



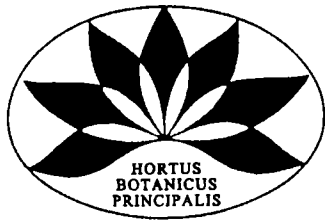
ISSN: 0366-502X

# БЮЛЛЕТЕНЬ ГЛАВНОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА

**2/2012**

**(Выпуск 198)**





# БЮЛЛЕТЕНЬ ГЛАВНОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА

2/2012 (Выпуск 198)

ISSN: 0366-502X

## СОДЕРЖАНИЕ

### ИНТРОДУКЦИЯ И АККЛИМАТИЗАЦИЯ

- О.В. Шалаева** Системно-синергетическая методология и интродукция растений ..... 2
- М.С. Александрова** «Именные» рододендроны: систематика и интродукция ..... 8
- Т.И. Фомина** Сезонный ритм развития декоративных растений природной флоры в лесостепной зоне Западной Сибири ..... 16
- О.А. Каримова** Интродукция некоторых редких и ресурсных видов семейства *Apiaceae* в Башкортостане ..... 26
- О.Г. Баранова, О.Н. Дедюхин, О.В. Яговкина, О.Е. Якупова** Оценка интродукции некоторых редких и исчезающих видов природной флоры Удмуртии и перспективы их использования в культуре ..... 32
- О.В. Шелепова, Л.И. Озерова, Е.С. Колобов** Микроорганизмы, сопряженные с ризосферой растений рода *Zamia* в Фондовой оранжерее ГБС РАН ..... 38
- И.Г. Жукова, Е.М. Горбачева** Эффективный способ размножения *Euphorbia polychroma* A. Kerneг при интродукции ..... 43
- ### АНАТОМИЯ, МОРФОЛОГИЯ
- А.В. Бобров, М.С. Романов, А.П. Меликян** Морфогенетические типы плодов и их взаимосвязи ..... 46
- С.Р. Майоров, Ю.К. Виноградова** Соотношение различных типов цветков в корзинках *Bidens frondosa* L. (изменчивость и наследственность) ..... 61
- М.Т. Кръстев, С.А. Протас** Анатомия прививки некоторых хвойных, выполненной способом врасщеп ..... 64
- ### ФИЗИОЛОГИЯ, БИОХИМИЯ
- В.В. Кондратьева, О.В. Шелепова, Т.В. Воронкова, Л.С. Олехнович, О.Л. Енина** Физиолого-биохимические аспекты длительного воздействия света неизменного спектрального состава на мяту (*Mentha*) ..... 68
- Е.С. Холопцева, С.Н. Дроздов, Э.Г. Попов, А.Ф. Тимов** Свето-температурная характеристика нетто-фотосинтеза различных видов люпина ... 74
- Н.И. Джуренко, Е.Л. Паламарчук, И.С. Косенко, С.А. Четверня** Представители рода *Corylus* – источники комплекса биологически активных веществ ..... 79

### ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

- Ю.Н. Горбунов, П.О. Лошакова, В.Г. Шатко** 100-летний юбилей Галины Елисеевны Капинос ..... 83
- Правила для авторов «Бюллетеня Главного ботанического сада» ..... 85

Учредители:  
Федеральное государственное  
бюджетное учреждение науки  
Главный ботанический сад  
им. Н.В. Цицина РАН  
ООО «Научтехлитиздат»;  
ООО «Мир журналов».

Издатель:  
ООО «Научтехлитиздат»

Журнал зарегистрирован федеральной  
службой по надзору в сфере связи  
информационных технологий  
и массовых коммуникаций  
(Роскомнадзор).  
Свидетельство о регистрации  
СМИ ПИ № ФС77-46435

Подписные индексы  
ОАО «Роспечать» 83164  
«Пресса России» 11184

Главный редактор:  
**А.С. ДЕМИДОВ**, доктор  
биологических наук, профессор

Редакционная коллегия:  
**Беляева Ю.Е.**, канд. биол. наук  
**Бондорица И.А.**, канд. биол. наук  
**Виноградова Ю.К.**, доктор биол.  
наук (зам. гл. редактора)  
**Горбунов Ю.Н.**, доктор биол. наук  
**Кузьмин З.Е.**, канд. с/х наук  
**Молканова О.И.**, канд. с/х наук  
**Плотникова Л.С.**, доктор биол.

наук, проф.  
**Семихов В.Ф.**, доктор биол. наук, проф.  
**Ткаченко О.Б.**, доктор биол. наук  
**Трулевич Н.В.**, доктор биол. наук,  
проф.

**Шатко В.Г.**, канд. биол. наук  
(отв. секретарь)  
**Швецов А.Н.**, канд. биол. наук

Дизайн и верстка  
**И.Ю. Шабловская**

Адрес редакции:  
107258, Москва,  
Альмов пер., д. 17, корп. 2  
«Издательство, редакция  
журнала «Бюллетень Главного  
ботанического сада»  
Тел.: +7 (499) 168-13-69  
+7 (499) 977-91-36  
E-mail: bulletinbotanicalgarden@mail.ru  
bul\_mbs@mail.ru

Подписано в печать 14.05.2012 г.  
Формат 60x88 1/8. Бумага офсетная  
Печать офсетная. Усл.-печ. л. 12,4.  
Уч.-изд. л. 14,5. Заказ № 853  
Тираж 300 экз.

Оригинал-макет и электронная  
версия подготовлены  
ООО «Научтехлитиздат»  
Отпечатано в типографии  
ООО «Научтехлитиздат»,  
www.tgizd.ru

**О.В. Шалаева –**

канд. биол. наук, н. с.

Федеральное государственное

бюджетное учреждение науки

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН,

Сыктывкар

## Системно-синергетическая методология и интродукция растений

*Данная работа посвящена вопросам перспективности использования системно-синергетического знания в аспекте универсальной методологии в биологических исследованиях, в частности, в интродукции растений, проблематика которой непосредственно связана с вопросами развития, проблемами адаптации и эволюции – как на организменном, так и на надорганизменном (популяционном) уровнях.*

**Ключевые слова:** интродукция растений, методология

**O.V. Shalaeva –**

Cand. Sc. Biology, Researcher

Federal State Budgetary Institution

for Science Institute for Biology

Komi Scientific Center of the Ural Branch

of Russian Academy of Sciences,

Syktывkar

## System-synergetic methodology and plant introduction

*The article is devoted to the actual problems on application of system-synergetic knowledge in the aspect of universal methodology in biological investigations, in particular, in plant introduction. The problems of this science are connected with the questions on development, adaptation and evolution – both on an organism level and on a population one.*

**Keywords:** plant introduction, methodology

Общеизвестно, что методологическая ориентация исследователя, подход, точка зрения, с которой рассматривается объект изучения, играет огромную роль в научных исследованиях. Говоря о методологии, обычно отталкиваются от общепринятого подразделения ее на четыре уровня: философская, общенаучная, конкретно-научная – как совокупность методов, принципов исследования, принятых в той или иной дисциплине, и методики исследования – как «наборы процедур, обеспечивающих получение единообразного и достоверного эмпирического материала» [1, 141]. Философский уровень – это «мировоззренческая компонента» методологии, мировоззрение, которое определяется «моделью мира», или «картиной мира» – базовой мировоззренческой структурой, в которой отражается понимание индивидуумом мира и человека, и «видение объекта в каждом конкретном научном исследовании так или иначе подчинено этой картине» [2, 55].

В картину мира каждого исследователя всегда вносят свой вклад общенаучные концепции, теории, определяющие как конкретные приемы работы с теми или иными объектами, так и саму постановку задач исследований. К таким общенаучным теориям относится, в частности, общая теория систем и синергетика, которую рассматривают как ее развитие, «вызванное необходимостью изучения самоорганизующихся систем» [3, 37]. Синергетика, – отмечает

М.С. Каган, – «от изучения структуры системных объектов как способа их организации, обеспечивающего их целостность..., и от изучения функционирования систем... поднялась к рассмотрению того, как строение и функционирование сложных и сверхсложных систем проявляется в их развитии» [3, 37] и стала «самостоятельной дисциплиной, конкретизирующей положения теории систем применительно к тому их классу, само существование которого есть эволюция, развитие, история» [3, 38].

Занимаясь изучением процессов развития, теория самоорганизации, или синергетика, – наука о процессах самоорганизации в природе и обществе [4], теория самоорганизации и эволюции сложных систем [5], формировавшаяся; как известно, на основе исследований в разных областях науки во второй половине XX столетия, утверждает идентичность закономерностей и механизмов эволюции для сложных открытых систем, которые могут при этом быть разной природы и представляет собой синтетическую область знания, выступающего в качестве эволюционно-синергетической парадигмы современной науки [6].

Существуют многочисленные определения данной области знания – «универсальный эволюционизм» [7], «наука о сложном», или «философия становления сложного» [8], «нелинейная наука» [9], «теория образования новых

качеств», «метанаука» [10], «теория развития», «метаязык», «постнеклассическая методология науки» [11].

Биологические объекты, в том числе организм, популяция, «по определению» попадают в категорию объектов, которые могут быть рассмотрены с позиций синергетики, являясь системами, соответствующими критериям самоорганизующихся: сложными, т.е. состоящими из подсистем, каждая из которой в свою очередь является также – сложной системой, открытыми, т.е. существующими в режиме обмена с окружающей средой веществом, энергией, информацией, неравновесными, ибо – неоднородными – вследствие их открытости, нелинейными, т.е. имеющими возможность разных вариантов пути развития. Именно понятие «нелинейность» считается центральным в синергетике.

Одно из определений синергетики, или теории самоорганизации, как уже было отмечено, – «нелинейная наука». Нелинейность в математическом смысле говорит об определенном виде математических уравнений, которые могут иметь несколько качественно разных решений. Множеству решений нелинейного уравнения соответствует множество путей эволюции системы, описываемой этими уравнениями [8].

Классическая механика и соответствующая ей философская концепция классического детерминизма исходит из того, что любые изменения в поведении объектов, систем полностью определяются внешними воздействиями, следствием чего является линейность и однозначность пути развития, рассматривает материальные объекты и тела как пассивные, т.е. не имеющие активного начала в самих себе [12].

В теории самоорганизации нелинейность развития обосновывается учетом и внешних, и внутренних факторов, их «взаимопроникновением», «синтезом самодетерминации и внешней детерминации» [12, 121], связью микроскопического и макроскопического уровней протекания процессов. «Флуктуации на микроскопическом уровне ответственны за выбор той ветви, которая возникнет после точки бифуркации, и, стало быть, определяют то событие, которое произойдет», – пишет один из основоположников синергетики И. Пригожин [13, 17]. Точку бифуркации, как известно, можно определить как состояние системы, характеризующееся нестабильностью, потерей устойчивости наличной структуры, т.е. состояние системы, где флуктуации начинают «работать» на изменение структуры системы и образование нового «порядка из хаоса», т.е. состояние системы, из которого она совершает переход на какой-либо новый вариант своей структуры. Самоорганизация определяется как «способность к саморазвитию тех или иных систем, использующих при этом не только приток энергии, информации, вещества извне, но также внутренние возможности» [14, 114]. При этом неустойчивость, неравновесность рассматриваются как этапы в развитии, предвещающие формирование новой структуры, нового порядка, а сложность, наличие некоторой неупорядоченности – как качества, непосредственно с проблемами эволюции и адаптации.

В противоположность классическим взглядам, когда система рассматривается как сложный механизм, способный лишь реагировать на импульсы от окружающей среды, новыми системными представлениями подчеркивается, что именно реакцией системы зачастую определяется ее состояние, т.е. оно связано уже не непосредственно с воздействием какого-то фактора внешней среды, но с реакцией системы на него, т.е. подчеркивается роль внутренних факторов в развитии (которые могут отражаться различными внутренними параметрами системы). Словами В. Крона, система сама генерирует свое поведение [15]. В связи с этим «наука должна отказаться от возможности точного расчета и предсказания траекторий движения реальных систем в будущее. В лучшем случае она может взять на себя смелость предсказать некоторые области возможных состояний. Но выбор траектории движения есть выбор самой... системы и является продуктом множества непредсказуемых и малых по мощности взаимодействий» [16, 56].

Разработка теории развития сложных систем началась уже в 70-е годы XX в. и в рамках самой теории систем. Так, уже в 1973 г. в работе И.В. Блауберга и Э.Г. Юдина «Становление и сущность системного подхода» отмечалось, что «строение объекта, его анатомия и морфология еще не дают знания о собственно структуре этого объекта» [17, 139], которая «является результатом и проявлением присущих системам процессов развития и сама должна быть объяснена из них» [17, 177], ибо «структурная характеристика – это помимо всего прочего характеристика динамическая» [17, 139].

Авторы работы фактически говорят о явлении нелинейности, характеризуя развивающиеся объекты: «В точках перехода от одного состояния к другому развивающийся объект обычно располагает большим числом «степеней свободы» и ставится в условия необходимости выбора из некоторого количества возможностей, относящихся к изменению... форм его организации..., развивающийся объект как бы сам творит свою историю...» [17, 190], отмечают, что «источник преобразования системы или ее функций лежит обычно в самой системе..., существенная черта ряда системных объектов состоит в том, что они являются не просто системами, а самоорганизующимися системами» [17, 136].

О важности разработки в биологии «теории саморазвития систем» писал И. И. Шмальгаузен в работе «Кибернетические вопросы биологии» [18], рассматривая развитие особи как процесс самонастройки системы, основной на сложной системе регуляции по принципу обратной связи.

Можно отметить, что именно системно-синергетическое знание, синергетика стала в настоящее время основанием синтеза естественнонаучного и гуманитарного знания, став единой методологией исследования проблем развития (эволюции, истории) – в живой и неживой природе, поскольку системы, соответствующие критериям самоорганизующихся, как уже отмечалось, могут иметь самую разную «природу» – это могут быть физические,

химические, биологические, социальные, культурные системы.

Зарождение системных представлений связано с исследованиями в области биологии, развитием экологии, в биологии родилась эволюционная идея, биолог – Л. фон Бергаланфи – стал основоположником общей теории систем. Но при этом именно в биологических исследованиях пока недостаточно признается «синергетическая» часть системно-синергетических представлений, именно биологи, интуитивно признающие ее идеи, в своих исследованиях придерживающихся изучения явлений в их статике, руководствуясь разработанными в конкретных дисциплинах именно в них принятой методологией (частно-научной) и конкретными методиками.

Биологическая проблематика же, в том числе вопросы морфогенеза, становления жизненной формы, адаптации, изменчивости, связанные с ключевой проблемой индивидуального развития, являющиеся вопросами эволюции – на разных уровнях материи, можно сказать, по сути является «синергетической», потенциально связана с ней. Пока, однако, в биологии имеется не так много работ, где вышеупомянутые проблемы рассматриваются с позиций синергетики, что, в частности, отмечают Л.В. Белоусов с соавторами [19], Л.И. Иржак [20], В.Е. Перфильев [21] и некоторые другие.

Можно выделить два направления в областях популяционной экологии растений и биоморфологии, в которых принцип подхода к рассмотрению тех или иных вопросов в наибольшей степени приблизился к синергетическому. Во-первых, это популяционно-онтогенетическое направление, берущее свое начало от исследований Т.А. Работнова [22], которые легли в основу создания классической схемы описания онтогенеза (с дополнениями А.А. Ураилова [23] и разработками других авторов), подразделяющей индивидуальное развитие на 4 этапа и 12 возрастных состояний, в рамках которого, начиная с 70-х годов XX столетия начали оформляться и развиваться представления о явлении, которое сфокусировалось в понятии «поливариантность развития».

Одним из первых исследователей, обративших внимание на возможность реализации онтогенеза различными путями в связи с комплексным действием эндогенных и экзогенных факторов, или на явление поливариантности, или мультивариантности развития, был А.Д. Сабинин, что отразилось в его работе «Физиология развития растений», вышедшей в 1963 г. [24]. В статье Л.И. Воронцовой и Л.Б. Заугольной [25] имеются ссылки на более ранние работы, где говорилось об этом явлении.

В середине 70-х годов были описаны различные варианты онтогенеза для растений одного и того же вида, в пределах одной или разных ценопопуляций, а к концу 80-х прошлого века в работах Л.И. Воронцовой, Л.Б. Заугольной, Л.А. Жуковой постепенно оформилась концепция поливариантности развития.

В настоящее время заметно увеличилось число публикаций, посвященных данному явлению [24, 26–32], что характеризует направленность внимания исследователей

к аспекту особенностей становления жизненной формы при рассмотрении индивидуального развития, специфике протекания онтогенеза у разных особей одного и того же вида. К некоторым выводам из перечисленных работ относится то, что особи в популяции развиваются различными путями; каждая онтогенетическая группа особей одного возрастного состояния гетерогенна; особи одного и того же календарного возраста отличаются по степени жизненности, морфологически, по темпам развития. Выявлено, что в течение жизни каждой особи происходит смена темпов ее развития, что проявляется в разной длительности возрастных онтогенетических состояний, которые она проходит в своем развитии, что имеет своим следствием возможность существования множества путей индивидуального развития, уникальность пути развития каждой особи популяции (биосистемы организменного уровня). Установлено, что поливариантность развития может рассматриваться как адаптивная стратегия вида, адаптационный механизм, обеспечивающий гетерогенность популяций и их устойчивость при колебаниях внешних факторов [25–27]. Отмечается, что «концепция поливариантности онтогенеза выявила связь между динамическими процессами организменного и популяционного уровней» [24, 205], что в основе процесса увеличения фенотипического разнообразия, сложности популяционной системы лежат процессы индивидуального развития и специфика их протекания у каждой особи популяции [24, 31].

Понятие «поливариантность» тесно связано с понятием «изменчивость». Так, под биологической изменчивостью по В.В. Черепанову «в широком смысле можно понимать самые различные состояния в ответ на действие внешних и внутренних факторов, и основа этого явления кроется в особенностях организации и строения самих живых существ» [33, 141]. Изменчивость в динамическом аспекте определяется как процесс возникновения различий между особями и группами особей [34], в структурном – как факт существования различий между особями и группами особей [35], явление разнокачественности состава популяции по тем или иным признакам [36]. Таким образом, изменчивость в динамическом аспекте понимается как процесс возникновения различий между особями, в основе чего лежат процессы индивидуального развития каждой из особей, каждый из которых определяется внутренней динамикой генотипа и фенотипа при взаимодействиях – вещественных, энергетических, информационных – со средой. В результате возможности протекания онтогенеза различным образом – для каждой особи, мы имеем как факт – увеличение сложности популяционной системы, что проявляется в увеличении степени фенотипического разнообразия и отражается показателями изменчивости морфолого-биологических признаков. Как известно, изучение фенотипической изменчивости в природных и интродукционных популяциях полезных видов является неотъемлемым элементом исследований в одной из ботанических дисциплин – интродукции растений. Высокий уровень изменчивости морфолого-биологических признаков в природной популяции того или иного перспективного для введения в культуру

вида говорит о ее перспективности как исходного материала для получения интродукционных популяций, представляющих собой либо просто популяции разных поколений, либо таковые с использованием каких-либо вариантов искусственного отбора. Высокий уровень фенотипического разнообразия, сохраняющийся в интродукционных популяциях, или культурных ценозах, а также в сортопопуляциях, говорит о высоком адаптационном (адаптивном) потенциале популяции, ее пластичности, а, значит, ее устойчивости, характеристике, которая имеет огромное значение в связи с тенденцией (как одного из путей) сохранения разнообразия растений в искусственных, или культурных ценозах. Очевидно, что явление поливариантности онтогенеза тесно связано со степенью фенотипического разнообразия популяции, или степенью изменчивости признаков фенотипа, которая отражает как генетическую гетерогенность популяции, так и фенотипическую ее гетерогенность, увеличивающуюся за счет онтогенетической компоненты изменчивости, имеющей, как правило, ненаследственную основу. Процесс снижения разнообразия в популяционной системе связан с ее микроэволюционными преобразованиями, за счет доминирования особей – компонентов данной популяции – определенного фенотипа (морфотипа, можно сказать). Таким образом, как проблема устойчивости искусственных, или культурных ценозов (в интродукции растений для них принят термин «интродукционная популяция» [37], так и проблема микроэволюционных преобразований, в них происходящих, тесно связаны в целом с проблемой эволюции, и проблема эволюции – одна из ключевых проблем ряда биологических дисциплин, является таковой в том числе и в интродукции растений.

