

Общее содержание кремния в растениях мелколепестника достаточно высокое – 1,23% от абсолютно сухой массы (рис. 4). Эта величина колеблется от 1,14 (Австрия, Клагенфурт) до 1,30% (Архангельская область). Как и в других мезофильных растениях, содержание органогенного Si составляет более 50% от общего его количества, а именно – 0,88% (0,80-0,94%); кремния полимерного колеблется от 0,18 до 0,26% (в среднем 0,22%), а содержание кремния минерального – от 0,10 до 0,15% (в среднем 0,13%). Амплитуда как внутривидовой, так и межвидовой изменчивости содержания различных форм кремния в интродукционной популяции незначительна, коэффициент вариации составляет всего 3%. Клинической изменчивости содержания изученных веществ в зависимости от географического пункта сбора семян не выявлено.

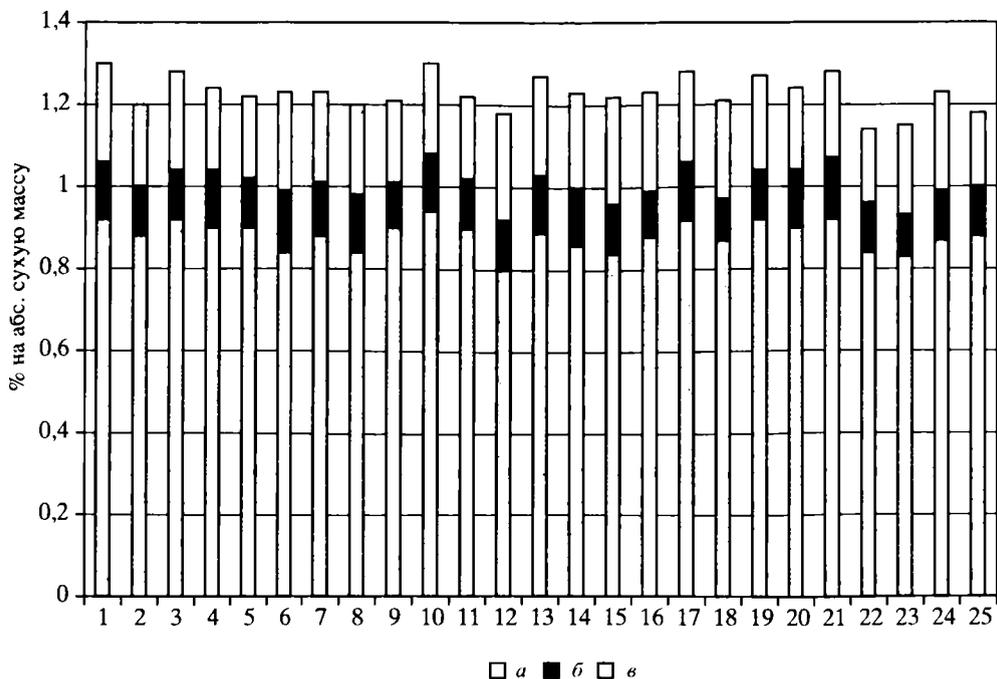


Рис. 4. Содержание форм кремния в растениях интродукционной популяции *Conyza canadensis*

a – Si полимерный, *б* – Si минеральный, *в* – Si органический; ост. обозн. см. рис. 1

Амплитуда изменчивости содержания кремния в различных органах растения.

Общее содержание кремния в стеблях растений лишь на 0,1% ниже, чем в соцветиях, однако качественный состав его резко различается (рис. 5). В соцветиях преобладает кремний органический (0,9-0,94%, в среднем 0,92%), тогда как в стеблях его количество в 2 раза ниже (0,48–0,5%, в среднем 0,49%) за счет повышения содержания полимерного и минерального кремния.

Содержание кремния в *C. canadensis* по сравнению с другими видами лекарственных растений.

Изучение содержания кремния в растениях естественных фитоценозов, проведенное по аналогичной методике [5], показало, что лидирующим накопителем этого элемента являются представители семейства *Equisetaceae* (*Equisetum sylvaticum* – до 4,2%), максимальное содержание Si наблюдается также у злаков, осок и ситников. Высоким общим содержанием кремния характеризуются и наземные части растений сухих степей: *Artemisia austriaca* – 1,6%, *Artemisia pauciflora* – 2,9%, *Agropyron desertorum* – 2,3%, однако для них в отличие от мезофитов характерно высокое содержание полимерных, а не органических форм кремния.

Наши предыдущие [5] исследования показали, что необходимо выделять так называемый биофильный кремний – часть растительного (органогенного) кремния, которая химически (в форме ортокремниевых эфиров) связана с фосфолипидами, белком и пектинами, т.е. с теми компонентами растительной ткани, которые в первую очередь усваиваются организмом. Именно этот кремний (на правах микроэлемента) и вовлекается в метаболизм липидов, фосфора и кальция. В этой связи наличие биофильного кремния должно входить в число показате-

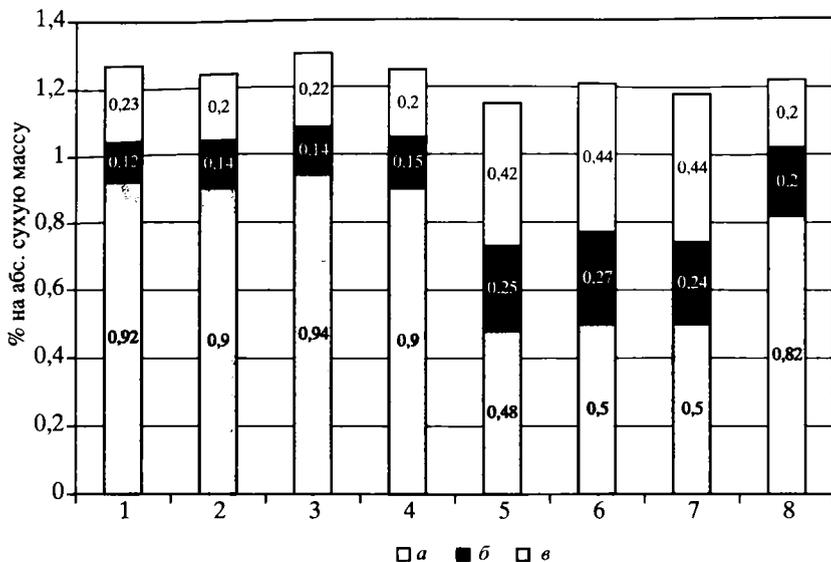


Рис. 5. Содержание кремния в различных органах растений *Conyza canadensis* (в % на абс. сухую массу)

Усл. обозн. см. рис. 3, 4

лей, определяющих кормовую, пищевую и фармакологическую ценность растительного сырья. Анализ показывает, что многие лекарственные растения (обогащенные флавоноидами) одновременно являются и кремнефильными растениями. Возможно, фармакологическая значимость таких растений обусловлена как раз удачным сочетанием флавоноидного комплекса с органомным кремнием, который также способствует укреплению капилляров.

И хотя по общему содержанию кремния (1,2%) *C. canadensis* несколько уступает другим видам, но наличие сочетания флавоноидов и значительной доли органического кремния позволяет рассматривать этот вид в качестве перспективного лекарственного растения.

ВЫВОДЫ

По содержанию фенольных соединений (3%) мелкопестник канадский не уступает ряду широкораспространенных лекарственных растений, а по содержанию апигенина в флавоноидном комплексе (1%) даже превосходит их. Закономерностей изменчивости содержания фенольных соединений от широты географического пункта сбора семян не отмечено.

В стеблях содержится значительно меньше полифенолов, флавоноидов и оксикоричных кислот, чем в листьях и соцветиях, и при этом преобладают конденсированные полифенолы. В связи с этим для лекарственных целей целесообразно брать не надземную часть растения в целом, а сбор листьев и соцветий.

Общее содержание кремния в растениях мелкопестника достаточно высокое – 1,23% от абсолютно сухой массы. Амплитуда как внутривидовой, так и межвидовой изменчивости содержания различных форм кремния в интродукционной популяции очень низкая.

В соцветиях *C. canadensis* преобладает кремний органический, тогда как в стеблях его количество в 2 раза ниже за счет повышения содержания полимерного и минерального кремния.

По общему содержанию кремния *C. canadensis* несколько уступает другим видам, но сочетание высокой доли веществ флавоноидного комплекса и органического кремния позволяет рассматривать этот вид в качестве перспективного лекарственного растения.

Работа выполнена при финансовой поддержке Программы Президиума РАН "Биоразнообразие и динамика генофондов" и Программы ОБН РАН "Биологические ресурсы России: Фундаментальные основы рационального использования"

ЛИТЕРАТУРА

1. Виноградова Ю.К. Экспериментальное изучение инвазионных популяций мелколестника канадского (*Conyza canadensis* (L.) Cronquist // Бюл. Гл. ботан. сада. 2005. Вып. 189. С. 53–76.
2. Dubey S., Gupta K.C. Sterol composition of leaves of *Erigeron canadensis* // Fitoterapia. 1988. Vol. 59, N 5. P. 428–429.
3. Kostecka-Madalska O.I., Borowiczak-Niemczewska E. The tannines in *Erigeron canadensis* L. // Acta Soc. bot. pol. 1968. Vol. 37, N 4. P. 657–664.
4. Kostecka-Madalska O.I., Polanowski A. Olejek lotny z krajowego ziela *Erigeron canadensis* // Acta pol. pharm. 1964. Vol. 21, N 3. S. 275–279.
5. Колесников М.П. Формы кремния в растениях // Успехи биол. химии. 2001. Т. 41. С. 301–332.
6. Колесников М.П., Гинс В.К. Фенольные соединения в лекарственных растениях // Прикл. биохимия и микробиология. 2001. Т. 37, № 4. С. 457–465.
7. Виноградова Ю.К., Колесников М.П. Фенольные соединения в ромашке душистой [*Lepidotheca suaveolens* (Pursh) Nutt] // Ботанические сады как центры сохранения биоразнообразия и рационального использования растительных ресурсов. М., 2005. С. 89–91.

Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, Москва
Институт биохимии им. А.Н. Баха РАН, Москва

Поступила в редакцию 17.05.2006 г.

SUMMARY

*Vinogradava Yu.K., Kolesnikov M.P. Content of phenol compounds and silicon in plants of *Conyza canadensis* (L.) Cronquist*

The study on introduction population, included seed-origin plants from 25 localities within the secondary range of *Conyza*, showed that variability of phenol compound content and content of different silicon forms were extremely low both within populations and between populations. In terms of phenol compound content, *Conyza* (3%) is on a par with a number of widely distributed medicinal plants, and in terms of apygenin content in flavonoid complex, *Conyza* (1%) even compares favourably with them. The total content of silicon is 1,23% of dry matter. Inflorescences contain much more polyphenols, flavonoids and some organic acids than leaves and shoots. Condensed polyphenols predominated in shoots. Organic silicon predominates in inflorescences, whereas in shoots its content is one-second of its previous value, at the expense of increased content of polymeric and mineral silicon. Thus *Conyza canadensis* is considered to be a perspective medicinal plant species, but only leaves and inflorescences are suitable for medical purposes.

**КОЛИЧЕСТВЕННАЯ ОЦЕНКА РАЗЛИЧИЙ
МЕЖДУ ТАКСОНАМИ ТРИБЫ
TRITICEAE DUM. (POACEAE BARNH.)
ПО ДАННЫМ АМИНОКИСЛОТНОГО СОСТАВА СЕМЯН**

*Д.Д. Соколов, В.Н. Тутубалин, Ю.М. Барабашева,
Л.П. Арефьева, О.А. Новожилова, В.Ф. Семихов*

В настоящее время становится очевидным, что систематика в отношении подходов и методов должна быть дисциплиной, интегрирующей сведения всех фундаментальных наук по каждому таксону [1–6]. Для осуществления такого синтеза систематика должна оценивать положение таксонов в системе с трех несводимых одна к другой позиций: классической систематики, гено- и хемосистематики [4, 5]. Это диктуется как минимум тремя чрезвычайно сложными проблемами: явлениями параллелизма, имеющими объективную природу [7]; “сетчатой” эволюцией, вызванной явлениями гибридизации и интрогрессии [8, 9]; “инфляцией” таксономических категорий, связанной с дроблением самих таксонов [10].

Триба *Triticeae* Dum. в силу исключительной хозяйственной значимости ее представителей (из родов *Triticum* L., *Secale* L., *Hordeum* L., *Agropyron* Gaertn, *Elymus* L.) в течение длительного времени привлекает внимание исследователей разных направлений. Вместе с тем систематика трибы остается дискуссионной. Преодолеть возникающие при этом трудности с использованием только анатомо-морфологического метода, видимо, невозможно. Проблемы возникают и при попытке использования молекулярно-биологических методов. Так, Мэсон-Геймер и Келлогг [11] отмечают, что при использовании данных по последовательностям двух локусов хлоропластного генома и трех локусов ядерного генома не удастся построить согласующиеся между собой филогенетические деревья по причине сложной истории “сетчатой” эволюции в трибе. Кроме того, в последнее время [12] у некоторых представителей трибы *Triticeae* выявлен внутривидовой полиморфизм по последовательности ITS рибосомного оперона и гена 5,8 S рРНК.

Начиная с работ Таира, Вотсона и Кризера [13–15], аминокислотный состав семян используется как систематический признак при характеристике родов, триб и подсемейств семенных растений. В наших методических статьях [16–18] установлены два положения, важные при использовании аминокислотного состава семян в качестве таксономического признака.

1. При обобщении результатов собственных экспериментов и многочисленных данных литературы найдено, что в зависимости от почвенно-географических условий года произрастания и агротехнических приемов в аминокислотном составе семян возникают определенные различия, вызванные модифицирующими факторами среды и методами селекции, сдвигающими соотношения белковых фракций. Однако степень внутривидовой изменчивости аминокислотного состава семян оказывается небольшой (коэффициент вариации $V < 10\%$).

2. В пределах рода можно различить только наиболее резко уклоняющиеся виды. Кроме того, близкие роды иногда не различаются или слабо различаются по аминокислотному составу, например *Brachypodium* Beauv. и *Trachynia* Link., *Ceratochloa* Beauv. и *Bromopsis* Fourg., *Setaria* (L.) Beauv. и *Cenchrus*. *Cyperus* L. и *Scyrcpus* L. В большинстве случаев, однако, аминокислотный состав семян является одним из надежных признаков рода, а также хорошо “работает” при характеристике триб и подсемейств злаков, коррелируя с данными традиционной систематики. Это показано на примере сем. *Poaceae* Varnh. [18, 9], других однодольных [20, 21], двудольных [22], а также голосеменных [23].

Ранее нами была предпринята попытка уточнить вариант системы трибы *Triticeae* на основе исследования аминокислотного состава семян. С этой целью были исследованы [24, 25] виды, относящиеся ко всем родам дробного варианта системы, включающего 39 родов [9]. Оценка “сходства–различия” по этому признаку показала, что самостоятельность некоторых родов трибы *Triticeae*, понимаемых в узком смысле, поддерживается данными аминокислотного состава семян, например разделение рода *Hordeum* L. [26] на 2 рода: *Critesion* Rafm.s.l. и *Hordeum* L. s.str. Однако для более строгой оценки степени сходства–различия между исследованными таксонами необходимо применить некоторый регулярный метод количественной оценки различий данных по аминокислотному составу. Необходимость количественной оценки различий связана с тем, что данные по аминокислотному составу представляют собой достаточно обширные таблицы, по которым нелегко судить, насколько весомы отличия между изучаемыми таксонами. С позиций аминокислотного состава семян (как признака рода) и предложенного количественного метода мы рассматривали некоторые дискуссионные роды трибы *Triticeae* в связи с разным пониманием объема этих родов (система Цвелева [27] и Лёве [28]). Целью нашей работы было

- проанализировать, насколько гетерогенен род *Elymus* L., существенно укрупненный в системе Löve [28];
- показать, целесообразно ли разделение рода *Hordeum* L. [27] на два рода: *Critesion* Rafin s.l. и *Hordeum* L. s.str., а разделение рода *Triticum* L. на 3 рода: *Crithodium* Link, *Gigachilon* Seidl. и *Triticum* L. [9];
- проанализировать целесообразность разделения рода *Aegilops* L. [27] на 12 родов [28, 9].

Объектом исследования послужила база данных по аминокислотному составу семян, ранее опубликованная авторами [24, 25]. В этих же статьях дана информация об источниках получения материалов для исследования. Всего проанализированы данные по 64 видам и подвидам из 19 родов (по системе Цвелева [9]): *Elymus* L., *Critesion* Rafin.s.l., *Hordeum* L. s.str., *Crithodium* Link, *Gigachilon* Seidl., *Triticum* L., *Sitopsis* (Jaub. et Spach) A. Löve, *Orrhopygium* A. Löve, *Patopyrum* A. Löve, *Cylindropyrum* (Jaub. et Spach) A. Löve, *Comopyrum* (Jaub. et Spach) A. Löve, *Amblyopyrum* (Jaub. et Spach) Eig., *Chennapyrum* A. Löve, *Gastropyrum* (Jaub. et Spach) A. Löve, *Aegilonearum* A. Löve, *Aegilopodes* A. Löve, *Aegilemma* A. Löve, *Kiharapyrum* A. Löve, *Aegilops* L. В настоящей работе в некоторых случаях, например при выявлении степени гетерогенности рода *Elymus*, авторы сочли целесообразным привести для удобства изложения данные по аминокислотному составу семян всех исследованных видов. В случае с родами *Critesion* и *Hordeum*, *Crithodium*, *Gigachilon* и *Triticum*, а также *Aegilops* приведены лишь полученные нами результаты.

Таблица 1

Вариабельность аминокислотного состава семян (V, %) в зависимости от техники исследования и уровня таксона

Аминокислота	10 определенных на приборе одного гидролизата	10 навесок одного образца из одной популяции	Внутриродовая вариабельность					Внутриродовая вариабельность		
			10 растений <i>Elyngia elongata</i> одной популяции*	<i>Poa pratensis</i> из 4 пунктов*	<i>Festuca pratensis</i> из 5 пунктов**	<i>Dactylis glomerata</i> из 4 пунктов**	<i>Poa pratensis</i> за 4 года из одного пункта*	<i>Festuca valesiaca</i> за 3 года из одного пункта**	13 видов рода <i>Poa</i> *	7 видов рода <i>Bromus</i> *
лиз	3,7	3,8	7,9	3,9	2,8	4,4	5,0	4,2	4,7	7,5
гис	5,0	4,5	6,5	3,6	4,2	6,7	4,6	3,5	6,8	9,5
арг	2,4	3,0	4,8	5,9	3,5	6,1	8,3	4,4	5,0	6,8
асп	2,2	2,1	8,0	2,5	3,3	3,0	3,4	3,3	8,2	6,6
тре	3,7	3,3	3,6	4,9	3,6	3,3	7,9	5,4	8,4	9,5
сер	2,4	2,2	2,4	3,3	2,6	4,8	5,1	1,8	6,8	7,8
глу	1,2	1,7	3,0	1,3	2,3	3,0	3,1	1,0	6,4	4,7
про	2,4	3,0	4,1	6,0	5,7	10,5	6,7	9,9	6,8	4,6
гли	2,8	2,6	5,4	2,2	2,8	1,7	4,7	0,8	7,2	3,0
ала	2,5	2,9	6,3	3,4	3,0	2,2	4,8	3,3	4,2	3,8
вал	2,4	2,2	4,8	7,1	2,7	3,8	4,3	1,8	11,0	11,8
иле	3,1	2,9	3,1	6,1	3,6	4,9	4,5	2,4	2,6	8,0
лей	3,4	3,1	1,7	2,9	2,3	3,5	6,5	3,1	2,4	5,7
тир	3,3	6,7	6,7	8,8	6,3	12,8	6,4	4,4	7,1	10,9
фен	1,9	2,0	3,7	6,1	3,2	6,5	5,8	2,4	6,0	9,4

* [18], ** [17]; лиз – лизин; гис – гистидин; арг – аргинин; асп – аспарагиновая кислота; тре – треонин; сер – серин; глу – глутаминовая кислота; про – пролин; гли – глицин; ала – аланин; вал – валин; иле – изолейцин; лей – лейцин; тир – тирозин; фен – фенилаланин.

Для использования аминокислотного состава в целях систематики необходимо уточнить степень его варибельности и установить возможные таксономические уровни, где этот признак целесообразно применять. Для выяснения внутривидовой варибельности аминокислотного состава семян мы проводили специальные исследования [17, 18]. В табл. 1 представлены данные по варибельности аминокислотного состава в зависимости от техники исследования и уровня таксона. Найдено, что во всех случаях коэффициент вариации (т.е. отношение стандартного отклонения к среднему значению) для образца не превышает 10%, поэтому можно характеризовать аминокислотный состав вида по единственному образцу. (Под "образцом" мы понимаем навеску 50 мг муки из средней пробы цельносмолотых очищенных от чешуи вызревших семян, при условии, что семена взяты из одной популяции исследованного вида, а год произрастания не был экстремальным.) Следует иметь в виду, что реальный вид характеризуется определенным интервалом содержания каждой аминокислоты, причем коэффициент вариации составляет не более 10%. Внутри рода варибельность аминокислотного состава несколько выше, чем внутри вида (см. табл. 1).

Сформулируем существующую таксономическую задачу для рода *Elymus*.

В табл. 2 представлены данные стандартного аминокислотного анализа по роду *Elymus* L. Мы рассматривали данные лишь по 15 аминокислотам, приведенным в таблице, поскольку данные по остальным аминокислотам представляются недостаточно надежными (цистеин и метионин, например, в результате кислотного гидролиза частично и нестандартизированно разрушаются), поэтому суммы чисел по строчкам таблицы не равны 100%. Вопрос состоит в том, можно ли на основании данных таблицы признать, что виды, входящие в группу *Elymus* s.str., образуют более тесное единство, чем прочие виды, входящие в таксон *Elymus* s.l.

Данные по аминокислотному составу каждого вида представляют собой точку в 15-мерном пространстве (что соответствует 15 аминокислотам, принятым к рассмотрению). Поэтому можно говорить о более или менее тесной группировке подобных точек в том случае, когда в этом 15-мерном пространстве введено некоторое расстояние. Речь, таким образом, идет о такой статистической обработке исходных данных, результатом которой был бы список расстояний, скажем, от центральной точки группы *Elymus* s.str. до всех точек, отвечающих данным табл. 2. При формулировке понятий центральной точки и расстояния мы используем приемы математической статистики.

Следует заметить, что приемы математико-статистической обработки теоретически основаны на том предположении, что исходные данные порождены некоторым случайным механизмом, например представляют собой выборку ограниченного объема из практически неограниченной генеральной совокупности. Однако применительно к данным аминокислотного анализа вряд ли возможно предположить, что их результаты порождены случайным выбором, поскольку число существующих видов ограничено. В частности, отпадает вопрос о точности определения тех или иных параметров генеральной совокупности (например, доверительных интервалов). Однако арифметические приемы математической статистики мы предлагаем в данном случае сохранить, а судить об их эффективности на основании не априорных теоретических оценок точности, а по получаемым в конечном счете таксономическим результатам. Другими словами, убедившись на примере некоторой таксономической группы в том, что предлагаемый метод приводит к разумным результатам, мы экстраполируем его на сходные группы и ситуации.

Таблица 2

Аминокислотный состав семян видов *Elymus* s.l. (в % от суммы аминокислот)

Таксон	лиз	гис	арг	асп	тре	сер	глу	про	гли	ала	вал	иле	лей	тир	фен
sect. <i>Elymus</i>															
<i>E. confusus</i>	3,0	2,7	5,1	4,9	3,2	4,8	28,1	10,8	4,0	3,3	5,5	3,7	6,5	3,4	4,5
<i>E. glaucus</i>	2,6	2,2	5,6	4,9	3,2	4,7	28,1	9,9	4,7	3,7	4,5	3,4	5,8	3,5	4,7
sect. <i>Gouldardia</i>															
<i>E. ataskanus</i>	3,3	2,1	5,5	5,9	3,3	4,7	27,1	9,4	4,4	3,8	4,9	3,5	7,0	3,6	5,1
<i>E. macrourus</i>	3,3	1,9	5,4	5,9	3,3	4,6	27,1	9,7	4,3	4,2	4,8	3,6	7,5	3,5	5,3
sect. <i>Hyalolepis</i>															
<i>E. batalinii</i>	3,8	2,7	5,8	5,3	3,0	4,6	27,2	9,6	4,1	3,0	5,8	3,5	6,4	3,1	4,3
sect. <i>Gouldardia</i>															
<i>E. ciliaris</i>	3,5	2,4	5,7	5,6	3,3	4,7	26,7	9,4	4,3	3,3	5,3	3,5	6,4	3,5	4,7
<i>E. gnelinii</i>	3,5	2,4	5,6	5,7	3,4	4,7	26,6	9,2	4,3	3,3	5,0	3,7	6,6	3,7	4,9
sect. <i>Hystrix</i>															
<i>E. hystrix</i>	2,3	2,2	5,1	4,7	2,8	4,8	29,9	9,9	4,4	3,7	4,6	3,4	6,5	3,4	4,7
<i>E. californicus</i>	2,8	2,2	5,6	4,9	3,2	4,7	28,1	9,9	4,7	3,7	4,5	3,4	5,8	3,5	5,0
<i>Elymus</i> s.str.															
sect. <i>Elymus</i>															
<i>E. sibiricus</i>	2,7	1,9	4,9	4,0	3,3	4,8	29,2	11,9	4,1	3,5	4,3	3,6	6,8	3,4	5,5
<i>E. schrenkianus</i> ssp. <i>pamiricus</i>	2,7	2,4	4,6	4,8	3,1	4,6	30,5	10,7	4,2	3,7	4,5	3,6	6,8	3,4	5,4
<i>E. nutans</i>	2,6	2,4	4,7	4,6	3,3	4,5	30,1	11,1	4,0	3,4	4,4	3,6	7,1	3,4	5,4
sect. <i>Turczaninovia</i>															
<i>E. dahuricus</i> ssp. <i>dahuricus</i>	2,5	2,3	4,9	5,1	3,0	4,8	29,7	12,0	3,6	3,4	4,8	3,9	6,5	2,8	4,2
<i>E. dahuricus</i> ssp. <i>excelsus</i>	2,7	2,2	4,4	4,9	3,1	4,8	30,6	11,6	3,9	3,5	4,8	3,8	7,0	3,1	5,4
sect. <i>Macrolepis</i>															
<i>E. canadensis</i>	2,3	2,3	4,8	4,2	3,0	4,5	29,3	11,5	3,9	3,2	4,7	3,5	6,4	3,0	4,7
sect. <i>Gouldardia</i>															
<i>E. jacuensis</i>	3,1	2,3	5,1	5,3	3,2	4,5	29,3	11,5	3,9	3,2	4,7	3,5	6,4	3,0	4,7
<i>E. caninus</i>	2,3	2,3	4,8	4,6	3,3	4,7	29,8	11,8	4,0	3,3	4,3	3,6	7,1	3,1	3,8
<i>E. trachycaulus</i>	2,5	2,2	5,1	4,5	2,8	4,5	28,8	10,2	4,1	3,7	5,0	3,7	6,3	3,3	5,0
<i>E. pendulinus</i>	2,6	2,0	4,6	4,7	3,0	4,4	31,6	11,2	3,5	3,4	3,9	3,4	6,8	3,3	4,5
sect. <i>Anthosachne</i>															
<i>E. ischimiganicus</i>	2,7	2,7	4,9	4,6	2,9	4,5	30,4	10,7	3,6	3,0	4,7	3,7	5,9	3,3	4,9
<i>E. glaucissimus</i>	2,7	2,8	5,2	5,0	3,2	4,6	30,0	10,7	3,8	3,1	4,9	3,7	6,1	3,5	4,5
sect. <i>Hyalolepis</i>															
<i>E. alatavicus</i>	2,8	2,4	4,9	4,9	3,0	4,7	30,1	11,9	3,9	3,1	4,6	3,5	6,4	3,1	4,3

Итак, мы используем предлагаемый метод для уточнения близости между теми или иными группами таксонов. При этом мы принимаем, что строение какого-то фрагмента рассмотренного таксономического разнообразия уже представляется нам достаточно выясненным. Мы используем этот фрагмент для “настройки” метода, т.е. для определения необходимых параметров. В этой связи мы говорим ниже об “эталонных” таксонах.

Центральная точка какой-то группы аминокислотных анализов может быть естественно определена как их среднее арифметическое (по координатам соответствующих 15-мерных векторов). Несколько сложнее обстоит дело с расстоянием между точками 15-мерного пространства.

Квадрат длины вектора задается, вообще говоря, некоторой квадратичной формой от его координат. В математической статистике на основе модели многомерного нормального распределения вводится некоторое расстояние, называемое расстоянием Махаланобиса. По определению, матрица соответствующей квадратичной формы равна обратной ковариационной матрице. Если теоретическая ковариационная матрица не известна, а даны лишь векторы, являющиеся результатами наблюдений, то предлагается оценить по наблюдениям ковариационную матрицу и воспользоваться этой оценкой вместо теоретической матрицы. Однако для наших данных этот прием в общем виде явно непригоден по следующей причине.

Общее число видов в анализируемой таксономической группе (скажем, секции) объективно ограничено и может быть сравнительно невелико. Например, в табл. 2 представлены данные по 13 видам группы *Elymus s.str.* и 9 по остальным видам. В 15-мерном пространстве любые 15 точек лежат в какой-то гиперплоскости меньшей размерности, так что при 15 (или меньше) наблюдениях выборочная ковариационная матрица неизбежно будет вырожденной. При несколько большем количестве наблюдений она может оказаться близкой к вырожденной, однако для задания расстояния Махаланобиса нужна обратная матрица (которая может не существовать или крайне плохо определяться по имеющимся данным). Поэтому мы предпочитаем предположить, что матрица искомой квадратичной формы является диагональной, т.е. длина вектора задается суммой квадратов его координат, умноженных на некоторые коэффициенты. Смысл этих коэффициентов становится более наглядным, если их поместить не в числитель, а в знаменатель. В результате мы приходим к предположению, что квадрат $d^2(x, y)$ расстояние между точками x и y задается формулой

$$d^2(x, y) = \sum \{(x_i - y_i) / \sigma_i\}^2, i = 1, \dots, 15. \quad (1)$$

С существом рассматриваемой таксономической задачи предлагается связать величины σ_i , которые мы называем *изменчивостью* различного таксономического уровня. Их предлагается определять из экспериментальных данных по следующему правилу. Сначала из исходных таксономических данных выделяется определенная группа анализов (или несколько групп). В данном случае это группа *Elymus s.str.* Каждая изменчивость σ_i затем приравнивается соответствующему выборочному стандартному отклонению содержания i -й аминокислоты. После этого появляется возможность применить формулу (1) для определения расстояний от центра (т.е. среднего) выделенной группы до анализов, относящихся как к выделенной группе, так и к остальным видам таблицы. Если расстояния по данным, входящим в выделенную группу, оказываются существенно меньше, чем расстояния по остальным данным, то это рассматривается как

аргумент в пользу того, что виды, входящие в выделенную группу, образуют более компактное единство, чем все рассматриваемые виды.

Стандартные отклонения, соответствующие i -й аминокислоте, вычисляются по известной формуле:

$$P_i = \sqrt{\frac{\sum_{k=1}^n (x_{ik} - \bar{x}_i)^2}{n-1}}, \quad (2)$$

где суммирование производится по всем имеющимся в группе таксономическим единицам; n представляет собой число таких единиц; а \bar{x}_i – среднее значение содержания i -й аминокислоты в этой группе. Оно вычисляется по тому же набору

исходных данных: $\bar{x}_i = \frac{1}{n} \sum_{k=1}^n x_{ik}$.

После вычисления расстояний (1), сводящего многомерные наборы признаков к одномерному, полученные значения расстояний могут быть визуализированы с помощью хорошо известного статистического приема – изображения эмпирической функции распределения. После рассматривания такого рисунка в ряде случаев становится очевидным ответ на вопрос – образуют ли некоторые виды более тесное единство, чем другие.

Отметим, что при рассмотрении задачи о роде *Elymus* мы используем понятие эталонной группы видов. В контексте данной работы под эталонной группой понимается группа видов, наиболее близких между собой по аминокислотному составу семян, причем включение этих видов в состав рода не оспаривается ни в системе А. Лева [28, 29], ни в системе Н.Н. Цвелева [27]. Эта группа обозначается нами как *Elymus* s.str.

Конечно, проблемы и трудности, с которыми мы сталкиваемся в проводимом исследовании, в той или иной степени встречаются и в разделах систематики, оперирующих количественными признаками (например, длиной листьев). Предлагаемые нами решения также в той или иной степени использовались в соответствующей литературе [30, 31]. Однако применение этих общих идей и каждой конкретной ситуации имеет свою специфику, обсуждению которой и посвящена работа.

Характеристика отличия эталонной группы рода от близких к ней групп.

А. Леве [28] понимает род *Elymus* более широко, чем другие специалисты, в частности род *Hystrix* Moench, признаваемый некоторыми агробиологами [32, 33], он включает в род *Elymus* в ранге секции.

На основании экспертной оценки различий в аминокислотном составе семян мы разделили род *Elymus* [28] (далее – *Elymus* s.l.) на две группы видов: 1) достаточно однородную по соотношению аминокислот группу видов (далее – *Elymus* s.str.); 2) группу видов, существенно отличающихся по этому показателю как от *Elymus* s.str., так и между собой. Представляется естественным использовать группу *Elymus* s.str. (как эталонную группу) для вычисления стандартных отклонений и построения метрики, а затем с помощью этой метрики измерить расстояния до всех таксонов, принадлежащих роду *Elymus* s.l., и сравнить эти расстояния с расстояниями между таксонами, составляющими *Elymus* s. str. (Заметим, что все эти расстояния измеряются от центра группы *Elymus* s.str.)

Применение стандартного отклонения для оценки изменчивости может иметь некоторые нюансы. В частности, применительно к данным табл. 2 имеется дополнительная таксономическая информация, поскольку отдельные биологические виды объединены в секции. Этим делением на секции можно пренеб-

Таблица 3

Различные оценки изменчивости по таксону *Elymus s.l.* (в %)

Изменчивость	лиз	гис	арг	асп	тре	сер	глу	про	гли	ала	вал	иле	лей	тир	фен
Внутрисекционная по группе <i>Elymus s.str.</i>	0,135	0,143	0,241	0,300	0,155	0,087	0,701	0,397	0,179	0,128	0,180	0,050	0,259	0,126	0,425
Внутрисекционная по таксону <i>Elymus s.l.</i>	0,147	0,133	0,226	0,177	0,122	0,070	0,519	0,322	0,187	0,134	0,223	0,078	0,315	0,107	0,292
Внутригрупповая по <i>Elymus s.str.</i>	0,210	0,242	0,226	0,355	0,161	0,138	0,737	0,575	0,212	0,222	0,300	0,136	0,380	0,206	0,535

регатъ или нет. Выше речь шла об определении изменчивости при первом предположении: деление на секции игнорируется. Такую изменчивость можно назвать “внутригрупповой” если группе *Elymus s.str.* не придается конкретного таксономического смысла. Если же этой группе придается, скажем, статус рода, то подходящим термином нам представляется “внутриродовая” изменчивость. Если же учитывать деление на секции, то нужно вычислить изменчивость сначала в пределах каждой секции (исключив секции, состоящие только из одного вида), а затем усреднить полученные значения. Такую среднюю по секциям изменчивость внутри одной группы будем называть “внутрисекционной”

Заметим, что применительно к поставленному вопросу о том, образуют ли виды, входящие в группу *Elymus s.str.*, более компактное единство, чем остальные виды из табл. 2, представляется правильным определять внутригрупповую изменчивость лишь по группе *Elymus s.str.* Однако внутрисекционную изменчивость можно определять как по группе *Elymus s.str.*, так и по всему роду *Elymus s.l.* Таким образом, даже при однозначно определенном арифметическом приеме возникает неоднозначность в определении изменчивости. Одним из основных результатов данной работы является эмпирический вывод о том, что таксономические аргументы, извлекаемые из описанной обработки аминокислотных данных, оказываются не зависящими от того, какая именно изменчивость (т.е. внутриродовая, внутрисекционная и т.д.) используется для определения расстояния в многомерном пространстве.

Из табл. 3 видно, что значения изменчивости в разных вариантах дают числа, которые могут отличаться друг от друга в 2 раза и более, но не на порядок. Как и следовало ожидать, внутриродовая изменчивость превосходит внутрисекционную. При построении табл. 3 мы учитывали, что виды секций *Elymus*, *Goulardia*, *Hyalolepis* частично попадают в группу *Elymus s.str.*, а частично находятся вне этой группы.

На основе полученных оценок изменчивости мы вычислили расстояния от центра группы *Elymus s.str.* до отдельных видов (табл. 4). При всех трех способах оценки изменчивости все виды, не входящие в *Elymus s.str.*, отстоят от этого центра дальше, чем виды, входящие в *Elymus s.str.* Мы рассмотрели возможность, при которой по-

Таблица 4

Расстояния видов *Elymus s.l.* от центра группы *Elymus s. str.*,
вычисленные с помощью разных оценок изменчивости

Вид <i>Elymus s. l.</i>	Вариант 1	Вариант 2	Вариант 3
<i>E. hystrix</i>	8,188	8,082	5,226
<i>E. confusus</i>	7,847	7,931	5,275
<i>E. glaucus</i>	9,759	9,766	7,177
<i>E. californicus</i>	9,847	9,852	7,229
<i>E. alaskanus</i>	11,638	13,669	8,722
<i>E. macrourus</i>	12,655	14,330	9,109
<i>E. ciliaris</i>	11,997	13,401	9,129
<i>E. gmelinii</i>	12,125	14,180	9,300
<i>E. batalinii</i>	14,104	14,190	9,976
<i>Elymus s.str</i>			
<i>E. alatavicus</i>	4,125	4,348	2,542
<i>E. nutans</i>	3,811	4,286	2,791
<i>E. canadensis</i>	4,124	5,146	3,019
<i>E. schrenkianus</i> ssp. <i>pamiricus</i>	4,528	4,946	3,219
<i>E. caninus</i>	4,263	5,492	3,520
<i>E. dahuricus</i> ssp. <i>excelsus</i>	5,617	5,519	3,588
<i>E. jacutensis</i>	4,396	6,009	3,716
<i>E. tschimganicus</i>	5,751	5,780	3,789
<i>E. glaucissimus</i>	5,984	6,311	3,938
<i>E. dahuricus</i> ssp. <i>dahuricus</i>	7,597	7,326	4,159
<i>E. sibiricus</i>	5,996	7,514	4,288
<i>E. trachycaulus</i>	6,047	6,610	4,364
<i>E. pendulinus</i>	7,652	7,125	4,755

Примечание. Расстояния вычислены с использованием различного типа изменчивости: вариант 1 – внутрисекционной изменчивости по группе *Elymus s.str.*; вариант 2 – внутрисекционной изменчивости по таксону *Elymus s.l.*; вариант 3 – внутригрупповой изменчивости по *Elymus s.str.*

добный анализ проводится для секций, а не видов (табл. 5), с учетом оговорок, сделанных при построении табл. 3. Результаты вычислений вновь показали, что при всех способах оценки изменчивости секции, входящие в *Elymus s.str.*, находятся ближе к центру группы, чем секции, не включенные в *Elymus s.str.*

Данные по аминокислотному составу семян говорят в пользу гетерогенности рода и выделения группы *Elymus s.str.* Таким образом, мы рекомендуем использовать для обоснования системы рода данные об аминокислотном составе наряду с другими признаками.

Использование сформулированной рекомендации полезно дополнить следующим приемом, позволяющим приблизить принятие систематического решения по таблицам типа табл. 4 к принятию таксономических решений по традиционным морфологическим данным. Этот прием, называемый в математической статистике построением эмпирической функции распределения, имеет цель облегчить формирование целостного образа изучаемого таксона.

Рассмотрим данные табл. 4 “вариант 3” (расстояния, вычисленные с помощью внутриродовой изменчивости по *Elymus s.str.*). Построим на плоскости (x, y)

Таблица 5

Расстояния секций *Elymus s.l.* от центра группы *Elymus s. str.*

Секция <i>Elymus s.l.</i>	Вариант 1	Вариант 2	Вариант 3
sect. <i>Elymus</i>	6,740	7,353	5,219
<i>E. confusus</i>			
<i>E. glaucus</i>			
sect. <i>Hystrix</i>	8,418	8,254	5,689
sect. <i>Goulardia</i>	11,918	13,822	8,806
<i>E. alaskanus</i>			
<i>E. macrourus</i>			
sect. <i>Goulardia</i>	11,819	13,665	9,143
<i>E. ciliaris</i>			
<i>E. gmelinii</i>			
sect. <i>Hyalolepis (E. batalinii)</i>	14,104	14,190	9,976
<i>Elymus. s.str.</i>			
sect. <i>Goulardia</i>	2,273	2,249	1,276
<i>E. jacutensis</i>			
<i>E. caninus</i>			
<i>E. trachycaulus</i>			
<i>E. pendulinus</i>			
sect. <i>Hyalolepis (E. alatavicus)</i>	4,311	4,348	2,542
sect. <i>Elymus</i>	3,632	4,146	2,611
<i>E. sibiricus</i>			
<i>E. schrenkianus ssp. pamiricus</i>			
<i>E. nutans</i>			
sect. <i>Macrolepis</i>	4,798	5,146	3,019
sect. <i>Turczaninovia</i>	6,034	5,532	3,164
sect. <i>Anthosachne</i>	5,534	5,524	3,496

Примечание Описание вариантов приведено в табл. 4.

следующий график. На оси x пометим точки, соответствующие расстояниям в таблице. Значение ординаты y в самой левой из рассматриваемых точек полагается равным $1/2n$, где n – число строк таблицы. В каждой последующей точке значение ординаты возрастает на $1/n$. Полученные точки соединяются отрезками прямых. (Строго говоря, мы строим середины скачков эмпирической функции распределения.) Полученный график представлен на рис. 1. Для наглядности мы провели вертикальную прямую, слева от которой находятся виды, входящие в группу *Elymus s.str.* (13 точек), а справа – виды, не входящие в группу *Elymus s.str.* (9 точек). В пределах левой части графика эмпирическая функция распределения достаточно близка к линейной функции, и этот участок графика на глаз не разбивается на отдельные участки. В области, лежащей справа от вертикальной прямой, поведение эмпирической функции распределения существенно меняется: 7 правых крайних точек отделены от левой части графика значительным разрывом. При этом 5 самых правых точек еще более заметно отличаются от точек *Elymus s.str.* Напротив, 2 точки (из 9) сравнительно мало отдалены от точек рода *Elymus s.str.* Принятие таксономического решения должно опи-

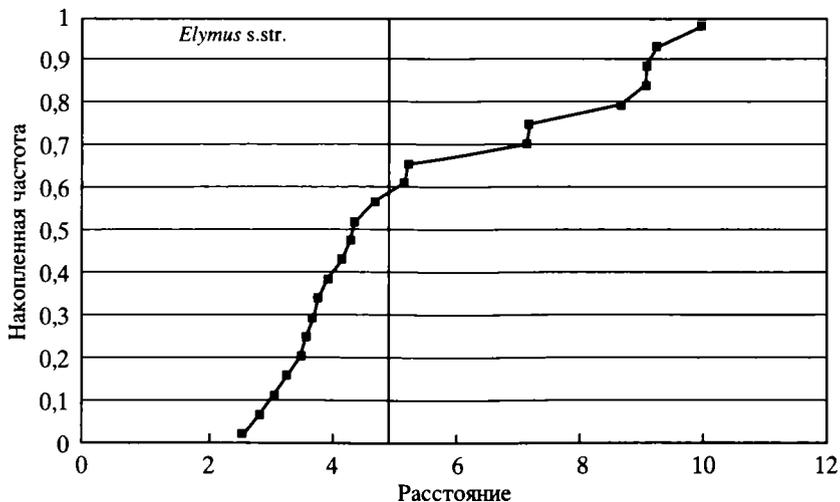


Рис. 1. Эмпирическая функция распределения расстояний для рода *Elymus s.str.*
 Левая часть графика (отделена вертикальной линией) напоминает прямую. Соответствующие виды образуют тесное единство. В правой части график состоит из отдельных пиков, что указывает на меньшую степень таксономического единства

раться на интерпретацию одного из отмеченных различий группы видов *Elymus s.str.* от более или менее близких к ней групп как хиатуса. Еще раз подчеркнем, что в настоящее время математика не располагает формализованными средствами, которые позволили бы решить эту задачу интерпретации лучше, чем это делает человек, оперирующий целостными образами.

Сформулируем наши выводы по таксону *Elymus s.l.* Оказалось, что группа, состоящая из 13 видов, представляет собой тесное единство, обозначаемое нами как *Elymus s.str.* и включающее часть видов секции *Elymus* (Griseb.) Nevski (*E. sibiricus* L., *E. schrenkianus* (Fisch. et Mey.) Tzvel., *E. nutans* Griseb.), секцию *Turczaninovia* (Nevski) Tzvel., секцию *Macrolepis* (Nevski) Jaaska, часть видов секции *Goulardia* Husn. (*E. jacutensis* (Drobov) Tzvel., *E. caninus* (L.) L., *E. trachycaulus* (Link) Gould et Shinnars, *E. pendulinus* (Nevski) Tzvel.) и вид *E. alatavicus* (Dropov) A. Love (сек. *Hyalolepis* Nevski). Ряд видов секции *Elymus* (*E. confusus* (Roshev.) Tzvel., *E. glaucus* Buckl.), секции *Goulardia* (Husn.) Tzvel. (*E. alascanus* (Scribn. et Merr.) A. Love, *E. macrourus* (Turcz.) Tzvel., *E. ciliaris* (Trin.) Tzvel., *E. gmelinii* (Ledeb.) Tzvel.), виды секций *Hystrix* Moench. и *Hyalolepis* (*E. batalinii* (Krasn.) A. Love) в разной степени отличаются от обнаруженного тесного единства видов группы *Elymus s. str.* Особенно существенно отличается от эталонной группы видов *Elymus s. str.* вид *E. batalinii*, а также некоторые виды секции *Goulardia* (*E. alascanus*, *E. macrourus*, *E. ciliaris* (Trin.) Tzvel., *E. gmelinii*). Виды секции *Hystrix* и часть видов секции *Elymus* (*E. confusus*, *E. glaucus*) имеют менее заметные отличия от эталонной группы.

Отнесение вида с неясным таксономическим положением к одному из двух близких родов. В системе Triticeae [26] род *Hordeum* L. содержит около 40 видов и делится на подроды и секции. В системе Лёве [28] *Hordeum* L. включает только один вид *Hordeum vulgare* L. с 8 подвидами, а остальные виды Лёве относит к роду *Critesion* Rafin., разделив его на 5 секций: *Anisolepis* (Nevski) A. Löve, *Bulbohordeum* (Nevski) A. Löve, *Critesion*, *Stenostachys* (Nevski) A. Löve, *Trichostachys* (Dumortier) A. Löve. В наших исследованиях представлены виды всех секций рода *Critesion* и род *Hordeum*.

Таблица 6

Изменчивость по таксонам *Critesion* и *Hordeum* (в %)

Изменчивость	лиз	гис	арг	асп	тре	сер	глу	про	гли	ала	вал	иле	лей	тир	фен
Внутрисекционная по <i>Critesion</i> s.l. (без sect. <i>Bulbohordeum</i>)	0,146	0,223	0,205	0,290	0,106	0,239	0,692	0,541	0,177	0,213	0,178	0,075	0,120	0,043	0,242
Внутривидовая по <i>Hordeum</i> s.str.	0,164	0,173	0,158	0,235	0,406	0,268	0,513	0,476	0,164	0,295	0,164	0,148	0,200	0,141	0,192

Для рода *Hordeum* s.str. мы располагаем данными по 5 подвидам, входящим в единственный вид *H. vulgare*, составляющий этот род. Поэтому мы вынуждены основывать оценку изменчивости на данных по подвидам (и называем такую изменчивость “внутривидовой”). Что касается рода *Critesion*, то в него входят 4 секции (исключая секцию *Bulbohordeum*), каждая из которых состоит из нескольких видов. Поэтому мы можем, в принципе, воспользоваться как внутривидовой, так и внутрисекционной изменчивостями. Мы останавливаемся на внутрисекционной изменчивости, полагая, что более корректно сравнивать данные по самым крупным таксономическим единицам, которые в достаточном количестве входят в оба сопоставляемых рода. В первом случае это подвиды, а во втором – секции. К сожалению, имеющиеся данные не позволяют провести оценку изменчивости в обоих родах по таксонам одного ранга. Значения изменчивости приведены в табл. 6.

С помощью полученных оценок изменчивости мы вычисляем расстояния от центров рода *Critesion* s.str. (род *Critesion* s.l., исключая секцию *Bulbohordeum*) и рода *Hordeum* s.str. до всех видов (и подвидов), составляющих эти роды, и до секции *Bulbohordeum*. Из табл. 7 видно, что род *Critesion* s.str. представляет собой компактное образование, все члены которого находятся гораздо ближе к его центру, чем представители рода *Hordeum* s.str. и секции *Bulbohordeum*. В то же время секция *Bulbohordeum* удалена от центра рода *Critesion* s.str. даже больше, чем некоторые представители рода *Hordeum* s.str. (например, *H. vulgare* ssp. *vulgare* и *H. vulgare* ssp. *hexastichon*).

При измерении расстояния от центра рода *Hordeum* s.str. (с помощью соответствующей ему внутривидовой метрики) род *Hordeum* s.str. также выступает как некое целое, которое хорошо отделяется от других таксономических единиц, представленных в табл. 7. Расстояние секции *Bulbohordeum* от центра рода *Hordeum* s.str. заметно меньше, чем до любого вида *Critesion* s.str., но и заметно больше, чем до подвигов *Hordeum* s.str.

Итак, данные аминокислотного анализа говорят о том, что секция *Bulbohordeum* ближе к роду *Hordeum* s.str., чем к роду *Critesion* s.str. Представление о сравнительной степени близости к этим родам дают значения расстояний, приведенных в табл. 7 (6,79 и 10,12 соответственно). В случае включения секции *Bulbohordeum* (вид *Critesion bul-*

Таблица 7

Расстояние видов родов *Critesion* и *Hordeum*
от центров родов *Critesion* s.str. и *Hordeum* s.str.

Таксон	Центр рода	
	<i>Critesion</i> s.str.	<i>Hordeum</i> s.str.
<i>Critesion</i> s.l.		
sect. <i>Critesion</i>		
<i>C. jubatum</i>	4,75	8,35
<i>C. procerum</i>	4,99	12,09
sect. <i>Stenostachys</i>		
<i>C. brevisubulatum</i>	4,77	8,69
<i>C. bogdanii</i>	5,17	9,71
<i>C. parodii</i>	6,01	10,77
sect. <i>Anisolepis</i>		
<i>C. stenostachys</i>	5,03	10,94
<i>C. chilense</i>	6,29	11,79
sect. <i>Trichostachys</i>		
<i>C. murinum</i>	6,84	9,73
<i>C. marinum</i>	6,76	10,13
<i>C. glaucum</i>	4,35	8,29
sect. <i>Bulbohordeum</i>		
<i>C. bulbosum</i>	10,12	6,79
<i>Hordeum</i> s.str.		
<i>H. vulgare</i>		
ssp. <i>vulgare</i>	13,42	5,28
ssp. <i>hexastichon</i>	9,92	2,46
ssp. <i>deficiens</i>	9,84	1,85
ssp. <i>distichon</i>	10,73	3,20
ssp. <i>spontaneum</i>	14,38	3,53

bosum) в род *Hordeum* s.str. она занимает в этом роде обособленное положение, поскольку удалена от его центра заметно дальше, чем подвид *Hordeum vulgare* ssp. *vulgare* (6,79 против 5,28).

Таким образом, наши данные поддерживают представление Лёве [28] о целесообразности разделения традиционно принятого рода *Hordeum* [26] на род *Critesion* s.str. и род *Hordeum* s.str.; однако секцию *Bulbohordeum* предпочтительно включить в род *Hordeum*. Эту точку зрения поддерживает как экспертная оценка, так и проведенный нами количественный анализ. Вместе с тем при включении секции *Bulbohordeum* в род *Hordeum* s.str. необходимо иметь в виду, что эта секция занимает в роде достаточно изолированное положение.

Разделение нескольких близких родов. Род *Triticum* L. традиционно делится на секции [27]. В системе Лёве [28] он представлен тремя родами *Crithodium* Link, *Gigachilon* Seidl и *Triticum* s.str. Общепринято, что первичным среди пше-

Таблица 8
 Расстояния таксонов рода *Triticum* L.
 (по [27]) от различных центров

Таксон	Центр рода		
	<i>Crithodium</i>	<i>Gigachilon</i>	<i>Triticum</i> s.str.
<i>Crithodium</i>			
<i>C. monococcum</i>			
ssp. <i>monococcum</i>	3,986	5,551	6,146
ssp. <i>aegilopoides</i>	3,264	6,610	8,784
<i>C. urartu</i>	3,889	6,692	6,544
<i>Gigachilon</i>			
<i>G. polonicum</i>			
ssp. <i>carthlicum</i>	6,193	2,257	5,794
ssp. <i>turgidum</i>	4,856	2,257	5,935
<i>Triticum</i>			
<i>T. aestivum</i>			
ssp. <i>aestivum</i>	6,802	7,316	4,758
ssp. <i>spelta</i>	9,098	6,340	5,015
ssp. <i>sphaerococcum</i>	8,035	7,066	3,555
<i>T. tetraurartu</i>	7,088	7,914	5,350

ниц являются диплоидные виды, отнесенные Лёве к роду *Crithodium*; род *Gigachilon* с тетраплоидными видами занимает промежуточное положение. Представляет интерес выяснение вопроса, в какой мере данные аминокислотного анализа подтверждают различия между этими родами. По первому из них мы располагаем данными аминокислотного анализа двух видов, один из которых состоит из двух подвидов; по второму роду – данными по одному виду, состоящему из двух подвидов, по третьему – данными по двум видам, один из которых состоит из трех подвидов [24, 25]. Эти данные слишком разнородны и немногочисленны для оценки изменчивости. Поэтому мы формально интерпретируем все имеющиеся данные как данные о таксонах одного ранга и вычисляем соответствующую внутригрупповую изменчивость (т.е. все имеющиеся анализы объединяем в одну группу).

Сначала мы вычисляем с помощью найденных значений изменчивости расстояния от центра рода *Crithodium* до всех изучаемых таксонов (табл. 8, 1-я колонка). Видно, что виды рода *Crithodium* находятся ближе к этому центру, чем составляющие родов *Triticum* s.str. и *Gigachilon*.

Для того чтобы убедиться, что эти роды тоже отделяются друг от друга, мы проводим аналогичные вычисления расстояний от центров родов *Gigachilon* (табл. 8, 2-я колонка) и *Triticum* s.str. (табл. 8, 3-я колонка). Эти данные показывают, что виды родов *Triticum* s.str. и *Gigachilon* ближе к центрам своих групп, чем иные рассматриваемые таксоны.

Итак, предложенный нами метод анализа данных (с помощью вычисления изменчивости и соответствующих расстояний) поддерживает представление о некоторой обособленности родов *Crithodium*, *Gigachilon* и *Triticum* s.str.. выделенных Лёве из традиционно принимаемого рода *Triticum*.

Таблица 9

Расстояние различных таксонов от центра рода *Aegilops s.str*

Таксон	Расстояние	Таксон	Расстояние
<i>Kiharapyrum umbellulatum</i>	2,803	<i>Chenaropyrum uniaristatum</i>	4,619
<i>Aegilops geniculata</i>	2,862	<i>Cylindropyrum cylindricum</i>	4,686
<i>Aegilops lorentii</i>	2,862	<i>Amblyopyrum muticum</i>	4,789
<i>Aegilopodes triuncialis</i>	3,201	<i>Patropyrum tauschii</i>	4,972
<i>Gastropyrum crassum</i>	3,867	<i>Aegilonearum juvenale</i>	5,027
<i>Comopyrum comosum</i>	3,943	<i>Gastropyrum vavilovii</i>	5,506
<i>Aegilemma kotschyi</i>	3,943	<i>Sitopsis longissima</i>	5,580
<i>Gastropyrum ventricosum</i>	3,997	<i>Orrhopygium caudatum</i>	5,862
<i>Aegilemma peregrina</i>	4,549		

Непрерывный переход в роде *Aegilops* по данным аминокислотного анализа.

Род *Aegilops* L. (по Цвелеву [26]) в системе Лёве [28] разделен на 12 родов. Мы располагаем аминокислотными данными по 17 видам, входящим в состав 13 родов, включая и род *Amblyopyrum* (Jaub. et Spach) Eig. Данные по аминокислотному составу семян показывают определенные тренды, но между родами, выделяемыми Лёве, выстроенными по отношению к какому-либо роду, например к роду *Aegilops* (у нас – *Aegilops s.str.*), достаточно надежных различий не обнаруживается. Однако если взять только крайние члены такого ряда (слева и справа), то между ними обнаруживаются значительные различия, например между *Aegilops s.str.* и *Sitopsis*, между *Aegilops s.str.* и *Orrhopygium*.

Мы оценили изменчивость по всем этим таксонам без учета их ранга (т.е. внутригрупповую) и вычислили расстояния от центра рода *Aegilops s.str.* до каждого из таксонов (табл. 9). На рис. 2 представлен график эмпирической функции распределения этих расстояний, на котором вырисовываются различные группы видов. В то же время график эмпирической функции распределения на рис. 2 заметно отличается от аналогичного графика на рис. 1. График на рис. 1 начинается достаточно длинным почти линейным участком, который представляет виды, входящие в *Elymus s.str.*, а далее график состоит из серии более-менее выраженных “полочек”, представляющих виды, входящие в *Elymus s.l.*, но не входящие в *Elymus s.str.*, так что дискуссионной оказывается граница *Elymus s.str.*, но не сам факт обособления этой группы. Напротив, на рис. 2 мы не видим ярко выраженного линейного участка в начале графика, так что весь график похож на правую часть графика на рис. 1. Поэтому мы и делаем вывод о наличии непрерывного перехода (от таксона к таксону) в роде *Aegilops*.

Отметим, что три вида, входящие в род *Gastropyrum* (Jaub. et Spach) A. Love (данные по ним отмечены на рис. 2 крестиком), находятся в разных удаленных друг от друга группах. Имеющиеся у нас данные не позволяют связать этот факт с какими-либо недостатками в выделении рода *Gastropyrum*, поэтому мы интерпретируем полученный результат как указание на то, что различия в аминокислотном составе семян в роде *Aegilops* [26] не имеют достаточно выраженного характера, чтобы зафиксировать по ним внутреннюю структуру этого рода.

Наша работа направлена на решение конкретных вопросов систематики трибы Triticeae Dum. на основе данных аминокислотного анализа, но представляет определенный общий интерес из-за “сетчатого” характера эволюции в трибе.

Мы продемонстрировали, что данные по аминокислотному составу позволяют уточнить систематическое положение некоторых групп трибы Triticeae Dum. Что-

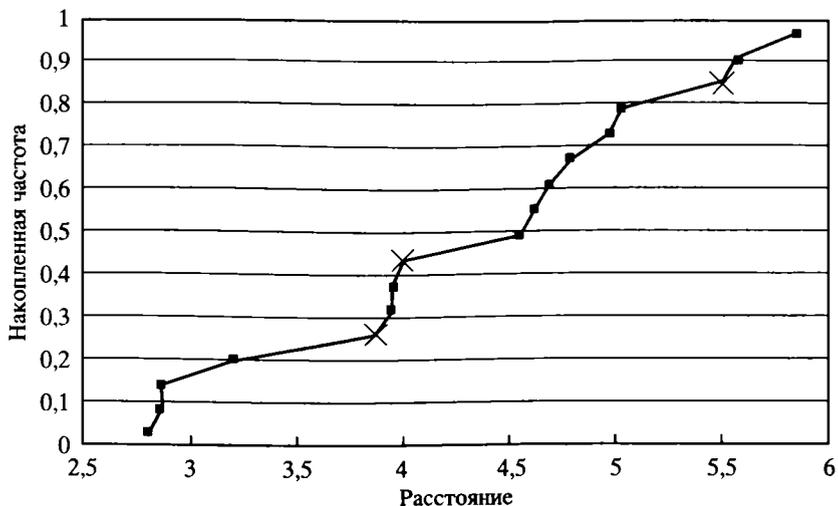


Рис. 2. Эмпирическая функция распределения расстояний от среднего *Aegilops* (по [Н.Н. Цвелев, 1991])

График не подтверждает разделение данного рода на 12 отдельных родов

бы соответствующие выводы опирались не только на экспертное заключение, нам потребовалось ввести количественную меру различий между данными аминокислотного анализа для двух или нескольких групп, систематическое положение которых является дискуссионным. Эта оценка проводится на основе сравнения с близкими группами, систематическое положение которых принимается известным.

Оказывается, что выводы систематического характера устойчивы к выбору способа оценки среднеквадратических отклонений (т.е. изменчивости). Это, конечно, повышает уверенность в обоснованности наших выводов.

Предложенная оценка расстояния между таксонами по данным аминокислотного анализа позволяет в ряде случаев сделать определенные таксономические выводы. Такими являются, по нашему мнению, выводы о гетерогенности рода *Elymus* s.l. Математическая обработка данных по родам *Critesion* и *Hordeum* s.str. дает основание утверждать о большей близости секции *Bulbohordeum* (род *Critesion*) к роду *Hordeum* s.str., чем к роду *Critesion*. Можно сделать вывод о некоторой обособленности родов *Crithodium*, *Gigachilon* и *Triticum* s.str. выделяемых из традиционного рода *Triticum*. В некоторых случаях указанная оценка расстояния может быть недостаточной для таксономических выводов, в частности на основании данных аминокислотного анализа мы замечаем некоторую внутреннюю структуру в роде *Aegilops*, однако одновременно констатируем, что описание этой структуры не достигнуто в рамках данной работы.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 04-04-49275).

ЛИТЕРАТУРА

1. Cronquist A. An integrated system of classification of flowering plants. N.Y.: Columbia Univ. press, 1981, 1262 p.
2. Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. 439 с.
3. Мальишев Л.И. Систематика растений в прошлом и перспективы ее развития // Актуальные вопросы ботаники в СССР: Тез. докл. VIII Делегат. съезда ВБО. Алма-Ата: Наука КазССР, 1988. С. 6.