Интродукция растений – по определению – «целенаправленная деятельность по введению в культуру в данном естественно-историческом регионе растений (родов, видов, подвидов, сортов и форм), ранее там не произраставших, или перенос их в культуру из местной флоры» [38], иными словами, введение в культуру в каком-то регионе видов полезных растений, ранее в нем не произраставших, а также видов местной флоры, с неизбежностью предполагает изучение биологии привлекаемых в новые условия существования видов (интродуцентов), комплексную оценку их интродукционной устойчивости с целью выявления видов, сортов, образцов для обогащения культурной флоры региона изучения. Понятие интродукционной устойчивости [39, 40], широко используемое в интродукции растений, считается своего рода интегральным показателем успешности адаптации того или иного вида, инорайонного, или из местной флоры, изучаемого для выявления возможности его культивирования в новых почвенно-климатических условиях. Оценка интродукционной устойчивости включает в себя прежде всего изучение особенностей онтогенеза, или индивидуального развития, с чем неразрывно связано изучение сезонных ритмов развития растений, способности размножения, становления и изменений жизненной формы, предполагает проведение разнообразных исследований, связанных с морфологией и биологией растений, отражающих

особенности адаптации вида к новым условиям среды, а также оценку популяционной изменчивости признаков фенотипа сначала в природных, впоследствии – в интродукционных популяциях, характеризующую адаптационный, или адаптивный потенциал популяций интродуцентов, устойчивость интродукционных популяций, отражающей степень сложности их – как открытых неравновесных и нелинейно развивающихся систем.

При введении того или иного вида в культуру с неизбежностью исследуются вопросы, связанные с проблемой адаптации – как на организменном, так и на надорганизменном (популяция) уровнях. Обе глобальные проблемы – эволюции и адаптации – тесно связанные между собой, являются основными в интродукции растений, дробясь на множество частных вопросов, предполагающих синтез разных ботанических дисциплин при проведении интродукционного эксперимента.

Одним из примеров использования современных системных представлений в ботанике (а вопросы биоморфологии, как известно, органично входят составной частью в проблематику интродукции растений) можно считать работу Е.Л. Нухимовского «Основы биоморфологии семенных растений» [41, 42]. При отсутствии в данной работе непосредственно языка синергетики, в авторском видении, тем не менее, явственно реализуется синергетический подход к проблеме развития. В предлагаемых автором понятиях для характеристики жизненной формы – в аспекте динамическом – просвечивают исходные теоретические посылки, нацелившие исследователя на рассмотрение жизненной формы как непрерывности становления с моментальными «слепокми», «срезами» этого процесса, которые предстают как «стадиосомы», а сама жизненная форма рассматривается как индивидуальный набор сменяющих друг друга стадиосом, или форм роста, представляющих собой «единство фенетического поведения и структуры, маркирующих целостное поведение биоморфы на отдельном отрезке ее морфогенетического состояния» [42, 358]. Е.Л. Нухимовский вводит новый термин для цикла существования биоморфы – биография (или биоморфогенез), а совокупность сведений о биографиях (для какого-то таксона или группы биоморф) называет биографией (или биоморфогенией), говоря о необходимости трансформирования систематики в XXI в. в биографическую, или динамическую. Он отмечает, что в природе не существует абсолютно одинаковых систем, а, следовательно, и морфогенезов, утверждая уникальность пути развития каждой особи, универсальность явления поливариантности развития, непрерывность эволюционных преобразований – активной трансформации любых биосистем, формулируя свою точку зрения, в частности, следующим образом: «Эволюционные события сопровождают существование всего, что имеет место быть в Природе. Эволюция жизни, как активная трансформация живых тел, происходит в клетках, тканях, органах, в организмах и синорганизмах... [42, 610]... «Эволюция состоит из состояний... – эволюстататов... Движение материи в Природе в целом эволюстатное, поскольку оно везде и всегда

наполнено эволюционными состояниями материи, или эволюстатами...» [42, 607]. Все живые и неживые тела, которые наблюдаются в Природе в каждый конкретный момент времени, – это и есть эволюстаты (эволюционные состояния)» [42, 610].

Автор отмечает, что «любой процесс структурирован во времени» то есть, как и многие исследователи, анализирующие философско-методологический потенциал синергетики, придерживается понимания времени как внутренней переменной, присущей системам, отвечающим критериям самоорганизации, к которым относятся все биологические системы, как уже отмечалось. Автор, формулирующий в первом томе «Основ...» [41] цель исследования как освещение биоморфологической проблематики с позиций системного подхода, фактически рассматривает явления с позиций синергетики, «работающей» как исторический метод при рассмотрении явлений.

Какие в целом можно отметить следствия привнесения идей синергетики в биологические исследования? Прежде всего, следует сказать о влиянии философско-методологического потенциала синергетики на стиль мышления исследователя, поскольку синергетика прежде всего способствует мировоззренческим изменениям, изменению «картины мира», индивидуальной для каждого исследователя.

Синергетика формирует понимание, что развитие определяется взаимопроникновением множества внешних и внутренних факторов, целостным их комплексом, в каждый момент времени – отличным от такового в предыдущий момент, и воздействие одного и того же фактора «в одинаковом его количестве» в другой момент времени неизбежно будет вызывать другие следствия. Непрерывность эволюции имеет своим следствием уникальность индивидуальной истории, видение каждого растения одного вида – уникальным онтогенезом, и как каждый человек единственен и неповторим, так уникальна каждая единица жизни – особь одного и того же вида, находящаяся в процессе развития на протяжении всей жизни.

Синергетическое знание дает понимание важности воздействия – «в нужное время и в нужном месте», взаимодействия – в «нужный» момент, представление о тонкости механизмов взаимодействия организма со средой и определенной доли непредсказуемости при наших попытках управления ростом и развитием.

Синергетика направляет внимание исследователя к индивидуальному развитию не «в общем и целом» – для особей того или иного вида, описание которого сводится к описанию типичного усредненного варианта, но на конкретный организм, уникальным образом взаимодействующий со средой и адаптирующийся к ней, на конкретные индивидуальные траектории развития, лежащие в основе эволюционных преобразований на других уровнях организации жизни, в том числе популяционно-видовом. Будучи тесно сопряженной с экологией, которую в широком смысле и в философском своем «измерении» можно назвать наукой о всеобщей связи в Универсуме, синергетика, определяемая одним из основоположников

ее – Г. Хакеном как «учение о взаимодействии», или «философия встречи» – по В.И. Аршинову [9], говорит о динамическом аспекте существования вещей, в частности, биосистем, являясь языком описания развития. Считается, что именно «язык задает ту сетку, которая определяет принципы конструирования картины мира», что «модель мира – это модель, определяемая этой сеткой», что «каждая теория дает определенную сетку описания, видения мира» [43, 64], а изменение языка означает изменение видения реальности, способа постижения мира, приемов постановки научных исследований. Использование синергетики в качестве метаязыка, или дополнительного языка описания явлений, является реализацией известного методологического принципа дополнительности Н. Бора, сформулированного Н. Бором применительно к квантовой физике, но ставшего одной из наиболее значительных методологических идей в культуре XX в, смысл которого состоит в признании недостаточности одного языка для описания целостного явления. В интерпретации В.В. Налимова эта же мысль звучит следующим образом: «Для воспроизводства в знаковой системе целостного явления необходимы взаимоисключающие, дополнительные классы понятий...» [44, 119]. Синергетика как метаязык увеличивает шансы приблизиться к всестороннему пониманию явления, поэтому многие исследователи, в том числе В.С. Степин [45], М. Чешков [46] говорят о перспективности использования языка синергетики в качестве метаязыка и трансляции ее идей на объекты, отвечающие критериям объектов самоорганизации, отмечают эвристическую функцию синергетического знания, выступающего в качестве метатеории, метаязыка, мировоззрения, универсальной методологии, в целом – системно-синергетической парадигмы в современной науке.

Системно-синергетическое знание в качестве методологической основы биологических исследований, в том числе и как язык описания, предоставляет новые возможности для углубления наших представлений по разнообразным аспектам проблем эволюции и адаптации, создания новых вариантов постановки задач исследований и разработки конкретных методик для их решения.

## Литература

1. Юдин Э.Г. Системный подход и принцип деятельности: Методологические проблемы современной науки. – М.: Наука, 1978.
2. Баксанский О.Е., Кучер Е.Н. Современный когнитивный подход к категории «образ мира» (методологический аспект) // *Вопр. философии*, – 2002. – № 8. – С. 52–69.
3. Казан М.С. Синергетическая парадигма – диалектика общего и особенного в познании различных сфер бытия // *Синергетическая парадигма. Нелинейное мышление в науке и искусстве*. – М.: Прогресс – Традиция, 2002. – С. 15–21.
4. Митина О.В., Назаретян А.П. Синергетика // *Культурология. XX век. Словарь*. – СПб: Университетская книга, 1997. – С. 423–424.
5. Князева Е.Н. Саморефлективная синергетика // *Вопросы философии*, – 2001. – № 10. – С. 99–113.

6. *Аришинов В.И., Буданов В.Г.* Синергетика – эволюционный аспект // Самоорганизация и наука: опыт философского осмысления. – М.: Арто, 1994. – С. 229–242.
7. *Моисеев Н.Н.* Расставание с простотой. – М.: Аграф, 1998.
8. *Князева Е.Н., Курдюмов С.П.* Интуиция как самоотраивание // Вопр. философии, – 1994. – № 2. – С. 110–122.
9. *Аришинов В.И.* Синергетика как феномен постнеклассической науки. – М., 1999.
10. *Бранский В.П.* Социальная синергетика как постмодернистская философия истории // Общественные науки и современность, – 1999. – № 6. – С. 117–127.
11. *Делокаров К.Х.* Рационализм и социосинергетика // Общественные науки и современность, – 1997. – № 1. – С. 117–133.
12. *Сачков Ю.В.* Вероятностная революция в науке (Вероятность, случайность, независимость, иерархия). – М.: Научный мир, 1999.
13. *Пригожин И.* Кость еще не брошена // Синергетическая парадигма. Нелинейное мышление в науке и искусстве. – М.: Прогресс – Традиция, 2002. – С. 15–21.
14. *Делокаров К.Х.* Системная парадигма современной науки и синергетика // Общественные науки и современность, – 2000. – № 6. – С. 110–118.
15. *Крон В., Кюннера Г., Паслак Р.* Самоорганизация: генезис научной революции // Концепции самоорганизации в исторической ретроспективе. – М.: Наука, 1994. – С. 86–103
16. *Пузаченко Ю.Г., Пузаченко А.Ю.* Классификация как способ отражения реальности и конструирования мифов // Современная систематика: методологические аспекты. – М.: Изд-во МГУ, 1996.
17. *Блауберг И.В., Юдин Э.Г.* Становление и сущность системного подхода. – М.: Наука, 1973.
18. *Шмальгаузен И.И.* Кибернетические вопросы биологии. – Новосибирск: Наука, 1968.
19. *Белоусов Л.В., Чернамский Д.С., Соляник Г.И.* Приложение синергетики к онтогенезу (о параметрическом управлении развитием) // Онтогенез. – 1985. – Т. 16, № 3. – С. 213–228
20. *Иржак Л.И.* Проблема самоорганизации в биологии // Универсальная история: междисциплинарные подходы. – Сыктывкар, 2001. – С. 63–79.
21. *Перфильев В.Е.* Многовариантность развития и закономерности изменчивости количественных признаков у растений // Сельскохозяйственная биология. – 2002. – № 5. – С. 95–105.
22. *Работнов Т.А.* Жизненный цикл многолетних травянистых растений // Тр. БИН АН СССР (Сер.3). – 1950. – Вып. 3. – С. 7–204.
23. *Уранов А.А.* Возрастной спектр фитопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. – 1975. – № 2. – С. 7–34.
24. *Жукова Л.А.* Популяционная жизнь луговых растений. – Йошкар-Ола: РИИК «Ланар», 1995.
25. *Воронцова Л.И., Заугольнова Л.Б.* Мультивариантность развития особей в течение онтогенеза и ее значение в регуляции численности и состава ценопопуляций // Журн. общ. биол. – 1978. – Т. 39, № 4. – С. 555–562.
26. *Жукова Л.А., Комаров А.С.* Поливариантность онтогенеза и динамика ценопопуляций растений // Журн. общ. биол. – 1990. – Т. 51, № 4. – С. 450–461.
27. *Истамина И.И., Богомолова Н.Н.* Поливариантность онтогенеза и жизненные формы лесных кустарников // Бюл. МОИП. (Отд. Биол.) – 1991. – Т. 98, Вып. 4. – С. 68–78.
28. *Жукова Л.А.* Многообразие путей онтогенеза в популяциях растений // Экология. – 2001. – № 3. – С. 169–176.
29. *Жукова Л.А.* Популяционно – онтогенетическое направление в России // Бюл. МОИП. (Отд. биол.) – 2001. – Т. 106, Вып. 5. – С. 17–24.
30. Онтогенетический атлас лекарственных растений. – Йошкар-Ола: МарГУ, 1997.
31. *Захаров В.М.* Онтогенез и популяция (стабильность развития и популяционная изменчивость) // Экология, – 2001. – № 3. – С. 164–168.
32. *Перфильев В.Е.* Многовариантность развития и закономерности изменчивости количественных признаков у растений // Сельскохозяйственная биология. – 2002. – № 5. – С. 95–105.
33. *Черепанов В.В.* Эволюционная изменчивость водных и наземных животных. – Новосибирск, 1986.
34. *Филитченко Ю.А.* Изменчивость и методы ее изучения. – М., 1978.
35. *Мамаев С.А.* Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере сем. Pinaceae). – М., 1972.
36. *Шварц С.С.* Экологические закономерности эволюции. – М., 1980.
37. *Некрасов В.И.* Актуальные вопросы развития теории акклиматизации растений. – М., 1980.
38. Понятия, термины, методы и оценка результатов работы по интродукции растений. – М.: Совет ботанических садов СССР, 1971.
39. *Трулевич Н.В.* Эколого-фитоценологические основы адаптивной системы селекции растений. – М.: Наука, 1991.
40. *Трулевич Н.В.* Роль коллекций природной флоры в оптимизации растительного покрова // Бюл. Гл. ботан. сада. – 1995. – Вып. 171. – С. 23–27.
41. *Нухимовский Е.Л.* Основы биоморфологии семенных растений: Т. 1. Теория организации биоморф. – М.: Недра, 1997.
42. *Нухимовский Е.Л.* Основы биоморфологии семенных растений: Т. 2. Габитус и формы роста в организации биоморф. – М.: Оверлей, 2002.
43. *Смирнова Е.Д.* Логика и «строительные леса» мира. Необычный мир «Трактата» Л. Витгенштейна // Вопр. философии. – 1998. – № 5. – С. 62–67.
44. *Нашимов В.В.* Вероятностная модель языка. О соотношении естественных и искусственных языков. – М.: Наука, 1974.
45. *Степин В.С.* Динамика научного знания как процесс самоорганизации // Самоорганизация и наука: опыт философского осмысления. – М.: Арто, 1994. – С. 33–47.
46. *Чешков М.* Мир наук и науки о мире в свете идей И. Пригожина // Мировая экономика и международные отношения. – 2002. – № 1. – С. 121–126.

E-mail: shalaeva@mail.ru



**М.С. Александрова** –  
канд. биол. наук, ст. н.с.  
Федеральное государственное  
бюджетное учреждение науки  
Главный ботанический сад  
им. Н.В. Цицина РАН

## «Именные» рододендроны: систематика и интродукция

В статье рассмотрены вопросы систематики, географии, истории интродукции и представленность в коллекциях 50 видов «именных» рододендронов на фоне всего рода *Rhododendron*.

**Ключевые слова:** систематика, рододендрон, интродукция

**M.S. Alexandrova** –  
Cand. Sc. Biology, Senior Researcher  
Federal State Budgetary Institution for  
Science Main Botanical  
Gardens named after N.V. Tsitsin  
of Russian Academy of Sciences,  
Moscow

## Taxonomy and introduction of some *Rhododendron* species

The issues on taxonomy, geography, history of introduction, and botanical collections of fifty *Rhododendron* species, named after various persons, are considered.

**Keywords:** taxonomy, *Rhododendron*, introduction

Рододендроны – вечнозеленые, полувечнозеленые или листопадные кустарники, иногда эпифитные, реже деревья. В настоящее время в природе известно более 1250 видов [1, 2].

Ареал рода охватывает Восточную и Юго-Восточную Азию, включает Северную Америку, Европу, Австралию. В горах Южного Китая и Гималаях сосредоточено максимальное число видов. Рододендроны отсутствуют в Африке и Южной Америке.

Род был широко распространен в третичном периоде, он содержит много молодых (плиоценовых) видов. В то время его ареал был более обширным, чем сегодня. Первоначально это были лесные растения [4], их высокогорные формы развились позднее. Из первичного центра они мигрировали на запад по горным системам Восточной, Центральной и Западной Азии до южных окраин Европы; на восток – в тихоокеанскую и атлантическую Северную Америку; на север – в горные

районы северо-восточной Азии и Северной Америки [5]. На пути их миграции возникали более поздние и менее многочисленные очаги видовой разнообразия.

По происхождению этот род не тропический. Первичным центром его происхождения, возможно, были Япония и Восточный Китай, где сейчас находятся виды с примитивным типом опушения. Эту точку зрения, как наиболее доказательную поддерживают многие исследователи, в том числе и автор [3, 4].

До настоящего времени отсутствует единая система классификации рода. В современной систематике используются не только морфологические признаки видов, но и данные биохимических и анатомических исследований [3]. Однако и ранее разработанные, и ныне существующие классификации позволяют ориентироваться в рододендронах [1, 3, 5]. Автор отдал предпочтение классификации Т. Давидяна.

Следуя этой классификации выбранные нами рододендроны распределены по 22 сериям (таблица 1).

Таблица 1. Систематика некоторых видов рододендрона

Серия	Вид
1	2
<i>Anthodendron</i>	<i>Rh.griersonianum</i>
<i>Auriculatum</i>	<i>Rh.farrerae</i>
<i>Azalea</i>	<i>Rh.albrechtii</i> , <i>Rh.bakeri</i> , <i>Rh.kaempferi</i> , <i>Rh.mariesii</i> , <i>Rh.schlippenbachii</i> , <i>Rh.simsii</i> , <i>Rh.tashiroi</i> , <i>Rh.tschonoskii</i> , <i>Rh.vaseyi</i>
<i>Barbatum</i>	<i>Rh.morii</i>
<i>Campanulatum</i>	<i>Rh.wallichii</i>

Продолжение Таблицы 1.

1	2
<i>Carolianum</i>	<i>Rh.chapmanii</i>
<i>Cephalanthum</i>	<i>Rh.adamsii</i>
<i>Dauricum</i>	<i>Rh.ledebouriana</i>
<i>Falconeri</i>	<i>Rh.hodgsonii</i>
<i>Ferrugineum</i>	<i>Rh.kotschyi</i>
<i>Fortunei</i>	<i>Rh.griffithianum, Rh.fargesii, Rh.fortunei</i>
<i>Irroratum</i>	<i>Rh.elliottii</i>
<i>Lacteam</i>	<i>Rh.wightii, Rh.traillianum</i>
<i>Lapponicum</i>	<i>Rh.leachianum</i>
<i>Leiorhodium</i>	<i>Rh.houlstonii</i>
<i>Maddenii</i>	<i>Rh.nuttallii</i>
<i>Neriiflorum</i>	<i>Rh.beanianum</i>
<i>Ponticum</i>	<i>Rh.degronianum, Rh.fauriei, Rh.makinoi, Rh.metternichii, Rh.smirnowii, Rh.ungernii</i>
<i>Taliense</i>	<i>Rh.bureavii, Rh.przewalskii, Rh.wiltonii</i>
<i>Therorhodion</i>	<i>Rh.redowskianum</i>
<i>Thomsonii</i>	<i>Rh.hookeri, Rh.souliei, Rh.thomsonii, Rh.williamsianum, Rh.wardii</i>
<i>Triflorum</i>	<i>Rh.amesiae, Rh.augustini, Rh.davidsonianum, Rh.hanceanum, Rh.keiskei, Rh.searsiae, Rh.zaleucum</i>

Описания этих серий, как и остальных 21 приведены в выше упомянутой монографии [6]. Многие ученые и садоводы пользуются английской системой классификации, предусматривающей деление природных рододендронов на 43 серии.

Из таблицы видно, что наибольшее число видов представлено в сериях *Azalea* (9 видов), *Ponticum* (6 видов), *Trifolium* (7 видов).

В качестве объектов исследования привлечены рододендроны, которые встречаются в культуре за рубежом, а также были испытаны в коллекциях ботанических садов России и ближнего зарубежья (Белоруссия, Латвия, Украина).

В кратких ботанических описаниях 50 видов приведены признаки растений (высота, окраска цветков, время цветения), которые имеют значение в садоводческой практике. Латинские названия и год интродукции приведены по А. Редеру и Г. Крюсману [8, 9]. Помещены сведения о том, кто описал и в честь кого названо растение. Круг этих людей весьма разнообразен: ученые-исследователи, путешественники-открыватели, владельцы питомников и ботанических садов, актеры, друзья и др.