4. Семихов В.Ф. Хемосистематика и ее положение в систематике растений // Журн. общ. биологии. 1991. Т. 52, № 5. С. 27–37.
5. Семихов В.Ф. Обоснование необходимости перехода к интегративной систематике растений // Материалы X Моск. совещ. по филогении растений М.: МОИП, 1999. С. 151–154.
6. Антонов А.С. Существуют ли молекулярные предпосылки ревизии филогении и системы высших растений // Журн. общ. биологии. 1999. Т. 60, № 3. С. 245–276.
7. Серавин Л.Н. О параллелизмах на субклеточном уровне живых систем // Вестн. ЛГУ. Биология. 1987. Вып. 1. С. 3–10.
8. Stebbins G.L. Cytogenetics and evolution of the grass family // Amer. J. Bot. 1956. Vol. 43, N 10. P. 890–905.
9. Цвелев Н.Н. О геиомном критерии родов у высших растений // Ботан. журн. 1991. Т. 76, № 5. С. 669–676.
10. Тимошин А.К. Возможна ли номотетическая систематика? // Журн. общ. биологии. 1998. Т. 59, № 4. С. 341–362.
11. Mason-Gamer R.J., Kellogg E.A. Conflict among gene trees and reticulate evolution in the wheat tribe *Triticeae* (*Poaceae*) // *Monocot II: Abstr. of Second intern. conf. on the comparative biology of Monocotyledons*. Sydney: Univ. New South Walle, 1998. P. 37–38.
12. Горюнова С.В. Молекулярно-генетический анализ полиморфизма рода *Aegilops* L.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2005. 24 с.
13. Taira H. Amino acid patterns of seed proteins as a standart in the plant taxonomy // *Bot. Mag.* 1962. Vol. 75, N 884. P. 80–81.
14. Taira H. Amino acid pattern of grass seeds and systematics // *Proc. Jap. Soc. Plant Taxonomists*. 1968. Vol. 2. P. 14–17.
15. Watson L. Creaser nonrandom variation of protein amino acid profiles in grass seeds and dicot leaves // *Phytochemistry*. 1968. Vol. 14, N 5/6. P. 1211–1217.
16. Семихов В.Ф., Калистратова О.А., Строев В.С. Вариабельность аминокислотного состава семян двух видов пырея // Бюл. Гл. ботан. сада. 1980. Вып. 116. С. 51–55.
17. Семихов В.Ф., Новожилова О.А., Арефьева Л.П. Вариабельность аминокислотного состава семян и проламиновой фракции белка в связи с использованием этих признаков в систематике растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1982. Т. 87, вып. 1. С. 68–78.
18. Семихов В.Ф., Новожилова О.А. Таксономическая ценность аминокислотного состава семян // Ботан. журн. 1982. Т. 67, № 9. С. 1207–1215.
19. Семихов В.Ф. Белковый комплекс семян злаков (*Poaceae*) в связи с эволюцией и систематикой: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1991. 53 с.
20. Семихов В.Ф. Оценка систематического положения и эволюционной подвижности осоковых и ситниковых на основе биохимических показателей // Журн. общ. биологии. 1982. Т. 43, № 5. С. 622–632.
21. Семихов В.Ф., Новожилова О.А., Арефьева Л.П. Основные направления изменений в аминокислотном составе семян однодольных в процессе эволюции // Изв. РАН. Сер. биол. 1998. № 5. С. 566–579.
22. Созонова Л.И., Семихов В.Ф., Елисеев И.П. Аминокислотный состав семян представителей сем. Лоховых // Бюл. Гл. ботан. сада. 1985. Вып. 135. С. 44–47.
23. Семихов В.Ф., Арефьева Л.П., Новожилова О.А. и др. Систематическое положение порядков *Podocarpaceae*, *Cephalotaxales* и *Taxales* по данным сравнительной анатомии и биохимии семян // Изв. РАН. Сер. биол. 2001. № 5. С. 544–556.
24. Семихов В.Ф., Тимощенко А.С., Новожилова О.А., Арефьева Л.П. Вариабельность аминокислотного состава семян представителей трибы *Triticeae* (*Poaceae*) // Бюл. Гл. ботан. сада. 1998. Вып. 176. С. 132–140.
25. Семихов В.Ф., Тимощенко А.С., Новожилова О.А. и др. Аминокислотный состав семян представителей трибы *Triticeae* (*Poaceae*) // Там же. 2000. Вып. 180. С. 68–73.
26. Цвелев Н.Н. Система злаков (*Poaceae*) и их эволюция. Л.: Наука, 1987. 75 с.
27. Цвелев Н.Н. Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. 788 с.
28. Löve A. Conspectus of the *Triticeae* // *Feddes Zentralbl.* 1984. Bd. 95, N. 7/8. S. 425–521.
29. Löve A. Some taxonomical adjustments in eurasiatic wheatgrasses // *Veröff. Geobot. Inst. Eth. Stiftung Rübel. Zürich*. 1986. N 87. S. 43–52.
30. Плохинский Н.А. Биометрический анализ в биологии. М.: Изд-во МГУ, 1982. 157 с.
31. Шмидт В.М. Биометрический метод в ботанической систематике // Ботан. журн. 1964. Т. 49, № 1. С. 315–324.

32. Macfarlane T.D., Watson L. The classification of *Poaceae* subfamily *Pooideae* // Taxon. 1982. Vol. 31, N 2. P. 178–203.
33. Watson L., Clifford H.T., Dallwitz M.J. The classification of *Poaceae*: subfamilies and supertribes // Austral. J. Bot. 1985. Vol. 33. P. 433–484.

Механико-математический факультет
Московского государственного университета
им. М.В. Ломоносова, Москва

Биологический факультет Московского государственного
университета им. М.В. Ломоносова, Москва

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

Поступила в редакцию 25.03. 2006 г.

SUMMARY

Sokolov D.D., Tutubalin V.N., Barabasheva Yu.M., Arefieva L.P. Novozhilova O.A., Semikhov V.F. Quantitative estimation of differences between taxa within, the tribe Triticeae Dum. (Poaceae) on evidence for the seed amino acid composition

Seed amino acid composition of each species under study was showed graphically as a point within the fifteen-dimensional space that corresponded to a number of amino acids under consideration. The distance between points was used for taxonomical specification. The method was developed on the basis of the genus *Elymus* L. as a model. According to the preliminary estimation of seed amino acid composition in 22 species and subspecies, the genus *Elymus* was divided into two groups: 1) rather uniform group of taxa (*Elymus* s.str.); 2) the group of species, essentially differed both among themselves and from *Elymus* s.str. Distances from the center of the first group to the points of all the taxa in the genus *Elymus* s.l. were measured. The distances within the genus *Elymus* s.l. were compared with the distances within the genus *Elymus* s.str. The results showed heterogeneity of the genus *Elymus* s.l. The uniform group, including 13 taxa, was considered to be *Elymus* s.str. The others 9 taxa differed from *Elymus* s.str. to a various extent. The differences between the genus *Hordeum* L. s.str. and the genus *Critesion* Rafin. s.l. were evaluated by analogy with *Elymus*, as well as a taxonomical status of the section *Bulbohordeum*. The genus *Hordeum* in the traditional sense was divided into two genera: the genus *Critesion* and the genus *Hordeum*. The section *Bulbohordeum* was included into the genus *Hordeum*. The study on variability of 17 traits in the genus *Aegilops* L. showed the gradual transition within the genus and refuted *Aegilops* division into 12 genera.

УДК 547.95:582.47.477

СОСТАВ БЕЛКОВЫХ ФРАКЦИЙ СЕМЯН ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА *CUPRESSACEAE*

С.М. Соколова

По числу родов семейство кипарисовых одно из самых крупных семейств хвойных, широко распространенных как в северном, так и южном полушарии [1]. Виды, приуроченные к одному полушарию, как правило, в другом не встречаются [1,2]. По видовому составу (около 130 видов) оно занимает третье место [3]. В 1810 г. Рихард Л.М. [4] объединил кипарисовые с таксодиевыми в составе трибы *Cupressinae*. В настоящее время эта точка зрения разделяется многими систематиками. Данные карпологии показывают, что кипарисовые и таксодиевые имеют одинаковое число хромосом ($x = 11$), что свидетельствует об их родстве. Обнару-

жено сходство и в структуре кариотипа [5]. По мнению Е.С. Чавчавадзе [6], кипарисовые в биохимическом отношении более специализированы, так как активно синтезируют ароматические соединения, обуславливающие защиту древесины от разрушителей. Л.И. Лотова [7] указывает на сходство этих семейств по анатомическому строению древесины. У представителей обоих семейств наблюдается большое сходство в анатомическом строении молодых побегов и стволовой коры, в листовых подушках имеется гипотерма из толстостенных одревесневевших клеток и т.д. Кипарисовые в отличие от таксодиевых формируют смолоносные ходы. На близость компонентов эфирных масел сосновых, кипарисовых и таксодиевых обращали внимание Р.И. Дерюжкин [8], Ю.А. Акимов [9]. Таксодиевые произошли, вероятно, от наиболее древних и примитивных *Pinaceae*. Ли Х. [10] и А.Л. Тахтаджян [1] писали, что семейство *Cupressaceae* Rich. ex Bartl. очень близко к *Taxodiaceae* Neger. и произошло, несомненно, от него. Геологическая история семейства кипарисовых начинается с поздней юры [3]. Семейство подразделяется на два подсемейства: *Callitroideae* (каллистровые), в которое входят в основном роды, произрастающие в Южном полушарии, и подсемейство *Cupressoideae* (кипарисовые), объединяющие роды из Северного и Южного полушарий. В каждом подсемействе по три трибы. В первом – трибы *Cupresseae* Bartl., *Thujopsidae* Sieb. et Zucc. и *Junipereae* L. Подсемейство *Callitroideae* содержит трибы *Callitreae* Vent, *Libocedreae* Engl. и *Tetraclineae* Engl. Иногда трибы туевые и можжевельниковые выделяют в отдельные подсемейства и даже семейства.

Систематика кипарисовых весьма затруднена из-за большой полиморфности входящих в него таксонов и нуждается в ревизии.

В настоящее время в России интродуцировано 14–15 родов кипарисовых [5]. Виды кипариса распространены в западной части Северной Америки, Средиземноморье, Северной Африке, Гималаях и Восточной Азии.

Род кипарис насчитывает 20 видов. Исследования последних лет [4] показали наличие в роде кипарис 38 видов, четко различающихся по признакам репродуктивных органов.

Род *Chamaecyparis* Spach. – кипарисовик – насчитывает 7 видов, распространенных в Восточной Азии и Северной Америке. Растения широко используются как декоративные (*Ch. pissifera* и др.), а также в лесном хозяйстве благодаря высокому качеству древесины.

Нами сделана попытка хемотаксономически охарактеризовать представителей видов кипарисовых. Были исследованы виды подсемейств *Cupressoideae* – роды трибы *Cupresseae*: род *Cupressus* Tourn ex L. – кипарис, род *Chamaecyparis* Spach. – кипарисовик; виды трибы *Callitreae* – род *Callitris* Vent – каллистрис и виды трибы *Thujopsidae* – род *Thuja* L. – туя.

Семена для анализов были получены из ботанического сада (Сочи) и по деклтусам. Выражаем глубокую благодарность коллегам, представившим материал для работы. Для анализов семена размалывали, обрабатывали эфиром и ацетоном. Фракционирование белков проводили последовательной экстракцией 10%-й поваренной солью (для выделения солерастворимых белков), 70%-м этиловым спиртом (для извлечения спирторастворимых белков), 0,2- и 2%-ной щелочью (для извлечения глютелинов). Остаток сжигали для определения неэкстрагируемого азота остатка, а затем отгоняли аммиак на приборе Кьельтек “1030” Процесс сжигания требует значительно большего времени, чем при работе с семенами покрытосеменных растений.

В белковом комплексе семян видов кипариса преобладают щелочерастворимые глютелины (25,84–35,00% от белкового азота) и неэкстрагируемый азот

остатка (34,3–51,0%). В глютелиновой фракции во много раз больше глютелинов, извлекаемых крепкой 2%-й щелочью (так, у *C. torulose* в 8 раз, у *C. goromiana* в 10 раз и т.д.). У изученных видов кипариса в семенах содержится в несколько раз больше глобулинов по сравнению с альбуминами (11,50–29,41% и 5,10–8,0% соответственно) (таблица). Содержание спирторастворимых белков низкое, варьирует в пределах 1,42–2,50%. В связи с этим и отношение спирторастворимых белков к глютелинам низкое (0,04–0,06). Содержание трудноизвлекаемых белков (сумма глютелинов, трудноизвлекаемых 2%-й щелочью, и неэкстрагируемого азота остатка) высокое (максимальное у *C. macnabiana* – 75,42%, минимальное у *C. glabra* – 60,73%).

В белковом комплексе семян кипарисовика содержится примерно одинаковое количество суммы глютелинов и неэкстрагируемого азота остатка (34,90–37,60% и 32,97–35,10% соответственно). Как и у видов кипариса, преобладают глютелины (см. таблицу), извлекаемые крепкой щелочью и глобулины. Содержание трудноизвлекаемых щелочью глютелинов в 3 раза выше, чем выделяемых (0,2%). В солерастворимой фракции содержание глобулинов в 1,5 раза выше альбуминов (15,10–19,50% и 9,0–9,15% соответственно). Содержание спирторастворимых белков выше, чем у видов кипариса. Трудноизвлекаемых белков меньше, чем у видов кипариса, но достаточно высокое (59,40–72,60%), что связано с меньшим содержанием трудноизвлекаемых 2%-й щелочью и неэкстрагируемым азотом остатка. Коэффициенты эволюционной продвинутости выше, чем у видов кипариса (0,41–0,51).

Нами исследовались белковые комплексы семян видов трибы *Callitreae* Vent., распространенных в Австралии, Тасмании, Новой Каледонии.

В семенах видов каллитриса содержится несколько больше глютелинов и неэкстрагируемого азота остатка (37,71–39,5%), чем у видов кипарисовика (см. таблицу). Глобулинов в 2 раза больше, чем альбуминов. В щелочерастворимой фракции, как и у всех кипарисовых, преобладают трудноизвлекаемые глютелины. Содержание спирторастворимых белков выше, чем у других видов кипарисовых (4,0–5,50%). Коэффициенты эволюционной подвинутости 0,32–0,38. Содержание трудноизвлекаемых белков высокое – 60,18–74,0%. Максимальное содержание отмечено у видов *C. calcarata* и *C. cupressiformis*.

Из трибы *Thujiopsidaae* исследовали семена видов рода *Thuja*. Бобров А.В. [4] указывает, что род *Thuja* s. str., вероятно, единственный даже среди олиготипных родов хвойных, в отношении числа видов которого у систематиков нет разногласий. Полученные результаты показывают, что для этого рода сохраняются те же закономерности, характерные для всех изученных видов кипарисовых (преобладание глютелинов 35,60–36,50% и неэкстрагируемого азота остатка 31,53–35,25%). Содержание глобулинов (24,20–27,70%) по сравнению с альбуминами (12,8–17,10%) высокое.

Сравнительно-биохимический анализ семян, их белковых комплексов показал разнообразие их по видам и родам. Голдовский Д.М. [11] отмечал, что увеличение количественного разнообразия веществ у организмов является общей закономерностью биохимической эволюции. Так, например, у видов рода *Cupressus* вид *C. sempervirens* L. содержал в 5 раз больше глобулинов, наименьшее количество альбуминов по сравнению с другими кипарисовыми.

В белковом комплексе семян видов *Cupressus macnabiana* Muir. и *Cupressus lusitanica* Mill. практически отсутствовали спирторастворимые белки.

Виды *Thuja ossidentees* L. содержали в семенах наибольшее количество альбуминов. Особенно большое разнообразие наблюдается по содержанию

Белковые комплексы семян родов *Cupressus* и *Chamaecyparis* (в % от белкового состава)

Триба, род, вид	Альбумины	Глобулины	Глютелины		Спирто-растворимые	A _c	Спирто-растворимые глютелины	Трудно-извлекаемые белки
			0,2%	2,0%				
Триба Cupressaceae								
Род Cupressus								
<i>C. torulosa</i> D. Don.	8,00	18,00	4,00	35,00	2,50	0,39	0,06	69,30
<i>C. goroniana</i> Gord.	7,70	11,70	2,70	29,90	1,70	0,30	0,05	68,20
<i>C. macnabiana</i> Murr.	7,42	14,70	1,42	24,42	1,42	0,30	0,05	75,42
<i>C. lusitanica</i> Mill.	6,50	11,50	7,10	24,40	1,50	0,24	0,04	73,40
<i>C. sempervirens</i> L.	5,10	29,41	10,20	25,53	2,04	0,38	0,06	62,25
<i>C. glabra</i> Sudw.	5,40	21,51	9,80	24,50	2,39	0,41	0,06	60,73
Род Chamaecyparis								
<i>Ch. lawsoniana</i> Parl.	9,10	18,00	9,00	26,33	4,50	0,46	0,14	59,40
<i>Ch. nootkatensis</i> (D. Don.) Spach.	9,00	19,50	9,90	27,00	4,00	0,51	0,11	72,60
<i>Ch. pissifera</i> (Sieb. et Zucc.) Engl.	9,15	15,10	8,80	28,80	5,18	0,41	0,14	61,67
<i>Ch. fomesensis</i> Matsum.	9,00	17,50	7,90	27,00	4,00	0,43	0,12	61,60
Триба Callitriaceae Vent.								
Род Callitris Vent.								
<i>C. verrucosa</i> (Cunn. ex Erd.) R. Murell.	6,10	20,50	14,40	24,88	4,42	0,37	0,13	60,18
<i>C. pretissii</i> (Miq.) R.Br.	8,10	22,66	11,55	26,50	5,50	0,32	0,14	60,55
<i>C. glauca</i> (R. Br. et Mirb.) R.T.	7,80	15,60	13,50	25,80	4,20	0,38	0,13	72,40
<i>C. calcarata</i> R.Br.	7,50	14,30	11,50	28,00	4,00	0,34	0,13	74,00
<i>C. cupressiformis</i> F. Muell.	7,90	13,20	10,40	27,30	4,90	0,32	0,13	74,00
Триба Thujiopsideae Sieb. et Zucc.								
Род Thuja L.								
<i>Th. occidentalis</i> L.	12,80	12,80	12,80	22,80	4,00	0,42	0,11	70,40
<i>Th. standishii</i> D. Don.	7,10	17,10	8,60	27,10	4,85	0,41	0,13	70,95
<i>Th. plicata</i> D. Don.	11,30	16,40	10,1	26,40	4,25	0,50	0,13	68,03

трудноизвлекаемых белков, у семян вида *Chamaecyparis pisifera* (Sieb. et Zucc.) Engl. – 59,40%; у *Ch. nootkatensis* (D. Don) Spach. – 72%; *Thuja occidentalis* L. – 70,95%; у *Cupressus macnabiana* Muir. – 75,42%. Высокое содержание трудноизвлекаемых белков, по данным А.В. Благовещенского [12], – характерная черта древних растений.

Таким образом, биохимическая эволюция белковых комплексов семян кипарисовых шла в направлении максимального накопления глобулинов и глутелинов. Содержание глобулинов намного превышает содержание альбуминов. Высокое содержание глобулинов в белковых комплексах семян кипарисовых связано с естественным отбором биохимически более приспособленных форм, так как глобулины богаты такими аминокислотами, как аргинин и лизин, их свободные группы в соединении с нуклеиновыми кислотами дают начало для построения хромосом. Эта роль глобулинов в растениях аналогична роли гистонов и протаминов в животном организме. Коэффициенты эволюционной продвинутости (A_e) варьируют по родам. Низкие A_e отмечены у видов рода каллистрис (0,32–0,38); у родов кипарис и туя A_e близки, но выше (0,41–0,50), чем у кипарисовика. Эволюционно продвинуты виды *Chamaecyparis nootkatensis* (D. Don) Spach. (0,51) и *Thujeplíceta* D. Don. (0,50).

Хемотаксономическое изучение семян белковых фракций хвойных [13, 14] обнаружило ряд общих закономерностей как для родов, так и для видов. Фракционный состав белков семян хвойных (сосновых и кипарисовых) свидетельствует о древности этих групп и тесной связи (по фракционному составу белков) с покрытосеменными растениями. Эти результаты показывают филогенетическую гетерогенность голосеменных растений.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ № 04-04-4815 и программы ОБН РАН “Управление биологическими ресурсами”.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Тахтаджян А.Л.* Высшие растения: От псилофитовых до хвойных. Т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 488 с.
2. *Козубов Г.М., Муратова Е.Н.* Современные голосеменные. Л.: Наука, 1986. 192 с.
3. *Тахтаджян А.Л.* Отдел голосеменных растений (Pinophyta или Gymnospermae): Общая характеристика // Жизнь растений. М.: Просвещение, 1978. Т. 4. С. 257–262.
4. *Бобров А.В.* Филогения хвойных: (Анализ современных представителей). М.: Изд-во МГУ, 2002. 193 с.
5. *Бобров А.В., Карпун Ю.Н., Романов М.С.* Семейство кипарисовые – Cupressaceae Rich ex Bartl. Итоги и перспективы интродукции древесных растений в России. М.: Изд-во МГУ; Сочи: Субтроп. ботан. сад Кубани, 1999. Вып. 11. 65 с.
6. *Чавчавадзе Е.С.* К вопросу об эволюции семейства хвойных (по данным анатомии древесины). Сообщение по анатомии и физиологии древесных растений // Материалы конференции ЛТА им. Кирова. Л.: Наука, 1976. С. 16–19.
7. *Лотова Л.И.* Анатомическая структура коры кипарисовых // Вестн. МГУ. Сер. 16, Биология. 1981. № 1. С. 3–9.
8. *Дерюжкин Р.И.* Эфирные масла некоторых древесных пород и вопросы хемосистематики // Тез. докл. совещ. “Хемосистематика и эволюционная биохимия высших растений”. М.: Изд-во АН СССР, 1979. С. 24–27.
9. *Акимов Ю.А., Фадеев Г.М., Захарченко Г.С.* Особенности состава экстрактивных веществ представителей семейства кипарисовых в связи с их филогенией // Бюл. Гл. ботан. сада. 1996. Вып. 173. С. 119–122.
10. *Li H.L.* A reclassification of *Libocedrus* and *Cupressaceae* // J. Arnold Arboretum. 1953. Vol. 34, N 1. P. 17–31.

11. *Голдовский А.М.* О закономерностях биохимических изменений организмов при морфологическом усложнении в ходе эволюции // Закономерности прогрессивной эволюции. М.: Наука, 1979. С. 83–95.
13. *Благовещенский А.В., Александрова Е.Г.* Биохимические закономерности эволюции и филогения некоторых семейств двудольных // Биохимические аспекты филогении высших растений. М.: Наука, 1981. С. 3–12.
14. *Соколова С.М.* Исследование белковых комплексов семян хвойных растений из родов *Abies* и *Pinus* // Бюл. Гл. ботан. сада. 2002. Вып. 83. С. 70–76.
14. *Соколова С.М.* Фракционный состав белков семян представителей родов *Larix* Mill. и *Picea* A. Dietr. // Там же. 2004. Вып. 188. С. 161–168.

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

Поступила в редакцию 17.04.2005 г.

SUMMARY

Sokolova S.M. Composition of seed protein fractions in the family Cupressaceae

The fractional composition and coefficients of evolutionary advance were found to be different in seed protein complexes of the genera *Cupressus* L., *Callitris* Vent., *Chamaecyparis* Spach. and *Thuja* L. Glutelin dominated in all the genera under study: its relative content in *Cupressus* was 25,84–39,0%, in *Chamaecyparis* – 34,90–37,60%, *Callitris* – 33,10–36,30%, *Thuja* – 31,53–35,25%. Globulins were presented in all species of *Cupressaceae*. Globulin fraction was larger than albumin one. The seeds also contained prolamins. The proteins, difficult for extraction, were considered to be typical for all the species under study. High content of such proteins (*Cupressus* – 60,73–75,42%, *Chamaecyparis* – 59,40–72,0%, *Callitris* – 60,18–74,0%, *Thuja* – 68,0–70,95%) supported the idea of ancient origin of gymnosperms.

УДК 581.14(075.8)

ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ МНОГОЦВЕТКОВОСТИ У ТЮЛЬПАНОВ ПРИ ВЫГОНКЕ

*В.В. Кондратьева, О.В. Шелепова, Т.В. Воронкова,
Н.Н. Данилина*

Многоцветковость свойственна отдельным природным видам тюльпанов и встречается, в основном, у мелкоцветковых видов. Специалисты рассматривают это явление как способ повышения интенсивности семенного размножения [1]. Оно чаще всего возникает в результате ветвления верхушечной почки стебля или развития пазушных почек на облиствленном побеге [2]. Для некоторых сортов культивируемых тюльпанов, в частности из группы Дарвиновских гибридов, характерен другой тип многоцветковости, когда второй цветок образуется в результате ускоренного развития замещающей луковицы и деток вследствие избыточного агрофона при выращивании материнской луковицы и длительного периода сухопокоя. Многоцветковые садовые тюльпаны имеют более продолжительный период цветения и оригинальные декоративные качества. Однако поздние многоцветковые сорта в стандартных условиях выгонки хотя и образуют

дополнительные генеративные побеги с цветками, но они, как и цветок на главном побеге, не раскрываются в полную силу, что существенно снижает декоративные качества всего растения.

Анатомо-морфологические аспекты многоцветковости тюльпанов изучают давно, они подробно описаны в ряде работ [2–4]. В то же время физиолого-биохимической стороне этого явления уделяется недостаточно внимания. Поэтому задачей нашего исследования было проследить динамику ряда показателей, отражающих интенсивность обмена веществ в тканях луковиц типичных многоцветковых и одноцветковых сортов и видов тюльпана в период холодного содержания растений при выгонке, когда инициируется развитие генеративных побегов и формируется цветок. В частности исследовали динамику содержания основных макроэлементов (азота, фосфора и калия) и ряда микроэлементов (железа, марганца и цинка), состава углеводного пула и гормональный статус тканей верхушечной почки луковиц.

Для работы взяты следующие тюльпаны: дикий вид – тюльпан ложнодвухцветковый *Tulipa bifloriformis* V. Ved; многоцветковый сорт Bel Air из группы Простые поздние и одноцветковый сорт Jan van Nes из группы Триумф. Все луковицы выращены в открытом грунте отдела декоративных растений ГБС РАН и после периода сухопокоя посажены в ящики с песком и помещены в камеру без освещения при температуре 5–8° и относительной влажности 90%. Начало опыта 9 ноября – это первое взятие проб для анализов. Затем пробы брали ежемесячно: 17 декабря, 17 января (в данный период началось отрастание листьев, но растения еще находились в холодной камере) и 17 февраля – день перенесения растений в оранжерею (18°, относительная влажность 80%, естественное освещение). Из луковиц выделяли запасующие чешуи и верхушечную почку с генеративным побегом, фиксировали жидким азотом и лиофилизировали. Сухой растительный материал измельчали и брали навеску для анализов.

Содержание макро- и микроэлементов определяли методами атомно-адсорбционной спектроскопии и фотометрически согласно ГОСТУ 27262-97 и МУ [5, 6]. Анализ углеводного пула проводили фотометрически по пикриновой кислоте [7] в модификации Воронковой Т.В. Фитогормоны (цитокинины и абсцизовую кислоту) анализировали по модифицированной методике [8] с использованием на заключительном этапе метода ВЭЖХ. Статистическую обработку полученных результатов проводили с использованием стандартной программы Microsoft Excell.

В результате исследований установлено, что содержание общего азота – элемента, играющего центральную роль в обмене веществ, в тканях верхушечной почки всех изученных тюльпанов снижается в течение периода холодного содержания. На начальном этапе опыта у *T. bifloriformis* зафиксировано максимальное количество азота, скорость снижения этого показателя в течение наблюдений также была максимальна – содержание азота к моменту выноса растений в оранжерею уменьшилось на 41% по сравнению с первоначальной величиной (рис. 1). Причем интенсивность этого снижения была наиболее значительна в декабре (период отрастания корней) (на 22%). У многоцветкового сорта Bel Air содержание общего азота было несколько ниже, чем в тканях *T. bifloriformis*, и минимальное количество азота зафиксировано в тканях одноцветкового сорта Jan van Nes. В течение периода холодного содержания у обоих сортов содержание элемента уменьшалось, но скорость снижения была не столь значительна и имела несколько другой характер – пик снижения приходился на последний этап – январь–февраль (период интенсивного отрастания листьев).

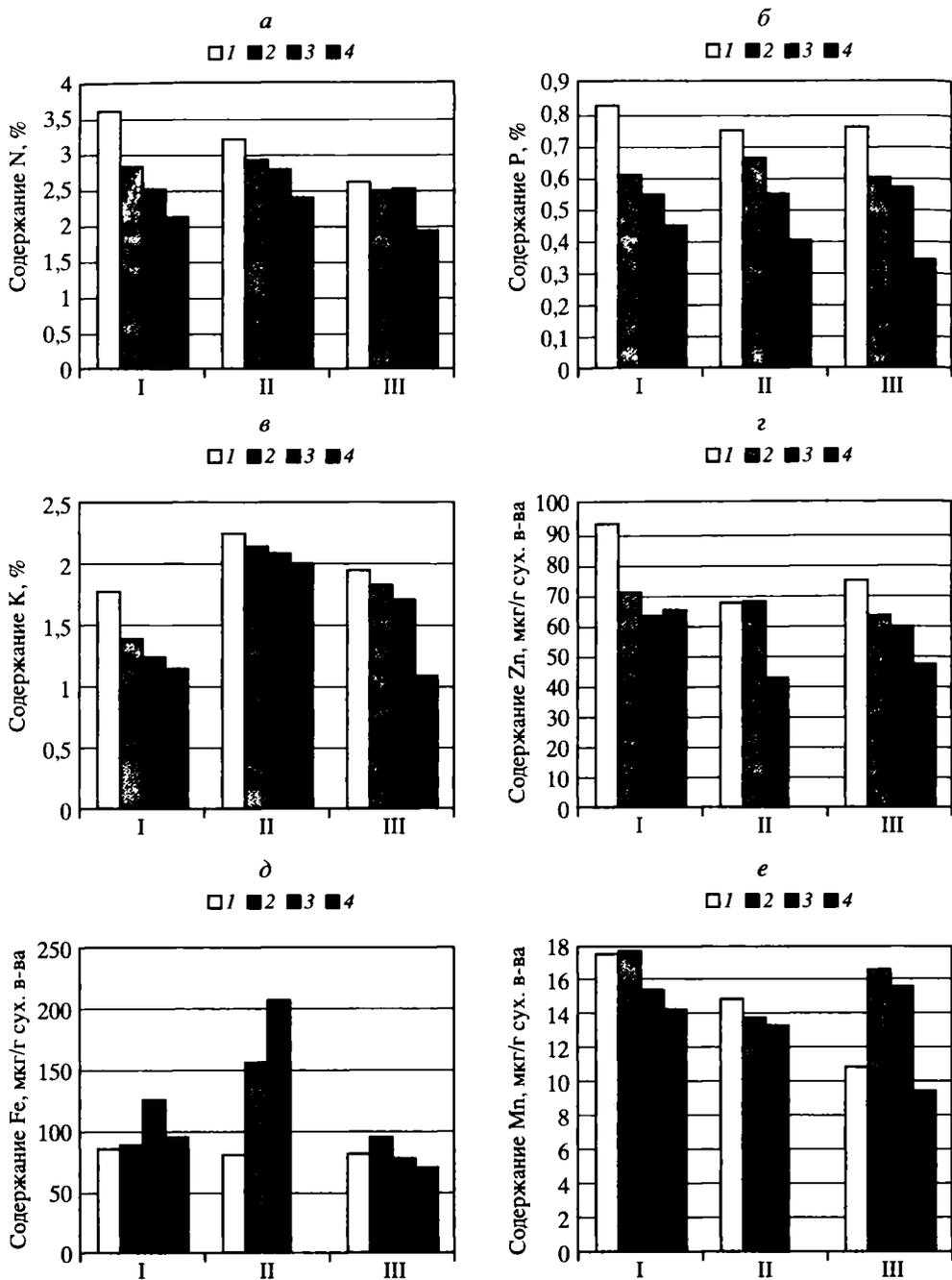


Рис. 1. Содержание макро- и микроэлементов в тканях верхушечной почки тюльпанов

a – азота, *б* – фосфора, *в* – калия, *г* – цинка, *д* – железа, *е* – марганца. Сроки отбора: 1 – ноябрь, 2 – декабрь, 3 – январь, 4 – февраль, I – *Tulipa bifloriformis*, II – *Bel Air*, III – *Jan van Nes*

Разница содержания общего фосфора – элемента, занимающего одно из центральных положений в энергетическом обмене веществ, между изученными сортами и видом тюльпанов не столь значительна: оно максимально у *T. bifloriformis* и примерно на одном уровне в тканях верхушечной почки многоцветкового и одноцветкового сортов. Наибольшее количество калия, элемента, активирующего многие ферменты, зафиксировано в тканях многоцветкового сорта Bel Air. Причем оно значительно превышало содержание этого элемента как у *T. bifloriformis*, так и одноцветкового сорта Jan van Nes в течение всего периода холодного содержания. Интенсивность снижения содержания общего фосфора и калия в течение опыта у исследованных сортов и вида тюльпана аналогична динамике изменения содержания общего азота.

Известно, что микроэлементы входят в состав ферментов, причем влияют на характер ферментативного действия, в определенных случаях замедляя или ускоряя их. Кроме того, они выполняют регуляторную и субстратную роль [9, 10]. Поэтому изменение содержания микроэлементов, в частности таких как цинк, железо и марганец, в течение периода холодного содержания может свидетельствовать о направленности протекания метаболических процессов. Так, в тканях верхушечной почки всех изученных растений зафиксировано высокое содержание цинка – элемента, играющего значительную роль в процессах метаболизма углеводов, фотосинтеза и дыхания. Максимальное количество элемента обнаружено в тканях *T. bifloriformis*, оно несколько ниже в тканях сорта Jan van Nes и минимальное количество Zn – у многоцветкового сорта Bel Air (в 1,4 раза выше, чем у дикого вида). Содержание элемента в тканях *T. bifloriformis* в течение ноября–декабря значительно снизилось и далее оставалось практически на одном уровне. У сорта Jan van Nes в течение ноября–февраля шло постепенное, равномерное снижение содержания цинка (100%→85%→79%→63%). А в тканях верхушечной почки многоцветкового сорта Bel Air содержание элемента в ноябре–декабре было на одном уровне, а в дальнейшем резко уменьшилось (на 45% по сравнению с началом опыта).

Содержание железа, элемента, входящего в состав каталитических центров многих окислительно-восстановительных ферментов, на начальном этапе исследований у всех изученных тюльпанов практически одинаково. Однако динамика изменения содержания элемента в течение опыта несколько отличается: у многоцветковых форм (*T. bifloriformis* и Bel Air) содержание Fe возрастает в течение ноября–января. Причем скорость этого роста максимальна у сорта Bel Air – в январе уровень железа в тканях верхушечной почки увеличился в 2,6 раза по сравнению с ноябрем. И в дальнейшем к моменту переноса растений в оранжерею содержание элемента снижается, так, у вида *T. bifloriformis* оно уменьшилось в 1,3 раза. Однако в тканях одноцветкового сорта Jan van Nes максимальное содержание железа зафиксировано несколько раньше – в декабре, январе и дальше в феврале наблюдалось уменьшение количества элемента.

Максимальный уровень марганца, элемента, также играющего значительную роль в процессах дыхания, зафиксирован в тканях *T. bifloriformis*. Несколько ниже он был в тканях многоцветкового сорта Bel Air и минимальное количество элемента обнаружено у сорта Jan van Nes. Причем уже к декабрю содержание Mn в тканях верхушечной почки одноцветкового сорта увеличилось на 53%, оставалось примерно на том же уровне в январе и резко снизилось к февралю (оно составило 86% по сравнению с началом опыта). У *T. bifloriformis* содержание марганца в ноябре–декабре оставалось стабильным, в январе–феврале несколько снизилось (на 12–19% по сравнению с начальным этапом). Наиболее стабильно

ным содержание элемента было в тканях многоцветкового сорта Bel Air, в течение всего периода наблюдения оно снизилось на 9%.

Изменение содержания питательных веществ в тканях верхушечной почки указывает на протекание в них активных ростовых процессов. Однако скорость протекания данных процессов у *T. bifloriformis* и многоцветкового (Bel Air) и одноцветкового (Jan van Nes) сортов не одинакова. Так, у *T. bifloriformis* масса верхушечной почки в течение всего периода наблюдения возрастала практически с одной скоростью – с декабря по январь она увеличилась на 35%, с января по февраль – на 39%. Тогда как у многоцветкового и одноцветкового сортов на этапе декабрь–январь скорость изменения массы также была на уровне 33–43%, а в дальнейшем (к переносу растений в оранжерею) прирост массы верхушечной почки резко увеличился (на 320–413%) (см. табл. 1).

Кроме того, в тканях верхушечной почки проходили процессы взаимного преобразования форм запасных углеводов. Согласно работе Ламбрехтс [11], динамика моно- и дисахаров и их соотношение в данных органах в период холодного содержания оказывает наиболее существенное влияние на последующий процесс цветения тюльпанов по сравнению с другими формами запасных углеводов. Поэтому основное внимание нами было уделено динамике содержания моно- и дисахаров в тканях изучаемых тюльпанов.

У *T. bifloriformis* в начальный период зафиксировано минимальное количество моносахаров, которое возрастало в течение всего периода наблюдения (см. таблицу). Причем рост содержания моносахаров был максимальным в ноябре–декабре (95%). Несколько снизился к январю (53%) и в дальнейшем оставался практически на одном уровне. У многоцветкового сорта Bel Air содержание моносахаров в начале опыта было в 1,5–1,7 раза выше, чем у *T. bifloriformis* и одноцветкового сорта Jan van Nes. Однако в декабре оно резко уменьшилось (на 40%). В дальнейшем наблюдали незначительное увеличение содержания моносахаров. У одноцветкового сорта Jan van Nes содержание моносахаров в начале периода холодного содержания было примерно на уровне, характерном для *T. bifloriformis*, к декабрю наблюдали увеличение данного показателя (на 57%), в период декабрь–январь содержание моносахаров оставалось на одном уровне, а к моменту переноса растений в оранжерею содержание моносахаров резко возросло (в 3,5 раза).

Динамика содержания дисахаров у проанализированных растений имела другой характер: у *T. bifloriformis* наблюдали увеличение количества дисахаров в декабре (на 43%) и резкое снижение их содержания к моменту переноса растений в оранжерею (на 56%) (см. таблицу). У многоцветкового сорта Bel Air содержание дисахаров было несколько выше, чем у *T. bifloriformis* и одноцветкового сорта Jan van Nes, в течение всего периода холодного содержания оно практически не изменялось. У одноцветкового сорта Jan van Nes наблюдали резкое увеличение содержания дисахаров к декабрю (в 2,03 раза) и в дальнейшем оно оставалось на том же уровне.

В активизации и регуляции роста и развития верхушечной почки луковиц существенную роль играют эндогенные фитогормоны [12, 13]. Одной из характерных особенностей гормональной системы растений является участие в регуляции одного и того же процесса гормонов с противоположным действием, что делает регулируемую систему гибкой и позволяет ускорить или затормозить тот или иной процесс в ходе онтогенетического развития или в ответ на изменение внешних условий [14]. Здесь важно как содержание отдельных фитогормонов, так и их соотношение. В связи с этим нами изучалась динамика содержания абсцизовой

Вид, сорт	Показатель	Ноябрь	Декабрь	Январь	Февраль	
<i>T. bifloriformis</i>	Масса верхушечной почки, г	Не опр.	0,96	1,30	1,80	
	Моносахара, % от сухой массы	3,9	7,6	11,7	12,0	
	Дисахара, % от сухой массы	11,4	16,4	17,5	9,8	
	АБК, мкг/г сухого вещества	свободная	<0,1	<0,1	3,0±0,1	3,5±0,1
		связанная	<0,1	3,6±0,1	6,0±0,1	10,8±0,1
	Масса верхушечной почки, г	Не опр.	0,70	1,00	3,20	
Bel Air	Моносахара, % от сухой массы	6,0	3,7	6,4	Не опр.	
	Дисахара, % от сухой массы	12,8	9,8	13,8		
	АБК, мкг/г сухого вещества	свободная	<0,1	<0,1	10,8±0,1	<0,1
		связанная	<0,1	1,8±0,1	13,3±0,0	<0,1
	Масса верхушечной почки, г	Не опр.	0,60	0,80	3,30	
	Моносахара, % от сухой массы	3,5	5,5	5,8	18,6	
Jan van Nes	Дисахара, % от сухой массы	11,4	23,2	23,9	24,4	
	АБК, мкг/г сухого вещества	свободная	<0,1	<0,1	<0,1	<0,1
		связанная	<0,1	2,9±0,1	<0,1	<0,1

кислоты (АБК) и цитокининов (ЦТК) в тканях верхушечной почки в период холодного содержания луковиц при выгонке.

Абсцизовая кислота в первое время после ее открытия рассматривалась только как ингибитор физиологических процессов у растений, но довольно быстро стали накапливаться факты, свидетельствующие, что это вещество обладает широким спектром действия, включающим активацию одних и подавление других процессов. В последние годы АБК рассматривается как часть пускового механизма быстрых защитных реакций растений, необходимых для поддержания гомеостаза клеток [15].

В начале опыта у всех изученных сортов тюльпанов не идентифицированы ни свободная, ни связанная формы АБК (см. таблицу). В последующие 2 месяца (декабрь и январь) у луковиц тюльпанов шло активное отрастание корней – основного места синтеза АБК и ЦТК. Вероятно, уже в декабре начался отток этих фитогормонов в верхушечную почку, что отразилось на динамике содержания АБК и ЦТК в ее тканях. Так, в декабре во всех вариантах опыта зафиксированы связанные формы АБК. Причем наибольшее их содержание отмечено у *T. bifloriformis*. В январе, когда началось отрастание листьев, появляются свободные формы этого фитогормона и у дикого вида, и у многоцветкового сорта Bel Air, в то же время у одноцветкового сорта Jan van Nes АБК не обнаружена. В конце холодного периода выгонки свободные и связанные формы АБК идентифицированы только у дикого вида.

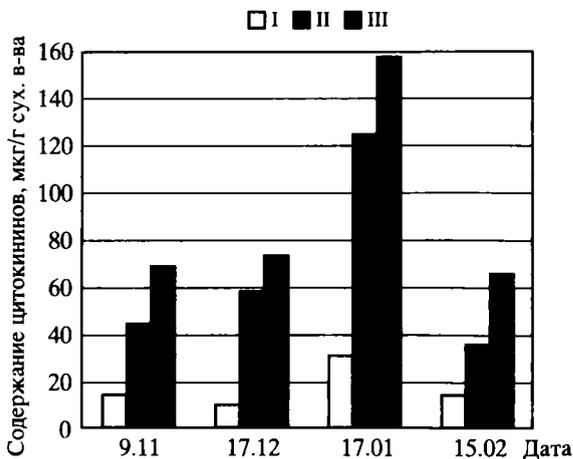


Рис. 2. Содержание цитокининов (в мкг/г сухого вещества) в тканях верхушечной почки тюльпанов

Усл. обозн. см. рис. 1

особенность сохранилась, т.е. наименьшее содержание ЦТК в тканях верхушечной почки зафиксировано у вида *T. bifloriformis*, а наибольшее – у одноцветкового сорта *Jan van Nes*. У всех изученных объектов идентифицированы в основном две транспортные формы цитокининов: зеатинрибозид и изопентиладенозин. Динамика содержания ЦТК по месяцам была аналогична для всех изученных тюльпанов: постепенное увеличение в декабре, достижение максимума в январе и снижение почти до исходного уровня в феврале перед окончанием периода холодного содержания. Следует отметить, что максимальный уровень ЦТК в январе, когда начинали отрастать листья и шел активный рост и развитие бутонов, характерен для тканей верхушечных почек луковиц сорта *Bel Air* и с одним, и с двумя цветками и для почек луковиц одноцветкового сорта *Jan van Nes*, не заложивших цветки. Вероятно, именно в этот период высокий уровень ЦТК особенно важен, так как, обладая большой аттрагирующей способностью, эти вещества не только стимулируют деление и дифференциацию клеток генеративного побега, но и обеспечивают приток пластических и энергетических ресурсов из запасующих чешуй луковиц. Кроме того, эти фитогормоны являются составной частью системы формирования механизма длительной адаптации растения к неблагоприятным воздействиям внешней среды, что особенно важно для растений с коротким периодом вегетации. Как уже отмечалось выше, для реализации адаптационного потенциала растения важно соотношение фитогормонов ингибирующего и стимулирующего действия. Наиболее полно это проявляется у *T. bifloriformis* по сравнению с культурными сортами, где часто из-за выделения одного необходимого человеку признака адаптационные возможности растения снижены. Так, у *T. bifloriformis*, образовавшего в период выгонки несколько полноценных цветков и цветшего около месяца, в тканях верхушечной почки в течение всего холодного периода присутствовали и АБК, и ЦТК. В январе их соотношение было 1:10, а в феврале 1:4. В то же время у культурного многоцветкового сорта *Bel Air* оба гормона присутствуют в соотношении 1:10 только в январе. У этого сорта, хорошо цветущего в грунте, при выгонке образовались

Общий уровень цитокининов, многофункциональной группы фитогормонов, непосредственно участвующих в регуляции донорно-акцепторных связей у растений [16], в течение всего опыта в несколько раз превышал уровень АБК (рис. 2). Минимальное содержание ЦТК в тканях верхушечной почки в начале опыта отмечено у *T. bifloriformis* (14,8 мкг/г сухого вещества). Многоцветковый сорт *Bel Air* в это время почти в 3 раза, а одноцветковый сорт *Jan van Nes* более чем в 5 раз превосходил *T. bifloriformis* по содержанию этих гормонов. В декабре–феврале выявленная

только один или два недоразвитых цветка. Возможно, длительный, холодный и влажный период содержания луковиц при ослабленных защитных реакциях негативно сказался на развитии генеративного побега. В то же время у одноцветкового сорта Jan van Nes в тканях верхушечной почки свободная АБК не зафиксирована, но был самый высокий уровень ЦТК, образовался полноценный цветок.

Сравнение динамики содержания основных макроэлементов (азота, фосфора и калия) и микроэлементов (железа, марганца и цинка), состава углеводного пула и гормонального статуса тканей верхушечной почки луковиц многоцветкового сорта Bel Air показало, что длительный период холодного и влажного содержания приводит к истощению запасов питательных и пластических веществ, ослаблению защитных реакций, что негативно влияет на формирование генеративного побега и качества цветка при выгонке. В то же время данные условия содержания луковиц одноцветкового сорта Jan van Nes и *T. bifloriformis* не приводят к аналогичным последствиям, что свидетельствует о более высоком адаптационном потенциале данных растений.

ЛИТЕРАТУРА

1. Данилова М.Ф., Силина З.М. Формообразование у тюльпанов (*Tulipa* L.) в связи с активизацией пазушных меристем // Морфология и анатомия растений. Т. 6, вып. 5. С. 221–223.
2. Бочанцева З.П. Тюльпаны: морфология, цитология, биология. Ташкент: Изд-во АН УзССР, 1962. 40 с.
3. Бочанцева З.П. Многоцветковость тюльпанов // Тр. ботан. сада АН УзССР. 1954. Вып. 4. С. 127–134.
4. Талиев В.И. Процесс видообразования в роде *Tulipa* секции *Ertostemones*.// Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1930. Т. 24, вып. 2. С. 23–28.
5. ГОСТ 27262-91. Корма растительного происхождения. М., 1997.
6. Методика выполнения измерений массовой доли тяжелых металлов в почвах сельскохозяйственных угодий и продукции растениеводства атомно-абсорбционным анализом: Метод. указание. РД. 52. 18. 191–89. М., 1989. 90 с.
7. Практикум по агрохимии. М.: Изд-во МГУ, 2001. С. 419–422.
8. Бельнская Е.В., Кондратьева В.В., Кириченко Е.Б. Цитокинины и абсцизовая кислота в годичном цикле морфогенеза корневища мяты // Изв. РАН. Сер. биол. 1997. № 3. С. 274–279.
9. Битюцкий Н.П. Микроэлементы и растение. СПб.: Изд-во СПб. ун-та, 1999. 230 с.
10. Кузнецов В.В., Дмитриев Г.А. Физиология растений. М.: Высшая школа, 2005. 736 с.
11. Lambrechts H., Rook F., Kolloffel Ch. Carbohydrate status of tulip bulbs during color-inducement flower stalk elongation and flowering // Plant Physiol. 1994. Vol. 104. P. 515–520.
12. Sonierski M., Kowar-Miszczak L. Gormonal control of growth and development of tulips // Acta hort. 1992. Vol. 325. P. 43–50.
13. Физиология роста тюльпана. Алма-Ата: Наука КазССР, 1976. 152 с.
14. Роньжина Е.С. Цитокинины в регуляции донорно-акцепторных связей растений. Калининград: КГТУ, 2005. 266 с.
15. Титов А.Ф., Таланова В.В., Акимова Т.В. Динамика холодо- и теплоустойчивости растений при действии различных стресс факторов на корневую систему // Физиология растений. 2003. Т. 50, № 1. С. 94–99.
16. Кулаева О.Н., Хохлова В.А., Фофанова Т.А. Цитокинины и абсцизовая кислота в регуляции роста и процессов внутриклеточной дифференцировки // Гормональная регуляция онтогенеза растений. М.: Наука, 1984. С. 71–86.

SUMMARY

Kondratieva V.V. Shelepova O.V., Voronkova T.A., Danilina N.N. Physiological-biochemical aspects of polyanthous plant formation in tulips under cultivation

Dynamics of macro- and microelements, hydrocarbon pool composition and hormonal status of apical bud tissues were studied on bulbs of polyanthous species *Tulipa bifloriformis*, polyanthous cultivar Bel Air and uniflowered cultivars Jan van Nes during the period of cool storage. The prolonged period of cool and wet storage of Bel Airs' bulbs resulted in exhaustion of nutrients and plastic substances, in weakening of protective reactions, and ultimately in degradation of flowers and plants, but it didn't negatively effect on Jan van Neses' bulbs. This fact proves the higher adaptive potential of Jan van Nes plants.

УДК 581.132:581.2

ВЛИЯНИЕ ЭКЗОГЕННЫХ МОНОСАХАРИДОВ И ЛЕКТИНОВ НА АКТИВНОСТЬ РЕАКЦИИ ХИЛЛА В ИЗОЛИРОВАННЫХ ХЛОРОПЛАСТАХ ЗДОРОВЫХ И ИНФИЦИРОВАННЫХ РАСТЕНИЙ

А.В. Бабоша

Известные из литературы данные свидетельствуют об участии лектинов в защитных процессах растения [1]. При этом адаптация растения к биотическим или абиотическим стрессам включает в той или иной форме изменение лектино-вой активности.

Одним из ключевых метаболических показателей является уровень функционирования окислительных систем и сопряженных с ними реакций аккумуляции и использования энергии. В работах [2, 3] показана принципиальная возможность регуляции окислительного фосфорилирования, фотофосфорилирования и транспорта электронов при участии лигандрецепторной системы, включающей лектины. В хлоропластах действие экзогенного лектина вызывало более плотную упаковку липидов в бислое тилакоидных мембран, а также падение низкотемпературной флуоресценции в полосе ФС II и возрастание в полосе ФС I. Предполагаемыми рецепторами экзогенных лектинов являются гликопептиды и галактолипиды тилакоидных мембран, содержащие остатки галактозы и N-ацетилгалактозамина.

В настоящее время мембранные лектины найдены в составе многих органоидов растительной клетки. Гемагглютинирующая активность, специфичная к галактуроновой кислоте, глюкозамину и глюкозо-6-фосфату, обнаружена у пигмент-белкового комплекса ФС I тритикале [4]. Лектин, представляющий собой олигомер зеленого цвета общей молекулярной массой 217 кД и субъединицами 67 кД, локализован в тилакоидных мембранах хлоропластов. Установлено, что одним из эндогенных лигандов лектиновых белков хлоропластов является рибулозо-1,5-бисфосфаткарбоксилаза [5]. В клетках водоросли *Dunaliella salina* лектиноподобные белки входят в состав светособирающего комплекса ФС I [6]. В наших исследованиях [7] из листьев картофеля *Solanum tuberosum* L. и *Solanum*

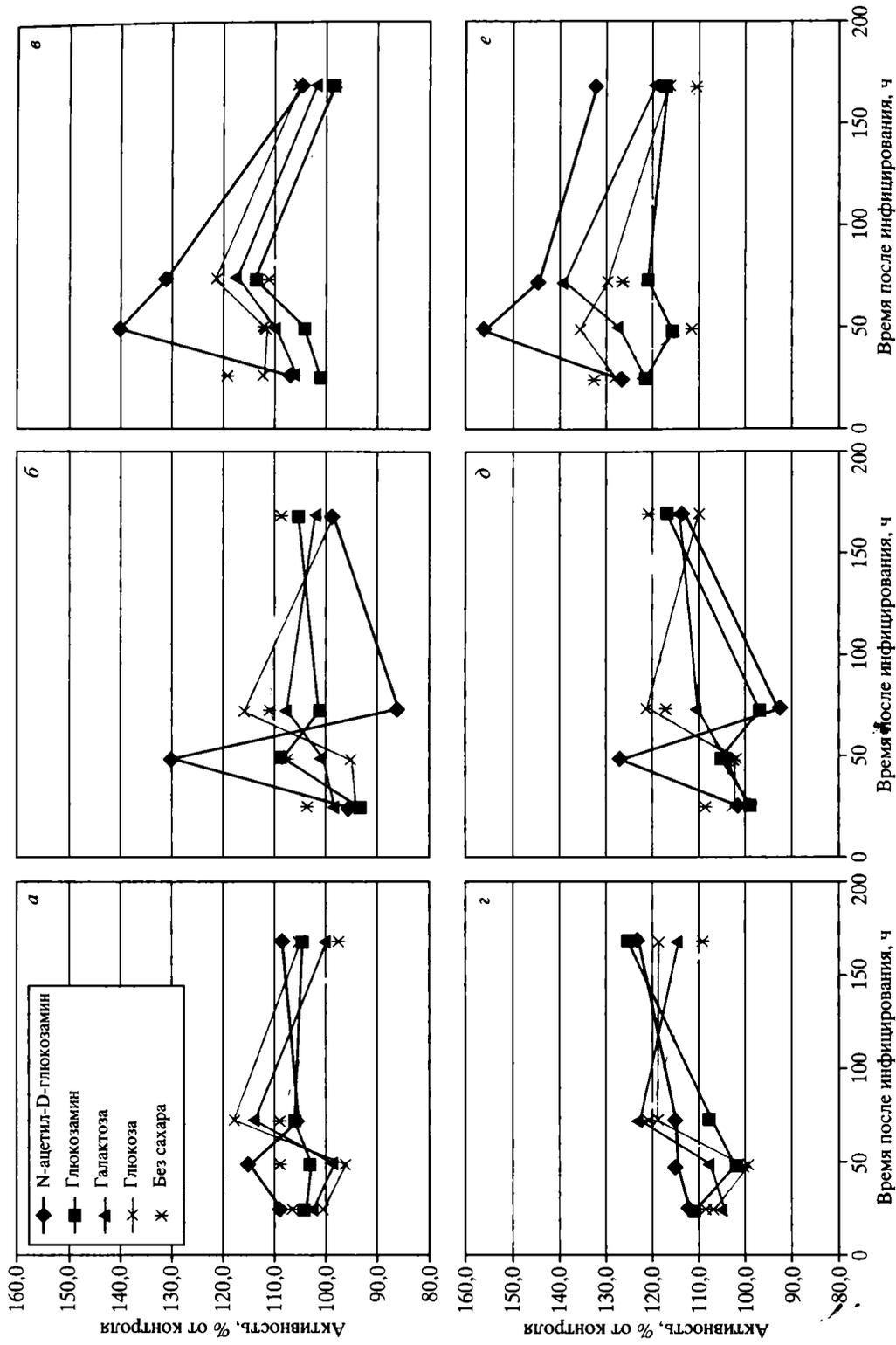
chacoense Bitt. выделяли фитогемагглютинины (лектины) 2 типов: растворимые цитоплазматические и мембранные, из тилакоидных мембран хлоропластов. Фитогемагглютинины из фракции растворимых белков не обладали специфичностью ни к одному из использованных сахаров или нуклеотидфосфатов. Мембранные фитогемагглютинины, как и лектины клубней, были специфичны к D-глюкозамину и D-галактозамину. Характерной особенностью фитогемагглютининов тилакоидных мембран в наших опытах являлась способность D-рибозо-5-фосфата, АТФ и других нуклеотид фосфатов ингибировать их гемагглютинирующую активность. Эта способность убывала в ряду АТФ, АДФ и АМФ.

Наличие лектинов и углеводных лигандов в хлоропластах и митохондриях является предпосылкой для предположения о возможной регуляции энергетического метаболизма при участии лектин-ассоциированного механизма. Предполагается, что рН-зависимый углеводсвязывающий центр хлорофилл-белкового комплекса активируется при подщелачивании стромального пространства на свету [8, 9]. Последующее связывание эндогенного лиганда, каковым является рибулозо-1,5-бисфосфаткарбоксилаза, приводит к сборке мультиферментного комплекса и увеличению скорости фиксации углекислого газа. Как уже было отмечено, при инокуляции патогеном устойчивых сортов или обработке индукторами устойчивости происходит увеличение активности фитолектинов [1]. Это повышение имеет место как во фракции мембранных лектинов хлоропластов, так и во фракции растворимых лектинов цитозоля. Принимая во внимание указанные выше взаимоотношения между экзогенными лектинами и гликопротеиновыми лигандами цитозоля и функционированием электронтранспортных цепей хлоропластов и митохондрий [2, 3], естественно предположить, что изменение лектиновых белков играет определенную роль в регуляции метаболизма в условиях стресса, включая изменение фосфорилирования, уровня восстановленных соединений, эффективности фиксации углекислоты и, возможно, образования активных форм кислорода, согласованном с состоянием электронного транспорта.

Целью настоящей работы явилось исследование влияния экзогенных лектинов и углеводных лигандов экзогенных и собственных лектинов растения на активность нециклического транспорта электронов (реакция Хилла) в изолированных хлоропластах растений при инфицировании патогенами.

В работе использовали 10–14-дневные проростки озимой пшеницы *Triticum aestivum* L. (сорт Тавричанка) и пшенично-пырейного гибрида (под условным названием ППГ9, получен из отдела отдаленной гибридизации ГБС РАН), а также изолированные листья табака сортов Самсун pp и Самсун NN. Популяцию возбудителей мучнистой росы *Erysiphe graminis* f. sp. *tritici* и фузариоза *Fusarium* sp. поддерживали на проростках пшеницы в рулонной культуре. По нашим наблюдениями, сорт Тавричанка восприимчив к возбудителям мучнистой росы и фузариоза. Образец ППГ9 показал среднюю степень восприимчивости к изоляту S и устойчивость к изоляту R, выделенным нами из природной популяции возбудителя мучнистой росы. Табак сорта Самсун pp поддерживает системное распространение вируса табачной мозаики (ВТМ), растения сорта Самсун NN устойчивы (сверхчувствительность) к ВТМ и локализуют данный вирус с образованием некротических пятен примерно через 3 сут после инокуляции.

Проростки пшеницы инокулировали путем стряхивания конидиального инокулюма с растений-накопителей, изолированные листья табака натирали экстрактом больных растений с добавлением карборунда. На время опыта инфицированный и контрольный растительный материал обоих видов помещали во влажную камеру.



Активность реакции Хилла определяли спектрофотометрически по скорости восстановления феррицианида хлоропластами (D_{420}) в присутствии ряда экзогенно добавленных в реакционную смесь лектинов и моносахаридов, возможных лигандов экзогенных или эндогенных лектинов экспериментальной системы или компонентов рецепторов, взаимодействующих с лектиновыми белками. В реакционную смесь добавляли следующие моносахариды (100 мМ): N-ацетил-D-глюкозамин (АГА), D-глюкозамин (ГА), галактоза или глюкоза; лектины: фитогемагглютинин фасоли (ФГА, 0,1 мг/мл) или конканавалин А (Кон А, 0,1 мг/мл). Для проведения реакции к 50 мкл раствора углевода (0,1 М) добавляли 50 мкл раствора лектина (0,1 мг/мл) и инкубировали 60 мин, затем добавляли 25 мкл суспензии хлоропластов, выделенных из листьев здоровых или инфицированных растений (концентрация хлорофилла 100–200 мкг/мл), и 50 мкл среды инкубации (100 мМ КСl, 10 мМ MgCl₂ и 50 мМ ТРИС-НСl рН 7,5) с последующей инкубацией в течение 25–30 мин в темноте. Начало реакции инициировали добавлением 50 мкл 4 мМ феррицианида калия и включением освещения. По окончании световой инкубации (7 мин) к реакционной смеси добавляли 25 мкл 40% ТХУ, разбавляли дистиллированной водой до объема 500 мкл, инкубировали 1–2 ч и центрифугировали 10 мин при 5000 g. Растворы всех компонентов реакционной смеси готовили с применением среды инкубации, описанного выше состава, а все инкубации осуществляли при комнатной температуре (20–22°). Скорость восстановления феррицианида хлоропластами неинфицированных растений в реакционной смеси без добавок составляла в разных опытах 75–90, 80–120 и 50–100 мкМ феррицианида н/а мг хлорофилла в ч соответственно для пшенично-пырейного гибрида, пшеницы и табака.

Листья инфицированных (24–216 ч после инокуляции) и здоровых растений гомогенизировали в среде выделения [10], содержащей 330 мМ сахарозы, по 1 мМ MgCl₂, MnCl₂ и ЭДТА, 100 мМ NaCl, 0,5% бычьего сывороточного альбумина и 50 мМ Трис-НСl рН 7,5. Гомогенат фильтровали через плотный капрон и центрифугировали 5 мин при 800 g. Осадок хлоропластов суспендировали в растворе, содержащем 330 мМ сахарозы, 100 мМ КСl, 10 мМ MgCl₂ и 50 мМ трис-НСl рН 7,5.

Вычисляли разность оптической плотности при D_{420} в вариантах с освещением реакционной смеси и темновым контролем, по величине которой судили об активности реакции Хилла. Показателем изменения активности при инфицировании служила активность реакции Хилла в хлоропластах инфицированных растений, выраженная в % от активности здоровых растений. Статистические расчеты осуществляли с использованием программ Excel 97 и S-Plus 2000. Эксперименты были поставлены по факториальной схеме. В дисперсионном анализе учитывали следующие факторы: 1) повторность эксперимента (N), 2) сорт или сортообразец (“Сорт”), 3) время после инфицирования (“Время”), 4) наличие и вид углевода в реакционной смеси (“Углевод”), 5) наличие и вид лектинового препарата (“Лектин”), 6) инокуляция патогена (изоляты R, S и без инфицирования – “Изолят”). В таблицах и в тексте приведена величина p – вероятность $p(F)$



Изменение активности реакции Хилла в хлоропластах в присутствии лектинов и моносахаридов при инфицировании проростков пшенично-пырейного гибрида возбудителем мучнистой росы (% от неинфицированного контроля)

а, з – Кон А, б, д – контроль без лектина, в, е – ФГА, а, б, в – изолят R, з, д, е – изолят S, ВТМ – вирус табачной мозаики, ФГА – фитогемагглютинин, Кон А – конканавалин А, АГА – N-ацетил-D-глюкозамин, ГА – D-глюкозамин

нулевой гипотезы (вероятность отсутствия различий опытного и контрольного вариантов, соответствующая полученному при дисперсионном анализе значению F -критерия). Данные по факторам и взаимодействиям факторов, использованным при вычислении ошибки, опущены.

Патосистема: пшенично-пырейный гибрид – возбудитель мучнистой росы. На рисунке представлены результаты измерения активности реакции Хилла в динамике после инфицирования. Кривые активности для обоих изолятов, полученные без добавок, характеризовались отсутствием резких и достоверных изменений во времени. Однако использование в реакционной смеси экзогенных добавок моносахаридов и лектинов позволило выявить существенные изменения состояния электронно-транспортной цепи при инфицировании. Добавление АГА вызывало увеличение активности реакции Хилла через 48 ч (фаза 1) после инфицирования и столь же значительное уменьшение активности спустя 72 ч (фаза 2) после инфицирования. Добавление ГА вызывало сходные, однако гораздо менее выраженные изменения, а присутствие глюкозы и галактозы не оказывало заметного влияния по сравнению с вариантом без добавок. Добавление в реакционную смесь ФГА способствовало увеличению уровня стимуляции реакции Хилла при инфицировании. При этом в варианте с добавлением АГА происходило увеличение стимуляции в фазе 1, а уменьшение активности в фазе 2 нивелировалось. Присутствие Кон А нивелировало изменения активности под действием АГА как в фазе 1, так и в фазе 2. Указанные закономерности отмечены у обоих изолятов возбудителя мучнистой росы. В табл. 1 приведены результаты статистической обработки результатов данного опыта.