Большинство видов этого многочисленного рода описали ученые из Великобритании: Роберт Свит (1783–1835); Джон Смит (1792–1888); Джон Линдлей (1799–1865); Давид Дон (1799–1841); Георг Дон (1798–1856); Жозеф Дальтон Гукер (1817–1911), из Франции: Андре Михаукс (1746–1802); Адриан Франхет (1834–1900); Юлес Эмиль Планхон (1833–1900); Август Левале (1863–1918), из России: П.С. Паллас (1741–1811); Н.С. Турчанинов (1796–1864); К.И. Максимович (1827–1891); Э.Р. Траутветтер (1809–1889), из США: А. Грей (1810–1888); Джон Торрей (1796–1873); А. Редер (1863–1949).

Первая большая монография о роде была опубликована Вильямом Джексоном Гукером в 1849 г. Из более поздних заслуживает внимание работа Г. Давидяна [6].

Выращивание рододендронов в культуре началось около 350 лет тому назад [7,8]. Жозеф Гукер, А. Фальконер, В. Гриффит, Т. Томпсон, Р. Грайерсон и другие привозили рододендроны в Европу из Китая, Индии, Малайзии. В XVI столетии Джон Бонистер доставил растения из Северной Америки. Его дело активно продолжали в XVIII–XIX вв. Вильям Бартрале, Ф. Мишо и другие [19].

Семена и саженцы рододендронов, собранные во время многочисленных экспедиций XVIII–XIX вв., были завезены в частные питомники и ботанические сады Европы и США. В XIX и XX вв. там активно занимались селекцией рододендронов и теперь известно более 10 тысяч сортов и гибридов [19].

В 70-е годы XX в. коллекции ботанических садов мира пополняются новыми образцами из Китая и Гималаев, Малайзии, где произрастает много редких, эндемичных видов рододендрона [11].

В наши дни число интродуцированных видов немного превышает половину от общего объема рода. С середины XX в. растет интерес к рододендронам, произрастающим в России и за рубежом.

Крупные коллекции имеются в Англии, Германии, Голландии, США, Италии, Швеции, Латвии, Финляндии, Украине, России.

Специалисты изучают географическое распространение и условия произрастания в природе и возможности выращивания рододендронов в культуре. Год первичной интродукции позволяют ориентироваться исследователям в возможностях испытания рододендронов в культуре. Для получения посадочного материала, семян можно

# Интродукция и акклиматизация

использовать сведения о плодоносящих растениях в декоративах. Результаты своих исследований ученые обобщили в многочисленных публикациях [12–21]. Их многолетний опыт может быть широко использован в практике введения рододендронов в культуру в конкретных регионах. Дополнением к этому является приведенная информация о

современном нахождении растений за рубежом, в России и странах ближнего зарубежья (Табл. 2).

Таким образом, центры изучения рододендронов в России – это Владивосток (23 вида), Москва (22), Нижний Новгород (13), Йошкар-Ола (5), Санкт-Петербург (5), Екатеринбург (4). В странах ближнего зарубежья (Украина, Латвия,

**Таблица 2.** Центры изучения и коллекции «именных» рододендронов в России и ближнем зарубежье

Вид	Владивосток	Йошкар-Ола	Екатеринбург	Нижний Новгород	Москва	Санкт-Петербург	Рига	Киев	Минск
<i>Rh. adamsii</i>					+				
<i>Rh. albrechtii</i> *	+				+		+	+	+
<i>Rh. amesiae</i>	+						+	+	
<i>Rh. augustini</i>							+	+	+
<i>Rh. bureavii</i>								+	
<i>Rh. davidsonianum</i>							+	+	
<i>Rh. degronianum</i>					+		+	+	
<i>Rh. fargesii</i>	+			+	+		+	+	+
<i>Rh. farrerae</i>					+				
<i>Rh. fauriei</i> *	+	+		+	+		+	+	+
<i>Rh. fortunei</i> *	+		+	+	+		+	+	+
<i>Rh. griffithianum</i>					+			+	
<i>Rh. houlstonii</i>							+	+	
<i>Rh. kaempferi</i>	+				+			+	
<i>Rh. keiskei</i>	+				+		+	+	
<i>Rh. kotschyi</i>					+		+	+	+
<i>Rh. ledebourii</i> *	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Rh. makinoi</i> *	+			+			+	+	
<i>Rh. metternichii</i> *	+			+	+		+	+	
<i>Rh. morii</i>	+								
<i>Rh. przewalskii</i>						+		+	
<i>Rh. schlippenbachii</i> *	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Rh. searsiae</i>	+			+	+		+	+	
<i>Rh. simsii</i>	+				+		+	+	
<i>Rh. smirnowii</i> *	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Rh. souliei</i>	+							+	
<i>Rh. tschonoskii</i>	+				+			+	
<i>Rh. ungerii</i>	+				+		+	+	
<i>Rh. vaseyi</i> *	+	+		+	+	+	+	+	+
<i>Rh. wallichii</i>					+		+		
<i>Rh. wardii</i>	+			+	+		+	+	
<i>Rh. wightii</i>								+	
<i>Rh. williamsianum</i>	+			+			+	+	+
<i>Rh. wiltonii</i>	+			+			+	+	
<i>Rh. zaleucum</i>	+								
<b>Итого</b>	<b>23</b>	<b>5</b>	<b>4</b>	<b>13</b>	<b>22</b>	<b>5</b>	<b>24</b>	<b>30</b>	<b>11</b>

**Примечание:**

Владивосток – б/с Института ДВО РАН, Йошкар-Ола – б/с Марийского ГТУ, Екатеринбург – б/с УрО РАН, Нижний Новгород – б/с ННГУ, Москва – ГБС РАН, Санкт-Петербург – б/с БИН РАН, Рига – Латвия, б/с, Киев – Украина, б/с Минск – Белоруссия, б/с, \* Рекомендованы для любителей

Белоруссия) собраны большие коллекции «именных» рододендронов: Киев (30 видов), Рига (24), Минск (11).

В течение более 50 лет мы собирали материал по систематике, географии, интродукции рододендронов, как за рубежом, так и в России. Во время экспедиций и командировок собирали семена и саженцы для выращивания рододендронов в Москве, а также выписывали семена по дедектусу. Нами составлена библиография по разным разделам изучения рода, написаны книги, научные статьи и научно-популярные брошюры. Предлагаемая работа – лишь небольшая часть этих исследований [4, 12, 17].

Центры интродукции рододендронов в России и ближнем зарубежье автор посетил и лично знаком с коллекциями и специалистами. Совместными усилиями созданы коллекции рододендронов в ботанических садах, которые насчитывают от 40 до 100 (и более) видов и культиваров.

## Описания видов:

**Рододендрон Адамса, или рододендрон душистый *Rhododendron adamsii* Rehd.** Назван в честь Иоганна Адамса (1780–1838) профессора ботаники из России. Вечнозеленый, распростертый сильно ветвистый кустарник 0,3–0,5 м высотой. Цветки розовые и бледно-розовые собраны в соцветия по 7–15 цветков сидячие или почти сидячие. Цветет в июне, редко повторно в августе. Ареал: Восточная Сибирь, Дальний Восток (север Хабаровского края, Сахалин), север Монголии. Образует заросли в альпийском и субальпийском поясах и у верхней границы леса на высоте 1200–2500 м над ур. моря, на склонах различной экспозиции, встречается на выходах известняка. В культуре за рубежом отсутствует. В России испытывался во второй половине XX в.

**Р. Августина – *Rh. augustini* Hemsl.** Назван в честь ботаника Августина Генри (1857–1930) из Ирландии, посетившего Китай в 1881 г. Вечнозеленый, густоветвистый кустарник высотой 1–1,5 м. Цветки бледно – сиреневые, сиренево-пурпурные, розово-пурпурные с желтыми крапинками, редко почти белые. Цветет в апреле – мае. Ареал: Средний и Западный Китай (провинции Хубэй и Сычуань, Шэньси). Растет в лесах и на солнечных скалистых местах, в горах до высоты 3000 м. В культуре известен с 1899 г. Имеется в Австрии, Англии, Германии, Италии, Франции.

**Р. Альбрехта *Rh. albrechtii* Maxim.** Назван по имени доктора М. Альбрехта – русского врача, который обнаружил этот вид. Листопадный кустарник до 1,5 м высотой. Цветки по 4–5, пурпурно-красные, яркие или пурпурно-розовые с оливково-зелеными пятнышками. Цветет в апреле

– мае. Ареал: Япония. Растет на опушке леса и в зарослях. В культуре с 1892 г. Имеется в Австрии, Англии, Германии, Голландии, Канаде.

**Р. Бина – *Rh. beanianum* Cowan.** Назван в честь Вильяма Бина (1863–1947) хранителя-куратора ботанического сада Кью. Вечнозеленый кустарник 2,5 м высотой. Цветки малиновые или темно-красные иногда розовые в группах по 6–10 шт. Цветет в марте-мае. Ареал: Тибет, Бирма, Ассам, сев. Индия. Растет в лесах или зарослях на высоте 3200–3700 м. В культуре с 1858 г. Имеется в Англии.

**Р. Буре – *Rh. bureavii* Franch.** Назван в честь французского ботаника Эдуарда Буре (1830–1918). Вечнозеленый кустарник, до 1,5 м высотой. Цветки от белого до розового с кроваво-красным пятном. Цветет в июне. Ареал: Китай (Юньнань). Растет в горах. В культуре известен с 1898 г. Имеется в Англии, Германии, Италии

**Р. Бэкера – *Rh. bakeri* Lemmon et McKay.** Назван в честь американского д-ра Джона Бэкера (1834–1920). Листопадный кустарник 0,5–2,0 м высотой (редко 3 м). Цветки красные, оранжевые или желтые, лососевые до соломенного цвета обычно по 4–7 в соцветии (иногда до 30 цветков в шаровидных соцветиях). Цветет в июне, реже в июле. Ареал: Сев Америка. Растет в горных лесах. В культуре с 1912 г. Имеется в Англии, Германии, Австрии, США.

**Р. Вазея – *Rh. vaseyi* Grey.** Назван в честь Георга Вазея (1822–1893), открывшего это растение. Листопадный кустарник до 5 м высоты. Цветки светло-розовые с оранжево-красными крапинками, иногда белые. Цветет в апреле – мае. Ареал: сев.-вост. Северной Америки: Северная Каролина. Растет в горах на высоте 900–1600 м. В культуре с 1880 г. Имеется в Германии, Австрии, Великобритании, Италии, Франции, Швеции, Канаде, США.

**Р. Валлиха – *Rh. wallichii* Hook.f.** Назван в честь Натаниэла Валлиха (1786–1854) директора ботанического сада в Калькутте. Вечнозеленый кустарник 2–4 м высотой. Цветки лиловые до лилово-розового, с темными розовыми точками. Цветет в апреле. Ареал: Гималаи, Сикким, Непал, южн. Тибет. Растет в горах на высоте 3300–4600 м, образуя густые заросли. В культуре с 1849 г. Имеется в Англии, Германии, Италии.

**Р. Вилтона – *Rh. wiltonii* Hemsl. et Wils.** Назван в честь Е.С. Wilton (1876–1930) – коллекционера редких растений из Китая. Вечнозеленый кустарник, 2–3 м высоты. Цветки белые до светло-розового с красными точками и пятном внутри. Соцветие состоит из 8–10 цветков. Цветет в мае. Ареал: Китай (зап. Сычуань). Образует заросли на высоте 3000 м. В культуре с 1904 г. Имеется в Англии, Франции.

**Р. Вигта** – *Rh. wightii* Hook. f. Назван в честь Роберта Вигта (R. Wight) (1796–1872) – директора ботанического сада в Мадрасе. Вечнозеленое дерево высотой до 8 м. Цветки светло-желтые до лимонно-желтых, с красным пятном и крапинками в зеве. Соцветие состоит из 12–20 цветков. Цветет в апреле-мае. Ареал: вост. Гималаи, Сикким, Бутан, Непал, юго-вост. Тибет. Растет высоко в горах. В культуре с 1851 г. Имеется в Англии, Франции, Германии.

**Р. Вильямса** – *Rh. williamsianum* Rehd. et Wils. Назван в честь И.К. Вильямса (1862–1923) из Корнуолле. Вечнозеленый кустарник, 1,5–2 м высоты. Цветки ярко-розовые. Цветет в апреле. Ареал: зап. Китай (зап. Сычуань). Растет в горах на высоте 2500–3000 м, образует заросли. В культуре с 1849 г. Имеется в Австрии, Англии, Германии, Италии.

**Р. Гоулстона** – *Rh. houlstonii* Hemsl. et Wils. Назван по имени Гоулстона – собирателя экзотических растений в Китае. Вечнозеленый кустарник 2–4 м высоты. Цветки ярко – розовые, снаружи с зелеными и грязно-красными штрихами. Ареал: в Китае (вост. часть провинции Сычунь, Хубэй). Растет в горах. В культуре с 1900 г. Имеется в Англии.

**Р. Грирсона** – *Rh. griersonianum* Balf. f. et Forrest. Назван в честь Грирсона или Гайерсона – служащего в таможне в Китае (Юньнань), друга Георга Форреста (1873–1932). Вечнозеленый кустарник высотой 2–3 м. Цветки шарлахово-красные, душистые. Цветет в июне. Ареал: зап. Китай (зап. Юньнань), сев. Бирма. Растет в смешанных и хвойных лесах на высоте 2000–3000 м, выше образует заросли. В культуре с 1917 г. Имеется в Англии, Италии.

**Р. Гриффита** – *Rh. griffithianum* Wight. Назван в честь Вильяма Гриффита (1810–1845), директора ботанического сада в Калькутте. Вечнозеленый кустарник 1,5–3,5 (4,5) м высотой. Цветки белые или с розовым оттенком, собраны в рыхлых соцветиях, слегка душистые. Цветет в мае. Ареал: вост. Гималаи: Сикким, Бутан. Растет в горах на высоте 2500–3000 м. В культуре с 1849 г. Имеется в Италии, Франция.

**Р. Гудзона** – *Rh. hodgsonii* Hook. f. Назван в честь Ганса-Вильяма Гудзона (1730–1793) – владельца питомника в Великобритании. Вечнозеленый кустарник, около 1 м высотой. Цветки лилово-пурпуровые или карминные. Верхушечное соцветие компактное, шаровидно-зонтичное из 15–20 цветков. Цветет в мае-июле. Ареал: южн. Тибет, Гималаи. Растет высоко в горах. В культуре за рубежом встречается с 1849 г. В настоящее время Европе отсутствует.

**Р. Гукера** – *Rh. hookeri* Nutt. Назван в честь известного английского ботаника и директора ботанического сада в Кью Жозефа Гукера (1817–1911). Вечнозеленый крупный кустарник до 4,5 м высоты.

Цветки темно-красные, собраны в соцветие из 10–15 цветков. Цветет в апреле. Ареал: южн. Тибет, Бутан, Ассам. Формирует леса в горных областях на высоте 3600–4000 м. В культуре с 1855 г. Имеется в Германии.

**Р. Давидсона** – *Rh. davidsonianum* Rehd. et Wils. Назван в честь Давидсона – дипломата, находившегося с дружественной миссией в Китае в начале XX в. Вечнозеленый кустарник 1–3 м высоты. Цветки белые с розоватым оттенком или розовые в пучках по 4–6. Цветет в апреле-мае. Ареал: Китай (зап. Сычуань, Юньнань). Растет в зарослях или на сухих солнечных склонах на высоте 2000–3500 м. В культуре с 1908 г. Имеется в Великобритании, Италии.

**Р. Дегрона** – *Rh. degronianum* Carr. Назван в честь М. Дегрона, директора французской почты в Йокогаме, 1869 г. Вечнозеленый, приземистый кустарник, 1–1,5 м высотой. Цветки по 10–12, нежно розовые с темно-розовыми линиями на лепестках. Цветет в апреле – мае. Ареал: Япония. В культуре с 1870 г. Имеется в Англии, Австралии.

**Р. Залевка** – *Rh. zaleucum* Balf. f. et W.W.Smith. Назван в честь законодателя в Локрахе (Италия) в VII в. до н. э. Вечнозеленый кустарник или небольшое дерево 6–10 м высоты. Цветки белые или бледно-розовые в верхушечных зонтиковидных соцветиях, по 3–5. Цветет в апреле. Ареал: Китай (зап. Юньнань), Бирма. Растет на высоте 1800–4000 м, по берегам рек во влажных лесах. В культуре с 1912 г. Имеется в Италии.

**Р. Кейзуке** – *Rh. keiskei* Miq. Назван в честь Ито Кейзуке (1803–1850) – японского ботаника. Вечнозеленый приземистый кустарник, едва выше 1 м высотой. Цветки лимонно-желтые или тускло-желтые в соцветиях по 2–6. Цветет в марте-апреле. Ареал: Япония. Растет по склонам гор и скалистым долинам. В культуре с 1905 г. Имеется в Германии, Австрии, Англии.

**Р. Кочи** – *Rh. kotshyi* Simonk. Назван в честь австрийского ботаника Теодора Кочи (1813–1866). Вечнозеленый кустарник 0,5–1 м высоты, густоветвистый. Цветки розово-красные, изредка белые по (2) 4–7. Цветет в мае – июле. Ареал: Карпаты, Альпы, вост. Балканы. Растет на каменистых склонах на высоте 1500–3500 м. В культуре с 1846 г. Имеется в Австрии, Германии.

**Р. Кэмпфера** – *Rh. kempferi* (Planch) Wils. Назван в честь Е. Кэмпфера – немецкого ботаника, который в 1690–1692 гг. путешествовал в Японии и собирал растения. Листопадный или полувечнозеленый кустарник 1–1,5 м высотой. Цветки чаще ярко-красные, но нередко окраска варьирует от телесно-розового до розово-красного, иногда белые. Цветет в мае – июне. Ареал: Японии (от о-ва Кюсю на север до о-ва Хоккайдо). Растет от уровня моря до 1600 м (на севере ниже). В культуре с 1892 г. Имеется в Англии, Германии, Японии.

**Р. Леаха** – *Rh. leachianum* Henderson. Назван в честь немецкого садовника Вильгельма Леаха, который работал в США (1827–1882). Кустарничек, высотой до 0,25 м. Цветки по 3–10 в соцветиях, розово-пурпурные. Цветет в июне. Ареал: зап. Сев. Америки. Растет на сухих пригорках, среди скал, до 1300 м. В культуре известен с 1933 г. В настоящее время испытывается в Германии, Великобритании.

**Р. Ледебур** – *Rh. ledebourii* A. Pojark. Назван в честь Карла Ледебура (1785–1851) – директора ботанического сада в Дерпте. Полувечнозеленый, ветвистый, густо олистственный кустарник 0,5–2,0 м высоты. Цветки розово – фиолетовые, расположены по 1–3 ближе к верхнему концу побега. Цветет в июне – июле. Ареал: Алтай, Саяны, Монголия. Растет в подлеске лиственных и еловых лесов, по горным склонам, каменистым россыпям, на скалах в лесном и субальпийском поясах. В культуре с 1780 г. Имеется в Германии.

**Р. Макино** – *Rh. makinoi* Tagg ex Nakai. Назван в честь японского ботаника Томитаро Макино (1862–1957). Вечнозеленый, приземисто-округлый, плотный кустарник 1–2 м высотой. Цветки нежно-розовые по 6–8 в соцветиях. Цветет в июне. Ареал: Япония. Растет в лесах. В культуре с 1914 г. Имеется в Австрии, Германии.

**Р. Мариса** – *Rh. mariesii* Hemsl. et Wils. Назван в честь Чарлза Мариса – коллектора Вича, участвующего в экспедиции 1902 г. Листопадный кустарник 1–2 м высотой. Цветки светло-розово-пурпурные, с красно-пурпурными пятнышками на верхней лопасти, единичные или по 2–3 раскрываются до появления листьев. Цветет в апреле. Ареал: центр. и юго-вост. Китай, Фуцзянь, Тайвань. Растет на открытых и холмистых местах на высоте 300–1200 м. В культуре с 1886 г. Имеется в Англии, Франции.

**Р. Меттерниха** – *Rh. metternichii* Sieb. et Zucc. Назван в честь австрийского министра, князя Клементы фон Меттерниха (1773–1859). Вечнозеленый кустарник, 1–2,5 м высоты. Цветки розовые, глубоко внутри с более темным пятном. Цветет в апреле-мае. Ареал: Япония. Растет в горах. В культуре с 1914 г. Имеется в Австрии, Великобритании, Германии, Италии, Швеции, Япония.

**Р. Мори** – *Rh. morii* Hayata. Назван в честь Кинихико Мори коллектора с о. Тайвань. Вечнозеленый кустарник до 8 м высоты. Цветки бледно-розовые или белые, с темно-красным пятном. Цветет в апреле-мае. Ареал: Тайвань. Растет на высоте 1800–3000 м. В культуре с 1911 г. Имеется в Англии.