Дисперсионный анализ динамики реакции Хилла при инфицировании в отсутствие добавляемых лектинов и углеводов показал, что в целом по опыту активность реакции Хилла при инфицировании достоверно превышает активность в хлоропластах здоровых растений ($p = 0,005$). При этом различия уровня индукции активности при инфицировании между различными временными точками не существенны (табл. 1, Б), влияние фактора времени $p = 0,375 > 0,05$).

Дисперсионный анализ всех данных опыта. Существенные изменения во времени состояния электронно-транспортной цепи при инфицировании растений пшенично-пырейного гибрида были обнаружены при добавлении в состав реакционной смеси экзогенных лектинов и моносахаридов. Как следует из табл. 1, А, при использовании в расчетах этих данных действие фактора времени достоверно, что свидетельствует о существенных метаболических перестройках при действии инфекции. Максимальная стимуляция реакции Хилла достигается через 72 ч после инфицирования, причем средняя активность в этой точке достоверно отличается от средних значений, полученных через 24, 48 и 168 ч после инфицирования (табл. 1, А). Характер действия лектинов и углеводов изменялся с течением времени, о чем свидетельствуют достоверность взаимодействия этих факторов с фактором времени (табл. 1, А). Достоверное влияние на стимуляцию реакции при инфицировании факторы лектинов и сахаров оказывали как в целом по опыту (табл. 1, А), так и во всех временных точках (табл. 1, Б–Г), кроме точки Ж (168 ч после инфицирования).

Влияние сахаров. Как видно из рисунка и табл. 1, В–Е, достоверное влияние фактора сахаров определялось в основном АГА и ГА. В то же время добавление в реакционную смесь глюкозы и галактозы в большинстве случаев не приводило к существенным изменениям по сравнению с вариантом без добавления моносахаридов. В присутствии АГА динамика изменения активности нециклического транспорта электронов при инфицировании носила ярко выраженный

Таблица 1

*Дисперсионный анализ влияния экспериментальных факторов
на активность реакции Хилла (ППГ9 – мучнистая роса)*

Категория изменчивости	А. Все данные	Б. Без добавок	В. 24 ч	Г. 48 ч	Д. 72 ч	Е. 72 ч, без лектина	Ж. 168 ч
Время	0,0001	0,375					
N	0,0000	0,001	0,000	0,000	0,000	0,178	0,000
Лектин	0,0000		0,000	0,000	0,000		0,759
Углевод	0,0020		0,044	0,000	0,025	0,000	0,411
Изолят	0,0000	0,194	0,000	0,157	0,008	0,340	0,000
Время:N	0,0000	0,041					
Время:Лектин	0,0000						
Лектин:Углевод					0,009		
N:Лектин	0,0000		0,000				
Время:Углевод	0,0000						
N:Изолят	0,0004						0,000
Лектин:Изолят	0,0030						
Время:N:Изолят	0,0000						
Некоторые достоверные различия между средними значениями факторов	24 ч–72 ч, 48 ч–72 ч, 72 ч–168 ч, КонА–ФГА, ФГА–без лектина		ГА– без углевода	АГА–ГА, АГА–галактоза, АГА– глюкоза, АГА–без углевода, КонА– ФГА, ФГА–без лектина	ГА– глюкоза	ГА–галактоза, АГА– глюкоза, АГА–без углевода, ГА–глюкоза	

Примечание. Дисперсионный анализ опыта с патосистемой: ППГ9 – мучнистая роса проводили с использованием как всех полученных данных, так и данных, включающих часть градаций определенного фактора. Например, только данные, полученные через 72 ч после инфицирования в отсутствие экзогенного лектина. Информация о составе данных представлена в заголовках колонок. Действие фактора (или взаимодействия факторов) считали достоверным в случае, если значения *p* не превышали общепринятого уровня 0,05.

двухфазный характер. Через 48 ч после инфицирования в опыте наблюдали отчетливый максимум, который сменялся снижением активности ниже уровня неинфицированного контроля через 72 ч. Достоверные различия при попарных сравнениях активности в присутствии АГА с данными, полученными в вариантах с другими моносахаридами в точках 48 и 72 ч, свидетельствуют о неслучайности такой динамики (табл. 1, Г, Д). Кривая изменения во времени активности реакции Хилла в присутствии глюкозамина также имела минимум в точке 72 ч (достоверны отличия от вариантов с добавлением глюкозы и галактозы в отсутствие лектинов – табл. 1, Д) и максимум через 48 ч (тенденция), однако амплитуда колебаний активности была много ниже, чем в случае АГА.

Влияние изолята. В целом по опыту более вирулентный изолят S при инфицировании индуцировал достоверно (табл. 1, А) большее увеличение активности реакции Хилла. Зависимость средних значений индукции активности реакции

Хилла при инфицировании для обоих изолятов носила характер кривой со слабо выраженным максимумом через 72 ч после инфицирования (данные не представлены). Отсутствие достоверных различий (табл. 1, Г) и наибольшее сходство в реакции на исследуемые изоляты с разной вирулентностью наблюдали в точке 48 ч после инфицирования (10,0 и 14,4% превышения над уровнем здорового контроля для изолятов соответственно R и S, средние значения для остальных сроков 6,1 и 16,6%). Таким образом, динамика изменения активности реакции Хилла при инфицировании качественно была сходной у обоих изолятов. Вероятно, достоверные количественные изменения были вызваны более высоким уровнем нарушений метаболизма растения при инфицировании более вирулентным патогеном.

Влияние экзогенных лектинов. Действие фактора лектина было достоверным на протяжении всего опыта, за исключением точки 168 ч (в этой же точке минимальное действие оказывал и фактор сахаров – табл. 1, Ж). Таким образом, обнаруженные изменения в присутствии добавок состояния электронтранспортиной цепи ограничены во времени начальным периодом инфекционного процесса. Добавление ФГА способствовало достоверному увеличению реакции на инфицирование, а средние значения активности реакции Хилла в присутствии Кон А мало отличались от таковых в вариантах без лектина. При этом максимальная стимуляция индуцированной инфекцией активности была отмечена при добавлении ФГА в присутствии АГА (26 процентных пунктов), а минимальная – в присутствии глюкозамина и без добавок сахаров (соответственно 9 ($p = 0,0005$) и 5 ($p = 0,06$) процентных пунктов). Наибольший интерес представляет влияние лектинов в присутствии АГА (см. рисунок): в точке максимума (48 ч) добавление ФГА достоверно повышает индуцируемую инфекцией прибавку активности реакции Хилла по сравнению с вариантом без лектина ($p = 0,05$), а Кон А действует противоположным образом ($p = 0,00045$). В точке минимума на кривой, полученной без добавления лектина (72 ч), индуцированное инфекцией ингибирование нециклического транспорта сменяется небольшим при добавлении Кон А или существенным активированием под действием ФГА. В обоих случаях действие лектинов было достоверным ($p = 0,0006$ и $0,0001$ соответственно для Кон А и ФГА).

Патосистемы: пшеница – возбудители мучнистой росы и фузариоза. Результаты, полученные при инфицировании пшеницы сорта Тавричанка возбудителем фузариоза (табл. 2), свидетельствуют, что добавление к реакционной смеси АГА в отсутствие лектинов способствует заметно большему по сравнению с ГА повышению активности нециклического транспорта электронов в хлоропластах инфицированных растений. В данном опыте только различия между указанными сахарами достоверны ($p = 0,006$). При добавлении к реакционной смеси ФГА происходило достоверное уменьшение индуцируемой патогеном активности в варианте с добавлением АГА и достоверное повышение этого показателя в варианте с ГА. Аналогичная тенденция имела место и при добавлении Кон А, но в меньшей степени, чем в присутствии ФГА. Как свидетельствуют данные табл. 2, инфицирование пшеницы сорта Тавричанка возбудителем мучнистой росы оказывало воздействие, в целом сходное с фузариозом. Добавление ФГА нивелировало повышение активности реакции Хилла, индуцированное патогеном, в присутствии АГА и увеличивало данный показатель в присутствии ГА, однако в данном опыте указанные закономерности проявлялись в виде тенденции. Повышение активности при инфицировании в присутствии глюкозы (без лектинов) достоверно отличалось от аналогичного варианта с добавлением галактозы ($p = 0,025$).

Таблица 2

Влияние лектинов и моносахаридов на активацию реакции Хилла в хлоропластах пшеницы (сорт Тавричанка) при инфицировании *E. graminis* (48 ч после инфицирования) и *Fusarium sp.* (72 ч после инфицирования)

Патоген	Лектины	Моносахариды			
		АГА	Галактоза	ГА	Глюкоза
<i>E. graminis</i>	Без лектина	123	102	106	138
	ФГА	98 (0,16)	104 (0,81)	112 (0,82)	110 (0,07)
	Кон А	132 (0,74)	97 (0,30)	93 (0,64)	122 (0,20)
<i>Fusarium sp.</i>	Без лектина	116	108	105	121
	ФГА	96 (0,002)	105 (0,71)	127 (0,01)	108 (0,17)
	Кон А	107 (0,13)	108 (0,92)	116 (0,12)	107 (0,15)

Примечание. Значения в % от неинфицированного контроля. В скобках приведены значения $p(F)$ при сравнении с вариантом, не содержащим лектина.

Патосистема: табак – ВТМ. Представленные в табл. 3 результаты свидетельствуют, что при инфицировании табака ВТМ в большинстве вариантов происходит повышение активности реакции Хилла (в целом по опыту $p = 0,01$). В отсутствие лектина АГА способствовал достоверному повышению нециклического транспорта электронов через 20 ч после инфицирования ($p = 0,0004$). Аналогичная тенденция имела место при добавлении ГА. В обоих случаях достоверных различий между устойчивым и восприимчивым сортом не наблюдали. В присутствии глюкозы и галактозы изменения активности при инфицировании не происходило (Самсун NN) или величина индукции была меньше, чем в вариантах с применением АГА и ГА (Самсун nn). При этом индукция активности в присутствии АГА достоверно отличалась от индукции в присутствии глюкозы ($p = 0,019$). Добавление ФГА нивелировало увеличение активности реакции Хилла при инфицировании в варианте с АГА ($p = 0,027$). Аналогичная тенденция имела место и в присутствии ГА. При измерении активности через 40 ч после инфицирования ни сахара, ни лектины достоверного влияния не оказывали.

Некоторые стрессовые белки и небелковые соединения, индуцируемые в процессе патогенеза способны участвовать в регуляции процессов запасания энергии. Так, из проростков кукурузы, подвергнутых воздействию теплового шока, выделена белковая фракция, повышающая энергетическую активность изолированных митохондрий при повышенной температуре [11]. При гипотермии разобщающий стрессовый белок регулирует процесс термогенеза в митохондриях пшеницы [12]. Фенольные вещества, синтезируемые при стрессах, по всей вероятности, могут вносить вклад в стрессиндуцируемые изменения фотохимической активности. Показано, что в зависимости от концентрации фенолы могут вызывать как усиление, так и ингибирование процессов фотофосфорилирования

Таблица 3

Влияние лектинов и моносахаридов на активацию реакции Хилла в хлоропластах инфицированного ВТМ табака восприимчивого (Самсун пп) и сверхчувствительного (Самсун NN) (в % от неинфицированного контроля)

Время после инфицирования, ч	Сорт	Лектины	Моносахариды			
			АГА	Галактоза	ГА	Глюкоза
20	Самсун пп	Без лектина	134	120	149	111
		ФГА	117	109	87	144
	Самсун NN	Без лектина	135	102	112	95
		ФГА	96	131	91	100
40	Самсун пп	Без лектина	92	116	109	123
		ФГА	96	111	111	99
	Самсун NN	Без лектина	103	98	100	75
		ФГА	123	98	112	122

[13]. На активность энергетического метаболизма оказывают влияние и метаболиты патогена, в частности показано, что токсин *Bipolaris sorokiniana* ингибирует транспорт электронов между двумя фотосистемами, что приводит к уменьшению выделения кислорода и снижению уровня АТФ в зараженных растениях [14].

Имеющиеся в литературе данные свидетельствуют о неоднозначном характере изменений активности фотохимических реакций в инфицированных растениях [15–17] с преобладанием в целом процессов ингибирования. При этом ингибирование реакции Хилла возрастает при увеличении степени поражения. Однако в течение инкубационного периода зачастую наблюдают вспышку активности. Повышение интенсивности запасаения энергии при инфицировании более характерно для ответных реакций устойчивых растений [16, 17].

В наших опытах с использованием разных патосистем в отсутствие в реакционной смеси добавок или в присутствии только глюкозы наблюдали небольшое по величине повышение активности реакции Хилла через 1–3 сут после инфицирования с последующим снижением активности до уровня контроля. Однако сглаженный характер динамики (см. рисунок), по всей вероятности, являющийся результатом взаимодействия противоположно направленных сил, скрывал глубокие перестройки метаболизма, что в наших опытах проявилось в резком изменении во времени чувствительности к углеводным и лектиновым добавкам. Во всех исследованных патосистемах наблюдали кратковременный период высокой чувствительности нециклического транспорта электронов в изолированных хлоропластах к АГА (у пшеницы, инфицированной грибными патогенами, это 48 или 72 ч после инокуляции, у зараженного ВТМ табака – 20 ч). При этом у пшенично-пырейного гибрида резкая стимуляция активности реакции Хилла под действием АГА в точке 48 ч еще через сутки сменялась ингибированием активности. Добавление лектинов, за одним исключением, нивелировало изменения (повышение или понижение активности) в присутствии АГА. Можно предположить, что наблюдаемое при различных типах стрессов увеличение активности лектинов может играть роль супрессора описанных выше изменений состояния фотосинтези-

ческого транспорта электронов, ограничивая их во времени и возвращая систему в состояние, близкое к исходному. Сходная картина действия АГА и лектинов в патосистемах с разным уровнем совместимости свидетельствует о неспецифическом, стрессзависимом характере наблюдаемых изменений. Тот факт, что ГА, являющийся лигандом эндогенных хлоропластных лектинов, в ряде случаев действует хотя и сходным образом, но значительно слабее АГА, лигандом данных лектинов не являющегося, может свидетельствовать о регуляции фотосинтетических процессов при патогенезе, отличной от описанной для хлорофиллсодержащих комплексов тритикале и рибулозо-1,5-бисфосфат карбоксилазы [8, 9]. Однако, вероятно, нельзя исключить и того, что полученные различия в действии АГА и ГА можно объяснить, например, различной мобильностью или различным уровнем взаимопревращений этих углеводов в компартментах-мишенях.

Ингибирующая циклическое фотофосфорилирование активность галактозоспецифических лектинов специфически подавлялась галактозой [3]. В наших опытах в большинстве случаев активность реакции Хилла в вариантах с добавлением галактозы мало отличалась от активности в вариантах с добавлением глюкозы или без углеводов, что свидетельствует об отсутствии какой-либо особой роли галактозоспецифических лектинов в исследованных в данной работе процессах. Явное сходство в действии лектинов с различной углеводной специфичностью (Кон А специфичен к глюкозе и маннозе, ФГА узнает терминальный галактозный остаток сложных гликанов) позволяет предположить, что активность лектинов в наших опытах не была специфической и могла быть обусловлена, например, стерическими причинами. Следует подчеркнуть, что описанная в опытах [3] ингибирующая активность галактозоспецифических лектинов проявлялась в действии на циклическое фотофосфорилирование и в значительно меньшей степени на нециклический транспорт электронов.

Как известно, лектиновую активность проявляют хлорофиллсодержащие белки ССК I водоросли *Dunaliella salina*, а последовательность, гомологичная сайту связывания лектинов с углеводами, обнаружена на С-конце у большинства белков ССК I и ССК II [6]. Одной из функций лектина фотосистемы I тритикале, специфичного к галактуроновой кислоте, ГА и глюкозо-6-фосфату, по-видимому, является светозависимая регуляция активности рибулозо-1,5-бисфосфат карбоксилазы [8, 9]. Вместе с тем большая активность АГА не исключает участия в этом процессе другого эндогенного лектина со специфичностью к этому моносахариду. В растениях пшеницы таким лектином может быть агглютинин зародышей пшеницы (АЗП), специфичный к АГА и его олигомерам. У растений табака – лектин, близкий к лектину клубней картофеля, специфичному к олигомерам АГА. Оба эти белка, как и ФГА, относятся к группе лектинов, содержащих хитинсвязывающий домен [18].

Таким образом, в исследованных модельных системах с использованием изолированных хлоропластов наблюдали транзитное изменение при инфицировании функционального состояния электронтранспортной системы, выявляемое при добавлении АГА. Полученные данные позволяют сделать предположение о возможном участии лектин-лигандных взаимодействий в регуляции фотосинтетических процессов при изменении состава и количества лектинов при патогенезе. Механизм данного явления, его физиологическое значение, а также то, каким процессам в интактном растении соответствуют обнаруженные нами изменения активности реакции Хилла в хлоропластах *in vitro*, требуют дальнейшего изучения.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта “Ведущие научные школы”

1. *Ладыгина М.Е., Бабоша А.В.* Физиолого-биохимическая природа вирусного патогенеза, устойчивости и регуляции антиинфекционной активности // Физиология растений. 1996. Т. 43. С. 729–742.
2. *Выскребенцева Э.И., Шугаев А.Г., Алексидзе Г.Я.* Действие цитоплазматического гликопептида на функциональную активность митохондрий корнеплода сахарной свеклы // Там же. 1990. Т. 37. С. 883–889.
3. *Жесткова И.М., Молотковский Ю.Г.* Влияние галактозоспецифического лектина на структуру липидного бислоя и транспорт электронов в мембранах хлоропластов // Там же. 1990. Т. 37. С. 890–898.
4. *Алексидзе Г.Я., Гадамашвили М.В., Санадзе Г.А.* Выделение лектина тилакоида из хлоропластов листьев тритикале и изучение некоторых свойств // Сообщ. АН Грузии. 1991. Т. 142, № 1. С. 133–136.
5. *Алексидзе Г.Я., Гадамашвили М.В., Литвинов А.И., Санадзе Г.А.* Рибулозофосфаткарбоксилаза как гликофермент и как лиганд пигмент-лектинового комплекса: I // Там же. 1991. Т. 144, № 2. С. 305–308.
6. *Фалькович Т.Н., Пронина Н.А., Семенов В.Е.* Локализация лектиноподобных белков в светособирающем комплексе фотосистемы I *Dunaliella salina* // Физиология растений. 1997. Т. 44. С. 24–30.
7. *Бабоша А.В.* Фитогемагглютинины из листьев картофеля // Биохимия. 1994. Т. 59. С. 819–825.
8. *Алексидзе Г.Я., Литвинов А.И., Санадзе Г.А.* Влияние лектина тилакоидов на активность рибулозо-1,5-бисфосфат карбоксилазы // Сообщ. АН Грузии. 1992. Т. 145. С. 393–396.
9. *Алексидзе Г.Я., Литвинов А.И., Выскребенцева Э.И.* Модель организации на мембране тилакоидов комплекса ферментов цикла Кальвина с участием лектина фотосистемы I // Физиология растений. 2002. Т. 49. С. 155–159.
10. *Бекина Р.М., Лысенко Г.Г.* Исследование активности некоторых процессов фотодыхательного типа у пшениц разной продуктивности // С.-х. биология. 1978. Т. 13. № 3. С. 369–374.
11. *Войников В.К., Рудиковский А.В., Побежимова Т.П., Варакина Н.Н.* Влияние белков, выделенных из проростков кукурузы, подвергнутых тепловому шоку, на энергетическую активность митохондрий // Физиология растений. 1988. Т. 35, № 5. С. 837–840.
12. *Войников В.К., Грабельных О.И., Побежимова Т.П.* издр. Стрессовый разобщающий растительный белок БХШ310 индуцирует термогенез в митохондриях пшеницы при гипотермии in vitro // Докл. РАН. 2001. Т. 377, № 4. С. 565–567.
13. *Татаринцев Н.П., Лебедева А.И., Музафаров Е.Н.* и др. Влияние катехинов на АТФазную активность CF_1 , процессы фотофосфорилирования и фотовосстановления $NADP^+$ в хлоропластах // Биохимия. 1984. Т. 49. С. 924–927.
14. *Адешивили Т.Ш., Симонян Г.Г., Тарибрин Г.А., Фадеев Ю.Н.* Влияние токсинов гриба *Bipolaris sorokiniana* (SACC) на фотохимическую активность хлоропластов пшеницы // Физиология растений. 1989. Т. 36. С. 143–149.
15. *Серова З.Я., Подчуфарова К.М., Гесь Д.К.* Окислительно-восстановительные процессы инфицированного растения. Минск: Наука и техника, 1982. 232 с.
16. *Ладыгина М.Е., Рубин Б.А., Тукеева М.И.* Влияние вируса табачной мозаики на энергетический обмен разных по устойчивости видов табака // Физиология растений. 1966. Т. 13. С. 885–891.
17. *Sunderland D.W., Merrett M.J.* Respiration rate, adenosine diphosphate and triphosphate concentrations of leaves showing necrotic local lesion following infection by tobacco mosaic virus // *Physiol. Plant.* 1967. Vol. 20. P. 368–372.
18. *Chrispeels M.J., Raikhel N.Y.* Lectins, lectin genes, and their role in plant defense // *Plant Cell.* 1991. Vol. 3. P. 1–9.

SUMMARY

Babosha A.V. Effect of exogenous monosaccharids and lectins on Hill reaction activity in isolated chloroplasts of intact and infected plants

Effect of monosaccharids and lectins on activity of noncyclic electron transport in chloroplasts (Hill reaction) was investigated in infected plants, with the following pathogenic systems being used: wheat and wheat x couch grass hybrids, infected with a casual organism of powdery mildew *Erysiphe graminis* f. sp. *tritici* Marchal; wheat, infected with *Fusarium* sp.; necrotic and susceptible varieties of tobacco, inoculated with tobacco mosaic virus. Lectins (phytohemagglutinin, extracted from bean, and concanavalin A) and monosaccharids – ligands of exogenous and endogenous lectins (glucose, galactose, D-glucosamine, N-acetyl-D-glucosamine) – were added to the reaction mixture. In the lack of additives the activity of Hill reaction slightly increased in 1–3 days after infection and then decreased down to the control level. At the same time a transitory rise of non-cyclic electron transport in chloroplasts was observed in all the pathogenic systems with addition of N-acetyl-D-glucosamine. Addition of lectins generally did leveling these changes.

УДК 581.712:635.98

ОПЫТ ЧЕРЕНКОВАНИЯ ВЫГОНОЧНЫХ РОЗ В УСЛОВИЯХ ЗАЩИЩЕННОГО ГРУНТА ЮЖНОГО ПРИМОРЬЯ

Е.В. Зорина, С.А. Снежкова, Н.А. Царенко

Существует несколько способов вегетативного размножения садовых роз. В условиях закрытого грунта юга Приморского края значительный интерес представляет стеблевое черенкование, при этом способе побег делится на части, содержащие боковые, верхушечные почки, с расчетом, что в соответствующих условиях у них разовьются придаточные корни и образуется самостоятельное растение. Таким образом, черенкование – ускоренный и простой способ, не требующий специальных приемов, необходимых при окулировке, здесь не возникает проблемы несовместимости с подвоем. Растения получаются генетически однотипные, у них легче получить зимнее цветение. Рост таких растений не зависит от природы корневой системы подвоя. Они имеют короткий период покоя, и при уходе за ними не требуется удаление дикой поросли. Устаревшие или поврежденные надземные части быстро возобновляются за счет молодых побегов из спящих почек. Цель настоящего исследования – разработка биологических основ зеленого черенкования роз защищенного грунта в условиях Южного Приморья.

Вопросам вегетативного размножения роз посвящено немало исследований [1–3] и соответственно технология получения посадочного материала корнесобственных роз на основе стеблевого черенкования в настоящее время в основном отработана и широко применяется, однако еще имеются значительные резервы повышения ее эффективности. Необходимо дальнейшее изучение биологических особенностей регенерации и разработка различных приемов размножения корнесобственных роз. Требуют развития экспериментальные работы по выявлению оптимальных режимов укоренения черенков и разработка всех элементов технологии черенкования непосредственно в условиях юга Приморского края.

Для разработки наиболее эффективного способа вегетативного размножения выгонных роз в течение семи лет (1996–2003 г.) проводили ряд опытов в условиях защищенного грунта Ботанического сада-института ДВО РАН Владивостока. Укореняемость черенков изучали у 72 сортов садовых роз. При постановке оранжерейных экспериментов было исключено применение БАВ с целью

выявления естественных способностей к регенерации у различных сортов роз. Черенки сортовых роз (с двумя почками) помещали для укоренения под каркасы из полиэтиленовой пленки в субстрат, состоящий из верхнего двухсантиметрового слоя песка и нижнего 5–7 см слоя, представленного смесью песка, листовой земли и дерна в равных количествах. Черенки помещали в субстрат наклонно, с заглублением в верхний песчаный слой только нижней почки. Наблюдения и анализы проводили в среднем один раз в неделю в течение 4–8 нед. Температурный режим в период посадки черенков и первые недели их содержания в парниках поддерживали в пределах 19–21° (не выше 26° и не ниже 15°). В зависимости от температуры парники поливали от 4 до 7 раз в неделю.

Согласно литературным данным, существуют различные способы оформления нижнего среза черенков для укоренения. Так, М.Т. Тарасенко [2] считает, что образование придаточных корней на побегах у многих видов приурочивается к узлу чаще всего со стороны листа в непосредственной близости к пазушным почкам. И так как каллус и корни лучше развиваются со стороны почек, выходит, что наиболее эффективным является косой срез от почки. Для поиска оптимального способа среза в конкретных микроэкологических условиях защищенного грунта был поставлен следующий опыт: вариантами были три типа оформления нижнего среза черенков (прямой, косой от почки и косой к почке) в 5 повторностях (сорта роз *Andeligue*, *Burdund-81*, *Sylvia*, *Sandra*, *Kardinal* из одной садовой группы, представленные 25 черенками). Полученные результаты обрабатывали методом однофакторного дисперсионного анализа [4], который не показал существенных различий между срезами от почки (92% укоренения) и к почке (93%), а прямой срез (84,8%) уступал по количеству укоренившихся черенков двум другим вариантам.

Изучали влияние биостимуляторов (биостил, ДВ-47-4, гетероауксин) на укореняемость роз, контролем служила вода. При обработке данных опыта методом однофакторного дисперсионного анализа получили, что разница между вариантами и контролем несущественна, тем самым наши опыты подтверждают исследования ряда других авторов [5–7] по действию регуляторов роста на декоративные растения.

Для определения наиболее благоприятного периода для размножения роз в конкретных микроэкологических условиях оранжерей провели двухфакторный дисперсионный анализ опыта по черенкованию, где фактор А – способ оформления нижнего среза черенка (два лучших варианта опыта – косой срез от почки и косой срез на почку), а фактор В – срок укоренения (май, июль, декабрь). Использовали сорта роз *Andeligue*, *Burdund-81*, *Sylvia*, *Sandra* из одной садовой группы, по 25 черенков в одной повторности. Полученные результаты опыта показали значительное влияние на укореняемость фактора В – срока черенкования (табл. 1, 2).

В среднем укореняемость составила: в мае – 94%, июле – 82%, декабре – 54%.

Результаты наших опытов показали, что успех размножения черенками в большей степени зависит от календарных сроков черенкования, но даже при оптимальных сроках черенкования нам не всегда удавалось достичь максимальных результатов укоренения по многим сортам. В связи с этим было решено провести морфолого-анатомические исследования процессов каллюсо- и ризогенеза. Ставилась задача выявления индивидуальных сортовых особенностей корнеобразования садовых роз. Морфолого-анатомические исследования проводили с использованием методических указаний [8–10].

Таблица 1
*Приживаемость черенков чайно-гибридных роз
при различных сроках укоренения*

Фактор А (способ)	Фактор В (сроки)	Повторность			
		I	II	III	IV
I срез – на почку (st)	Май	25	24	22	24
	Июль	22	23	20	16
	Декабрь	15	14	10	12
II срез– от почки	Май	25	24	23	21
	Июль	22	22	10	20
	Декабрь	21	13	12	11

Таблица 2
*Результаты дисперсионного анализа опыта по приживаемости
черенков чайно-гибридных роз при различных способах укоренения*

Дисперсия	Сумма квадратов	Степень свободы	Средний квадрат	F _ф	F ₀₅
Общая	554	23			
Способ (А)	2,1	1	2,1	0,8	4,41
Сроки (В)	424,1	2	212,1	75,8	3,55
Взаимодействие (АВ)	4,1	2	2,05	0,7	3,55
Остаток	51,2	18	2,8		

Примечание. Значения критерия Фишера: F_ф – фактическое, F₀₅ – на 5%-м уровне значимости. НСР₀₅ (наименьшая существенная разность) = 2,48 раст.

В качестве объектов для анатомических исследований были выбраны три разных по способности к укоренению сорта роз из двух садовых групп: чайно-гибридные (Чг.) – Sandra (легкоукореняемый), флорибунда (Фл.) – Mercedes (среднеукореняемый), Champagne (трудноукореняемый). Согласно методическим указаниям, были приготовлены поперечные срезы черенков роз до посадки для изучения анатомического строения и выявления различий между черенками, взятыми в фазу бутонизации, и черенками, взятыми в фазу цветения. Такие же поперечные срезы готовили в самом начале каллюсообразования. Изучение анатомического строения стеблей проводили при помощи микроскопа Ломо Микмед-2 при увеличении 10 × 15. Микрофотографии были изготовлены при помощи фотокамеры Nikon.

Вторичная ксилема образует сплошное кольцо (непучкового типа) и представлена сосудами с точечными утолщениями, трахеидами и клетками паренхимы. Сосуды ксилемы крупные, одиночные или собраны в группы по 2–3. В молодых частях стеблей в фазе бутонизации более четко выделяется зона камбия. Анатомическое строение стеблей в фазе цветения отличается от первых менее четкой зоной камбия и значительным увеличением ширины вторичной ксилемы.

Нами была отмечена зависимость между укореняемостью черенков и шириной ксилемы. В черенках, взятых в фазу бутонизации, при укоренении 80–90%

Таблица 3
Зависимость эффективности черенкования роз
от анатомических особенностей черенков

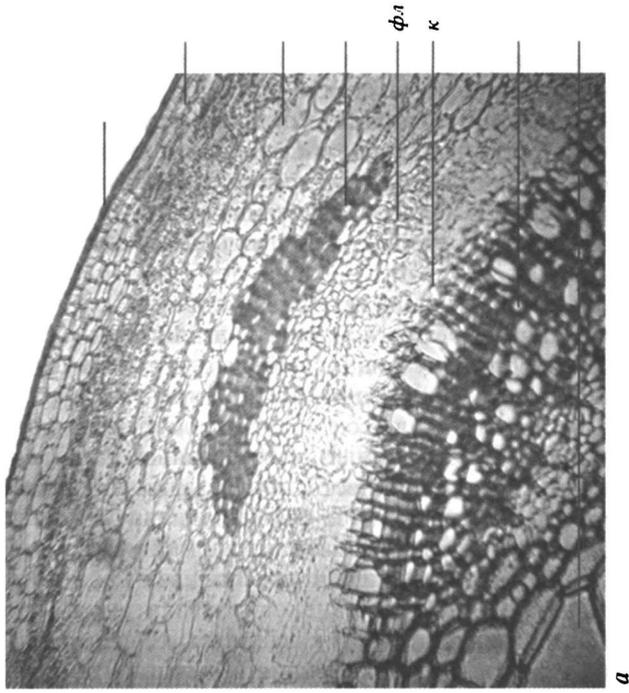
Сорт	Признак			Укорене- ние, %
	Внешние признаки, сочетающиеся со степенью одревесне- ния	Участие типов кле- ток в каллусообразо- вании	Ширина кси- лемы, в % от радиуса стеб- ля	
Сандра (Чг.)	Фаза бутонизации, фаза окрашенного бутона	Камбий, флоэма, паренхима коры	8,6–14,3	80–90
	Фаза цветения	Камбий, флоэма, (иногда паренхима коры)	15,9–19	50–70
Мерседес (Фл.)	Фаза бутонизации, фаза окрашенного бутона	Камбий, флоэма, паренхима коры	10,2–13,6	80–90
	Фаза цветения	Камбий, флоэма	16,3–20,4	50–70
Шампаньер (Фл.)	Фаза бутонизации	Камбий, флоэма, паренхима коры	9,3–13,9	70–80
	Фаза окрашенного бутона, фаза цве- тения	Камбий, флоэма	29,7–34	0

ширина ксилемы составляет в среднем 9–14% (от радиуса ксилемы), в черенках, взятых в фазу цветения, с укоренением 50–70% ширина ксилемы – 16–20% (от радиуса ксилемы) (см. рисунок, б), при большей степени одревеснения (29–34%) – корнеобразования не происходило (табл. 3).