**Р. Натталла** – *Rh. nuttallii* Booth. Назван в честь Томаса Натталла (1786–1859) – английского ботаника, путешественника по Восточной Азии, который собирал растения для Арнольд-арборетума

(США). Вечнозеленый кустарник или невысокое дерево, 8–10 м высоты, иногда эпифит. Цветки по 3–6 в соцветиях, цвета слоновой кости до желтого, или белые с желтоватой трубкой венчика и слегка с розовыми лопастями. Ареал: Гималаи, Бутан, южн. Тибет. Растет в горных лесах на высоте 1200–1600 м. В культуре с 1852 г. Имеется в Германии.

**Р. Пржевальского** – *Rh. przewalskii* Maxim. Назван именем Н.М. Пржевальского (1839–1888) – русского путешественника, естествоиспытателя, исследователя Центральной Азии. Вечнозеленый компактный кустарник до 3 м высоты. Цветки белые или красноватые, с пурпурными крапинками по 12–15 в плотных шаровидных соцветиях. Цветет в июне-июле. Ареал: зап. Китай (Юньнань, сев. Сычуань, Ганьсу, Цинхай, Шэньси). Растет в горах, нередко выше границы леса, достигая 4300 м. В культуре с 1880 г. Имеется в Германии.

**Р. Редовского** – *Rh. redowskianum* Maxim. Назван в честь ученого ботаника И.И. Редовского (1774–1807) – члена Императорской Академии наук (Россия). Листопадный, густо ветвистый низкий кустарник 8–20 см высоты. Цветки мелкие, 1,5 см в диаметре, пурпуровые. Цветет в июле. Ареал: горы Забайкалья, Яблоневый хребет и горы Приамурья; сев.-вост. Китай (горы). Растет на гольцах, в горных щебнистых кустарничковых тундрах. В культуре испытывается в России со второй половины XX в. За рубежом отсутствует.

**Р. Симса** – *Rh. simsii* Planch. Назван в честь Джона Симса (1792–1839), издателя ботанического журнала в 1800–1826 гг. Вечнозеленый или полувечнозеленый, сильно ветвистый кустарник до 1,5–3 м высоты. Цветки от розово-красных до темно-красных, иногда розовые или белые по 2–6. Цветет в мае – июне. Ареал: Китай, южн. Тайвань. В горах достигает высоты 2000–3000 м (в Юньнани). В культуре с 1808 г. Имеется в Германии, Китае.

**Р. Сирс** – *Rh. searsiae* Rehd. et Wils. Назван в честь американской актрисы Сары Сирс. Вечнозеленый кустарник 1–1,2 м высоты, чаще 2,5 (иногда до 5 м). Цветки от белого до светло-фиолетового по 4–8, иногда 12. Цветет в мае-июне. Ареал: Китай. Растет в горах на высоте 2500–3000 м, образует заросли. В культуре с 1898 г. Имеется в Германии, Франции.

**Р. Смирнова** – *Rh. smirnowii* Trautv. Назван в честь русского врача и ботаника М. Смирнова. Вечнозеленый кустарник 1–2(6) м высоты. Цветки пурпурно-розовые по 10–12 в больших плотных соцветиях. Цветет в мае-июне. Ареал: Аджария, Турция (Чорох). Растет в лесах по склонам гор на высоте 700–2500 м. В культуре с 1886 г. Имеется в Австрии, Великобритании, Германии, Польше, Франции, Швеции.

**Р. Соули** – *Rh. souliei* Franch. Назван в честь J.A. Soulie – французского миссионера в Тибете, проживавшего там с 1827 по 1842 гг. Вечнозеленый кустарник 1–2,5, реже 4 м высоты. Цветки белые до темно-розовых от карминного пятна у основания, соцветия содержат 5–8 цветков. Цветет в мае. Ареал: зап. Сычуань, Тибет. Образует заросли на высоте около 3000 м, растет в лесах. В культуре с 1905 г. Имеется в Австрии, Великобритании.

**Р. Томсона** – *Rh. thomsonii* Hook. f. Назван в честь Томаса Томсона (1817–1876) – директора ботанического сада в Калькутте.

Вечнозеленый кустарник (1,5) 2,5 м высоты, иногда небольшое дерево. Цветки от темно-красных до кроваво-красных по 5–8 в рыхлых соцветиях. Цветет в марте. Ареал: Гималаи (Сикким, Непал), юго-вост. Тибет. Растет в горах, на высоте 3300–4000 м, в лесах. В культуре с 1849 г., имеется в Англии, Германии.

**Р. Трайла** – *Rh. traillianum* Forrest et W.W. Smith. Назван в честь ботаника проф. Трайла (1836–1897). Вечнозеленый кустарник или невысокое дерево до 10 м высоты. Цветки розовые, имеют приятный запах, в компактных зонтиковидных соцветиях по 10–15. Цветет в апреле-мае. Ареал: Китай (сев-зап. Юньнань, юго-зап. Сычуань). В культуре с 1933 г. Имеется в Англии, Германии.

**Р. Таширо** – *Rh. tashiroi* Maxim. Назван в честь японского ботаника Я. Таширо (1856–1928). Листопадный или полувечнозеленый кустарник высотой до 2 м. Цветки белые, в рыхлых соцветиях. Цветет в мае. Ареал: Япония: Кюсю (южн. р-ны), Тайвань. Образует заросли, растет в подлеске на склонах или вершинах гор. В культуре имеется в Европе, Японии. Год интродукции неизвестен.

**Р. Унгерна** – *Rh. ungeronii* Trautv. Назван в честь профессора Унгерна Штернберга из Дерпта. Вечнозеленый кустарник 2–6 м высоты. Цветки кремово-белые с розовым налетом снаружи или зеленоватым оттенком по краю. Цветет в июне-июле. Ареал: Кавказ (Аджария), Турция (Лазистан). Растет в лесах по склонам гор на высоте 700–1700 м. В культуре с 1886 г. Имеется в Австрии, Англии, Германии.

**Р. Уорда** – *Rh. wardii* W. W. Smith. Назван в честь английского коллекционера Рихарда Уорда (1791–1868). Вечнозеленый кустарник 4–7 м высоты. Цветки желтые, собраны в кистевидно-зонтиковидные соцветия по 7–14 цветков. Цветет в мае. Высоко ценится благодаря желтой окраске цветков, поскольку в природе вечнозеленых видов с такой окраской цветков очень мало. Ареал: Китай (зап. Юньнань), юго-вост. Тибет. Растет в светлых лесах и образует заросли на высоте 4000 м. В культуре с 1913 г. Имеется в Австрии, Великобритании, Германии, Канаде, Швеции.

**Р. Фаржа** – *Rh. fargesii* Franch. Назван в честь французского посла в Сычуане, Патера Фаржа (1844–1912 гг.). Вечнозеленый кустарник, 1,5 м высоты или невысокое дерево до 8 м высоты. Цветки белые или розовые. Верхушечное зонтиковидное соцветие, состоит из 6–10 цветков. Цветет в марте – апреле. Ареал: Китай (Сычуань, юг Шэньси, Хубэй). Растет в лесах на высоте от 2000 до 2500 (3300) м. В культуре с 1901 г. Имеется в Австрии, Англии.

**Р. Фарр** – *Rh. farrerae* Tate. Назван в честь Edith May Farr (1864–1884), США. Листопадный густоцветный кустарник, 1–2 м высоты. Цветки бледно-лилово-пурпурные с красными точками. Верхушечное соцветие состоит из 1–2 цветков, которые распускаются раньше листьев. Цветет в мае. Ареал: Китай. В культуре с 1829 г. Имеется в Великобритании, Германии.

**Рододендрон Фори** – *Rh. fauriei* Franch. Назван именем французского посла Pere Louis F. Faurie в Китае. Вечнозеленый кустарник высотой 1–3 м. Цветки белые или желтоватые с розоватым оттенком. Цветет в мае – июне. Ареал: Дальний Восток, Приморский край, Сихотэ-Алинь (в средней части), Корея, ср. и сев. части Японии. В культуре с 1884 г. Имеется в Германии, Японии.

**Р. Форчуна** – *Rh. fortunei* Lindl. Назван в честь Роберта Форчуна (1812–1880 г.) – английского садовника из ботанического сада в Кейптауне (Южн. Африка). Вечнозеленый кустарник 3–4 м высотой. Цветки нежно-розовые. Верхушечные рыхлые соцветия содержат по 6–12 душистых цветков. Цветет в мае – июне, одновременно с распусканием листьев. Ареал: вост. Китай (Чжэцзян, Гезянси, Аньхой, Хунань). Растет в горных лесах на высоте около 1000 м. В культуре с 1859 г. Имеется в Англии, Китае.

**Р. Ханца** – *Rh. hanceanum* Hemsl. Назван в честь Н. F. Hance (1827–1886 гг.) английского консула в Кантоне, Вечнозеленый кустарник, 1–2 м высоты. Цветки белые, верхушечные кистевидные соцветия состоят из 7–9 цветков. Цветет в мае. Ареал: зап. Сычуань. Образует заросли на высоте 2500 м. В культуре с 1909 г. Имеется в Англии, Германии.

**Р. Чепмана** – *Rh. chapmanii* A. Gray. Назван в честь американского ботаника Альвина Чепмена (1809–1899). Листопадный кустарник до 2 м высотой. Цветки розовые или бледно-розовые, в густых соцветиях. Цветет апреле-мае. Ареал: юго-вост. Северной Америки (зап. Флорида). Растет на песчаных почвах, в сосняках. В культуре известен с 1936 г. Имеется в США, Великобритании.

**Р. Чоноски** – *Rh. tschonoskii* Maxim. Назван в честь японского коллектора Сукава Чоноски (1841–1925). Листопадный кустарник 0,5–1,5 (2,5) м высотой. Цветки белые по 2–6. Цветет в

июле. Ареал: Дальний Восток (южн. Курильские о-ва), юг Кореи, Япония. Растет в горах на каменистых склонах и россыпях. В культуре с 1878 г. Имеется в Англии, Японии.

**Р. Шлиппенбаха** – *Rh. schlippenbachii* Maxim. Назван в честь Шлиппенбаха – морского офицера и путешественника на фрегате «Паллада» (1852–1854). Листопадный, раскидистый ветвистый кустарник 1–3,5 м высоты. Цветки бледно-розовые с пурпурными крапинками на трех верхних лопастях, собраны по 3–6. Цветет в апреле-мае-июне. Ареал: Дальний Восток (юго-зап. Приморского края), сев.-вост. Китая, Монголия, Корея с островами, ср. Япония. Растет небольшими зарослями по сухим каменистым склонам гор, в светлых лесах. В культуре с 1893 г. Имеется в Австрии, Великобритании, Германии, Голландии, Италии, Франции, Швеции, Польше, Канаде, Японии.

**Р. Эмес** – *Rh. amesiae* Rehd. et Wils. Назван в честь Мэри С. Эмес (1874–1950), вид описан в 1913 г. Вечнозеленый кустарник, 2–4 м высоты. Цветки лиловые или фиолетовые по 5(6) в группах. Цветет в мае – июне. Ареал: Китай (зап. Сычуань). Растет на высоте 2200 – 3000 м. В культуре с 1869 г. Имеется в Англии.

**Р. Эллиотта** – *Rh. elliottii* Watt ex W.W.Smith. Назван в честь Стефана Эллиотта (1771–1830), друга Ватта, который описал этот вид. Вечнозеленый кустарник или невысокое дерево, выше 3,5 м. Цветки в соцветиях по 10–15, темно-красные или малиновые с темным пятном. Цветет в мае – июне. Ареал: Гималаи, Тибет. Растет на высоте 2700 м. В культуре с 1927 г. Имеется в Италии.

Из 50 видов популярны за рубежом 10: рододендрон Августина, Альбрехта, Вазея, Вильямса, Кэмпфера Меттерниха, Смирнова, Уорда, Форчуна, Шлиппенбаха.

В ботанических садах России и СНГ из 35 испытанных видов в настоящее время наиболее часто встречаются рододендроны Альбрехта, Вазея, Ледебура, Макино, Меттерниха, Смирнова, Фори, Форчуна, Шлиппенбаха. Как наиболее перспективные эти растения рекомендованы нами для садоводов-любителей (табл. 2).

Учитывая высокие декоративные достоинства рододендронов, следует шире привлекать их в коллекции ботанических садов России, разрабатывать и совершенствовать технологию выращивания в открытом и закрытом грунте.

## Литература

1. *Stevenson J.B.* The species of *Rhododendron*. Vol. 2. – Edinburgh, 1947.
2. *Cowan J.M.* The *Rhododendron* leaf. – Edinburgh, 1950.

3. *Seith v. Hoff A.* Haarformen der Gattung *Rhododendron* L. // *Nomenklatorischer Nachtrager Botanische Jahrbücher Systematik*, 47. Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie. Stuttgart – 1962. – Bd. 81, № 3. – S. 297–393.

4. *Александрова М.С.* Рододендроны природной флоры СССР. – М.: Наука. 1975. 112 с.

5. *Sleumer H.* Ein System der Gattung *Rhododendron* L. // *Bot. Jahrbuch.* – 1949. – Bd. 74, – S. 511–533.

6. *Davidian H.H.* The *Rhododendron* species. Vol. 1, *Lepidotes*. Portland, Oregon, – 1982.

7. *Головкин Б.Н.* История интродукции растений в ботанических садах. – М.: Изд-во МГУ. 1981.

8. *Krussmann G.* Die Laubgehölze. – Berlin, 1951.

9. *Rehder A.* Manual of Cultivated Trees and Shrubs Hardy in North America. – New-York. 1949.

10. *Ohwi Jisaburo.* Flora of Japan. – Washington, 1965.

11. *Rhododendron of China.* – Portland :American Rhododendron Society, 1974.

12. *Александрова М.С., Кондратович Р.Я.* Рододендроны Северной Америки // Интродукция и селекция. – Рига. – 1972. – С. 207–233.

13. *Петухова И.П.* Рододендроны на юге Приморья. Интродукция. Культура. – Владивосток. 2006.

14. *Доронина Г.У.* Оценка устойчивости и агротехника введения рододендронов в интродукционную культуру в условиях республики Марий Эл. // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Йошкар-Ола, – 2000. 21 с.

15. *Бакланова Е.Г.* О введении рододендронов в культуру на Среднем Урале // Сборник научн. тр. Популяционная экология и интродукция растений. – 2005. – Вып. 2. – С. 218–230.

16. *Зайцева И.В.* Некоторые итоги интродукции рододендронов в ботаническом саду Горьковского университета. // Республиканская научная конференция, посвященная 150-летию ботанического сада им. А.В. Фомина. Киев. – 1989. С. 36–37.

17. *Александрова М.С.* Итоги интродукции рододендронов в Москве // Бюл. Гл. ботан. сада. – 1984 – Вып. 130. – С. 11–17.

18. *Сахарова С.Г.* Оценка перспективности интродукции восточно-сибирских и дальневосточных рододендронов в условиях северо-запада России // Растения в муссонном климате. – Владивосток: Дальнаука, 1998. – С. 231–233.

19. *Кондратович Р.Я.* Рододендроны в Латвийской ССР. – Рига, 1981.

20. *Зарубенко А.У.* Культура рододендронів в Україні. – Київ: ВГЦ университет. 2006.

21. *Ботьяновский И.Е.* Культура рододендронов в Белоруссии. – Минск. 1981.

E-mail: gbsad@mail.ru



**Т.И. Фомина –**

канд. биол. наук, ст. н. с.  
Федеральное государственное  
бюджетное учреждение науки  
Центральный сибирский  
ботанический сад СО РАН,  
Новосибирск

## Сезонный ритм развития декоративных растений природной флоры в лесостепной зоне Западной Сибири

Культивируемые в Центральном сибирском ботаническом саду СО РАН 157 видов и форм многолетних декоративных растений местной флоры были разделены на несколько групп в соответствии со сроками начала вегетации и цветения. По продолжительности вегетации выявлено пять феноритмотипов. Большинство интродуцированных видов отнесены к весенне-летним растениям с ранними или средними сроками начала вегетации и цветением в начале лета или летом.

**Ключевые слова:** декоративные многолетники, фенология, лесостепная зона, Западная Сибирь

**T.I. Fomina –**

Cand. Sc. Biology,  
Senior Researcher  
Federal State Budgetary Institution  
for Science Central Siberian  
Botanical Gardens  
of the Siberian Branch  
of Russian Academy of Sciences,  
Novosibirsk

## Development seasonal rhythm of natural ornamental plant species in the forest-steppe zone in West Siberia

One hundred fifty seven perennial plant species and forms, cultivated in the Central Siberian Botanical Gardens, were divided into several phenological groups according to the dates of vegetation and blossom. There were five types of phenological rhythm. Most of introduced species were considered to be spring-summer green plants with early or intermediate dates of vegetation beginning and early summer or summer blossom.

**Keywords :** phenological rhythm, ornamental plants, West Siberia

В интродукционных исследованиях большое внимание уделяется ритму сезонного развития как одному из основных показателей адаптации растений к изменившимся условиям существования. Прохождение полного цикла сезонного развития, завершающегося образованием полноценных семян, является показателем перспективности вида в культуре. При интродукции имеет значение не только степень соответствия сезонного ритма растений природно-климатическим условиям района. С ним связана продолжительность декоративного эффекта, которая определяется сроками и длительностью как вегетации, так и цветения. На практике знание ритмологических особенностей необходимо для разработки приемов культивирования видов.

В Центральном сибирском ботаническом саду СО РАН (Новосибирск) коллекция декоративных

видов природной флоры и малораспространенных в культуре многолетников сформирована в середине 90-х годов. За период 1995–2006 гг. объектами исследования были более 250 видов и форм травянистых поликарпиков из умеренного пояса Евразии и Северной Америки. Наиболее представлены в коллекции родовые комплексы *Campanula*, *Dianthus*, *Filipendula*, *Iris*, *Sedum*, *Veronica*. Почти 60% систематического разнообразия составляют виды флоры Сибири, интродуцированные из природных популяций Алтая, Прибайкалья, Забайкалья, Даурии, Хакасии.

Многие из коллекционных видов издавна известны в культуре, но в ритмологическом аспекте для условий лесостепной зоны Западной Сибири ранее не были изучены. В настоящей работе обобщены результаты исследования сезонного ритма развития 157 видов и форм (табл. 1).