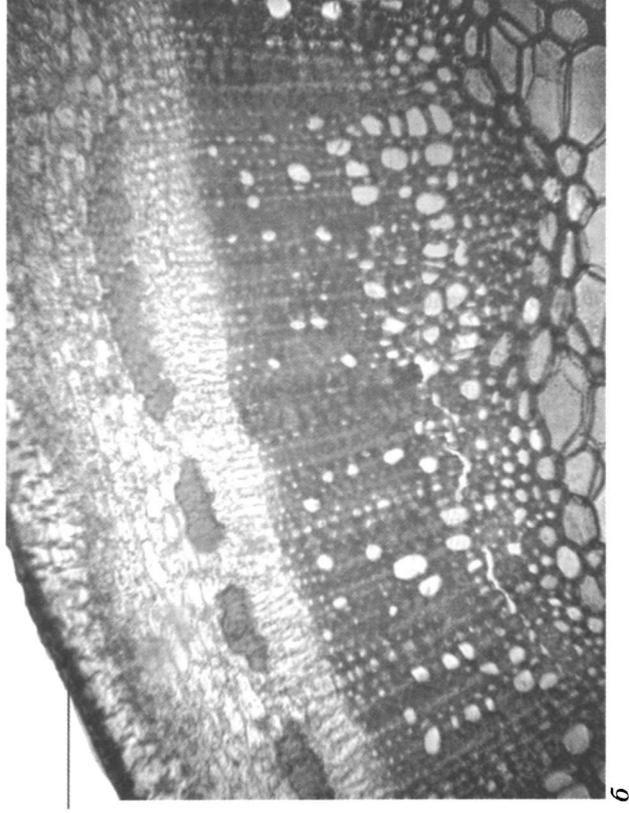
Первыми показателями, позволяющими судить о потенциальной успешности укоренения, были скорость появления и особенность образования каллюса. По времени появления каллюса между сортами особых различий не наблюдалось (7–10-й день после посадки), корнеобразование начиналось на 16–19-й день, но у черенков, взятых в фазу цветения, у многих сортов корнеобразования не происходило.

При изучении каллюсообразования отмечен различный характер заложения и расположения каллюса: валикообразное, очаговое, сплошное. Розы, черенкуемые в фазе бутонизации, образуют каллюс небольших размеров (валикообразный и очаговый), а черенкуемые в фазу цветения чаще всего образуют каллюс больших размеров со сплошным напылом и почти не образуют корней. Анатомические исследования срезов черенков, взятых в разные фазы развития, в начале каллюсообразования показали существенные различия по способу образования каллюса. В черенках, взятых в фазе бутонизации, обладающих высокой меристематической активностью, в образовании каллюса участвуют следующие ткани: камбий, флоэма, паренхима коры, а в черенках, взятых в фазу цветения, – чаще только камбий и флоэма.

Таким образом, как показывают многочисленные исследования и производственный опыт, эффективность черенкования во многом зависит от сроков



а



б

Анатомическое строение побега розы сорта *Sandra* в фазу бутонизации (а) и в фазу цветения (б)

– эпидерма, кол – колленхима, кл – склеренхима, скл – склеренхима, фл – флоэма, ксл – ксилема, кс – ксилема, камб – камбий, к – ксилема, л – перидерма

черенкования, а основным фактором, определяющим срок черенкования, является степень вызревания черенка. Лучшие результаты дает черенкование до начала цветения, так как во время цветения в тканях начинаются процессы одревеснения и корнеобразование у черенков подавляется.

Оптимальные сроки черенкования связаны с физиологическим состоянием маточного растения. У одних сортов оптимальный период черенкования приходится на первую половину фазы интенсивного роста, как, например, у сорта Champagne. При размножении этого сорта проводили опыт, результаты которого обрабатывали методом двухфакторного анализа: фактор А – сроки черенкования (февраль, март), фактор В – степень одревеснения черенка. Результаты укореняемости при февральском черенковании – 76%, а в марте – 20%. В этом случае на укореняемость в значительной степени влияет степень вызревания черенка. У других, на примере сорта Sandra, этот период более растянут, продолжается до конца фазы интенсивного роста. Следует отметить, что во всех случаях с прекращением роста побегов в длину способность черенков к укоренению резко падала. Характерно, что с затуханием роста побегов в длину не только снижался процент укоренения черенков, но и существенно уменьшалось количество образующихся корней, тормозилось пробуждение почек, а укоренившиеся черенки отличались слабым приростом. Поэтому при размножении стеблевыми черенками очень важно правильно установить срок черенкования, когда растение физиологически наиболее подготовлено к регенерации, и выбрать тип черенков необходимой степени одревеснения, при которой черенки обладают наибольшей потенциальной способностью к укоренению.

Таким образом, скорость и качество корнеобразования в условиях теплицы в первую очередь зависят от степени вызревания побегов и от физиологического состояния маточных растений.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Иванова З.Я.* Биологические основы вегетативного размножения древесных растений стеблевыми черенками. Киев: Наук. думка, 1982. 286 с.
2. *Тарасенко М.Т.* Зеленое черенкование садовых и лесных культур. М.: Изд-во МСХА, 1991. 272 с.
3. *Клименко З.К.* Биологические особенности и селекция роз группы флорибунда в Крыму: Автореф. дис. канд. биол. наук. Ялта, 1971. 24 с.
4. *Доспехов Б.А.* Методика полевого опыта: (с основами статистической обработки результатов исследований). М.: Агропромиздат, 1985. 351 с.
5. *Рункова Л.В.* Действие регуляторов роста на декоративные растения. М.: Наука, 1984. 152 с.
6. *Турецкая Р.Х.* Эндогенные факторы корнеобразования растений. М.: Наука, 1975. С. 126–145.
7. *Турецкая Р.Х.* Физиология корнеобразования у черенков и стимуляторы роста. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 261 с.
8. *Александров В.Г.* Анатомия растений. М.: Высшая школа, 1966. 431 с.
9. *Довбыш Н.Ф., Олейник Н.А., Кудина Г.А.* К изучению особенностей каллюсо- и ризогенеза при вегетативном размножении растений // Тез. докл. Междунар. науч. конф. Кривой Рог, 1993. С. 225–226.
10. *Хржановский В.Г., Пономаренко С.Ф.* Практикум по курсу общей ботаники: М.: Высшая школа, 1979. 422 с.

SUMMARY

Zorina E.V., Snezhkova S.A., Tsarenko N.A. Experience of rose grafting under indoor conditions in South Primoriye

The results of experiments rose grafting in conservatory (different variants of the lower cut accomplishment in cuttings, effect of biostimulators, date of grafting) are presented. Morphological and anatomical investigations on the process of callus formation and rhizogenesis were conducted. The main factor, determining the date of grafting, was considered to be an extent of cutting maturity.

УДК: 635.965.286.3.58(584,5)

ИНТРОДУКЦИЯ ГЕОРГИН (*DAHLIA GAV.*) В УСЛОВИЯХ ЗАПАДНОГО ПАМИРА

Г.Д. Худжамова

Работы по интродукции декоративных растений на Западном Памире начались в 1940 г., когда на базе Хорогского стационара был создан Памирский ботанический сад. Результаты интродукционных опытов показали, что своеобразие природных условий Памира оказывает сильное влияние на жизнедеятельность испытываемых культур.

Климат этого района засушливый, резко континентальный. Количество атмосферных осадков в зависимости от метеорологических условий разных лет и высоты над уровнем моря колеблется в пределах 200–300 мм. Солнечная радиация отличается повышенной активностью и специфическим спектральным составом, важной частью которого является коротковолновое излучение в пределах 280–400 мкм. Среднесуточная температура выше 5° наблюдается с первой декады марта до первой декады ноября. Температура на почве зимой опускается до –32, а летом поднимается до 35°. В течение суток температура сильно колеблется. Весной и осенью утренние заморозки при жарком дне представляют собой обычное явление.

Сад расположен на склонах с перепадом высот от 22100–3500 над ур. моря.

Здесь встречаются два зональных типа почв:

1) горные – светло-коричневые, распространенные на Западном Памире в интервале высот 2000–3000 м.

2) высокогорья – пустынно-степные выщелоченные, распространенные выше 3000 м.

Опыты по интродукции георгин, начатые Л.Ф. Остаповичем [1], показали, что природные условия Памирского ботанического сада благоприятны для их выращивания [1]. Родина георгин – горные районы Центральной и Южной Америки, здесь они встречаются на склонах гор от 2400 до 2600 над ур. моря, где характерны высокие дневные температуры и низкие ночные [2].

Таким образом, условия относительно близки природным условиям местобитания георгин.

В Памирском ботаническом саду в течение 3 лет нами изучались 35 сортов и 4 формы георгин, относящихся к 7 группам: двухрядные, анемоновидные, пионовидные, декоративные, шаровидные, помпоновидные, хризантемовидные.

Более подробно описано 10 сортов; Айни, Вечный Огонь, Бумажный Фонарик, 8-е Марта, Турист, Justin Cerner, Joseph Langtress, Osiris, Severin's Triumph, Negerkorf.

Данные фенологических наблюдений показали, что все исследуемые сорта обильно и продолжительно цвели. Продолжительность цветения георгин – признак, зависящий от погодных условий года (табл. 1). Бутонизация начинается в начале июля. Начало цветения приходится на середину июля, массовое цветение на август. Цветение продолжается до осенних заморозков, продолжительность составляет от 65 до 78 дней.

Как видно из приводимых показателей, наибольшая продолжительность цветения наблюдается у таких сортов георгин, как Negerkorf, Joseph Langtress, Osiris, Айни, Бумажный Фонарик. Средняя продолжительность цветения отмечена у сортов: Вечный Огонь, Severin's Triumph.

Таблица 1
Фенологические показатели георгин в зависимости от года выращивания

Сорт	Начало вегетации ростовых побегов			Бутонизация		
	2000	2001	2002	2000	2001	2002
Justin Cerner	04.06	25.05	06.06	10.07	16.07	18.07
Турист	06.06	26.05	05.06	10.07	09.07	11.07
Вечный Огонь	29.05	05.06	06.06	11.07	08.07	15.07
Айни	27.05	30.05	07.06	08.07	10.07	17.07
Joseph Langtress	29.05	01.06	04.06	10.07	07.07	11.07
Osiris	04.06	07.06	09.06	12.07	08.07	07.07
Severin's Triumph	30.05	05.06	07.06	08.07	10.07	14.07
Бумажный Фонарик	07.06	03.06	09.06	08.07	12.07	15.07
8-е Марта	06.06	06.06	08.06	05.07	07.07	10.07
Negerkorf	04.06	23.06	05.06	02.07	05.07	07.07

Цветение						Продолжительность цветения, дни		
Начало			Конец					
2000	2001	2002	2000	2001	2002	2000	2001	2002
19.07	22.07	25.07	25.09	30.09	07.10	67	69	71
21.07	19.07	25.07	25.10	28.09	05.10	66	70	71
19.07	20.07	24.07	23.09	28.09	04.10	65	68	72
17.07	19.07	23.07	20.09	28.09	03.10	65	70	71
20.07	19.07	25.07	27.09	28.09	05.10	68	70	73
25.07	20.07	26.07	25.09	28.09	10.10	61	69	74
23.07	20.07	24.07	25.09	28.09	05.10	66	69	72
24.07	20.07	26.07	25.09	28.09	10.10	62	69	72
16.07	19.07	21.07	25.09	28.09	10.10	66	67	73
15.07	15.07	19.07	20.09	28.09	06.10	69	72	78

Раноцветущими оказались сорта Negerkorf (15 июля) и 8-е Марта (16 июля). К среднецветущим относятся Бумажный Фонарик, Айни, Турист, Вечный Огонь, Osiris, Joseph Langtress, Severin's Triumph (20 июля).

Для Западного Памира наиболее перспективны сорта с ранними средними сроками цветения. Период вегетации 120–130 дней.

В зависимости от погодных условий года, а также и от принадлежности к сорту растения по высоте несколько различаются: так, сорта Бумажный Фонарик, 8-е Марта, Osiris относятся к высокорослым растениям (85–100 см), к среднерослым Вечный Огонь (55 см), Айни (75,5 см), Severin's Triumph (76 см) (табл. 2).

Таблица 2
Высота георгин в зависимости
от года выращивания

Сорт	Высота растений, см		
	2000	2001	2002
Justin Cerner	87,5	87,0	88,0
Турист	85,9	84,5	86,0
Вечный Огонь	55,0	54,8	55,0
Айни	75,5	75,0	75,8
Joseph Langtress	78,8	79,0	79,2
Osiris	100,0	101,0	99,8
Severin's Triumph	76,0	76,0	76,2
Бумажный Фонарик	90,0	89,6	89,0
8-е Марта	78	78,6	78,0
Negerkorf	89	90,0	88,8

Важное значение также имеет длина цветоноса, особенно у сортов, используемых для срезки. В условиях Памирского ботанического сада, как показали наши наблюдения, наибольшая длина цветоноса – у сортов Бумажный Фонарик (31–13 см), Osiris (29–30), Severin's Triumph (32–33).

При выборе перспективных сортов большую роль играют окраска соцветий и ее устойчивость. Наиболее декоративны соцветия ярких, чистых тонов, как у Osiris, Вечный Огонь, Айни.

При определении декоративности сорта большое значение имеют форма и размер со-

цветий. Более крупные по величине соцветия отмечены у сортов Joseph Langtress (19–20 см), Osiris (18–20 см), Justin Cerner (16–18 см), Айна (19–20 см).

Обилие закладывающихся соцветий у многих сортов георгины – Айни, Турист, Бумажный Фонарик, Severin's Triumph, Justin Cerner, Negerlorf – показывает хорошую приспособленность растений к местным условиям. При выращивании георгин применяли обычную агротехнику. На Западном Памире оптимальный срок высадки клубней георгины в грунт – конец апреля и начало мая, когда минует опасность заморозков. Высаживают их в грунт на расстоянии 70–80 см друг от друга в специально подготовленные, заполненные компостом и перепревшим навозом гряды.

Почва под георгинами должна быть среднего механического состава, суглинок достаточно питательный и влагоемкий. Георгины на ранних этапах роста нуждаются в большом количестве удобрений. Это связано с тем, что на ранних стадиях развития идет интенсивный рост не только вегетативной части, но и клубней [3].

Проводятся следующие подкормки: первая в фазе бутанизации из расчета 8–10 г карбамида/м² или навозной жижи 2–3 л под каждое растение, вторая в фазе цветения 8–10 г фосфора.

За вегетацию, с конца мая по октябрь, георгины нуждаются в поливе.

Эффектность цветников во многом определяется состоянием растений, в том числе отсутствием болезней. Растения, пораженные болезнями и вредителями, отстают в развитии, теряют декоративность или полностью погибают.

Наблюдения показали, что в условиях Западного Памира георгины практически не повреждаются болезнями и вредителями, что делает эту культуру привлекательной при создании цветников.

Поэтому районы Западного Памира могут стать базой для сбора генофонда видов и сортов георгин, в настоящее время сильно пораженных болезнями и вредителями в большинстве стран с умеренным влажным климатом (Европа, Северная Америка, Северная Азия).

Таким образом, можно сделать следующие выводы.

На Западном Памире все исследованные сорта георгин проходят полный цикл развития. Вегетация здесь продолжается 120–130 дней, а цветение – 78–80 дней.

Сходство климатических условий природных местообитаний видов георгин на высокогорьях Центрального, Южного и Западного Памира обеспечивает перспективность выращивания георгин на Памире, способствует их отличному состоянию, делает желательным создание на Западном Памире базы для сбора генофонда этого рода (видов и сортов).

На основании проведенных исследований для использования в озеленении населенных пунктов Западного Памира рекомендованы сорта: Айни, Вечный Огонь, Турист, 8-е Марта, Osiers, Justin Cerner, Joseph Langtress, Sever's Triumph, Negerkorf.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. *Остапович Л.Ф.* Цветочно-декоративные растения в западных районах ГБАО Таджикской ССР. Душанбе, 1972. 134 с.
2. *Заливский И.Л.* Георгины. М.; Л., 1954. 65 с.
3. *Мантрова Е.З.* Удобрение декоративных растений. М.: Изд-во МГУ, 1965. С. 32–34.

Ботанический сад Памирского биологического института
им. Х. Юсуфбекова АН Республики Таджикистан, г. Хорог

Поступила в редакцию 20.01.2006 г.

SUMMARY

Khudzhamova G.D. Introduction of dahlia (*Dahlia Cav.*) into the Western Pamirs

The results on 3-year introduction of 10 dahlia cultivars in the Pamirs Botanical Garden have been analyzed. The prospects of dahlia introduction in the Western Pamirs are explained by ecological similarity of introduction locality in the Western Pamirs to natural habitats in the mountains of Central and South America.

СЕМЕНОВЕДЕНИЕ

УДК 574.6:582.942.4

ОСОБЕННОСТИ ПОКОЯ И ПРОРАСТАНИЯ СЕМЯН *CUSCUTA JAPONICA CHOISY*

Н.Ю. Леусова, А.В. Крылов, Э.В. Некрасов

Повилика – облигатный паразит цветковых растений. Одна из особенностей повилики как паразита – большое количество семян, которое исчисляется тысячами на одно растение [1]. Семена – главный источник засорения полей [2]. Семена могут накапливаться на полях в результате обсеменения, вносятся с плохо очищенным посевным материалом, нередко с поливными водами. Кроме того, семена прорастают постепенно, период покоя может длиться 4–5 лет, а по некоторым сведениям до 20 лет [1, 3]. Покой семян является важным приспособительным механизмом сохранения видов. Способность семян находиться в состоянии покоя обеспечивает растениям возможность переживать неблагоприятные для их существования периоды года, с одной стороны, и создает запас семян в почве – с другой. Покой семян сорных растений создает дополнительные трудности в борьбе с засорением посевов [2, 4, 5], поэтому изучение природы покоя семян повилики и условий его преодоления имеет первостепенное значение для разработки мер борьбы с этим сорняком.

Многие виды рода *Cuscuta* характеризуются твердосемянностью, сопряженной с отмечается состояние твердосемянности, характеризующееся полной водонепроницаемостью семенной оболочки [5–8]. Состояние твердосемянности развивается постепенно, по мере высыхания семян на последних фазах созревания или во время хранения после отделения их от материнского растения [7]. М.Г. Николаева [9] указывает, что у семян одних и тех же растений твердосемянность проявляется не всегда и в различной степени, в зависимости от степени зрелости семян, условий созревания и хранения. Глубина покоя варьирует не только у разных видов, но нередко в пределах одного вида и даже растения. Разнокачественность по глубине покоя может быть связана с популяционной неоднородностью растений или разновременностью цветения (например, у видов *Chenopodium*, *Portulaca*, *Actinidia* и др.), что наблюдается даже в пределах одного растения на разных уровнях соцветия (*Digitalis*) [9]. Очевидно, что немалое влияние на семена оказывают эколого-географические условия формирования видов.

По некоторым данным, полужелтые свежесобранные семена повилики или семена после 12 сут дозревания в околоплоднике хорошо прорастают [1, 5, 8].

У повилики китайской (*C. chinensis* Lam.) эта особенность связана с толщиной оболочки семян [8]. Быстро прорастают незрелые семена хмелевидной, полевой, китайской и других видов. Высокий процент прорастания (86%) дает проращивание незрелых семян *C. gronovii* Willd.ex Schult после выдерживания их в течение 20 сут при 30° [5]. Оболочка незрелых семян *C. campestris* Yunck, состоит из четырех отчетливых слоев: эпидермиса с наружной кутикулой, гиподермы, состоящей из удлинённых относительно тонкостенных клеток, палисадного слоя, богатого органеллами и маленькими вакуолями, и несколькими рядами паренхимных клеток, содержащих крахмал [7]. После высыхания (от 5 до 10 дней) эпидермальные клетки плазмолизируются и тангенциальные стенки разрушаются. Это является причиной четкой сетчатой структуры зрелых семян. Цитоплазма клеток гиподермы коагулирует и осажается, появляется вторичная стенка развитого палисадного слоя. Семена повилики, созревшие 15 дней, рассматриваются как покоящиеся. Не подлежит сомнению, что оболочка оказывает тормозящее влияние на прорастание семян.

При нарушении твердосемянности семена приобретают способность к набуханию и при благоприятных условиях быстро прорастают, так как их зародыши обычно не находятся в покое. В естественных влажных условиях у некоторых видов семена постепенно и очень медленно утрачивают твердость; этот процесс может продолжаться много лет. Наряду с этим быстрое прорастание твердых семян нередко провоцируют различные температурные и биотические воздействия [5]. Этой же точки зрения придерживаются и другие авторы [10–13].

Твердые семена сельскохозяйственных культур обычно перед посевом подвергаются различного рода физическим или химическим обработкам. Используют скарификацию, замачивание в концентрированной серной кислоте, ошпаривание кипятком и т.д. [4, 5]. Причины, вызывающие торможение прорастания покоящихся семян, различны. Соответственно различны и условия нарушения покоя. В связи с изложенным выше способ обработки должен устанавливаться опытным путем. В “Справочнике по проращиванию покоящихся семян” [5] даны сведения по прорастанию некоторых видов повилики. Так, например, *C. arvensis* Beyrich ex Engelm вообще не имеет покоя, а семена *C. viciae* (Koch), Scnzlein et Schonch находятся в покое, не связанном с твердосемянностью. Для *C. epithymum* (L.) L. (*C. trifolii* Bab.), *C. reflexa* Roxb., *C. gronovii* Willd.ex Schult характерен значительный процент твердых семян. У *C. europaea* L. var. *viciae* Engelm. покой не связан с твердосемянностью. У этого вида прорастание стимулирует холодная стратификация [5, 14].

В Приамурье обнаружено 3 вида повилики: *C. japonica* Choisy, *C. campestris* Yunck, *C. europaea* L. [15]. Сведения отечественных ученых по прорастанию *C. japonica* отсутствуют. По данным японских авторов, семена повилики японской обладают выраженной твердосемянностью и при обработке концентрированной серной кислотой (от 15–30 мин [11]) дают прорастание 97–99%.

Таким образом, для большинства видов повилики характерна твердосемянность. Химическая природа веществ, ее обуславливающих, неизвестна. В одной из работ [7] высказано предположение, что непроницаемость для воды связана с дублированием белков гиподермы. Однако это предположение не подтверждено авторами экспериментально.

Целью данной работы было установить факторы, влияющие на прорастание семян повилики *Cuscuta japonica* и определяющие химическую природу твердосемянности.

Объектом исследований служили зрелые семена повилики японской (*Cuscuta japonica* Choisy) урожая 2001–2004 гг. Для опытов отбирали семена, одинаковые по размеру, без видимых повреждений. Семена в количестве 30 шт. помещали в чашки Петри на увлажненную фильтровальную бумагу (субстрат) и проращивали при 22–24°. Проросшими считали наклевывшиеся семена, у которых длина проросших осевых органов превышала половину ширины семени.

Семена подвергали стратификации путем выдерживания во влажной среде при низких положительных температурах (6°, 14°) в течение 1, 2, 4 и 6 мес.

Механическую скарификацию (механическое повреждение водонепроницаемых покровов) проводили с использованием наждачной бумаги (поверхностная скарификация); практически полное удаление семенной оболочки (жесткая скарификация) осуществлялось ножницами. Химическую скарификацию вызывали обработкой семян концентрированной серной кислотой (H₂SO₄ конц.) при температуре 20–22° с различным временем выдерживания: 5, 10, 30 мин; 1, 2, 4, 6 ч.

Поверхности оболочек семян повилики, обработанных конц. H₂SO₄, просматривали в сканирующем электронном микроскопе JEOL jsm-35 C (Япония). Для этого объект исследования фиксировали на отдельных предметных столиках, подсушивали и напыляли углеродом в вакуумной установке ВУП-4 для создания токопроводящей поверхности.

Химическую обработку проводили в соответствии с требованиями, указанными в “Справочнике по проращиванию покоящихся семян” [5]. Использовали следующие вещества: KMnO₄ различной концентрации (слабо-розовый, розовый, интенсивно-розовый); HCl в разных концентрациях со значениями pH от 2 до 5. Для удаления возможного ингибитора из семенной оболочки или для ее избирательного повреждения использовали длительное промывание семян проточной водой в течение 12 сут при температуре воды 10–12°; обработку 80%-ным этиловым спиртом в течение 9 сут; замачивание семян в хлороформе в течение 5, 10 мин; 1, 20 ч.

В последующем для проращивания семян использовали конц. H₂SO₄. Семени, не прораставшие в течение 4 дней, считали нежизнеспособными.



Рис. 1. Влияние скарификации на прорастание семян *Cuscuta japonica*

а – поверхностная скарификация, б – жесткая скарификация, в – контроль

Измерения проводили в трехкратной биологической повторности.

При благоприятных для семян внешних условиях (температура 22–24°) процент прорастания оставался на уровне 2–5% (рис. 1, 2). Следовательно, большинство семян повилики японской находится в органическом покое. Поверхностная механическая скарификация, стратификация не дали значительного увеличения прорастания по сравнению с контролем (рис. 1, 2). Эти данные расходятся с имеющимися в литературе по другим видам повилик, где рекомендуются эти методы воздействия [5, 7, 8]. Механическая скарификация центрифугированием

при 2000g увеличивала прорастание семян до более 90% [7]. В нашем эксперименте жесткая механическая скарификация с практически полным удалением семенной оболочки давала высокий процент прорастания (97%) (рис. 1). Таким образом, высокий процент прорастания семян определяется с выбранным методом проведения механической скарификации. Кроме того, эти данные свидетельствуют, что для прорастания семян повилики японской не требуется доразвитие зародыша. Покой семян повилики не является комбинированным, а связан только с непроницаемостью семенной оболочки для воды.

В ходе проведения эксперимента мы использовали семена, обработанные растворами перманганата калия разной концентрации. Прорастание семян при воздействии такого рода не отличалось от контроля. Низкие концентрации рН (рН 2 и рН 3) вызывали повышение набухания семян, но не вызывали прорастания. Обработка при рН 4, рН 5 не приводила ни к набуханию, ни прорастанию.

Промывание семян проточной водой в течение 12 сут не привело к существенному увеличению доли проросших семян. 80%-ный этиловый спирт используется для экстракции фенольных соединений, однако обработка семян вызывала лишь незначительное увеличение процента прорастания семян (до 8%) в первые сутки обработки по сравнению с контролем (3%). Дальнейшее воздействие спиртом в течение 9 сут не приводило к ускорению прорастания. Замачивание семян в хлороформе в течение 5, 10 мин; 1, 20 ч не влияло на прорастание семян повилики. Во всех описанных случаях обработка непроросших семян конц. H_2SO_4 приводила к их 100%-ному прорастанию, что свидетельствует о сохранении ими жизнеспособности. По-видимому, вещества, обеспечивающие твердосемянность повилики, не экстрагируются водой, полярными и неполярными органическими растворителями. Возможно, твердосемянность в первую очередь определяют белки оболочки семян повилики.

Результаты исследования действия H_2SO_4 подтвердили стимулирующее влияние такой обработки. По сравнению с контролем (3%) процент прорастания достигал 100% (рис. 3, 4). Этот факт согласуется с имеющимися данными по некоторым

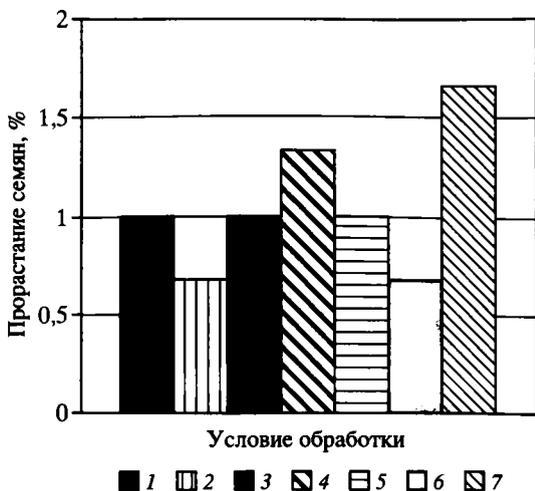


Рис. 2. Влияние стратификации на прорастание семян *Cuscuta japonica*

1 – 1 мес, 6°, 2 – 2 мес, 6°, 3 – 4 мес, 6°, 4 – 1 мес, 14°, 5 – 2 мес, 14°, 6 – 4 мес, 14°, 7 – контроль, 22°



Рис. 3. Влияние концентрированной серной кислоты на прорастание семян *Cuscuta japonica*

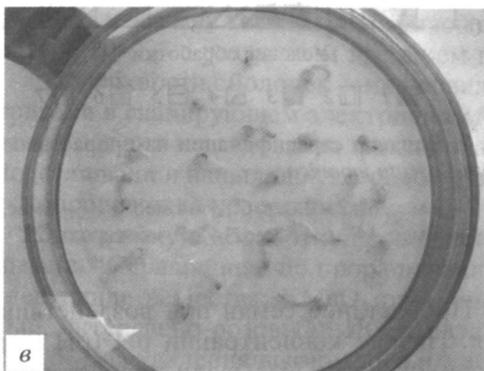
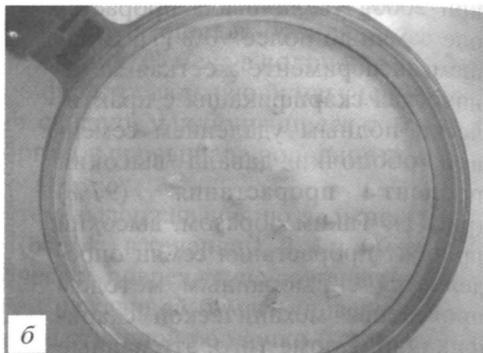
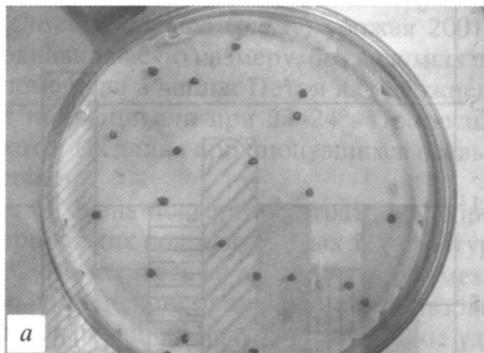


Рис. 4. Семена *Cuscuta japonica*

а – необработанные серной кислотой (22°, дистиллированная вода), *б* – обработанные концентрированной серной кислотой в течение 1 ч, *в* – то же в течении 17 ч

другим видам повилик. Так, для *C. gronovii* Willd.ex Schult. характерен значительный процент твердых семян, при этом рекомендуется обработка в течение 15 мин конц. H_2SO_4 : на 18-е сутки прорастает более 80% семян [5]. Однако некоторые авторы считают, что обработка H_2SO_4 снимает покой, но обычно не так эффективна, как механическая скарификация [7]. Выдерживание в конц. H_2SO_4 в течение 15 мин давало прорастание от 2 до 26% для повилики полевой [7]. M.S. Zaroug, K. Ito [11] отмечали, что при обработке семян повилики японской *Cuscuta japonica* Choisy конц. серной кислотой процент прорастания достигал 97–99% с временем выдерживания 15–30 мин в интервале температур 5°–30°. В нашем эксперименте мы проводили обработку конц. H_2SO_4 при температуре 20°–22°. Однако процент прорастания при обработке конц. H_2SO_4 в течение 10 и 30 мин отличался от данных, полученных японскими исследователями, и составлял 5–6 и 40% по сравнению с 68 и 98% соответственно. Возможно, это связано с эколого-географическими условиями формирования вида и наблюдаемые различия в свойствах семян повилики японской представляют собой доказательство происходящей внутривидовой изменчивости растений в процессе приспособления к условиям существования. Японская популяция повилики японской формировалась в более южном климате по сравнению с амурской популяцией, что и определяет разницу в обработках. Такие сведения показаны, например, для рода *Fraxinus* [9]. Так, в пределах одного вида *F. excelsior* L. на юге (Молдавия, Крым, Кавказ) покой семян неглубок и для нарушения его достаточно кратковременной стратификации. В средней полосе России величина зародыша меньше. Для прорастания таких семян необходима длительная двухэтапная стратификация.