Таблица 1. Ритмологическая характеристика исследованных видов

Семейство, вид	Весеннее отрастание		Цветение		Плодоношение	Конец вегетации	Фено-ритм тип	Группа	
	начало	конец	начало	конец				отрастания	цветения
1	2	3	3	3	5	6	7	8	9
<b>Сем. Alliaceae</b>									
<i>Allium aflatumense</i> B. Fedtsch.	24.IV±1	28.V±3	6.VI±1*	10.VII±3	16.VII±2	ГЭ	Р	Р	ПВ
<i>A. bidentatum</i> Fisch. ex Prokh.	26.IV±3	11.VII±6	18.VIII±5	31.VIII±7	17.IX±3	ВЛЗ	Р	Р	Л
<i>A. caeruleum</i> Pall.	23.IV±2	4.VII±2	25.VII±2	19.VIII±5	20.VIII±2	ВЛЗ	Р	Р	Л
<i>A. leucosephalum</i> Turcz. ex Ledeb.	25.IV±6	11.VII±4	31.VII±16,5	30.VIII±6	14.IX±6	ВЛЗ	Р	Р	Л
<i>A. microdictyon</i> Prokh.	24.IV±3	1.VI±2	18.VI±1	12.VI±2	3.VIII±4	ГЭ	Р	Р	ПВ
<i>A. obliquum</i> L.	23.IV±2	16.VI±2	6.VII±2	29.VII±3	29.VIII±4	ВЛЗ	Р	Р	Л
<i>A. ramosum</i> L.	1.V±3	26.VI±3	24.VIII±6	12.VIII±5	19.IX±4	ВЛЗ	С	С	Л
<i>A. schoenoprasum</i> L.	1.V±2	18.VI±3	5.VII±2	17.VII±2	27.IX±7	ВЛЗ	С	С	Л
<i>A. senescens</i> L., f. <i>glaucum</i>	26.IV±2	29.VI±6	11.IX±5	7.VIII±4	18.IX±4	ВЛЗ	Р	Р	Л-ДЦ
<b>Сем. Apiaceae</b>									
<i>Aegopodium podagraria</i> , f. <i>variegata</i>	26.IV±2	18.VI±1	11.VII±2	23.VII±2	22.IX±4	ВЛЗ	Р	Р	Л
<i>Eryngium planum</i> L.	23.IV±3	10.VII±1	26.VIII±7	26.VIII±3		ВЛОЗ	Р	Р	Л
<b>Сем. Аrocynaceae</b>									
<i>Yinca. minor</i> L.	23.IV±1	15.V±4	7.VI±3	-		ВЛЗЗ	Р	Р	РВ
<b>Сем. Asparagaceae</b>									
<i>Asparagus officinalis</i> L.	8.V±2	11.VI±4	4.IX±12	1.VIII±5	21.IX±6	ВЛЗ	С	С	РЛ-ДЦ
<b>Сем. Asteraceae</b>									
<i>Achillea millefolium</i> L.	26.IV±3	22.VI±3	31.VIII±7	14.VIII±5		ВЛОЗ	Р	Р	РЛ-ДЦ
<i>Anaphalis margaritacea</i> (L.) A. Gray	2.V±4	21.VII±4	1.X±4	-		ВЛОЗ	С	С	ЛЛ-ДЦ
<i>Antennaria dioica</i> (L.) Gaertn.	27.IV±4	25.V±2	4.VI±2	23.VI±2		ВЛЗЗ	Р	Р	ПВ
<i>Aster tataricus</i> L. fl.	1.V±2	30.VI±2	19.VIII±6	-	28.IX±3	ВЛЗ	С	С	Л
<i>Centaurea dealbata</i> Willd.	3.V±4	17.VI±4	19.VII±2	-		ВЛОЗ	С	С	Л
<i>Coreopsis grandiflora</i> Hogg	5.V±2	30.VI±3	22.IX±6	3.VIII±4		ВЛОЗ	С	С	Л-ДЦ
<i>Dendranthema zawadskii</i> (Herbich) Tzvel.	28.IV±3	20.VII±4	10.IX±3	26.VIII±8		ВЛОЗ	Р	Р	ЛЛ
<i>Echinacea purpurea</i> (L.) Moench	11.V±3	20.VII±2	22.IX±2	19.IX±3	3.X±2	ВЛЗ	П	П	ЛЛ-ДЦ
<i>Helenium hoopesii</i> A. Gray	26.IV±3	16.VI±2,5	4.VII±2	28.VI±4		ВЛОЗ	Р	Р	Л
<i>Heliopsis scabra</i> Dun.	13.V±1	16.VII±6	21.IX±4	6.IX±4	6.X±3	ВЛЗ	П	П	ЛЛ-ДЦ
<i>Hieracium aurantiacum</i> L.	30.IV±2	9.VI±2	13.IX±13	5.VII±5		ВЛЗЗ	Р	Р	ЛЛ-ДЦ
<i>Leontopodium leontopodioides</i> (Willd.) Beauv.	1.V±4	23.VI±4	26.VIII±7	-	2.X±2	ВЛЗ	С	С	ЛЛ-ДЦ
<i>Liatrix spicata</i> (L.) Willd.	13.V±5	25.VII±3	4.IX±4	-	22.IX±1	ВЛЗ	П	П	ЛЛ
<i>Parmica vulgaris</i> Hill, cv. <i>Pele</i>	2.V±4	2.VII±6	5.IX±3	-		ВЛОЗ	С	С	Л-ДЦ
<i>Pyrethrum corymbosum</i> (L.) Scop.	6.V±4	25.VI±3	24.VIII±4	28.VIII±0,5		ВЛОЗ	С	С	ЛЛ-ДЦ
<i>Solidago virgaurea</i> L.	30.IV±3	2.VII±8	29.VII±8	11.VIII±5		ВЛОЗ	Р	Р	Л

Продолжение Таблицы 1.

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Tanacetum vulgare</i> L.	23.IV±2	11.VII±2	12.VIII±1	9.VII±1		ВЛОЗ	Р	Л
<b>Сем. Boraginaceae</b>								
<i>Brunnera sibirica</i> Stev.	26.IV±2	10.V±3	7.VI±1	-	16.IX±4	ВЛЗ	Р	РВ
<b>Сем. Brassicaceae</b>								
<i>Iberis sempervirens</i> L.	21.IV±1	24.V±2	11.VI±0,5	7.VII±3		ВЛЗЗ	Р	ПВ
<b>Сем. Campanulaceae</b>								
<i>Campanula alliariifolia</i> Willd.	9.V±1,5	8.VII±2	5.IX±6	6.IX±3		ВЛОЗ	С	Л
<i>C. bononiensis</i> L.	9.V±1	11.VII±3	9.VIII±5	1.IX±2		ВЛОЗ	С	Л
<i>C. carpatica</i> Jacq.	8.V±1	27.VI±3	28.IX±8,5	1.VIII±3		ВЛОЗ	С	Л-ДЦ
<i>C. cervicaria</i> L.	3.V±5	24.VI±4	20.VII±3	2.VIII±4		ВЛОЗ	С	Л
<i>C. cochlearifolia</i> Lam.	3.V±3	21.VI±3	13.IX±9	-		ВЛОЗ	С	РЛ-ДЦ
<i>C. glomerata</i> L.	5.V±3	24.VI±3	26.VII±1	6.VIII±5		ВЛОЗ	С	РЛ
<i>C. persicifolia</i> L.	29.IV±3	22.VI±3	28.VIII±3	27.VII±2		ВЛЗЗ	Р	РЛ-ДЦ
<i>C. punctata</i> Lam.	8.V±2	5.VII±3	22.VIII±1,5	14.VIII±5,5		ВЛОЗ	С	Л
<i>C. rapunculoides</i> L.	30.IV±3	8.VI±2	11.VIII±3	27.VIII±3		ВЛОЗ	Р	Л
<i>C. trachelium</i> L.	3.V±2	2.VI±2	1.VIII±3	19.VIII±3		ВЛОЗ	С	Л
<i>Platycodon grandiflorus</i> (Jacq.) A. DC.	25.V±2	22.VII±3	24.VIII±5	24.IX±1	24.IX±2	ВЛЗ	П	ПЛ
<b>Сем. Caryophyllaceae</b>								
<i>Cerastium tomentosum</i> L.	30.IV±2	9.VI±1,5	28.VI±1	-		ВЛЗЗ	Р	РЛ
<i>Dianthus arenarius</i> L.	26.IV±2	15.VI±5	17.VII±4	18.VII±4		ВЛЗЗ	Р	РЛ
<i>D. gratianopolitanus</i> Vill.	27.IV±1	20.VI±7	15.VII±13	27.VI±7		ВЛЗЗ	Р	РЛ
<i>D. superbus</i> L.	2.V±3	21.VI±3	18.VII±4	16.VII±4		ВЛОЗ	С	РЛ
<i>D. versicolor</i> Fisch. ex Link	2.V±5	4.VI±2	3.VIII±6	9.VIII±2		ВЛОЗ	С	Л
<i>Eremogone saxatilis</i> (L.) Ikonn.	28.IV±2	3.VI±3	16.VIII±13	14.VI±4		ВЛОЗ	Р	ПВ-ДЦ
<i>Gypsophila altissima</i> L.	29.IV±4	1.VI±4	19.VIII±9	18.VIII±4		ВЛОЗ	Р	Л
<i>Lychnis chalconica</i> L.	25.IV±3	28.VI±3	13.VIII±3	4.VIII±2	11.IX±5	ВЛЗ	Р	Л
<i>Saponaria officinalis</i> L.	30.IV±3	2.VII±2	17.VIII±3	8.VIII±2	21.IX±3	ВЛЗ	Р	Л
<b>Сем. Commelinaceae</b>								
<i>Tradescantia virginiana</i> L.	4.V±5	18.VI±3	2.IX±12	20.VIII±13	4.X±2,5	ВЛЗ	С	РЛ-ДЦ
<b>Сем. Convallariaceae</b>								
<i>Convallaria majalis</i> L.	7.V±1	25.V±2	11.VI±2	20.VIII±5	6.IX±3	ВЛЗ	С	ПВ
<i>Polygonatum odoratum</i> (Mill.) Druce	19.V±2	31.V±4	15.VI±3	22.VIII±5	3.IX±3	ВЛЗ	П	ПВ
<b>Сем. Crassulaceae</b>								
<i>Hylotelephium ewersii</i> (Ledeb.) H. Ohba	29.IV±3	6.VIII±5	30.IX±5	23.IX±3		ВЛОЗ	Р	ПЛ
<i>H. pallescens</i> (Frcyn) H. Ohba	28.IV±3	25.VII±2	19.VIII±2	11.IX±5	11.IX±5	ВЛЗ	Р	ПЛ

Продолжение Таблицы 1.

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>H. triphyllum</i> (Нав.) Holub.	26.IV±3	28.VII±3	7.IX±7	14.IX±2,5	18.IX±4	ВЛЗ	Р	ПЛ
<i>Sedum acre</i> L.	23.IV±1	13.VI±2	11.VII±3	19.VII±3		ВЛЗЗ	Р	РЛ
<i>S. aizoon</i> L.	29.IV±2	23.VI±3	7.VII±10	18.VIII±4	15.IX±5	ВЛЗ	Р	РЛ
<i>S. album</i> L., cv. Coral Carpet	23.IV±1	28.VI±1	11.VIII±3	23.VIII±3		ВЛЗЗ	Р	Л
<i>S. hybridum</i> L.	25.IV±2	22.VI±2	20.VII±3	1.VIII±1,5		ВЛЗЗ	Р	РЛ
<i>S. hispanicum</i> L.	23.IV±1	25.VI±3	16.VIII±4	7.VIII±3		ВЛЗЗ	Р	РЛ
<i>S. reflexum</i> L.	25.IV±1	29.VI±2	29.VII±4	3.VIII±1,5		ВЛЗЗ	Р	Л
<i>S. rupestre</i> L.	23.IV±0,5	21.VI±3	10.VII±4	28.VIII±0,5		ВЛЗЗ	Р	РЛ
<i>S. spectabile</i> Boreau, cv. Herbstfreude	3.V±2	3.IX±2	22.X±2	-		ВЛОЗ	С	О
<i>S. spurium</i> Bieb.	25.IV±1	2.VII±2	16.VIII±10	8.VIII±4		ВЛЗЗ	Р	Л
<b>Сем. Dipsacaceae</b>								
<i>Cephalaria gigantea</i> (Ledeb.) Bobr.	8.V±4	5.VII±4	7.VIII±3	18.VIII±5		ВЛОЗ	С	Л
<b>Сем. Euphorbiaceae</b>								
<i>Euphorbia cyparissias</i> L.	2.V±3	15.V±1 24.VII±8	15.VI±2 14.IX±7	10.VII±4		ВЛОЗ	С	РВ
<b>Сем. Fabaceae</b>								
<i>Lathyrus vernus</i> (L.) Bernh.	26.IV±3	13.V±6	24.V±2	22.VI±1	11.IX±3	ВЛЗ	Р	РВ
<b>Сем. Fumariaceae</b>								
<i>Corydalis bracteata</i> (Steph.) Pers.	27.IV±1	29.IV±3	16.V±2	28.V±0,5	1.VI±2	Э	Р	РВ
<b>Сем. Gentianaceae</b>								
<i>Gentiana macrophylla</i> Pall.	4.V±4	9.VII±5	2.VIII±11	21.VIII±5	13.IX±2	ВЛЗ	С	Л
<i>G. pneumonanthe</i> L.	7.V±2	27.VII±1	23.VII±4	6.IX±1	12.IX±4	ВЛЗ	С	ПЛ
<b>Сем. Geraniaceae</b>								
<i>Geranium macrorrhizum</i> L.	26.IV±2	6.VI±1	23.VI±2	-		ВЛЗЗ	Р	РЛ
<i>G. pratense</i> L.	27.IV±3	26.VI±2	1.VIII±3	12.VIII±2	11.IX±5	ВЛЗ	Р	Л
<i>G. sanguineum</i> L.	6.V±1	15.VI±5	9.VI±5	29.VII±1	22.IX±3	ВЛЗ	С	РЛ
<b>Сем. Hemerocallidaceae</b>								
<i>Hemerocallis minor</i> Mill.	28.IV±2	7.VI±3	23.VI±3	28.VII±3	17.IX±3	ВЛЗ	Р	РЛ
<b>Сем. Hypericaceae</b>								
<i>Hypericum perforatum</i> L.	30.IV±3	25.VI±3	22.IX±5	6.IX±4	29.IX±5	ВЛЗ	Р	РЛ-ДЦ
<b>Сем. Iridaceae</b>								
<i>Iris ruthenica</i> Ker.-Gawl.	4.V±3	24.V±1	29.V±2	25.VI±11	11.IX±3	ВЛЗ	С	ПВ
<i>I. setosa</i> Pall. ex Link	9.V±1	22.VI±6	14.VII±5,5	20.VIII±7		ВЛОЗ	С	РЛ
<i>I. sibirica</i> L., f. <i>alba</i>	4.V±3	12.VI±1	24.VI±3	28.VIII±5		ВЛОЗ	С	РЛ
<i>Sisyrinchium septentrionale</i> Bicknell	5.V±3	18.VI±3	3.VI±3	29.VII±3		ВЛОЗ	С	Л

Продолжение Таблицы 1.

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Tanacetum vulgare</i> L.	23.IV±2	11.VII±2	12.VIII±1	9.VII±1		ВЛОЗ	Р	Л
<b>Сем. Boraginaceae</b>								
<i>Brunnera sibirica</i> Stev.	26.IV±2	10.V±3	7.VI±1	-	16.IX±4	ВЛЗ	Р	РВ
<b>Сем. Brassicaceae</b>								
<i>Iberis sempervirens</i> L.	21.IV±1	24.V±2	11.VI±0,5	7.VII±3		ВЛЗЗ	Р	ПВ
<b>Сем. Campanulaceae</b>								
<i>Campanula alliariifolia</i> Willd.	9.V±1,5	8.VII±2	5.IX±6	6.IX±3		ВЛОЗ	С	Л
<i>C. bononiensis</i> L.	9.V±1	11.VII±3	9.VIII±5	1.IX±2		ВЛОЗ	С	Л
<i>C. carpatica</i> Jacq.	8.V±1	27.VI±3	28.IX±8,5	1.VIII±3		ВЛОЗ	С	Л-ДЦ
<i>C. cervicaria</i> L.	3.V±5	24.VI±4	20.VII±3	2.VIII±4		ВЛОЗ	С	Л
<i>C. cochlearifolia</i> Lam.	3.V±3	21.VI±3	13.IX±9	-		ВЛОЗ	С	РЛ-ДЦ
<i>C. glomerata</i> L.	5.V±3	24.VI±3	26.VII±1	6.VIII±5		ВЛОЗ	С	РЛ
<i>C. persicifolia</i> L.	29.IV±3	22.VI±3	28.VIII±1,5	28.IX±8,5		ВЛЗЗ	Р	РЛ-ДЦ
<i>C. punctata</i> Lam.	8.V±2	5.VII±3	22.VIII±1,5	14.VIII±5,5		ВЛОЗ	С	Л
<i>C. rapunculoides</i> L.	30.IV±3	8.VII±2	11.VIII±3	27.VIII±3		ВЛОЗ	Р	Л
<i>C. trachelium</i> L.	3.V±2	2.VI±2	1.VIII±3	19.VIII±3		ВЛОЗ	С	Л
<i>Platycodon grandiflorus</i> (Jacq.) A. DC.	25.V±2	22.VII±3	24.VIII±5	24.IX±1	24.IX±2	ВЛЗ	П	ПЛ
<b>Сем. Caryophyllaceae</b>								
<i>Cerastium tomentosum</i> L.	30.IV±2	9.VI±1,5	28.VI±1	-		ВЛЗЗ	Р	РЛ
<i>Dianthus arenarius</i> L.	26.IV±2	15.VI±5	17.VII±4	18.VII±4		ВЛЗЗ	Р	РЛ
<i>D. gratianopolitanus</i> Vill.	27.IV±1	20.VI±7	15.VII±13	27.VII±7		ВЛЗЗ	Р	РЛ
<i>D. superbus</i> L.	2.V±3	21.VI±3	18.VII±4	16.VII±4		ВЛОЗ	С	РЛ
<i>D. versicolor</i> Fisch. ex Link	2.V±5	4.VI±2	3.VIII±6	9.VIII±2		ВЛОЗ	С	Л
<i>Eremogone saxatilis</i> (L.) Ikonn.	28.IV±2	3.VI±3	16.VIII±13	14.VI±4		ВЛОЗ	Р	ПВ-ДЦ
<i>Gypsophila altissima</i> L.	29.IV±4	1.VI±4	19.VIII±9	18.VIII±4		ВЛОЗ	Р	Л
<i>Lychnis chalconica</i> L.	25.IV±3	28.VI±3	13.VIII±3	4.VIII±2	11.IX±5	ВЛЗ	Р	Л
<i>Saponaria officinalis</i> L.	30.IV±3	2.VII±2	17.VIII±3	8.VIII±2	21.IX±3	ВЛЗ	Р	Л
<b>Сем. Commelinaceae</b>								
<i>Tradescantia virginiana</i> L.	4.V±5	18.VI±3	2.IX±12	20.VIII±13	4.X±2,5	ВЛЗ	С	РЛ-ДЦ
<b>Сем. Convallariaceae</b>								
<i>Convallaria majalis</i> L.	7.V±1	25.V±2	11.VI±2	20.VIII±5	6.IX±3	ВЛЗ	С	ПВ
<i>Polygonatum odoratum</i> (Mill.) Druce	19.V±2	31.V±4	15.VI±3	22.VIII±5	3.IX±3	ВЛЗ	П	ПВ
<b>Сем. Crassulaceae</b>								
<i>Hylotelephium ewersii</i> (Ledeb.) H. Ohba	29.IV±3	6.VIII±5	30.IX±5	23.IX±3		ВЛОЗ	Р	ПЛ
<i>H. pallescens</i> (Frey) H. Ohba	28.IV±3	25.VII±2	19.VIII±2	11.IX±5	11.IX±5	ВЛЗ	Р	ПЛ

Продолжение Таблицы 1.

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>H. triphyllum</i> (Haw.) Holub.	26.IV±3	28.VII±3	7.IX±7	14.IX±2,5	18.IX±4	ВЛЗ	Р	ПЛ
<i>Sedum acre</i> L.	23.IV±1	13.VI±2	11.VII±3	19.VII±3		ВЛЗ	Р	ПЛ
<i>S. aizoon</i> L.	29.IV±2	23.VI±3	7.VII±10	18.VIII±4	15.IX±5	ВЛЗ	Р	ПЛ
<i>S. album</i> L., cv. Coral Carpet	23.IV±1	28.VI±1	11.VIII±3	23.VIII±3		ВЛЗ	Р	Л
<i>S. hybridum</i> L.	25.IV±2	22.VI±2	20.VII±3	1.VIII±1,5		ВЛЗ	Р	ПЛ
<i>S. hispanicum</i> L.	23.IV±1	25.VI±3	16.VIII±4	7.VIII±3		ВЛЗ	Р	ПЛ
<i>S. reflexum</i> L.	25.IV±1	29.VI±2	29.VII±4	3.VIII±1,5		ВЛЗ	Р	Л
<i>S. rupestre</i> L.	23.IV±0,5	21.VI±3	10.VII±4	28.VII±0,5		ВЛЗ	Р	ПЛ
<i>S. spectabile</i> Boreau, cv. Herbstfreude	3.V±2	3.IX±2	22.X±2	-		ВЛОЗ	С	О
<i>S. spurium</i> Bieb.	25.IV±1	2.VII±2	16.VIII±10	8.VIII±4		ВЛЗ	Р	Л
<b>Сем. Dipsacaceae</b>								
<i>Cephalaria gigantea</i> (Ledeb.) Bobr.	8.V±4	5.VII±4	7.VIII±3	18.VIII±5		ВЛОЗ	С	Л
<b>Сем. Euphorbiaceae</b>								
<i>Euphorbia cyarissias</i> L.	2.V±3	15.V±1 24.VII±8	15.VI±2 14.IX±7	10.VII±4		ВЛОЗ	С	РВ
<b>Сем. Fabaceae</b>								
<i>Lathyrus vernus</i> (L.) Bernh.	26.IV±3	13.V±6	24.V±3	22.VI±1	11.IX±3	ВЛЗ	Р	РВ
<b>Сем. Fumariaceae</b>								
<i>Corydalis bracteata</i> (Steph.) Pers.	27.IV±1	29.IV±3	16.V±2	28.V±0,5	1.VI±2	Э	Р	РВ
<b>Сем. Gentianaceae</b>								
<i>Gentiana macrophylla</i> Pall.	4.V±4	9.VII±5	2.VIII±11	21.VIII±5	13.IX±2	ВЛЗ	С	Л
<i>G. pneumonanthe</i> L.	7.V±2	27.VII±1	23.VIII±4	6.IX±1	12.IX±4	ВЛЗ	С	ПЛ
<b>Сем. Geraniaceae</b>								
<i>Geranium macrorhizum</i> L.	26.IV±2	6.VI±1	23.VI±2	-		ВЛЗ	Р	ПЛ
<i>G. pratense</i> L.	27.IV±3	26.VI±2	1.VIII±3	12.VIII±2	11.IX±5	ВЛЗ	Р	Л
<i>G. sanguineum</i> L.	6.V±1	15.VI±5	9.VII±5	29.VII±1	22.IX±3	ВЛЗ	С	ПЛ
<b>Сем. Hemerocallidaceae</b>								
<i>Hemerocallis minor</i> Mill.	28.IV±2	7.VI±3	23.VI±3	28.VII±3	17.IX±3	ВЛЗ	Р	ПЛ
<b>Сем. Hypericaceae</b>								
<i>Hypericum perforatum</i> L.	30.IV±3	25.VI±3	22.IX±5	6.IX±4	29.IX±5	ВЛЗ	Р	РЛ-ДЦ
<b>Сем. Iridaceae</b>								
<i>Iris ruthenica</i> Ker.-Gawl.	4.V±3	24.V±1	29.V±2	25.VI±11	11.IX±3	ВЛЗ	С	ПВ
<i>I. setosa</i> Pall. ex Link	9.V±1	22.VI±6	14.VII±5,5	20.VII±7		ВЛОЗ	С	ПЛ
<i>I. sibirica</i> L., f. <i>alba</i>	4.V±3	12.VI±1	24.VI±3	28.VII±5		ВЛОЗ	С	ПЛ
<i>Sisyrinchium septentrionale</i> Bicknell	5.V±3	18.VI±3	3.VI±3	29.VII±3		ВЛОЗ	С	Л

Продолжение Таблицы 1.

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<b>Сем. Lamiaceae</b>								
<i>Dracosephalum grandiflorum</i> L.	25.IV±2	27.V±3	11.VI±3	23.VI±2		ВЛЗЗ	Р	ПВ
<i>D. multicolor</i> Kom.	2.V±4	1.VII±4	4.IX±1	7.VIII±3		ВЛОЗ	Р	Л-ДЦ
<i>D. peregrinum</i> L.	4.V±7	29.VI±4	23.VIII±10	10.VIII±4	22.IX±7	ВЛЗ	С	Л
<i>D. ruschiana</i> L.	27.IV±3	11.VI±3	11.VI±2	16.VII±4	17.IX±5	ВЛЗ	Р	РЛ
<i>Hyssopus officinalis</i> L.	2.V±3	3.VII±2	13.VIII±7	18.VIII±2		ВЛОЗ	С	Л
<i>Mentha longifolia</i> (L.) Huds.	2.V±4	17.VII±3	14.IX±4	19.IX±2	30.IX±6	ВЛЗ	С	ПЛ
<i>Monarda didyma</i> L.	2.V±5	9.VII±4	27.VIII±15	–		ВЛОЗ	С	Л
<i>M. fistulosa</i> L.	1.V±3	9.VII±3	27.VIII±6	29.VIII±4		ВЛОЗ	С	Л
<i>Nepeta cataria</i> L.	9.V±9	9.VII±5	17.VIII±10	17.VIII±8	29.VIII±5	ВЛЗ	С	Л
<i>N. sibirica</i> L.	6.V±4	14.VII±5	6.VIII±5	15.VIII±3	14.IX±4	ВЛЗ	С	Л
<i>Origanum vulgare</i> L.	30.IV±5	26.VI±2	13.VIII±4	30.VIII±5	22.IX±7	ВЛЗ	Р	Л
<i>Physostegia virginiana</i> (L.) Benth.	3.V±2	27.VII±3	13.IX±5	3.IX±3		ВЛОЗ	С	ПЛ
<i>Prunella grandiflora</i> (L.) Scholl.	10.V±4	25.VI±3	16.IX±6	3.VIII±2		ВЛОЗ	С	РЛ-ДЦ
<i>Satureja montana</i> L.	6.V±4	14.VII±3,5	1.X±3	21.IX±4		ВЛОЗ	С	Л-ДЦ
<i>Thymus serpyllum</i> L.	28.IV±4	6.VI±3	19.IX±3	26.VII±5		ВЛЗЗ	Р	РЛ-ДЦ
<b>Сем. Liliaceae</b>								
<i>Erythronium sibiricum</i> (Fisch. et C. A. Mey.) Kryl.	23.IV±5	29.IV±3	11.V±2	7.VI±1	7.VI±2	Э	Р	РВ
<i>Lilium pensylvanicum</i> Ker-Gawl.	7.V±2	11.VI±4	23.VI±5	14.VIII±4	15.VIII±4	ВЛЗ	С	Л
<i>L. pilosiusculum</i> (Freyn) Miscz.	4.V±4	15.VI±4	28.VI±2	13.VIII±5	30.VIII±12	ВЛЗ	С	РЛ
<i>L. pumilum</i> Delile	11.V±2	14.VI±2	2.VII±3	19.VIII±2	20.VIII±6	ВЛЗ	П	РЛ
<b>Сем. Linaceae</b>								
<i>Linum perenne</i> L.	5.V±1	30.V±2	29.IX±5	21.VII±4		ВЛЗЗ	С	ПВ-ДЦ
<b>Сем. Lythraceae</b>								
<i>Lythrum salicaria</i> L.	12.V±2	10.VII±5	7.VIII±5	29.VIII±5	12.IX±5	ВЛЗ	П	Л
<b>Сем. Malvaceae</b>								
<i>Lavatera thuringiaca</i> L.	30.IV±3	30.VI±3	8.IX±6	10.VIII±7	28.IX±8	ВЛЗ	Р	Л-ДЦ
<b>Сем. Paeoniaceae</b>								
<i>Paeonia anomala</i> L.	29.IV±4	3.VI±3	25.VI±2	27.VI±6	15.VIII±2	ВЛЗ	Р	ПВ
<i>P. lactiflora</i> Pall.	28.IV±3	7.VI±1	14.VI±2	14.VIII±3	23.VIII±5	ВЛЗ	Р	РЛ
<b>Сем. Polemoniaceae</b>								
<i>Phlox subulata</i> L.	23.IV±0	20.V±3	20.VI±2	–		ВЛЗЗ	Р	ПВ
<i>Polemonium caeruleum</i> L.	29.IV±2	28.V±1	29.VI±4	7.VII±3		ВЛОЗ	Р	ПВ

Продолжение Таблицы 1.

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<b>Сем. Polygonaceae</b>								
<i>Bistorta major</i> S. F. Gray	1.V±2	3.VI±3 12.VIII±4	5.VII±9 18.IX±6	28.VI±4	24.IX±6	ВЛЗ	С	ПВ
<i>Rheum rhabarbarum</i> L.	25.IV±3	2.VI±3	24.VI±14	30.VI±1	16.IX±0	ВЛЗ	Р	ПВ
<b>Сем. Primulaceae</b>								
<i>Primula juliae</i> Kuhn.	24.IV±1	11.V±2	20.V±2	23.VII±3		ВЛЗЗ	Р	ПВ
<i>P. macrocalyx</i> Bunge	27.IV±2	9.V±1	30.V±2	22.VII±5		ВЛЗЗ	Р	ПВ
<i>Lysimachia ciliata</i> L., f. <i>purpurea</i>	10.V±2	5.VII±3	11.IX±11	1.IX±5	30.IX±4	ВЛЗ	Р	Л-ДЦ
<i>L. nummularia</i> L.	5.V±2	21.VI±4	15.VII±6	-		ВЛЗЗ	С	РЛ
<i>L. punctata</i> L.	28.IV±3	12.VI±1 14.VIII±7	21.VII±3 20.IX±5	-		ВЛОЗ	Р	РЛ
<i>L. vulgaris</i> L.	11.V±2	30.VI±2	10.VIII±3	3.IX±5	21.IX±4	ВЛЗ	П	Л
<b>Сем. Ranunculaceae</b>								
<i>Aconitum barbatum</i> Pers.	22.IV±4	3.VII±4	1.VIII±4	8.VIII±4	26.IX±13	ВЛЗ	Р	Л
<i>A. kusnezoffi</i> Reichenb.	28.IV±2	17.VIII±3	19.IX±3	16.IX±7	30.IX±4	ВЛЗ	Р	О
<i>A. napellus</i> L.	26.IV±3	7.VII±3	8.VIII±10,5	10.VIII±2	29.IX±10	ВЛЗ	Р	Л
<i>A. septentrionale</i> Koelle	6.V±6	24.VI±5	23.VII±4	28.VII±5	14.IX±6	ВЛЗ	С	РЛ
<i>Adonis vernalis</i> L.	27.IV±3	6.V±3	28.V±3	18.VI±3	5.VIII±3	ГЭ	Р	ПВ
<i>Anemone canadensis</i> L.	1.V±4	14.VI±4	28.VII±5	21.VIII±4	3.X±6	ВЛЗ	С	РЛ
<i>Anemonidium dichotomum</i> (L.) Holub	5.V±3	29.V±1	13.VI±2	22.VII±4	6.IX±2	ВЛЗ	С	ПВ
<i>Anemonoides altaica</i> (C. A. Mey) Holub	20.IV±3	28.IV±3	11.V±2	31.V±3	4.VI±3	Э	Р	ПВ
<i>Aquilegia alpina</i> L.	29.IV±3	2.VI±2	30.VI±5	15.VII±2	16.IX±8	ВЛЗ	Р	ПВ
<i>A. vulgaris</i> L.	3.V±3	27.V±0	13.VII±5	16.VII±3	25.IX±5,5	ВЛЗ	С	ПВ
<i>A. sibirica</i> Lam.	26.IV±3	20.V±2	11.VI±5	27.VI±3	5.IX±5	ВЛЗ	Р	ПВ
<i>A. viridiflora</i> Pall.	25.IV±1	22.V±2	13.VI±3	13.VII±7	15.IX±7	ВЛЗ	Р	ПВ
<i>Clematis integrifolia</i> L.	9.V±1	11.VI±2	9.VIII±5	4.VIII±4	1.X±5	ВЛЗ	С	РЛ
<i>C. recta</i> L.	12.V±1	6.VII±3	26.VIII±4	30.VIII±4	20.IX±2	ВЛЗ	П	Л
<i>Delphinium crassifolium</i> Schrad. ex Ledeb.	3.V±2,5	28.VI±6	17.VII±2	27.VII±10,5		ВЛОЗ	С	Л
<i>D. elatum</i> L.	24.IV±2	22.VI±4 22.VIII±6	27.VI±4 21.IX±5	27.VII±5		ВЛОЗ	Р	РЛ
<i>D. grandiflorum</i> L.	1.V±4	27.VI±2	8.IX±5	30.VII±2	24.IX±4	ВЛЗ	С	Л-ДЦ
<i>Thalictrum aquilegifolium</i> L.	2.V±1	3.VI±3	23.VI±5	3.VII±3	16.IX±4	ВЛЗ	С	ПВ
<i>T. flavum</i> L.	12.V±2	5.VII±2	29.VII±2	14.VIII±2	22.IX±4	ВЛЗ	П	Л
<i>Trollius asiaticus</i> L.	30.IV±4	28.V±5	12.VI±3	27.VI±2	20.VIII±4	ВЛЗ	Р	ПВ
<i>T. europaeus</i> L.	26.IV±3	5.VI±6	19.VI±4	11.VII±7	17.VIII±4	ВЛЗ	Р	ПВ



Продолжение Таблицы 1.

1	2	3	4	5	6	7	8	9
<b>Сем. Rosaceae</b>								
<i>Filipendula vulgaris</i> Moench.	27.IV±3	17.VI±3	6.VI±4	25.VII±3		ВЛЗ3	Р	РЛ
<i>F. palmata</i> (Pall.) Maxim.	30.IV±3	1.VII±2	18.VII±3	19.VIII±4	12.IX±4	ВЛЗ	Р	Л
<i>F. rubra</i> (Hill) Rob.	2.V±3	14.VII±2	11.VIII±2	–	11.IX±4	ВЛЗ	С	Л
<i>F. ulmaria</i> (L.) Maxim.	29.IV±3	3.VII±3	21.VII±4	4.IX±3	15.IX±4,5	ВЛЗ	Р	Л
<i>F. ulmaria</i> , f. <i>plena</i>	26.IV±3	6.VII±2	7.VIII±2	–		ВЛОЗ	Р	Л
<i>Geum coccineum</i> hort.	26.IV±3	22.V±1	10.VI±2	29.VII±1		ВЛЗ3	Р	ПВ
<i>Sanguisorba alpina</i> Bunge	29.IV±3	14.VI±5	13.VII±1	24.VII±2	5.X±8	ВЛЗ	Р	РЛ
<b>Сем. Rubiaceae</b>								
<i>Gaium boreale</i> L.	25.IV±4	10.VI±4	11.VII±8	25.VII±2	17.IX±3	ВЛЗ	Р	РЛ
<i>G. verum</i> L.	27.IV±1	5.VII±1	30.VII±5,5	6.VIII±3	16.IX±8	ВЛЗ	Р	Л
<b>Сем. Saxifragaceae</b>								
<i>Bergenia crassifolia</i> (L.) Fritsch	30.IV±4	11.V±3	27.V±1	5.VII±3		ВЛЗ3	Р	РВ
<i>Heuchera sanguinea</i> Engelm.	25.IV±2	10.VI±3	3.VIII±9	24.VII±3		ВЛЗ3	Р	РЛ
<b>Сем. Scrophulariaceae</b>								
<i>Veronica incana</i> L., забайкальская популяция	30.IV±3	25.VI±1	29.VII±5	19.VIII±4		ВЛЗ3	Р	РЛ
<i>V. incana</i> , горно-алтайская популяция	3.V±3	5.VII±2	17.VII±6	9.IX±3		ВЛЗ3	С	Л
<i>V. longifolia</i> L.	29.IV±3	10.VII±6	1.VIII±5	3.IX±1	22.IX±7	ВЛЗ	Р	Л
<i>V. prostrata</i> L.	1.V±2	27.V±1 25.VIII±1,5	15.VI±4 22.IX±1,5	27.VII±3		ВЛЗ3	С	ПВ
<i>V. spicata</i> L.	26.IV±1	27.VI±1	7.VIII±2	29.VIII±2		ВЛЗ3	Р	Л
<i>Veronicastrum sibiricum</i> (L.) Pennell	7.V±2	4.VII±4	21.VII±6	16.VIII±10	13.IX±6,5	ВЛЗ	С	Л
<b>Сем. Valerianaceae</b>								
<i>Valeriana officinalis</i> L.	29.IV±3	27.VI±2	12.VIII±7	18.VIII±7		ВЛОЗ	Р	Л
<b>Сем. Violaceae</b>								
<i>Viola hirta</i> L.	28.IV±2	30.IV±3	14.V±3	10.VI±1		ВЛЗ3	Р	РВ
<i>V. odorata</i> L.	1.V±3	19.V±1	7.VI±1	26.VI±6		ВЛОЗ	С	ПВ

**Примечание.** Феноритмотипы: Э – эфемероид, ГЭ – гемизфемероид, ВЛЗ – весенне-летне-летне-зеленый, ВЛОЗ – весенне-летне-осенне-зеленый, ВЛЗЗ – весенне-летне-зимне-зеленый; группы отрастания: Р – ранние, С – средние, П – поздние; группы цветения: РВ – ранневесенние, ПВ – поздневесенние, РЛ – раннелетние, Л – летние, ПЛ – позднелетние, О – осенние, ДЦ – длительноцветущие. В графе «цветение» нижняя строка – даты вторичного цветения. Прочерк означает отсутствие плодоношения.

Фенологические фазы отмечали по методике И. Н. Бейдеман [1], феноритмотипы выделены нами в соответствии с классификацией Р.А. Карписоной [2]. Номенклатура видов приведена по С.К. Черепанову (1995).

Центральный сибирский ботанический сад расположен на юго-востоке Западно-Сибирской равнины, в Северопредалтайской лесостепной провинции, в зоне ленточных боров и смешанных лесов Приобья. Климат района континентальный, умеренно-холодный с недостаточным увлажнением. Сумма температур воздуха выше 10°, обеспечивающих активную вегетацию растений, для Новосибирска составляет в среднем 19–20°. Безморозный период короткий или средней продолжительности, от 92 до 144 дней. Вегетационный период (со среднесуточными температурами воздуха выше 5°) продолжается в среднем 158 дней, с 28 апреля по 4 октября. Среднегодовое количество осадков равно 442 мм, в том числе за период с апреля по октябрь выпадает 338 мм. Средняя температура воздуха в зимние месяцы составляет –15°, в летние – 16–19° [3, 4].

Среди исследованных видов по срокам весеннего отрастания выделены 3 группы: ранние, средние и поздние (табл. 2). У ранних видов отрастание происходит в третьей декаде апреля, после схода снега и оттаивания почвы на глубину пахотного слоя. Сумма положительных температур воздуха выше 0° в этот период составляет 30–90°. Виды средней группы отрастают в первой декаде мая при сумме положительных температур от 100° до 200°. Отрастание поздних видов наблюдается при более высоких суммах положительных температур.

воздуха и прогревании верхнего горизонта почвы до 10° – во второй и третьей декадах мая. Позднее отрастание свойственно небольшому числу видов. Наиболее позднее отрастание (по среднегодовым данным) отмечено у *Platycodon grandiflorus* – 25 мая при сумме положительных температур около 350°.

Начало вегетации сильно варьирует по годам в зависимости от среднесуточных температур воздуха. За период наблюдений ранняя и теплая весна отмечалась в 1997 г. Средняя температура апреля составила 8,6° (среднегодовья 1,5°). Ранние и средние виды начали вегетацию со второй декады месяца, а поздние – 28–30 апреля. В 2006 г. в условиях холодной и затяжной весны отрастание было растянуто, у большинства видов в период с 5 по 15 мая, у поздних – в третьей декаде мая. Кратковременные понижения температур в период весеннего отрастания, как это было в 2001 г., не вызывают повреждения растений, но задерживают рост побегов у некоторых видов.

По срокам начала цветения виды распределены в 6 групп. Для каждой определен средний диапазон сумм эффективных температур выше 10°, при которых виды вступают в фазу цветения (табл. 3). Основную роль в сезонном спектре цветения в Новосибирске играют раннелетние и летние виды. Даты начала цветения смещаются по годам в зависимости от погодных условий, но в меньших пределах, чем даты весеннего отрастания. Это связано с тем, что цветение большинства видов приходится на летний период, когда развитие растений в меньшей степени зависит от

**Таблица 2.** Распределение видов по ритмологическому спектру

Фенофаза	Группа	Число видов						
		Э	ГЭ	ВЛЗ	ВЛОЗ	ВЛЗЗ	всего	%
отрастание	ранние	3	3	37	14	30	87	55,4
	средние			27	29	4	60	38,2
	поздние			10			10	6,4
цветение	ранневесенние	3	1	2	1	5	12	7,6
	поздневесенние		2	14	2	8	26	16,6
	раннелетние			20	14	15	46	29,3
	летние			29	21	6	59	37,6
	позднелетние			8	4		12	7,6
	осенние			1	1		2	1,3
	всего	3	3	74	43	34	157	
	%	1,9	1,9	47,1	27,4	21,7		

внешних факторов, чем весной [2]. При многолетних наблюдениях выявляются виды с очень устойчивым ритмом, у которых варьирование даты начала цветения незначительное. Среди них *Eryngium planum* (7–12.VII), *Polemonium caeruleum* (25–30.V), *Geum coccineum* (20–23.V), *Veronica prostrata* (25–29.V), *Euphorbia cyparissias* (12–17.V), *Geranium macrorrhizum* (4–8.VI).

Для декоративных видов большое значение имеют не только сроки, но также продолжительность цветения. Наиболее коротким цветением, от 5 до 15 дней, отличаются виды с весенними сроками зацветания: *Polygonatum odoratum*, *Lathyrus vernus*, *Iris ruthenica*, *Antennaria dioica*, *Viola hirta*, *Erythronium sibiricum*, *Anemonoides altaica*, *p. Trollius*. Цветение других видов очень продолжительное. У 25 видов в коллекции цветение начинается в июне-июле и продолжается более 2-х месяцев, до заморозков (*Campanula cochleariifolia*, *C. carpatica*, *Linum perenne*, *Satureja montana*, *Achillea millefolium*, *Coreopsis grandiflora*, *Tradescantia virginiana*, *Heliopsis scabra*). Среди длительноцветущих видов отсутствуют ранневесенние и осенние. Вторичное цветение отмечается у немногих видов и в отдельные годы с теплой и продолжительной осенью (табл. 1).

Исследованные виды по срокам и продолжительности вегетации представляют 5 феноритмотипов: коротковегетирующие эфемероиды и гемизэфемероиды, длительновегетирующие весенне-летнезеленые, весенне-летне-осеннезеленые и весенне-летне-зимнезеленые. Эфемероиды – *Erythronium sibiricum*, *Corydalis bracteata*, *Anemonoides altaica* отрастают и зацветают в третьей декаде апреля, вегетацию заканчивают в первой декаде июня. Весь сезонный цикл их развития проходит за 35–45 дней (рис.). Гемизэфемероиды также характеризуются ранним отрастанием и весенними сроками цветения. Их вегетация завершается во второй половине июля-начале августа, составляя от 83 дней

у *Allium aflatumense* до 100–101 дней у *Allium microdictyon* и *Adonis vernalis*.