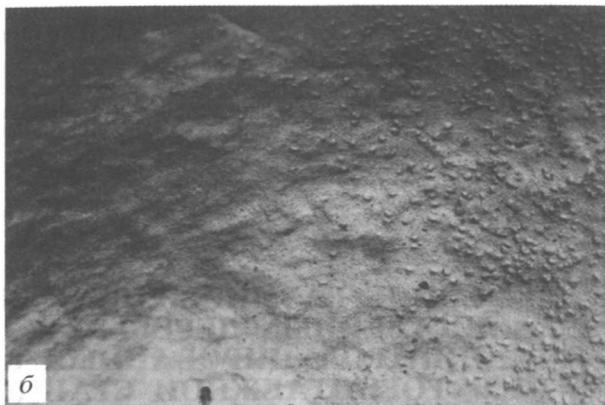
Сканирующая электронная микроскопия показала (рис. 5), что при воздействии концентрированной серной кислотой происходит снятие верхних слоев оболочки и потеря сетчатой структуры зрелых семян. Исследования поверхности семян *C. campestris* и *C. pedicellata* Ledeb. [7, 16] показывают, что непроницаемые слои оболочки расположены выше световых линий, возможно, к поверхности раздела гиподермы и палисадного слоя. Это показывает, что плотно окрашенный ма-

Рис. 5. Поверхность семени *Cuscuta japonica* под электронным микроскопом

а – ячеистая поверхность необработанного семени, *б* – то же после выдерживания семени в концентрированной серной кислоте



10KV X2200 0123 10.0U



15KV X120 004 4 100.0U

териал, образующий основу гиподермы во время высыхания, должен сниматься механически или гидролизываться кислотой для проникновения воды в покоящиеся семена.

Семена повилики японской *Cuscuta japonica* находятся в глубоком органическом покое в состоянии твердосемянности, связанном с непроницаемостью семенных покровов. Высокий процент прорастания (99–100%) наблюдается при воздействии конц. H_2SO_4 . Вероятно, твердосемянность в первую очередь определяют белки оболочки.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бейлин И.Г. Паразитизм и эпифитотииология. М.: Наука, 1986. 351 с.
2. Мельникова Р.Д. О жизнеспособности семян повилек в воде // Докл. АН УзССР. 1956. № 4. С. 41–44.
3. Тарр С. Основы патологии растений. М.: Мир, 1975. 587 с.
4. Физиология и биохимия покоя и прорастания семян. М.: Колос, 1982. 495 с.
5. Николаева М.Г., Разумова М.В., Гладкова В.Н. Справочник по проращиванию покоящихся семян. Л.: Наука, 1985. 348 с.
6. Gaertner E.E. Studies of seed germination, seed identification, and host relationships in Dodders, *Cuscuta* spp. // Mem. Cornell Agr. Exp. Sta. 1950. Vol. 294. P. 1–56.
7. Hutchison J.M., Ashton F.M. Effect of desiccation and scarification on the permeability and structure of seed coat of *Cuscuta campestris* // Amer. J. Bot. 1979. Vol. 66. P. 40–46.
8. Marambe B., Wijesundara D.S.A., Tennakoon K.U. et al. Growth and development of *Cuscuta chinensis* Lam. and its impact on selected crops // Weed Biol. and Manag. 2002. Vol. 2. P. 79–83.
9. Николаева М.Г. Особенности прорастания семян в зависимости от филогенетического положения растений и эколого-географических условий обитания // Физиология растений. 1999. Т. 46. С. 432–437.
10. Charles D.J., Singh M., Sanwal G.G. Biochemical changes during germination and seedling growth in *Cuscuta campestris* // Physiol. Plant. 1982. Vol. 56, N 2. P. 211–216.
11. Zaroug M.S., Ito K. Notes on the germination of Japanese dodder (*Cuscuta japonica* Choisy) // J. Jap. Bot. 1987. Vol. 62. P. 140–143.

12. Haidar M.A., Iskandarani N., Sidahmed M., Baakbaki R. Response of field dodder (*Cuscuta campestris*) seeds to soil solarization and chicken manure // Crop Protect. 1999. Vol. 18. P. 253–258.
13. Haidar M.A., Orr G.L., Westra P. The response of dodder (*Cuscuta spp.*) seedlings to phytohormones under various light regimes // Ann. Appl. Biol. 1998 Vol. 132, N 2. P. 331–338.
14. Gaertner E.E. Dormancy in the seed of *Cuscuta europea* // Ecology. 1956. Vol. 37. P. 389.
15. Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб.: Наука, 1995. Т. 7. 395 с.
16. Lyshede O.B. Studies on mature seeds of *Cuscuta pedicellata* and *C. campestris* by electron microscopy // Ann. Bot. 1992. Vol. 69, N 4. P. 365–371.

Амурский филиал Ботанического сада-института ДВО РАН,
Благовещенск

Поступила в редакцию 03.04.2005 г.

SUMMARY

Leusova N.Yu., Krylov A.V., Nekrasov E.V. The characteristics of dormancy and germination of *Cuscuta japonica* Choisy seeds.

The dodder is known to have hard seed coat. True dormancy, characteristic of dodders' seeds, is conditioned by impermeability of seed coats. Pretreatment with concentrated sulphuric acid results in 99–100% seed germination.

УДК 631.529

СЕМЕННОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ СЕВЕРОАМЕРИКАНСКИХ ЛИСТВЕННЫХ ДЕРЕВЬЕВ И КУСТАРНИКОВ, ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ В ДЕНДРАРИЙ ГОРНОТАЕЖНОЙ СТАНЦИИ ДВО РАН

Н.А. Коляда

Успех интродукционной работы в значительной мере определяется возможностью получения семенного потомства растений [1–3]. Оценке качества семян и семенного потомства североамериканских интродуцентов посвящен ряд работ [4–9 и др.].

В течение трех лет (2001–2003 гг.) мы изучали особенности семенного размножения 30 видов североамериканских лиственных древесных растений (с использованием методики Н.С. Зориной, С.П. Кабанова [10]). Для улучшения всхожести проводили стратификацию семян в соответствии с существующими методиками их предпосевной подготовки [11]. После прохождения стратификации семена помещали на проращивание.

Возможность семенного возобновления интродуцентов зависит от качества продуцируемых ими семян. Поэтому показатели качества семян могут служить одним из критериев успешности акклиматизации вида в новом районе [12, 13]. Показатели качества семян определяют их пригодность к посеву, дают возможность рассчитать площадь, необходимую для посева, определить нормы высева и число выращенных растений, изучить особенности семеношения видов, которые при интродукции в новых условиях часто не дают хорошо развитых семян [13].

Одним из основных показателей качества семян считается масса 1000 шт. семян в воздушно-сухом состоянии [14]. Учитывая специфику интродукцион-

Средние показатели качества и всхожести семян за 2001–2003 гг.

Вид	Масса 100 шт. плодов, г	Число семян в 1 плоде, шт.	Масса 1000 шт. семян, г	Всхожесть, %
<i>Ace negundo*</i>	3,6±0,019**	1	31,3±0,81	51,2±1,6
<i>Amelanchier spicata</i>	53,1±2,54	2,8±0,47	5,04±0,1	82,5±2,39
<i>A. alnifolia</i>	47,2±1,7	3,1±0,47	4,55±0,25	77,85±1,8
<i>Amorpha fruticosa</i>	1,9±0,16	1	–	86,14±1,9
<i>A. paniculata</i>	1,47±0,13	1	–	77,8±2,06
<i>Aronia melanocarpa</i>	68,2±2,19	3,7±0,35	2,9±0,24	79,28±1,55
<i>Berberis canadensis</i>	7,98±0,27	2,5±0,18	10,071±	84,8±2,75
<i>Gymnocladus dioicis</i>	–	5,1±0,44	1956±5,34	54,1±2,07
<i>Cerasus besseyi</i>	69,7±1,26	1	123,2±0,44	39,9±0,76
<i>Catalpa bignonioides</i>	–	–	5,21±0,19	23,2±1,08
<i>Crataegus flabellata</i>	97,7±2,64	4±0,25	60,81±1,06	59,01±1,56
<i>C. macracantha</i>	71,1±1,4	2,6±0,16	62,9±1,64	51,1±2,69
<i>C. rotundifolia</i>	108±3,7	4,5±0,16	74,4±2,13	58,9±3,46
<i>C. submollis</i>	227±1,52	4,4±0,18	105,4±2,08	63,37±1,99
<i>Cornus asperifolia</i>	21,05±0,62	1	19,05±0,67	85,6±3,01
<i>C. stolonifera</i>	20,37±0,68	1	26,6±0,63	90,5±2,32
<i>Fraxinus pensylvanica</i>	2,58±0,22	1	–	41,64±1,19
<i>Padus pensylvanica</i>	37,6±1,07	1	32,5±0,62	84,75±1,37
<i>P. serotina</i>	36,74±0,54	1	56,9±0,91	74,3±1,32
<i>P. virginiana</i>	49,7±1,72	1	72,8±0,8	84,9±2,18
<i>Parthenocissus quinquefoli</i>	22,05±0,51	2,77±0,14	19,6±0,4	50,2±0,89
<i>Physocarpus opulifolia</i>	–	–	2,02±0,07	89,1±1,39
<i>Prunus americana</i>	1581,01±5,17	1	1238±3,73	88,2±0,91
<i>Ptelea trifoliata</i>	4,14±0,07	1	–	80,5±0,36
<i>Ribes aureum</i>	41,24±0,46	5,25±0,5	4,99±0,04	75,2±0,67
<i>Rhus typhina</i>	1,53±0,05	–	–	–
<i>Robinia pseudoacaci</i>	–	5,7±0,4	25,88±1,0	80,9±1,1
<i>Sorbus americana</i>	32,5±0,59	3,38±0,26	6,7±0,17	75,6±2,16
<i>Symphoricarpos albus</i>	37±1,26	2,5±1,33	10,07±0,4	80,5±1,59
<i>Viburnum lentago</i>	52,1±0,59	1	120,9±0,9	81,6±1,9

* Латинские названия растений приводятся по [16, 17];

** среднее значение и стандартная ошибка. Данные обрабатывали с помощью пакета стандартных программ "Анализ данных" Определяли среднее арифметическое значение и стандартную ошибку [18].

ной работы при ограниченном числе семян, массу 1000 шт. семян вычисляли пропорционально их общему числу (см. таблицу). Этот показатель также варьирует в зависимости от года, что связано, в конечном итоге, с климатическими условиями.

Количественные показатели семеношения (масса 100 плодов, число семян в одном плоде) свидетельствуют о репродуктивной способности вида в новых условиях и возможностях использования семян для дальнейшей интродукции [13]. В связи с этим мы в течение трех лет (2001–2003 гг.) проводили взвешивание 100 плодов изученных североамериканских видов. Было отмечено, что их масса изменяется в разные годы в зависимости от погодных условий (температура, влажность воздуха и почвы) в течение вегетационного периода, так как эти факторы определяют оводненность тканей плодов [15].

Выход семян из плодов определялся после отмывки плодов с последующим пересчетом количества семян. Этот показатель мало изменяется по годам у многих североамериканских интродуцированных деревьев и кустарников.

Нами изучена лабораторная всхожесть семян 30 видов североамериканских деревьев и кустарников (см. таблицу). Установлено, что семена 19 видов (63%) имели высокую всхожесть (72–90%), 10 видов (30%) – среднюю (40–63%) и 1 вида (3%) – низкую (23%). Один вид (*Rhus typhina*) семян не образовывал.

Кроме того, изучена грунтовая всхожесть семян у 13 североамериканских видов древесных. Десять видов (*Amelanchier spicata*, *Aronia melanocarpa*, *Crataegus submollis*, *Padus pensylvanica*, *P. virginiana*, *Prunus americana*, *Ptelea trifoliata*, *Robinia pseudoacacia*, *Sorbus americana*, *Viburnum lentago*) имели высокую всхожесть (80%), два вида (*Gymnocladus dioicus*, *Ribes aureum*) – среднюю (55%), один вид (*Catalpa bignonioides*) – низкую (20%).

Анализ семеношения североамериканских видов в дендрарии Горнотаежной станции показал, что изменение количественных показателей наблюдается в годы, когда происходит влияние самых различных внешних факторов среды во все периоды формирования и развития генеративных органов. Наименьшая масса 100 плодов отмечается после сравнительно дождливого и холодного лета.

Таким образом, анализ показателей семеношения и жизнеспособности семян североамериканских деревьев и кустарников, интродуцированных в дендрарии ГТС, показал, что большинство видов в условиях юга Дальнего Востока способно давать жизнеспособное семенное потомство.

ЛИТЕРАТУРА

1. Аврорин Н.А. Переселение растений на Полярный Север: Эколого-исторический анализ. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 286 с.
2. Некрасов В.И. Вопросы семеноведения при интродукции древесных растений // Бюл. Гл. ботан. сада. 1963. Вып. 50. С. 12–18.
3. Калуцкий К.К., Крылов Г.В., Болотов Н.А. Опыт и перспективы интродукции древесных растений в создании лесов будущего // Лесн. журн. 1981. № 5. С. 6–14.
4. Заборовский Е.П. Плоды и семена древесных и кустарниковых пород. М., 1962. 303 с.
5. Нестерович Н.Д., Чекалинская Н.И., Сироткин Ю.Д. Плоды и семена лиственных древесных растений. Минск: Наука и техника, 1967. 288 с.
6. Николаева Л.Г. Ускоренное проращивание покоящихся семян древесных растений. Л., 1979. 80 с.
7. Seeds of woody plants in the United States. Wash. (D.C.), 1974. 883 p.
8. Злобина Э.С., Дорофеева С.В. О прорастании семян черемухи виргинской – *Padus virginiana* L. и снежноягодника белого – *Symphoricarpus albus* (L.) Blake // Экологические проблемы семеноведения интродуцентов: Тез. докл. VII Всесоюз. совещ. Рига, 1984. С. 38.
9. Штонда Н.И., Исмагилова Л.Н. О самосевах и естественном семенном возобновлении некоторых интродуцированных североамериканских видов // Интродукция и акклиматизация растений. 1984. Вып. 19. С. 95–100.
10. Зорина М.С., Кабанов С.П. Определение семенной продуктивности и качества семян интродуцентов // Методики интродукционных исследований в Казахстане. Алма-Ата: Наука, КазССР, 1987. С. 75–85.
11. Николаева М.Г., Разумова М.В., Гладкова В.Н. Справочник по проращиванию покоящихся семян. Л.: Наука, 1985. 348 с.
12. Antosiewicz Z. Kilka spozstezen na tumal nasion brzozy i olsey // Las polski. 1961. Wol. 35, N 19 (462). S. 3–5.
13. Некрасов В.И. К определению положения интродуцентов в акклиматизационном процессе и их сравнительной оценке // Опыт интродукции древесных растений. М.: ГБС АН СССР, 1973. С. 68–80.

14. Международные правила определения качества семян. М., 1969. 184 с.
15. *Мауринь А.М.* Семеношение древесных экзотов в Латвийской ССР. Рига: Звайгзне, 1967. 208 с.
16. The Hillier manual of trees and shrubs. 6th ed. L., 1991. 704 p. (British Library Cataloguing in Publication Data).
17. *Brummitt R.K.* Vascular plant families and genera. Kew: Roy. Bot. Gard., 1992. 804 p.
18. *Зайцев Г.Н.* Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М.: Наука, 1984. 424 с.

Горнотаежная станция ДВО РАН,
с. Горнотаежное Приморского края

Поступила в редакцию 25.03.2005 г.

SUMMARY

***Kolyada N.A.* Seed reproduction of North-American foliaceous trees and shrubs introduced into the Arboretum of Gornotaezhnaya Station of the Far East Branch RAS**

The results of laboratory and field experiments on seed germination in 30 plant species are presented. Most of the species under study produce viable seeds with high germination value.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 061.75

К 120-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ АКАДЕМИКА НИКОЛАЯ ИВАНОВИЧА ВАВИЛОВА

В этом году мировая научная общественность широко отмечает 120-ю годовщину со дня рождения нашего великого соотечественника гениального русского ученого, естествоиспытателя Николая Ивановича Вавилова. Его имя вошло в золотой фонд отечественной и мировой науки благодаря выдающемуся вкладу в ботанику, растениеводство, генетику и селекцию. Практически нет важнейших направлений в этих областях науки, где бы не сказалось огромное влияние на них основополагающих идей Н.И. Вавилова.

Николай Иванович получил широкую известность как неутомимый путешественник, прекрасный географ и этнограф, замечательный публицист и историк. Блестящие организаторские способности Н.И. Вавилова сделали его выдающимся государственным и общественным деятелем, оказавшим большое влияние на развитие науки и сельскохозяйственного производства в нашей стране.

Трудно оценить многогранную деятельность Н.И. Вавилова, прожившего сравнительно недолгую жизнь (56 лет). Однако с полной уверенностью можно отметить, что научные труды и открытия Николая Ивановича во многом опередили свое время – это особая эпоха в науке.

Родился Н.И. Вавилов 25 ноября 1887 г. в Москве в семье предпринимателя текстильной промышленности. Еще обучаясь в Московском коммерческом училище, Н.И. Вавилов хотел стать биологом. Поэтому после окончания училища в 1906 г. он поступил в Московский сельскохозяйственный институт (бывшую Петровскую сельскохозяйственную академию, а ныне Российский аграрный университет – МСХА им. К.А. Тимирязева).

Способность к научной работе у Н.И. Вавилова проявилась в студенческие годы. Причем уже тогда круг его научных интересов был достаточно широк – биология, агрономия, география, химия.

В 1908 г. он участвует в студенческой экспедиционной поездке на Кавказ; на заседаниях кружка любителей естествознания выступает с докладом о дарвинизме (1909 г.) и лекцией “Генетика и ее отношение к агрономии” (1912 г.), в которой первым в России и одним из первых в мире изложил четкую программу использования достижений генетики для улучшения сортов культурных растений; в 1910 г. прошел длительную агрономическую практику на Полтавской опытной станции, где “получил импульс для всей дальнейшей работы” (по собственному его признанию).

После окончания учебы в Московском сельскохозяйственном институте Н.И. Вавилова оставили для подготовки к ученому званию профессора на кафедре частного земледелия. В то время руководителем кафедры был Д.Н. Прянишников, который стал близким учителем Н.И. Вавилова (Дмитрий Николаевич до последних дней жизни сохранял любовь к своему воспитаннику и старался помочь ему в трудные дни). Вавилов был прикомандирован на Селекционную станцию института к основоположнику селекции в России Д.Л. Рудзискому, где начал исследования по иммунитету растений. С целью совершенствования своих знаний по систематике и географии культурных злаков и их болезней Н.И. Вавилов в 1911–1912 гг. в Петербурге проходил практику в Бюро по прикладной ботанике и селекции у Р.Э. Регеля и в Бюро по микологии и фитопатологии у А.А. Ячевского.

В 1913–1914 гг. молодой ученый выезжал в Западную Европу. В Великобритании Николай Иванович работал у основоположника генетики – Вильяма Бэтсона, во Франции – у Вильморена, а в Германии – в лаборатории Эрнста Геккеля – сторонника учения Чарльза Дарвина. Основные направления исследований Н.И. Вавилова были связаны с иммунитетом растений.

В 1917 г. Н.И. Вавилов избирается одновременно профессором Воронежского университета (на кафедре частного земледелия и селекции) и Саратовского университета (по агрономическому факультету). Выбор его пал на Саратов, где он проработал до 1921 г. “Саратовский” период деятельности Н.И. Вавилова был очень продуктивен, так как это был период углубленных исследований и теоретических обобщений [1].

В 1919 г. Н.И. Вавилов опубликовал монографию “Иммунитет растений к инфекционным заболеваниям” [2]. Положения и идеи, изложенные в монографии, играют определяющую роль в селекции сельскохозяйственных растений.

На III Всесоюзном съезде селекционеров, состоявшемся в 1920 г. в Саратове, Николай Иванович выступил с докладом, в котором сформулировал закон “гомологических рядов или параллелизм в наследовании изменчивости близких видов, родов и даже семейств” В новом дополненном и расширенном виде он был опубликован отдельной брошюрой в 1935 г. [3]. Этот закон оказал большое влияние на таксономические, селекционные и интродукционные исследования, так как, зная ряды и формы одного вида и рода, можно предсказать существование соответствующих форм растений у других видов и родов. Впоследствии было доказано общебиологическое значение этого закона и поэтому его по праву сравнивают с периодической системой Д.И. Менделеева.

В 1921 г. Н.И. Вавилов переезжает в Петроград, где возглавляет Бюро по прикладной ботанике (после смерти Р.Э. Регеля), там он с присущей ему энергией, размахом и работоспособностью взялся за изучение мировых ресурсов культурных растений. В это время произошел ряд организационных изменений. В 1922 г. организуется Государственный институт опытной агрономии (ГИОА) с передачей ему Бюро по прикладной ботанике на правах отдела. Николай Иванович в 1923 г. избирается директором Института, затем его назначают директором Всесоюзного института прикладной ботаники и новых культур, а в 1930 г. Институт объединяют с Отделом прикладной ботаники ГИОА и на этой базе организуется Всесоюзный институт растениеводства, директором которого становится Н.И. Вавилов [4].

Н.И. Вавилов оказал огромное влияние на развитие интродукционных исследований. Вновь созданный институт в значительной степени расширил исследования по изучению и мобилизации растительных ресурсов и, как отмечает

Б.Н. Головкин, “был призван осуществить на деле программу Р.Э. Регеля и объединить усилия всех интродукторов и интродукционных учреждений” [5]. С этой целью Николай Иванович предпринял ряд шагов к централизации и координации интродукционных работ. Еще до создания ВИР для изучения географической изменчивости культурных растений организуется широкая сеть опытных станций, число которых к 1927 г. достигло 115 в разных ботанико-географических и климатических зонах страны.

Следующим этапом в этом направлении была попытка скоординировать деятельность ВИР с ботаническими садами, которых в то время насчитывалось около 20. В январе 1940 г. состоялась I Всесоюзная конференция ботанических садов, где Николай Иванович выступил с докладом “Итоги работ ВИРа в области интродукции растений” Он высказался о необходимости разграничения тематики исследований ботанических садов и ВИР и призвал к централизации деятельности ботанических садов, подчеркнув, что задачей ВИР является интродукция и систематика культурных растений, а ботанические сады в основном должны заниматься исследованием дикой флоры. Он также отметил необходимость тесного сотрудничества ботаников и растениеводов, проведения комплексных исследований [5].

Н.И. Вавилов, обладая необыкновенной работоспособностью, провел совместно с сотрудниками около 60 ботанико-географических экспедиций в различные регионы пяти континентов Земного шара. Эти экспедиции позволили исследовать географическое распространение растений, их внутривидовое разнообразие, создать уникальную коллекцию культурных растений и их диких сородичей, в 1940 г. она насчитывала 200 тыс. образцов, а в 1994 г. – 562 тыс. [4], и разработать теорию происхождения культурных растений и открыть центры их происхождения. Изучая происхождение культурных растений, Николай Иванович основывался на эволюционной концепции Ч. Дарвина. Основопологающим в исследованиях происхождения культурных растений стал предложенный Вавиловым дифференциальный ботанико-географический метод, который успешно использовался и используется до сих пор в работах по интродукции растений. На основе этого метода Николай Иванович еще в 1924 г. выделил три центра происхождения культурных растений. 19 января 1926 г. в докладе на I съезде агрономов он убедительно доказал самостоятельность отдельных центров. Наиболее полно теория центров происхождения изложена им в работе “Центры происхождения культурных растений”, опубликованной в 1926 г. За эту работу Н.И. Вавилов в числе первых лауреатов получил Ленинскую премию. Число центров происхождения культурных растений в работах Н.И. Вавилова менялось неоднократно. В 1924 г. он остановился на трех центрах, в 1926–1927 гг. выделял пять, в 1929–1930 гг. считал, что центров происхождения шесть, в 1931 г. – семь, в 1934–1935 гг. – восемь, а в 1940 г. – снова семь [6].

Работы Николая Ивановича о происхождении и разнообразии культурных растений и их диких сородичей получили широкое международное признание, позволили на строго научном подходе осуществлять планомерный сбор и интродукцию мировых растительных ресурсов, оказали глубокое влияние на развитие ботаники, селекции и решения практических задач. В 1935–1937 гг. вышел в свет фундаментальный трехтомный труд “Теоретические основы селекции растений” [7], ставший действенным руководством для селекционеров.

Николаем Ивановичем лично и руководимым им ВИР очень много сделано для разработки научных основ селекции растений. Он по праву считается основателем научной селекции культурных растений. Учение Н.И. Вавилова об эко-

лого-географическом подборе пар для скрещивания легло в основу методических указаний для селекции на скороспелость, что нашло широкое применение у селекционеров всех стран. Важное внимание он уделял значению отдаленной гибридизации в селекции [1].

Под его редакцией начал издаваться многотомный труд “Культурная флора СССР”

Говоря о многочисленных теоретических разработках Н.И. Вавилова, нельзя не сказать о замечательной, хотя и небольшой по объему, его работе “Линнеевский вид как система” [8]. Принимая определение вида для дикорастущих растений по В.Л. Комарову, он дает такое определение вида: “Линнеевский вид – обособленная, сложная, подвижная морфологическая система, связанная в своем генезисе с окружающей средой и ареалом” В этой работе Николай Иванович раскрывает не только содержание понятия “вид”, но и его объем, и структуру, что имеет большое значение для систематики культурных растений.

Для более точного определения центров происхождения Н.И.Вавилов предложил определять генцентры как “центры географической концентрации генетически смежных видов и разновидностей, а также области” В работе, вышедшей в свет в 1927 г., “Географические закономерности в распределении типов культурных растений” [9] им впервые дано научное обоснование распространения форм культурных растений по Земному шару, что имеет также большое практическое значение, так как позволяет вести направленные поиски растений с необходимыми ценными признаками и включать эти растения в селекционный процесс.

Изучение сортового разнообразия культурных растений в очагах их возникновения дало возможность Николаю Ивановичу сделать вывод, что все сортовое разнообразие полевых и огородных культур сосредоточено преимущественно в горных районах.

Н.И. Вавилов осуществлял огромную научно-организаторскую деятельность, занимал ряд ответственных постов по руководству научно-исследовательскими учреждениями и тем самым оказывал большое влияние на развитие сельского хозяйства в СССР, поднимал престиж отечественной науки и пропагандировал ее достижения за рубежом, образно выражаясь, “прорубал окно не только в Европу, но и в мир”.

В 1929 г. Н.И. Вавилов избирается действительным членом Академии наук СССР по специальности “генетика” и одновременно академиком АН УССР.

В том же году Совнарком СССР принял постановление об организации Всесоюзной сельскохозяйственной академии имени В.И. Ленина (ВАСХНИЛ) и первым ее президентом назначен Н.И. Вавилов. Президентом ВАСХНИЛ Вавилов оставался до 1935 г., а до 1940 г. – вице-президентом. Как уже отмечалось, в 1930 г. был основан Всесоюзный институт растениеводства (ВИР), директором которого стал Николай Иванович. На этом посту он проработал 16 лет – до августа 1940 г. Именно в момент руководства Вавиловым Институт превращается в крупный научный центр по мобилизации растительных ресурсов, организована широкая сеть опытных станций по всей стране. (В настоящее время Институт носит имя Н.И. Вавилова.) В то время в ВИР работала целая плеяда известных ученых – В.П. Александров, С.М. Букасов, П.М. Жуковский, Г.Д. Карпеченко, Г.А. Левитский, Н.А. Максимов, В.Г. Писарев, Е.Н. Синская, В.В. Таланов, И.И. Туманов и многие другие.

В 1930 г. Н.И. Вавилов стал руководителем Лаборатории генетики – первого генетического учреждения Академии наук СССР, преобразованного в 1933 г.

в Институт генетики АН СССР (в настоящее время Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН – ИОГЕН).

Во время руководства Н.И. Вавилова ВИР, ВАСХНИЛ и Институтом генетики значительно расширился круг направлений исследований, активизировалась деятельность этих учреждений, а также многих сельскохозяйственных и опытных станций, институтов, входящих в систему ВАСХНИЛ, усилилась подготовка научных кадров и высококвалифицированных специалистов, расширялись и укреплялись научные связи с зарубежными учреждениями, повышался международный авторитет отечественной науки.

К сожалению, в конце 30-х годов XX столетия в силу известных причин (об этом много написано, поэтому нет смысла останавливаться еще раз) ситуация в науке сильно изменилась, далеко не в лучшую сторону. Начались преследования многих видных ученых и специалистов. Не избежал этой участи и Николай Иванович. В августе 1940 г. он был арестован и доведенный до истощения умер в Саратовской тюрьме 26 января 1946 г. Парадокс судьбы – в Саратове, где он сделал немало важнейших открытий, ему было суждено завершить свою жизнь в невероятных условиях, после чего официальные власти на долгие годы его имя предали забвению.

Однако “все возвращается на круги своя” Человек, сделавший так много для развития отечественной и мировой науки, не мог долгое время оставаться в тени в своей стране. Поэтому уже в начале 60-х годов XX века, с возрождением генетики, Н.И. Вавилов на государственном уровне вновь официально занял достойное, по праву принадлежащее ему место среди выдающихся ученых.

Уже несколько десятилетий назад в Академии наук СССР были учреждены золотые медали и премии имени выдающихся ученых, каждая из которых присуждается в знаменательную дату, связанную с жизнью и деятельностью ученого, именем которого названа медаль или премия. Награды присуждаются по конкурсу: золотые медали – один раз в пять лет, а премии – один раз в три года, в сроки, устанавливаемые Президиумом Академии.

В 1967 г., в год 80-летия со дня рождения Николая Ивановича, впервые была присуждена премия имени Н.И. Вавилова Академии наук СССР за выдающиеся работы в области генетики, селекции, растениеводства. Первым лауреатом премии стал один из ближайших соратников Н.И. Вавилова крупный ученый академик ВАСХНИЛ Петр Михайлович Жуковский – биолог, ботаник, талантливый исследователь культурных растений и их диких сородичей, участник многих экспедиций в разные регионы Земного шара. Премию ему присудили за монографию “Культурные растения и их дикие сородичи” (1964 г.).

Среди многих, получивших эту высокую награду, были трое ученых Главного ботанического сада АН СССР (сейчас Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН).

1. Президиум Академии наук СССР присудил премию имени Н.И. Вавилова 1970 г. доктору сельскохозяйственных наук профессору Фатиху Хафизовичу Бахтееву – крупному биологу, ботанику, ученику и последователю Николая Ивановича за серию работ по проблемам происхождения, генетики и селекции ячменя.

2. Премия имени Н.И. Вавилова 1979 г. Академии наук СССР присуждена доктору сельскохозяйственных наук профессору Александру Ивановичу Купцову – крупному ученому-ботанику и генетику, ученику Н.И. Вавилова за монографию “Введение в географию культурных растений” (1975), в которой он развивает представления Николая Ивановича о гомологических рядах в генетической изменчивости и о закономерностях географического распределения растений.

3. Президиум Академии наук СССР присудил премию имени Н.И. Вавилова 1988 г. доктору биологических наук Вере Федоровне Любимовой – крупному ученому-генетику и селекционеру за цикл работ “Селекция яровой пшеницы, ярового и озимого ячменя” и “Экспериментальное создание и исследование форм и сортов пшенично-пырейных ($2n=8x=56$) и других межвидовых гибридов злаковых”

В дальнейшем уже Президиум Российской академии наук принял решение повысить значимость награды, носящей имя Николая Ивановича, и с 1997 г. вместо премии стала присуждаться золотая медаль.