В группе весенне-летнезеленых видов отмечается наибольший разброс по срокам отрастания и продолжительности вегетации. Как и в других ритмологических группах, преобладают виды с ранним и средним отрастанием, в то же время все поздние виды принадлежат к весенне-летнезеленым. Цветение большинства видов наступает в период с середины мая до середины июля в широком диапазоне сумм эффективных температур. Так, *Aquilegia sibirica* зацветает при значении показателя 43–87°, а *Veronica longifolia* – 370–415°C.

Продолжительность вегетации весенне-летнезеленых видов составляет 100–159 дней. Одни виды заканчивают вегетацию естественно, в соответствии с эволюционно сформированным феноритмом. Например, произрастающие в Сибири виды *Lilium* (*L. pensylvanicum*, *L. pumilum*, *L. pilosiusculum*), *Gentiane* (*G. pneumonanthe*, *G. macrophylla*), *Filipendula* (*F. ulmaria*, *F. palmata*), *Trollius* (*T. europaeus*, *T. asiaticus*), *Paeonia* (*P. anomala*, *P. lactiflora*). Их вегетация завершается во второй половине августа-первой половине сентября и не связана с погодными условиями. Другие виды прекращают вегетацию вынужденно с наступлением осенних заморозков во второй половине сентября: *Bistorta major*, *Iris sibirica*, *Delphinium elatum*, *Campanula trachelium*, *Aconitum kusnezoffii*, *Aster tataricus*, североамериканские виды *Echinacea purpurea*, *Anemone canadensis* и др.

Весенне-летне-осеннезеленые виды вегетируют с весны до появления снежного покрова и установления отрицательных температур воздуха. В условиях Новосибирска эта дата варьирует в пределах второй и третьей декады октября, в среднем за период наблюдений она составила 18 октября. По срокам отрастания виды ранние и средние, с продолжительностью периода вегетации 161–178 дней. Цветение начинается в разные сроки, но преобладают раннелетние и летние виды. Большинство

Таблица 3. Группы видов по срокам начала цветения

Группа	Дата	Сумма эффективных температур выше 10°
Ранневесенние	27.04–15.05	меньше 50
Поздневесенние	16.05–5.06	50–160
Раннелетние	6.06–25.06	170–300
Летние	26.06–15.07	310–480
Позднелетние	16.07–15.08	500–680
Осенние	16.08–3.09	больше 700

видов розеткообразующие, и длительная вегетация обусловлена второй генерацией розеточных побегов. Их листья уходят под снег зелеными и постепенно отмирают в течение зимнего периода. При благоприятных условиях часть листьев перезимовывает, так что некоторые осеннезеленые виды могут становиться факультативно зимнезелеными (*Coreopsis grandiflora*, *Polemonium caeruleum*, *Viola odorata*, *Hyssopus officinalis*, *Helenium hoopesii*, *Achillea millefolium*).

Весенне-летне-зимнезеленые виды сохраняют зеленые побеги круглогодично, поэтому весной их вегетация возобновляется, как правило, сразу после схода снега. Способность сохранять ассимиляционный аппарат в течение зимы имеет большое биологическое значение. Она позволяет растениям переходить к фотосинтезу в максимально короткие сроки и осуществлять максимальную в конкретных условиях среды продуктивность. Зимнезеленость, по-видимому, является филогенетическим признаком, а не адаптивным свойством, развившимся в современных условиях существования видов [5]. Развитие второй генерации листьев, отмирающих во время зимы, биологически нецелесообразно. Вероятно, что этот признак сезонной ритмики также связан с эколого-историческими обстоятельствами формирования видов в условиях с более мягкой зимой [6].

Сохранность листьев зимой зависит от условий перезимовки. В лесостепной зоне Западной Сибири травянистые многолетники чаще повреждаются не низкими отрицательными температурами, а комплексом условий, приводящих к выпреванию. Выпревание происходит в результате длительного пребывания растений при температуре, близкой к 0°C, без света, что наблюдается при раннем установлении или большой высоте снежного покрова, а также в сравнительно теплые зимы. При таких условиях растения усиленно расходуют запасы питательных веществ на дыхание, истощаются и легко подвергаются грибковым заболеваниям, от которых погибают [7]. При меньших повреждениях отмечается более позднее отрастание, нарушение дифференциации генеративных органов, что отрицательно влияет на продуктивность и декоративные качества растений. Некоторые из зимнезеленых видов выпревают в большей или меньшей степени ежегодно: *Thymus serpyllum*, *Antennaria dioica*, *Sedum acre*, *S. album*, *S. hispanicum*, *Cerastium tomentosum*, *Campanula cochleariifolia*, *Veronica incana*, *Leontopodium leontopodioides*.

## Выводы

Исследование ритмики сезонного развития 157 видов и форм природной флоры и мало-распространенных декоративных многолетников в ЦСБС СО РАН позволило выделить группы по срокам весеннего отрастания, обусловленным суммами положительных температур воздуха: ранние, средние и поздние.

По срокам начала цветения виды распределены в следующие группы: ранневесенние, поздневесенние, раннелетние, летние, поздне-летние, осенние – и для каждой определен диапазон сумм эффективных температур, необходимый для перехода к цветению. Наибольшую декоративную ценность представляют длительноцветущие виды.

По срокам и продолжительности вегетации виды представляют 5 феноритмотипов: коротковегетирующие эфемероиды и гемизфемероиды, длительновегетирующие весенне-летнезеленые, весенне-летне-осеннезеленые и весенне-летне-зимнезеленые.

В целом проведенное нами исследование показывает, что в условиях лесостепной зоны Западной Сибири среди травянистых декоративных многолетников преобладают длительновегетирующие виды, главным образом, весенне-летнезеленые, с ранним и средним сроками отрастания, раннелетним и летним сроками цветения.

## Литература

1. Бейдеман И. Н. Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ. – Новосибирск: Наука, 1974.
2. Карпизонова Р. А. Травянистые растения широколиственных лесов СССР: эколого-флористическая и интродукционная характеристика. – М.: Наука, 1985.
3. Шашко Д. И. Агроклиматические ресурсы СССР. – Л.: Гидрометеиздат, 1985.
4. Справочник по климату СССР. – СПб: Гидрометеиздат, 1993. (Сер. 3.) Ч. 1 – 6. Вып. 20.
5. Голубев В. Н. Эколого-биологические особенности травянистых растений и растительных сообществ лесостепи. – М.: Наука, 1965.
6. Горышина Т. К. Экология травянистых растений лесостепной дубравы. – Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1975.
7. Моисейчик В. А. Агрометеорологические условия и перезимовка озимых культур. – Л.: Гидрометеиздат, 1975.

E-mail: fomina@csbg.nsc.ru

**О.А. Каримова –**

канд. биол. наук, ст. н. с.

Федеральное государственное

бюджетное учреждение науки

Ботанический сад-институт

Уральского научного центра РАН,

Уфа

## Интродукция некоторых редких и ресурсных видов семейства Apiaceae в Башкортостане

Представлены результаты интродукции трех видов семейства Apiaceae: *Laser trilobium* (L.) Borkh., *Bupleurum multinerve* DC. and *B. longifolium* L. Описаны сезонный ритм, биоморфологические особенности, семенная продуктивность и семенное возобновление растений в условиях города Уфы. Установлена перспективность интродукции изученных видов растений: *Laser trilobium* and *Bupleurum longifolium* признаны перспективными для интродукции, *B. multinerve* – весьма перспективным. Даны рекомендации по использованию этих растений в озеленении.

**Ключевые слова:** Apiaceae, интродукция, Башкирия

**O.A. Karimova –**

Cand. Sc. Biology, Senior Researcher

Federal State Budgetary Institution

for Science Botanical Gardens-Institution

of Ural Scientific Centre

of Russian Academy of Sciences,

Ufa

## Introduction of some rare and resource plant species of the family Apiaceae into Republic of Bashkortostan

The results on introduction three rare and resource species of the family Apiaceae: *Laser trilobium* (L.) Borkh., *Bupleurum multinerve* DC. and *B. longifolium* L., are presented. The seasonal rhythm, biological-morphological characteristics, seed productivity and seed reproduction under conditions of Ufa city are described. The success of introduction species was evaluated: *Laser trilobium* and *Bupleurum longifolium* were considered to have prospects for cultivation, *B. multinerve* was considered to be perceptible plant. The recommendations for the plant species application in greenery are given.

**Keywords:** Apiaceae, introduction, Bashkiria

Среди видов семейства Apiaceae Lindl. немало ценных овощных, кормовых, пряно-ароматических, лекарственных, декоративных и технических растений. Представители семейства во всех своих частях содержат эфирные масла или смолообразные вещества, кумарины, флавоноиды, реже сапонины [1]. Разработка методов выращивания и введения в культуру дикорастущих лекарственных и других полезных растений позволит удовлетворить потребность в этих видах и поможет предотвратить полное уничтожение их запасов в природной обстановке [2]. В этом аспекте изучение видов семейства сельдерейных является актуальным.

Целью исследований было изучение биологических особенностей некоторых редких и ресурсных видов сельдерейных и оценка перспективности их в культуре. В настоящем сообщении представлены итоги интродукции двух

редких видов из «Красной книги Республики Башкортостан» [3]: *Laser trilobum* (L.) Borkh. и *Bupleurum multinerve* DC., а также *Bupleurum longifolium* L., перспективного для введения в культуру в качестве лекарственного растения [4, 5]. Названия растений приведены по С.К.Черепанову [6].

В Республике Башкортостан *B. longifolium* встречается во всех районах, *L. trilobum*, *B. multinerve* – в основном в Башкирском Предуралье, редко.

Работа проводилась в Ботаническом саду-институте УНЦ РАН (г. Уфа) в 2001–2007 гг. (Северная лесостепь, среднепогодные метеорологические данные следующие: сумма осадков 459 мм, температура воздуха +2.6°, вегетационный период 140 дней, почвы серые лесные).

При изучении сезонного ритма развития проводили наблюдения за сроками наступления

основных фаз развития растений по стандартным методикам [7, 8]. Обработку фенологических дат осуществляли согласно рекомендациям Г.Н. Зайцева [9] с учетом дополнений В.Н. Нилова [10]. При описании морфологических особенностей растений использовали терминологию, предложенную в атласах по описательной морфологии [11, 12]. Семенную продуктивность определяли по общепринятой методике [13, 14]. Путем пересчета определяли потенциальную (число семян) и реальную (число семян) семенную продуктивность особи. По качественным характеристикам семенной продуктивности определяли процент семенификации (процентное соотношение числа семян и семян в многосеменном плоде), процент плодообразования (процентное соотношение числа плодов и цветков в особи) и коэффициент продуктивности (процентное соотношение реальной и потенциальной семенной продуктивности). Для оценки результатов интродукционного испытания

использовали специальную методику, разработанную в ГБС [15], модифицированную для оценки состояния эндемиков Урала [16].

Статическая обработка данных проведена по общепринятой методике в MS EXCEL 97 с использованием стандартных показателей [17, 18].

Ниже приведена краткая характеристика объектов исследования по «Красной книге РБ» [3] и Е.В. Кучерову и др. [19].

Успешность интродукции того или иного вида зависит во многом от ритмики сезонного развития, возможности изменения фено ритма в новых условиях [20]. Фено ритмы подчинены климатическому ритму и колеблются в зависимости от температурных показателей каждого конкретного года.

В таблице 1 представлены данные фенологических наблюдений за изученными видами в условиях культуры (2001–2007 гг.).

*Vupleurum multinerve* – Категория III, редкий вид. Плейстоценовый скальный и степной

**Таблица 1.** Данные фенологических наблюдений за сезонным развитием изучаемых видов (2001–2003 гг.)

Вид	Год	Фенодата								
		Начало вегетации	Начало бутонизации	Массовая бутонизация	Начало цветения	Массовое цветение	Конец цветения	Начало созревания семян	Массовое созревание семян	Конец вегетации
<i>Laser trilobum</i>	2001	1.05	25.05	5.06	9.06	14.06	18.06	19.06	20.07	15.09
	2002	3.05	29.05	16.06	18.06	29.06	3.07	31.06	29.07	10.09
	2003	3.05	26.05	14.06	16.06	25.06	1.07	30.06	11.08	29.08
	2004	5.05	31.05	10.06	8.06	20.06	28.06	24.06	5.08	27.09
	2005	30.04	22.05	1.06	1.06	8.06	25.06	15.06	23.07	18.09
	2007	26.04	1.06	14.06	15.06	21.06	26.06	18.06	15.08	20.09
	сред.	<b>3.05</b>	<b>27.05</b>	<b>10.06</b>	<b>11.06</b>	<b>20.06</b>	<b>27.06</b>	<b>23.06</b>	<b>2.08</b>	<b>14.09</b>
<i>Vupleurum multinerve</i>	2001	29.04	13.06	22.06	3.07	16.07	4.08	1.08	10.09	-
	2002	23.04	20.06	24.06	30.06	30.07	3.08	1.08	16.09	30.09
	2003	4.05	23.06	9.07	15.07	22.07	16.08	4.08	8.09	10.10
	2004	3.05	15.06	6.07	11.07	18.07	5.08	16.07	10.09	8.10
	2007	1.05	18.06	10.07	11.07	16.07	15.08	18.07	11.09	10.10
	сред.	<b>30.04</b>	<b>18.06</b>	<b>2.07</b>	<b>8.07</b>	<b>20.07</b>	<b>9.08</b>	<b>26.07</b>	<b>11.09</b>	<b>7.10</b>
<i>Vupleurum longifolium</i>	2001	27.04	23.05	4.06	7.06	19.06	25.07	20.07	5.08	1.09
	2002	23.04	27.05	17.06	19.06	23.06	17.07	3.07	15.08	10.09
	2003	22.04	25.05	14.06	16.06	24.06	9.07	28.06	30.07	10.09
	2004	4.05	31.05	2.06	12.06	21.06	5.07	28.06	29.07	10.09
	2005	23.04	25.05	12.06	15.06	20.06	10.07	30.06	30.07	12.09
	2007	6.05	2.06	12.06	13.06	18.06	10.07	27.06	4.08	10.09
	сред.	<b>28.04</b>	<b>27.05</b>	<b>10.06</b>	<b>14.06</b>	<b>21.06</b>	<b>13.07</b>	<b>1.07</b>	<b>4.08</b>	<b>9.09</b>

реликт восточносибирского происхождения [3]. Происхождение образца: 1993 г., Абзелиловский р-н РБ. Охраняется на территории памятников природы «Арский камень» в Белорецком и «Озеро Ворожейч» – в Учалинском районах РБ. Интродуцирован в ботанических садах.

Длительновегетирующий весенне-летне-осеннезеленый вид с периодом зимнего покоя, весенним сроком пробуждения и долгоцветущим со среднелетним периодом цветения. Длительность вегетационного периода 5,5 месяцев. Вегетационный период начинается в конце апреля и заканчивается в начале октября, длится в среднем 158 дней. Фаза бутонизации начинается во второй декаде июня. В первой декаде июля начинается цветение и длится до первых чисел июля, средняя продолжительность цветения составила 33 дня. Созревание семян начинается в начале июля, период созревания семян растянут до 40 дней. Вегетация заканчивается в первой декаде октября.

*Vupleurum longifolium* – Происхождение образца: 1996 г., Белорецкий р-н РБ.

Длительновегетирующее весенне-летне-осеннезеленое растение с периодом зимнего покоя, весенним сроком пробуждения и долгоцветущим со среднелетним периодом цветения видом. Длительность вегетационного периода 5 месяцев. Вегетация начинается в третьей декаде апреля и длится до начала сентября, продолжительность в среднем 136 дней. Фаза бутонизации начинается в конце мая. Фаза цветения продолжительная, начинается в середине июня и заканчивается в третьей декаде июля. Длится 33 дня. Начало плодоношения приходится на первые числа июля, созревание плодов длится в среднем 30 дней. По срокам созревания плодов вид относится к раннеспелым.

*Laser trilobum* – Категория III, редкий вид. Доледниковый реликт широколиственных лесов [3]. Происхождение образца: 1982 г., Уфимский р-н РБ. Охраняется на территории памятника природы «Сосновый бор» в Илишевском районе РБ. Интродуцирован в ботанических садах.

Длительновегетирующее весенне-летне-осеннезеленое растение с периодом зимнего покоя, весенним сроком пробуждения и среднелетнецветущим видом со среднелетним периодом цветения. Длительность вегетационного периода от 5,5 до 6 месяцев. Начало вегетации приходится на первые числа мая и заканчивается в первой половине октября. Фаза бутонизации начинается в последних числах мая. Фаза цветения начинается в середине июне и заканчивается в конце июня, длится в среднем 13 дней. Начало плодоношения приходится на третью декаду июня и длится около одного месяца.

Значительное влияние на начало вегетационного периода оказывает накопление сумм температур и осадков в начале весны. Метеорологические условия практически не сказываются на начале вегетации у *L. trilobum* и *B. longifolium*. Сроки начала бутонизации различаются по годам и зависят от положительной суммы температур в конце апреля - мае. Значительно меняются по годам сроки фазы цветения, они особенно зависимы от метеоусловий.

Все включенные в исследования виды проходят в условиях интродукции полный цикл развития и заканчивают вегетацию с наступлением устойчивых осенних заморозков. Все виды морозостойкие, хорошо зимуют в условиях г. Уфы. Погибших растений за время наблюдений не было.

Реакция растений на изменение экологических условий сказывается как на прохождении большого жизненного цикла, сезонном ритме развития, характере прохождения и продолжительности отдельных фенофаз, так и на внешнем облике, т.е. изменяется общий габитус растения – высота, число и ветвистость побегов, размеры листьев и др. [21]. Поэтому большое внимание при интродукционных исследованиях уделяется изучению биометрическим особенностям видов.

Средние значения биометрических параметров изученных видов приводятся в таблице 2.

Можно видеть, что высоким уровнем изменчивости характеризуются параметры число генеративных побегов у *B. multinerve* и *B. longifolium* (55,5% и 41,9%); повышенным (число зонтиков на генеративном побеге у *L. trilobum* 32,7%, ширина листа у *B. longifolium* 20,6%; средний уровень изменчивости у большинства биометрических параметров; низкий – количество листьев на 1 генеративный побег у *L. trilobum* – 1,6%, число зонтиков на генеративном побеге (I порядок) у *B. longifolium* – 2,7%.

Большой интерес при интродукционных исследованиях представляют данные о потенциальной возможности биологической продуктивности растений и степени ее реализации. Семенная продуктивность – один из важных показателей адаптации вида в конкретных условиях местообитания и при интродукции [22].

Для определения семенной продуктивности учитывали число зонтиков на побегах разных порядков на один генеративный побег, число зонтиков в сложных зонтиках первого и второго порядков. Число семян в гинецее у видов семейства сельдерейных строго фиксировано – два, так как у большинства видов этого семейства плод сухой колонovidный вислоплодок, распадающийся на два мерикарпия [23],

которые мы будем называть семенами. В связи с этим мы считали число семян в зонтичках и завязавшихся семян в них в фазу молочно-восковой спелости, когда нет потерь от осыпания, и хорошо отличаются завязавшиеся плоды от недоразвитых и сформированные семена от недоразвитых семян в пределах плода.

Средние данные семенной продуктивности исследуемых видов и коэффициенты вариации приводятся в таблице 3.

*L. trilobum* характеризуется высокими потенциальными возможностями и сравнительно низкой реальной семенной продуктивностью, коэффициент продуктивности также невысокий – в среднем 0,55. У данного вида число зонтиков в зонтике как первого, так и второго порядка по годам изменяется незначительно.