Первым лауреатом золотой медали имени Н.И. Вавилова РАН стал член-корреспондент РАН (в настоящее время академик) Сергей Васильевич Шестаков – крупный ученый в области генетики и генной инженерии. Ему эта награда присуждена в 1997 г. за цикл работ по генетике цианобактерий.

Вторую золотую медаль имени Н.И. Вавилова 2002 г. Российской академии наук получил академик Лев Николаевич Андреев за серию работ по иммунитету растений. Л.Н. Андреев многие годы занимался экспериментальной и теоретической разработкой идей Н.И. Вавилова в области иммунитета растений.

В этом юбилейном году объявлен очередной конкурс на соискание золотой медали имени Н.И. Вавилова 2007 г. Экспертная комиссия принимает заявки претендентов на участие в конкурсе. В ноябре, к 120-летию со дня рождения Николая Ивановича, Президиум РАН примет решение о присуждении золотой медали достойному кандидату из числа наиболее известных отечественных ученых.

Невозможно в небольшой статье описать все достижения Н.И. Вавилова, его многочисленные научные открытия и многоплановую деятельность, да это и не под силу сделать одному человеку. Николай Иванович Вавилов внес такой огромный вклад в отечественную и мировую науку, что имя его вписано золотыми буквами в историю человечества.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Базилевская Н.А.* Академик Николай Иванович Вавилов: (К 100-летию со дня рождения) // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1987. № 6. С. 923–934.
2. *Вавилов Н.И.* Иммунитет растений к инфекционным заболеваниям. М.: Петровская с.-х. академия, 1919. 242 с.
3. *Вавилов Н.И.* Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. М.; Л.: Сельхозгиз, 1935. 56 с.
4. Николай Иванович Вавилов. Научное наследие в письмах. Международная переписка. Петроградский период. 1921–1927. М.: Наука, 1994. Т. I. 557 с.
5. *Головкин Б.Н.* Н.И. Вавилов и интродукция растений // Журн. общ. биологии. 1987. Т. 28, № 4. С. 460–465.
6. *Вавилов Н.И.* Происхождение и география культурных растений. Л.: Наука, 1987. 439 с.
7. Теоретические основы селекции растений. М.; Л.: Сельхозгиз, 1935. Т. 1, 1043 с.; Т. 2. 711 с.; 1937. Т. 3. 862 с.
8. *Вавилов Н.И.* Линнеевский вид как система. М.; Л.: Сельхозгиз, 1931. 32 с.
9. *Вавилов Н.И.* Географические закономерности в распределении генов культурных растений // Труды пед. прикл. ботанике, генетике и селекции, 1927. Т. 17. № 13. С. 411.

З.Е. Кузьмин,
секретарь Экспертной комиссии по присуждению
золотой медали имени Н.И. Вавилова РАН

**К 100-ЛЕТИЮ
СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ
ВЕРЫ ФЕДОРОВНЫ ЛЮБИМОВОЙ
(1906–2002)**

23 июля 2006 г. исполнилось 100 лет со дня рождения Веры Федоровны Любимовой – крупного ученого-генетика и селекционера, доктора биологических наук. Она родилась в г. Томске в семье служащего, ее трудовая деятельность началась в 1930 г., после окончания Томского государственного университета и ее условно можно подразделить на три периода. Первый – сибирский (1930–1938 гг.), второй – киргизский (1938–1947 гг.) и третий период работы – московский (1948–1992 гг.).

Сибирский период был довольно драматичным: она дважды работала зав. лабораторией цитологии и рентгенологии в СибНИСХозе в Омске (1930–1933 и 1936–1938 гг.), и оба раза была уволена из лаборатории, хотя проводимые ею исследования были весьма продуктивны. Здесь в 1937 г. в работах по цитогенетике ржано-пырейных гибридов ею было открыто явление частичного аллосиндеза ржаных хромосом с пырейными, что дало основание предположить принципиальную возможность процесса трансгрессии генов пырея в ржаной геном.



Вера Федоровна Любимова

Позднее (1985 г.) это было экспериментально доказано сотрудниками отдела отдаленной гибридизации ГБС РАН.

Вера Федоровна была уволена в связи с тем, что поступила по совести и чести, поддержав своим выступлением репрессированного ученого В.Р. Берга – заведующего отделом селекции. В родном Томске, куда она возвратилась после первого увольнения из СИБНИИСХОЗа (1933 г.), она была принята на работу в Томскую зональную опытную станцию зернового хозяйства и поступила в аспирантуру на кафедру генетики и цитологии Томского университета. Однако вскоре была отчислена (1936 г.) в связи с тем, что оказала помощь сослаиному в Томскую область известному генетику и цитологу Г.А. Левитскому.

Киргизский период был более стабильным. Вера Федоровна была принята на работу в Киргизскую государственную селекционную станцию, реорганизованную позднее в Киргизский НИИ сельского хозяйства. Собранная ею уникальная коллекция местных и инорайонных сортов ячменя и яровой пшеницы дала возможность получить и районировать несколько сортов ячменя (Киргизский-247; Нутанс 45) и яровой пшеницы (Ферругинеум 87, Эритроспермум 14, Эритроспермум 41) и опубликовать ряд оригинальных теоретических обобщений. Здесь она защитила кандидатскую диссертацию на тему “Ячмени Киргизии”.

Наиболее продолжительным и творчески наполненным был московский период ее деятельности. С января 1948 г. по приглашению Н.В. Цицина Вера Федоровна работала в Главном ботаническом саду АН СССР старшим научным сотрудником лаборатории отдаленной гибридизации и заместителем заведующего лабораторией. В 1973 г. лаборатория была преобразована в отдел отдаленной гибридизации, во главе которого стал директор ГБС АН СССР – академик Н.В. Цицин. В новом отделе В.Ф. Любимова в течение более 10 лет (1973–1988 гг.) заведовала лабораторией многолетней и зернокармальной пшеницы. А после кончины Н.В. Цицина с 1981 по 1984 гг. возглавляла отдел отдаленной гибридизации ГБС АН СССР.

В 1965 г. по совокупности работ в области генетики и селекции В.Ф. Любимовой присуждена ученая степень доктора биологических наук.

С отдаленной гибридизацией растений связаны основные научные интересы В.Ф. Любимовой. Более 40 лет посвящено экспериментальному получению различных форм и сортов пшенично-пырейных и других межвидовых и межродовых гибридов злаков и их цитогенетическому и селекционно-генетическому исследованию. Ее работы внесли значительный вклад в развитие теории отдаленной гибридизации. Большое внимание уделяла Вера Федоровна вопросам стерильности, ее преодолению и повышению фертильности пшенично-пырейных гибридов первого поколения. Используя оптимальную температуру и влажность воздуха, а также другие факторы среды в период мейоза и гаметогенеза, ей удалось значительно повысить жизнеспособность гамет, способных к оплодотворению, благодаря чему успешно преодолевается стерильность первого поколения пшенично-пырейных гибридов.

Наибольший интерес представляют работы В.Ф. Любимовой о формообразовании и геномных формулах пырея и пшенично-пырейных форм, полученных по специальным схемам скрещивания. На основании анализа работ отечественных и зарубежных ученых, а также собственных исследований В.Ф. Любимовой установлена геномная формула пырея сизого (*Agropyron glaucum* $2n=42$). Изучения пырея сизого, удлинённого (*A. elongatum* A., $2n=70$) и гибридного (*A. glael*, $2n=56$) дали возможность предположить, что пырей сизый и удлинённый являются неполными аутотетраплоидами. Эта гипотеза имела важное теоретическое и практическое значение, так как такая структура дает возможность при

определенных схемах скрещивания передавать от пырея целые геномы в хромосомные комплексы мягкой и твердой пшеницы.

В.Ф. Любимовой исследованы геномные формулы октоплоидных пшенично-пырейных гибридов ($2n=56$) и установлено, что они имеют шесть геномов пшеницы (AABBDD) и два генома пырея (EE). На основе межродовой гибридизации озимой твердой пшеницы с пыреем сизым ею впервые в мировой практике созданы новые стабильные промежуточные гексаплоидные пшенично-пырейные гибриды ($2n=42$), представляющие новую видовую форму (1991, 1993 гг.). Эта форма может быть использована для изучения некоторых эволюционных вопросов, а также в качестве исходного материала для гибридизации с другими видами и формами с целью индуцирования селекционного перспективного формообразования.

Заслуживают внимания исследования Веры Федоровны, связанные с изучением генетического взаимодействия при отдаленной гибридизации геномов трех родов: пшеницы, ржи, пырея. От скрещивания многолетних форм пшеницы с многолетней рожью Державина ею были получены трехродовые гибриды ($2n=35$), а затем и амфидиплоиды ($2n = 70$) и показана возможность получения фертильных форм, включающих геномы трех родов.

Совместно с Н.В. Цициным и самостоятельно В.Ф. Любимовой получен огромный гибридный материал, синтезирована новая кормовая культура – зерно-кормовая пшеница. Сорт зерно-кормовой пшеницы Отрастающая 38 районирован в ряде областей, а три новых сорта – Зерно-кормовая 26 (ЗП-26), Останкинская и Истра-1 – проходят государственное испытание.

По итогам многолетних селекционно-генетических исследований В.Ф. Любимовой опубликовано свыше 100 печатных работ. Много сил и внимания отдала Вера Федоровна научно-организационной работе. Около 15 лет (1972–1988 гг.) она была членом редколлегии журнала “Генетика”, а с 1981 г. членом редколлегии “Бюллетеня Главного ботанического сада”. С 1966 по 1975 гг. состояла членом экспертной комиссии ВАК, а с 1966 г. – членом Научного совета по проблемам генетики и селекции Отделения общей биологии АН СССР, членом Комиссии АН СССР по сохранению и разработке научного наследия академика Н.И. Вавилова. Вера Федоровна принимала большое участие в организации и работе Всесоюзного общества генетиков и селекционеров имени Н.И. Вавилова. С 1966 г. она была вице-президентом Московского отделения ВОГиС, а также членом специализированного совета при Главном ботаническом саду АН СССР и членом Ученого совета ГБС АН СССР.

За успешную работу в области селекции и генетики растений В.Ф. Любимова награждена двумя орденами Трудового Красного Знамени, почетными грамотами Верховного Совета СССР, Киргизской ССР, Академии наук СССР, семью правительственными медалями и медалями ВДНХ, в том числе одной золотой и четырьмя серебряными. В 1989 г. ей присуждена премия АН СССР имени академика Н.И. Вавилова.

Вера Федоровна Любимова пользовалась огромным уважением и авторитетом у своих сотрудников, работающих с ней, и у всех ученых, знающих ее лично или знакомых с ее научными трудами.

Скончалась Вера Федоровна 9 июня 2002 г. на исходе 95-го года жизни.

Память о ней сохранится на долгие годы в наших сердцах.

Семенова Е.В., Долгова С.П.

ИНФОРМАЦИЯ

ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ РАЗВИТИЯ БИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ В ЕВРОПЕЙСКИХ СТРАНАХ (ИТОГИ XV КОНГРЕССА FESPB)

XV конгресс Федерации европейских обществ биологии растений состоялся 17–22 июля 2006 г. в Дворце конгрессов г. Лиона (Франция). Он был проведен Высшей нормальной школой г. Лиона и Обществом биологов растений Франции.

В соответствии с программой на конгрессе были представлены 15 пленарных лекций, 130 симпозиальных докладов и более 800 стендовых докладов. Три пленарные лекции заслушивались ежедневно в актовом зале “Люмьер” при полном составе 1100 участников. Симпозиальные доклады рассматривались на трех проводившихся одновременно сессиях. Кроме того, десять докладов были обсуждены на двух круглых столах, посвященных анализу состояния и перспектив развития биологии растений в европейских странах и взаимоотношениям общества и науки. Для обсуждения стендовых докладов были предусмотрены две двухчасовые сессии и резервы времени в перерывах между заседаниями.

Идейная направленность конгресса была выражена в предложенном оргкомитетом девизе “РАСТЕНИЯ, ЛЮДИ, ЭКОСИСТЕМЫ и ПРАКТИЧЕСКИЕ ПРИЛОЖЕНИЯ”.

Вступительный доклад при открытии конгресса представил президент оргкомитета, академик Академии наук и Академии сельскохозяйственных наук Франции, научный руководитель лаборатории физиологии генеративного развития растений Высшей нормальной школы г. Лиона Кристиан Дюма (Ch. Dumas). Он охарактеризовал особенности структуры программы конгресса и представил основные вехи развития биологии растений в научных учреждениях и учебных заведениях г. Лиона. В этом контексте К. Дюма особо выделил открытие механизма двойного оплодотворения у растений, сделанное в 1898 г. российским цитозембриологом С.Г. Навашиным и подтвержденное в 1899 г. Л. Гиньяром (L. Guignard). Первую пленарную лекцию “Фундаментальная биология разнообразия растений в XXI в.” представил директор Ботанического сада Кью сэр Питер Крейн (P. Crane). На основании результатов выполнения программы “Millenium Ecosystem Assessment” 1390 исследователями в 96 странах он оценил состояние растительного мира Земли в настоящее время и состояние знаний о тенденциях изменений разнообразия растений. Был рассмотрен прогноз о возможностях освоения растительных ресурсов для улучшения благосостояния человечества и потенциальных проблемах, которые необходимо будет решить в

исследованиях эволюции биосферы и разнообразия растений в предстоящие 50 лет. Эта проблематика, отраженная в докладе П. Крейна, составила характерную черту всей программы конгресса. Она обсуждалась во многих докладах в контексте всего комплекса задач по все более углубленному познанию и поддержке биоразнообразия на нашей планете (M. Caboche, Франция; G. Pellier, Франция; F. Hennion et al., Франция; V. Bergougnoux et al., Франция; C. Lutz et al., Австрия; M. Niculescu et al., Румыния; K. Van Laere, Бельгия). Общая позиция докладчиков заключалась в признании необходимости и важности изучения множественных механизмов выживания и реорганизации процессов жизнедеятельности растений при адаптации ко всему многообразию условий их обитания. Поэтому при изучении отдельных аспектов жизненной стратегии в локальных условиях и выяснении конкретных вопросов приспособления растений желательнее учитывать характер динамики экологической ситуации в регионе и глобальных изменений природной среды. Для выполнения этих работ должен использоваться весь арсенал методологических и экспериментальных средств.

Конгресс показал, что наиболее значимые успехи достигнуты в развитии молекулярно-генетических, молекулярно-биологических и нанобиотехнологических подходов. Итогом этого направления работ к настоящему времени следует считать полную расшифровку геномов четырех видов высших растений (арабидопсис, рис, люцерна и тополь) и выдвигание на первый план задачи завершения секвенирования геномов ряда важнейших видов сельскохозяйственных растений (кукуруза, виноград, томаты, пшеница, ячмень).

Существенный раздел программы конгресса составили доклады об органеллографии клетки, отражавшие успехи в детальном изучении биогенеза и функций традиционно исследуемых органелл (эндонлазматический ретикулум, аппарат Гольджи, вакуоль и предвакуоль, цитоскелет) и недавно или вновь открытых органелл (рициносома, эндосома, эканосома, автофагосома). Новые данные были представлены о роли семейств микроРибонуклеиновых кислот (miR319), в процессах транскрипции и интеграции функций генома, влиянии на органогенез и механизмы трансдукции сигналов (D. Weiger, Германия). Значение циклинзависимых киназ и реплицируемых (в процессе эндоредупликации) молекул ДНК для реализации клеточного цикла и роста растений было рассмотрено в докладах D. Inze (Бельгия) и группы французских исследователей (Ch. Chevalier, F. Delmas, B. Bisbis et al.). Участие микротрубочек в депонировании микрофибрилл целлюлозы и генезисе клеточной стенки было рассмотрено в докладе английских физиологов (C. Loyd, J. Chan, H. Buschmann et al.). Роль посттранскрипционного сайленсинга РНК (ta-si RNA) в онтогенезе листа рассмотрела группа сотрудников института им. Ж.-П. Бургэна из Версальского научного центра (X. Adenot, N. Bushe, I. Gy et al.). Значение системного сайленсинга и siRNA в детерминации полярности растения было предметом рассмотрения группы английских и американских исследователей (D. Garsia, S. Collier, M. Birne, R. Martiensen). О влиянии состояний siRNA на передачу при мейозе эпигенетических факторов между поколениями растений доложили швейцарские физиологи (Q. Ни, M. Mette, J. Ailhas). Идентификации повторов и микросателлитов хромосом генома В у шести представителей рода Brassica был посвящен доклад А.Х. Панкина, Г.И. Карлова и Э.Е. Хавкина (Россия). Проблема распознавания несмысловой РНК у растений была изложена в докладе Т.В. Комаровой, И.Г. Атабекова, М.В. Скулачева и сотр. (Россия).

Особое внимание было уделено достижениям в изучении створовых клеток и генезиса меристемных комплексов (Th. Llaux, Германия; B. Scheres, G. Galinha,

Германия; V. Willemsen et al., Голландия; E. Meyerowitz, США). Рассматривалась роль организационных центров (organizing center) и сигналинга в контроле формирования органов из меристем апекса стебля, реализации свойств меристемных клеток в процессах дифференцировки, определяющих архитектуру органов и пространственную структуру, габитус надземной части растения. Изложению новых данных об активной роли клеток меристем апекса стебля в определении локализации органов, т.е. в филотаксисе и участии поляризованного транспорта ауксинов в регулировании инициации примордиев листьев был посвящен доклад I. Bohn-Courseau, P. Barbier de Reuille, P. Laufs, I. Vepoux (Франция). Авторы констатировали, что остается неясным вопрос, какое физиологическое значение имеет феномен аккумуляции ауксинов в самих клетках верхушечной меристемы стебля. Немецкие и голландские авторы (A. Schleret, M. Keintz, D. Weijers et al.) представили данные о функциях фактора транскрипции и сигналинга от клетки к клетке при инициации меристем в эмбриогенезе у арабидопсиса.

Значительную часть программы конгресса составили доклады, рассматривавшие достижения в сфере геномики и протеомики, взаимосвязей генетических и эпигенетических механизмов онтогенеза основных органов растительного организма, взаимодействий siРНК и микроРНК путей в регуляции экспрессии генов и поддержании защитных механизмов.

Вопросы регуляции экспрессии генов, координации актов деления, растяжения клеток, их специализации, регуляции продолжительности клеточного цикла при развитии стебля, корня, пыльцевых зерен, семязачатка и завязи, образовании плодов и созревании семян у различных видов растений в сравнении с модельным объектом – арабидопсисом были предметом анализа в большой серии сообщений (G. Theissen, Германия; C. Fernandez, Испания; G. Coupland, A. Millar, Англия; N. Prunet, Франция; В.Н. Хрянин, Россия; O. Raymond, Ph. Hugueneу, Ch. Dumas et al., Франция). Доклады были прекрасно иллюстрированы снимками, полученными методами световой, просвечивающей и сканирующей микроскопии, конфокальной микроскопии и другими средствами визуализации. Это помогало восприятию данных, полученных на клеточном и молекулярном уровнях при изучении онтогенеза органов.

Изучение генов, определяющих количество и размеры лансетков в цветке розы привело к разработке нового метода в селекции этого ценного декоративного и экономически важного ботанического объекта (O. Raymond, Ph. Hugueneу, Ch. Dumas, Франция). Сотрудники Университетов I и II г. Бордо (Ph. Gllufci, D. Bertrand et al.) показали, что депонирование изопреноидов в специализированных тканях (внутренний и внешний перикарпий, столбик) плода томатов на различных стадиях его развития существенно отличается по активности экспрессии генов синтеза ферментов, контролирующих биосинтез каротиноидов. Французские исследователи N. Hoang, J.-P. Borely и M. Ahmad изучили функции криптохрома растений при действии синего света и представили новую трактовку феномена фототрецепции на основе гипотетического механизма внутримолекулярного переноса электрона.

Достойное место в программе конгресса занимали работы в области фотосинтеза. В докладах были представлены результаты исследований механизмов формирования светособирающего комплекса и реакционных центров фотосистем, роль пластидно-ядерных взаимодействий в биогенезе фотосинтетических мембран и внутримембранных структур, особенностей сигнальных систем, регулирующих смену состояний фотосистем при изменении интенсивности и качества

света, динамики гормонального статуса и метаболизма развивающихся пластид (J.-D. Rochaix, Швейцария; B. Wodala, F. Horvath, Венгрия; B. Pokorska, Польша; I. Machachkova et al., Чехия; N. Taran et al., Украина, T. Selga, Латвия; G. Kudoyarova, W. Davied, Россия, Англия).

Наиболее представительным разделом программы конгресса явилась секция, посвященная проблемам взаимодействий растений со средой и сигнальным механизмам формирования ответов на абиотические и биотические неблагоприятные факторы. В представленных докладах убедительно проявилась тенденция повышения эффективности и прецизионности количественных подходов анализа все более сложных взаимосвязей в реакциях растений на действие внешних и внутренних стрессоров и углубление представлений и закономерностях преодоления стрессовых состояний (Ch. Foyer, Англия; M. Chavies, Португалия; K. Volkov, V. Kholodova, V. Kuznetsov, Россия; A. Dmitriev, D. Grodzinsky, Украина; A. Averyanov, Россия; O. Kosyk, O. Okanenko, Украина; A. Ershova, Россия; R. Ahlfors, Финляндия; M. Morozova, США).

Большая серия докладов была посвящена рассмотрению выявленных закономерностей массообмена, метаболизма и энергообмена у экономически важных видов в различных условиях культивирования и в изменяющихся природных условиях. Характерной чертой этих работ являлось использование интегративных подходов и систем критериев оценки, отражающих взаимосвязь молекулярно-генетического и экофизиологического анализов. Результаты этих исследований раскрывали особенности фотосинтетической деятельности и продукционного процесса у растений, фитоценозов и экосистем в посевах и природных ценозах (J. Flexas, Испания; O. Sitar, O. Okanenko, N. Taran, Украина; W. Davies, A. Belimov, Великобритания и Россия; D. Duditz, Венгрия, E. Kirichenko, Yu. Orlova, D. Kurilov, Yu. Balnokin, M. Myasoedov, N. Bukhov, Россия; M. Shorina, S. Mapelly, V. Kuznetsov, Россия, Италия).

Важные достижения были представлены авторами исследований симбиотических взаимоотношений растений с другими организмами, механизмов фиксации молекулярного азота атмосферы, биотехнологических процессов создания препаратов физиологически активных соединений растительного происхождения.

Таким образом, можно констатировать, что в поле зрения докладчиков в равной мере были проблемы изучения растительного организма на всех уровнях его структурно-функциональной организации. Отличительными чертами программы было детальное рассмотрение молекулярной биологии онтогенеза органов растения (корень, листья, стебель, генеративные органы и репродуктивные органы). Вместе с тем важное место было отведено также экофизиологии и системной биологии растений, биоинформатике и проблемам гибридизации растений.

Конгресс проанализировал выполнение национальных и международных программ исследований "Plantes for the future", "Genoplante", "GABI" "ERA-Net" Значительное внимание участников было уделено анализу результатов использования достижений биологии растений для развития аграрного производства на основе возобновляемых ресурсов, мобилизации новых источников для производства лекарств и продуктов питания, решения экологических проблем и улучшения благосостояния людей. В дни Конгресса состоялось организационное заседание представителей национальных обществ биологов растений, на котором были рассмотрены вопросы подготовки предстоящих мероприятий и очередного XVI Конгресса Федерации, который состоится в 2008 г. в Финляндии.

На общей сессии перед участниками Конгресса выступила генеральный секретарь оргкомитета проф. К. Roubelakis-Angelakis с воспоминаниями об экс-президенте Федерации европейских обществ физиологов растений проф. Эммануиле Каранове, ушедшем из жизни в 2005 г. Он внес большой вклад в плодотворную деятельность Федерации; под его руководством в Болгарии был успешно проведен один из предыдущих конгрессов FESPP.

Автор выражает благодарность отделению биологических наук РАН за финансовую поддержку участия в работе конгресса.

Е.Б. Кириченко

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

Поступила в редакцию 20.11.2006 г.

СОДЕРЖАНИЕ

Интродукция и акклиматизация

Луконина А.В. Интродукция некоторых петрофильно-степных многолетних растений семейства <i>Brassicaceae</i> природной флоры Волгоградской области	3
Колдаева М.Н. Особенности сезонного роста и развития растений скальной флоры Южного Приморья в культуре	9
Вологодина О.С. Особенности роста и развития однолетних сеянцев видов рода <i>Rhododendron</i> L.	18
Рихтер А.А., Горина В.М. Прогнозирование качества плодов у сортов алычи на основе их химического состава	23
Шейко В.В. Интродукции жимолости (<i>Lonicera</i> L.) на юге Сахалина	33

Флористика и систематика

Скворцов А.К. О сибирском “бальзамическом” тополе	41
Сорокин А.Н. Строение семян и систематическое положение <i>Pseudolarix</i> Gordon (<i>Pinaceae</i>)	45

Анатомия, морфология

Байкова Е.В. Морфология андроеца некоторых видов шалфея (<i>Salvia</i> L.)	55
Коломейцева Г.Л. Голометаморфоз в онтоморфогенезе орхидных	67
Костина М.В. Роль генеративных побегов в построении кроны у представителей рода <i>Acer</i>	87
Мазуренко М.Т. Пути соматической эволюции ивы (<i>Salix</i> L.) подрода <i>Chamaetia</i> (<i>Dumortier</i>) Nasarov на северо-востоке Азии	106

Физиология, биохимия

Виноградова Ю.К., Колесников М.П. Содержание фенольных соединений и кремния в растениях мелкопестника канадского (<i>Conyza canadensis</i> (L.) Cronquist)	117
Соколов Д.Д., Тутубалин В.Н., Барабашева Ю.М., Арефьева Л.П., Новожилова О.А., Семихов В.Ф. Количественная оценка различий между таксонами трибы <i>Triticeae</i> Dum. (<i>Poaceae</i> Varnh.) по данным аминокислотного состава семян	128
Соколова С.М. Состав белковых фракций семян представителей семейства <i>Cupressaceae</i>	145
Кондратьева В.В., Шелепова О.В., Воронкова Т.В., Данилина Н.Н. Физиолого-биохимические аспекты многоцветковости у тюльпанов при выгонке	150
Бабоша А.В. Влияние экзогенных моносахаридов и лектинов на активность реакции Хилла в изолированных хлоропластах здоровых и инфицированных растений	158

Цветоводство, озеленение

<i>Зорина Е.В., Снежкова С.А., Царенко Н.А.</i> Опыт черенкования выгоночных роз в условиях защищенного грунта Южного Приморья	170
<i>Худжамова Г.Д.</i> Интродукция георгин (<i>Dahlia Cav.</i>) в условиях Западного Памира	176

Семеноведение

<i>Леусова Н.Ю., Крылов А.В., Некрасов Э.В.</i> Особенности покоя и прорастания семян <i>Cuscuta japonica Choisy</i>	180
<i>Коляда Н.А.</i> Семенное размножение североамериканских лиственных деревьев и кустарников, интродуцированных в дендрарий горнотаежной станции ДВО РАН	186

Юбилей и даты

К 120-летию со дня рождения академика Николая Ивановича Вавилова	190
К 100-летию со дня рождения Веры Федоровны Любимовой (1906–2002)	196

Информация

Основные направления развития биологии растений в европейских странах (итоги XV Конгресса FESPB)	199
--	-----

CONTENTS

Introduction and acclimatization

<i>Lukonina A.V.</i> Introduction of some petrophilous-steppe perennials of the family <i>Brassicaceae</i> , natives of the Volgograd Province flora	3
<i>Koldaeva M.N.</i> Seasonal growth and development characteristics of rupicolous plant species, natives of the Southern Primoriye flora, under cultivation	9
<i>Vologdina O.S.</i> Growth and development of one-year seedlings in the genus <i>Rhododendron</i> L.	18
<i>Rikhter A.A., Gorina V.M.</i> Fruit quality prediction of cherry-plum cultivars on the basis of chemical analysis	23
<i>Sheiko V.V.</i> Introduction of honeysuckle (<i>Lonicera</i> L.) into the south of Sakhalin	33

Floristics, taxonomy

<i>Skvortsov A.K.</i> On Siberian "balsamic" poplar	41
<i>Sorokin A.N.</i> Seed structure and taxonomical status of <i>Pseudolarix</i> Gordon (<i>Pinaceae</i>)	45

Anatomy, morphology

<i>Baikova E.V.</i> Androecium morphology of several sage species (<i>Salvia</i> L.)	55
<i>Kolomeitseva G.L.</i> Holometamorphosis in <i>Orchidaceae</i> ontomorphogenesis	67
<i>Kostina M.V.</i> Role of fertile shoots in crown architecture in the genus <i>Acer</i>	87
<i>Mazurenko M.T.</i> The courses of somatic evolution of willows (<i>Salix</i> L.), the subgenus <i>Chamaetia</i> (<i>Dumortier</i>) Nasarov, in northeastern Asia	106

Physiology, biochemistry

<i>Vinogradova Yu.K., Kolesnikov M.P.</i> Content of phenol compounds and silicon in plants of <i>Conyza canadensis</i> (L.) Cronquist	117
<i>Sokolov D.D., Tutubalin V.N., Barabasheva Yu.M., Arefieva L.P., Novozhilova O.A., Semikhov V.F.</i> Quantitative estimation of differences between taxa within the tribe <i>Triticeae</i> Dum. (<i>Poaceae</i>) on evidence for the seed amino acid composition	128
<i>Sokolova S.M.</i> Composition of seed protein fractions in the family <i>Cupressaceae</i>	145
<i>Kondratieva V.V., Shelepova O.V., Voronkova T.A., Danilina N.N.</i> Physiological-biochemical aspects of polyanthous plant formation in tulips under cultivation	150
<i>Babosha A.V.</i> Effect of exogenous monosaccharids and lectins on Hill reaction activity in isolated chloroplasts of intact and infected plants	158

Floriculture, planting of greenery

<i>Zorina E.V., Snezhkova S.A., Tsarenko N.A.</i> Experience of rose grafting under indoor conditions in South Primoriye	170
<i>Khudzhamova G.D.</i> Introduction of dahlia (<i>Dahlia</i> Cav.) into the Western Pamirs	176

Seed investigation

<i>Leusova N.Yu., Krylov A.V., Nekrasov E.V.</i> The characteristics of dormancy and germination of <i>Cuscuta japonica</i> Choisy seeds	180
<i>Kolyada N.A.</i> Seed reproduction of North-American foliaceous trees and shrubs introduced into the Arboretum of Gornotaezhnaya Station of the Far East Branch RAS	186

Jubilees and dates

Academician Nikolay Ivanovich Vavilov (to the 120 th anniversary of birth)	190
Vera Feodorovna Lyubimova (to the 100 th anniversary of birth, 1906–2002)	196

Information

The principal trends in plant biology in European countries (the results of the XV FESPB Congress)	199
--	-----

Научное издание

Бюллетень
Главного ботанического сада
Выпуск 193

Утверждено к печати
Ученым советом
Главного ботанического сада
им. Н.В. Цицина
Российской академии наук

Зав. редакцией *Н.А. Степанова*
Редактор *Г.П. Панова*
Художник *Ю.И. Духовская*
Художественный редактор *В.Ю. Яковлев*
Технический редактор *Т.А. Резникова*
Корректоры *И.А. Влах, Е.А. Желнова*

Подписано к печати 22.06.2007
Формат 70 × 100¹/₁₆. Гарнитура Таймс
Печать офсетная
Усл.печ.л. 16,9. Усл.кр.-отт. 17,4. Уч.-изд.л. 18,0
Тип. зак. 1797

Издательство "Наука"
117997, Москва, Профсоюзная ул., 90

E-mail: secret@naukaran.ru
www.naukaran.ru

Отпечатано с готовых диапозитивов
в ГУП "Типография "Наука"
199034, Санкт-Петербург, 9-я линия, 12