*B. multinerve* имеет довольно большую потенциальную семенную продуктивность, но очень низкое завязывание семян, из-за чего коэффициент продуктивности всего 0,38. У этого вида

**Таблица 2.** Биометрическая характеристика некоторых видов семейства Ариáceе в условиях культуры

Параметр		<i>Laser trilobum</i>	$C_v$ , %	<i>Bupleurum multinerve</i>	$C_v$ , %	<i>Bupleurum longifolium</i>	$C_v$ , %
Число генеративных побегов		9,5±0,75	18,4	3,1±0,07	55,5	3,6±0,08	41,9
Длина стебля		161±6,9	6,7	53,2±4,99	16,8	87,6±6,71	14,5
Толщина стебля		1,2±0,01	9,1	0,3±0,01	20	0,6±0,01	15
Число листьев на 1 генеративный побег		2,5±0,01	1,6	16,2±1,99	24,6	9,8±0,81	18,5
Длина листа		51,5±2,84	13,2	13,1±1,01	22,9	13,5±0,31	9,7
Ширина листа		44,1±2,22	14,1	1,2±0,02	18,3	4,8±0,09	20,6
Число прикорневых листьев		–	–	9,9±1,35	13,6	–	–
Число зонтиков на генеративном побеге	I пор.	1,8±0,08	32,7	1,8±0,01	11,6	1,3±0,02	46,9
	II пор.	1,9±0,02	22,1	6,7±0,39	20,7	2,9±0,01	2,7
Число зонтиков в зонтике	I пор.	19,6±1,76	19,2	15,5±0,55	14,5	8,9±0,41	15,8
	II пор.	21,7±0,81	12,9	9,9±0,31	23,3	7,6±0,08	14,2
Диаметр зонтика	I пор.	27,8±2,75	9,8	9,1±1,25	13,7	9,8±1,03	10,5
	II пор.	19,7±0,53	12,8	7,8±0,07	12,8	6,4±0,07	13,5
Число цветков в зонтичке	I пор.	25,9±0,31	8,9	19,5±0,42	12,4	21,8±0,77	17,3
	II пор.	22,2±1,37	10,6	15,4±0,62	10,5	19,2±1,21	16,7
Диаметр цветка	I пор.	2,6±0,01	9,2	2,1±0,01	3,3	2,6±0,02	10,4
	II пор.	2,1±0,07	8,1	2,15±0,01	5,1	1,8±0,06	14,4

**Таблица 3.** Средняя семенная продуктивность изученных видов семейства Ариáceе

Параметр	<i>Laser trilobum</i>				<i>Bupleurum multinerve</i>				<i>Bupleurum longifolium</i>			
	I порядок	$C_v$ , %	II порядок	$C_v$ , %	I порядок	$C_v$ , %	II порядок	$C_v$ , %	I порядок	$C_v$ , %	II порядок	$C_v$ , %
число цветков в зонтичке, шт.	25,9±0,69	8,4	22,2±1,88	27,0	19,5±1,54	24,3	15,4±0,73	14,6	21,8±1,44	19,8	19,2±1,12	16,1
число семян в зонтичке, шт.	39,2±1,42	11,7	31,7±1,64	16,1	36,2±1,53	13,5	33,2±1,49	14,4	32,9±0,89	8,9	25,1±1,24	18,7
число плодов в зонтичке, шт.	21,4±0,89	13,6	17,4±0,85	13,8	15,9±1,34	26,5	13,3±1,11	24,7	23,5±1,12	13,4	16,9±0,67	11,1
число плодов в зонтичке, шт.	19,6±1,1	8,4	15,7±0,78	15,9	13,1±1,11	25,3	11,5±0,74	20,6	16,4±0,67	11,5	12,5±0,77	16,4
плодообразование, %	76%		71%		67%		75%		75%		65%	
Коэффициент продуктивности	0,55				0,38				0,68			



в плодах, как правило, завязывается по одному семени и очень много плодов, в которых недоразвиты оба семени, в связи с этим особь дает почти в 3 раза меньше семян, чем может дать, исходя из потенциальных возможностей растения. Число зонтиков второго порядка намного превышают число зонтиков первого порядка, но зонтиков в зонтике первого порядка больше, чем в зонтике второго порядка. Процент плодобразования выше в зонтиках второго порядка, чем первого порядка.

*B. longifolium* обладает довольно высоким коэффициентом продуктивности (0,68) главным образом за счет формирования обоих семян в плоде, что является хорошим показателем для семейства сельдерейных.

Виды семейства сельдерейных семена в лабораторных условиях при комнатной температуре не прорастают совсем, причиной затрудненного прорастания является недоразвитие зародыша в зрелом семени [24]. Поскольку им требуется период покоя с низкими температурами, посев семян *L. trilobum*, *B. multinerve*, *B. longifolium* проводили поздней осенью в грунт. Проростки появляются весной, средняя всхожесть у *L. trilobum* – 52%, *B. multinerve* – 25%, *B. longifolium* – 19%.

Изучали также морфологию семян. Через семя осуществляется преемственность сменяющихся друг другом поколений. Каждый вид

характеризуется своеобразными морфологическими признаками, которые в значительной мере являются результатом длительной истории (эволюции) и передаются по наследству. На таблице 4 приведена средняя масса 1000 шт. семян, размеры, форма и окраска семян.

В результате обобщения многолетних наблюдений за ростом и развитием редких и ресурсных растений семейства сельдерейных была оценена успешность интродукции данных видов (табл. 5). В основу оценки положены предложенные Р.А. Карпионовой [2] и дополненные Л.И. Томиловой [15] шкалы, включающие данные о состоянии растений по семи признакам, оцениваемым по трехбалльной системе: интенсивность плодоношения, всхожесть семян, семенное и вегетативное размножение, габитус в культуре, повреждаемость болезнями и вредителями, переживание неблагоприятных сезонов. Баллом 1 оценивалось наихудшее состояние по данному признаку, баллом 3 – наилучшее. Суммарная оценка вида по перечисленным показателям позволяет отнести его по успешности интродукции и перспективности в культуре у одной из трех групп: малоперспективные (МП – 10–13 баллов), перспективные (П – 14–17 баллов), очень перспективные (ОП – 18–21 баллов).

Таким образом, интродукционные исследования показали, что из трех включенных в исследования видов 1 – *B. multinerve* – мало

**Таблица 4.** Характеристика семян интродуцируемых видов

Вид	Длина, мм	Ширина, мм	Форма	Окраска	Масса 1000 шт., г
<i>Laser trilobum</i>	8,9±0,42	4,7±0,21	эллипсоидная	от светло-желтой до серо-коричневой	22,0± 0,35
<i>Bupleurum multinerve</i>	5,2±0,17	1,5±0,09	продолговатая	от желто-коричневой до коричневой	1,5± 0,02
<i>Bupleurum longifolium</i>	4,5±0,31	1,2±0,21	продолговатая	от желтой до коричневой	5,1±0,02

**Таблица 5.** Оценка успешности и перспективности интродукции изученных видов

Параметры	<i>Laser trilobum</i>	<i>Bupleurum multinerve</i>	<i>Bupleurum longifolium</i>
Интенсивность плодоношения	3	2	3
Всхожесть семян	1	1	2
Семенное размножение	1	1	3
Вегетативное размножение	2	1	1
Габитус в культуре	2	2	2
Повреждаемость болезнями и вредителями	2	2	3
Зимостойкость	3	3	3
Сумма баллов	14	12	16
Перспективность в культуре	П	МП	П

\* ОП – очень перспективные, П – перспективные, МП – мало перспективные.

перспективен, 2 других вида перспективны для культивирования в качестве лекарственных или декоративных растений.

Применение растений природной флоры для улучшения экологической обстановки в городах и населенных пунктах является одним из путей их рационального использования. Введение в культуру местных, редких растений позволит снизить нагрузку на природные популяции, сохранить их в местах естественного произрастания и получить новый источник растительных лекарственных средств для оздоровления населения.

*L. trilobum* - многолетнее высокое декоративное растение, с сизоватыми листьями, белые цветы собраны в крупные зонтики. Его можно использовать в групповых посадках на газонах, опушках, полянах парков, по берегам водоемов.

*B. multinerve* невысокое многолетнее декоративное растение, с золотистыми цветами, собранными в зонтики. Можно использовать в групповых посадках на каменистых участках парков, рокариях.

*B. longifolium* многолетнее травянистое растение с изысканными листьями. Для медицинских целей используют траву володушки, которая оказывает сокогонное действие на желудок, поджелудочную железу и печень. Может использоваться также как декоративно-лиственное растение.

## Литература

1. *Тахтаджян А.Л.* Система и филогения цветковых растений. – М., Л.: Наука, 1966.
2. *Цицин Н. В.* Роль ботанических садов в охране растительного мира // Бюл. Гл. ботан. сада. – 1976. – Вып. 100. – С. 6–13.
3. Красная книга Республики Башкортостан. Т. 1. Редкие и исчезающие виды высших сосудистых растений. – Уфа: Китап, 2001.
4. *Кучеров Е.В., Байков Г.К., Гуфранова И.Б.* Полезные растения Южного Урала. – М.: 1976.
5. *Минаева В.Г.* Лекарственные растения Сибири. – Новосибирск: Наука, 1991.
6. *Черепанов С.К.* Сосудистые растения России и сопредельных государств. – СПб.: Мир и семья-95, 1995.
7. *Бейдеман И.Н.* Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ. – Новосибирск: Наука, 1974.
8. Методика фенологических наблюдений в Ботанических садах СССР // Бюл. Гл. ботан. сада. – 1979. – Вып. 113. – С. 3–8.
9. *Зайцев Г.Н.* Фенология травянистых многолетников. – М.: Наука, 1978.
10. *Нилов В.Н.* К методике статистической обработки материалов фенологических

наблюдений // Ботан. журн. – 1980. – Т. 65, № 2. – С. 282–284.

11. *Федоров А.А., Артюшенко З.Т., Кирпичников М.Э.* Атлас по описательной морфологии высших растений: Стебель, корень. – М., Л.: Изд-во АН СССР, 1962.

12. *Федоров А.А., Артюшенко З.Т.* Атлас по описательной морфологии высших растений: Соцветие. – Л.: Изд-во АН СССР, 1979.

13. *Вайнагий И.В.* О методике изучения семенной продуктивности растений // Ботан. журн. – 1974. – Т. 59, № 6. – С. 826–831.

14. *Вайнагий И.В.* Продуктивность цветков и семян *Arnica montana* L. в Украинских Карпатах // Растит. ресурсы. – 1985. – Т. 21, Вып. 3. – С. 266–277.

15. *Былов В.Н., Карпионов Р.А.* Принципы создания и изучения коллекции малораспространенных декоративных многолетников // Бюл. Гл. ботан. сада. – 1978. – Вып. 107. – С. 77–82.

16. *Томилова Л.И.* Эндемики флоры Урала в Ботаническом саду в Свердловске // Бюл. Гл. ботан. сада. – 1982. – Вып. 126. – С. 25–31.

17. *Доспехов Б.А.* Методика полевого опыта. – М.: Колос, 1973.

18. *Зайцев Г.Н.* Математика и экспериментальная ботаника. – М.: Наука, 1990.

19. *Кучеров Е.В., Мулдашев А.А., Галева А.Х.* Охрана редких видов растений на Южном Урале. – М.: Наука, 1987.

20. *Трулевич Н.В.* Эколого-фитоценологические основы интродукции растений. – М.: Наука, 1991.

21. *Анищенко Л.В., Шишлова Ж.Н.* Биология редких видов лекарственных растений в условиях культуры на нижнем Дону // Генетические ресурсы лекарственных и ароматических растений. Сб. науч. тр. Междунар. конф., посв. 50-летию ботанического сада ВИЛАР. – М.: 2001. – С. 90–94.

22. *Тюрина Е.В.* Интродукция зонтичных в Сибири. – Новосибирск: Наука, 1978.

23. *Тихомиров В.Н.* Морфогенез плода в семействе Umbelliferae // Морфогенез растений. Т. 2. – М.: 1961. – С. 481–485.

24. *Израильсон В. Ф.* Сравнительно анатомические исследование семян некоторых сибирских представителей семейства зонтичных // Новые полезные растения Сибири. – Новосибирск: Наука, 1965. – С. 42–48.

25. *Карпионов Р.А.* Редкие виды травянистых растений широколиственных лесов СССР в Главном ботаническом саду // Бюл. Гл. ботан. сада. – 1979. – Вып. 112. – С. 54–59.

E-mail: Karimova07@yandex.ru

**О.Г. Баранова** –  
доктор биол. наук,  
зам директора Ботанического сада;  
**О.Н. Дедюхина** –  
инженер  
**О.А. Крамарь** –  
инженер  
**О.В. Яговкина** –  
инженер  
**О.Е. Якупова** –  
инженер Ботанический сад  
Удмуртского государственного  
университета,  
Ижевск

## Оценка интродукции некоторых редких и исчезающих видов природной флоры Удмуртии и перспективы их использования в культуре

Рассматриваются краткие итоги интродукции 25 редких видов травянистых растений местной флоры в ботаническом саду Удмуртского государственного университета. Выявлено, что большинство изучаемых видов хорошо приспосабливается к условиям культуры. Предлагается список 18 декоративных и устойчивых растений, перспективных для возделывания в культуре.

**Ключевые слова:** интродукция растений, природная флора Удмуртии

**O.G. Baranova** –  
Doctor Sc.Biol., Vice Director  
(Botanical Gardens of Udmurtiya State  
University, Izhevsk)  
**O.N. Dedyukhina** –  
Engineer  
**O.V. Yagovkina** –  
Engineer  
**O.A. Kramar** –  
Engineer  
**O.E. Yakupova** –  
Engineer

## Results of introduction of some rare and dangerous plant species from natural flora of Udmurtiya and prospects of their cultivation

The results of introduction study on 25 herbaceous plant species are presented. Most of them were considered to be good for cultivation. The list of 18 ornamental, resistant and promising for cultivation plants is given.

**Keywords:** plant introduction, natural flora of Udmurtiya

Ботанические сады намечают разные приоритеты и рамки своей деятельности в соответствии с собственными силами, ресурсами, масштабом деятельности и обязательствами. Приоритетным направлением деятельности ботанического сада Удмуртского государственного университета (УдГУ) является сохранение редких видов растений своего региона путем возделывания их в культуре. Возделывание аборигенных растений делает их доступными для разностороннего изучения и позволяет выявить особенности их биологии и причины редкости в природе.

Цель настоящей работы - изучение биологических особенностей некоторых редких, особо охраняемых, а также декоративных видов местной флоры Удмуртии

при интродукции и оценка перспективности их в культуре. В связи с этим решались следующие задачи: изучение сезонного ритма развития растений в культуре, биоморфологических параметров видов в культуре и особенностей семенного и вегетативного размножения растений, оценка успешности их интродукции и перспективности в культуре.

Изучение биологических и декоративных особенностей интродуцентов проводится на базе ботанического сада с 2005 г. [1]. Интродукционный поиск направлен на выявление видов, хорошо адаптирующихся в условиях культуры, наиболее декоративных, с высокой репродуктивной способностью, устойчивостью к болезням и вредителям.

Все образцы растений высажены на территории ботанического сада УдГУ, который располагается в центральной части республики на северной окраине Ижевска. Почвы преимущественно дерново-подзолистые, по механическому составу легкосуглинистые. Климат умеренно-континентальный с достаточно теплым летом и умеренно холодной зимой. Среднегодовая температура воздуха – плюс 2,1°. Vegetационный период начинается обычно с середины апреля. Продолжительность активной вегетации (при сумме температур выше 10°) составляет 124–133 дней. За год выпадает осадков около – 500–520 мм, а за период активной вегетации сумма осадков колеблется в пределах 200–225 мм [2, 3].

Исходный материал для изучения был собран в виде семян и живых растений из естественных местообитаний в ходе экспедиционных поездок по семи районам республики (Каракулинский, Воткинский, Якшур-Бодьинский, Кизнерский, Алнашский, Малопургинский, Игринский) [4]. Коллекция растений местной флоры ботанического сада УдГУ построена по мелкоделяночному принципу (от 1 до 10 м<sup>2</sup>), все растения представлены в монокультуре. Растения культивируются на опытных грядках размером 1x1 м<sup>2</sup> с высоко поднятым бортиком и на линейных грядах без поднятия шириной 1 м.

Объектами изучения стали 25 видов травянистых растений местной флоры Удмуртии: *Adonis vernalis* L., *Anemone sylvestris* L., *Althaea officinalis* L., *Allium schoenoprasum* L., *Aster amellus* L., *Briza media* L., *Centaurea sumensis* Kalen., *Digitalis grandiflora* Mill., *Galeobdolon luteum* Huds., *Gentiana pneumonanthe* L., *Geranium sanguineum* L., *Gypsophila paniculata* L., *Eremogone saxatilis* (L.) Ikonn., *Hypericum elegans* Steph. ex. Willd., *Iris pseudacorus* L., *Iris sibirica* L., *Lilium martagon* L., *Omphalodes scorpioides* (Haenke) Schrank, *Paeonia anomala* L., *Plantago maxima* Juss. ex Jasq., *Pulsatilla flavescens* (Zucc.) Juz., *Pulsatilla angustifolia* Turcz., *Scleranthus perennis* L., *Stipa pennata* L., *Salvia tesquicola* Klok. et. Pobed. Названия растений даны по Черепанову [5].

По категориям редкости изучаемые виды распределены следующим образом: категория 1 (находящиеся под угрозой исчезновения) – 6 видов; 2 категория – 2; 3 категория – 13; 4 категория – 2. Два вида *Geranium sanguineum*

и *Gypsophila paniculata* были включены в Красную книгу Удмуртской Республики [6] с категорией 3 ( в настоящее время исключены [7] ). Все эти виды включены в Красную книгу Удмуртской республики [6]. Один вид из данной группы – *Stipa pennata* занесен в Красную Книгу России, категория 3 [8].

Все исследованные редкие виды – многолетние травянистые растения, только *Omphalodes scorpioides* – однолетник [6].

В ходе эксперимента все интродуценты находились в одинаковых экологических условиях, на обычном агротехническом фоне (полив, рыхление, подкормка и прополка). Известно, что успешность интродукции того или иного вида во многом зависит от ритмики сезонного развития, возможности изменения фено ритма в новых условиях [9]. В связи с этим за всеми изучаемыми видами в ходе исследований проводили регулярные фенологические наблюдения по методикам И.Н. Бейдеман [10] и Совета ботанических садов [11]. Образцы растений разного происхождения наблюдали отдельно с целью выявления различий их адаптационной способности к новым условиям [10]. В ходе исследований также учитывали генеративное развитие растений (цветение, регулярность, интенсивность плодоношения); способность к вегетативному размножению (естественному и искусственному). При определении семенной продуктивности использовали «Методические указания по семеноведению интродуцентов» [12]. В течение вегетационного сезона проводили измерения биометрических показателей: высота растений, длина и ширина листа, длина цветоноса и т.д. Динамику ростовых процессов изучали на 10 модельных растениях через каждые 7–10 дней [13, 14]. Для обобщенной оценки интродукционных испытаний использовали методику Р.А. Карпионовой [14]. В соответствии с основной целью настоящей работы, направленной на выявление возможности использования изучаемых растений природной флоры Удмуртии в цветоводстве, данная методика была частично модифицирована. Помимо основных параметров, предложенных Р.А. Карпионовой, нами были добавлены такие показатели, как продолжительность цветения, размеры цветка (соцветия), продуктивность цветения, морозоустойчивость (табл. 1).

**Таблица 1.** Основные показатели, используемые при оценке успешности интродукции редких видов

Показатель	Классификация	Балл
Способность к семенному размножению	Не плодоносит	0
	Редкое и слабое плодоношение	1
	Периодическое плодоношение	2
	Ежегодное обильное плодоношение	3
Процент полноценно завязавшихся семян	Не завязываются	0
	Завязывается менее 30%	1
	Завязывается более 30%	2
	Завязывается более 50%	3
Способность к самосеву	Самосева не дает	0
	Самосев не значительный	1
	Обильный самосев	2

Продолжение Таблицы 1.

Способность к вегетативному размножению	Высокая вегетативная подвижность	3
	Умеренное вегетативное возобновление	2
	Искусственное вегетативное размножение	1
	Вегетативное размножение невозможно	0
Состояние растений в культуре, их габитус	Размеры растений в культуре превосходят природные	3
	Габитус в культуре не отличается	2
	Размеры в культуре не достигают природных величин	1
Морозоустойчивость	Устойчив	3
	Частичное повреждение вегетативных органов	2
	Частичное повреждение генеративных органов	1
	Сильное повреждение	0
Устойчивость к болезням и вредителям	Не повреждается	3
	Редко повреждаются вегетативные части	2
	Редко повреждается генеративный орган	1
	Массовое повреждение всего растения	0
Зимостойкость	Ежегодная перезимовка без потери декоративности	3
	Выпад растений за зиму составляет до 25%	2
	Ежегодный выпад до 50% особей	1
	Полное вымерзание	0
Продолжительность цветения	Кратковременное (до 15 дней)	1
	Продолжительное (до 30 дней)	2
	Длительное (более 30 дней)	3
Размеры цветка (соцветия)	Мелкие	1
	Средние	2
	Крупные	3
Продуктивность цветения	Обильноцветущие	3
	Среднецветущие	2
	Слабоцветущие	1

При оценке каждого показателя использовалась балльная система (0–3 балла) (табл. 1). Комплексная оценка составлялась после суммирования всех баллов. Все растения в зависимости от суммы набранных баллов были разбиты на 3 группы: очень перспективные (27–32), перспективные (22–26), мало-перспективные или нуждающиеся в дальнейшем изучении (менее 21).

Все включенные в исследования редкие виды проходят в условиях интродукции полный цикл развития и заканчивают вегетацию с наступлением устойчивых осенних заморозков. Способность переносить кратковременные весенние или осенние заморозки является важной характеристикой при оценке декоративных качеств растений. Большинство изучаемых видов являются морозоустойчивыми, у 4 видов происходит частичное повреждение вегетативных органов растений. Только один вид – *Althaea officinalis* не выдерживает кратковременных осенних заморозков, теряет свою декоративность (табл. 2). Показателем успешной адаптации растения служит его зимостойкость. Все виды достаточно зимостойки за исключением двух: *Centaurea sumensis*, *Scleranthus perennis*, у которых наблюдается выпад образцов, но у последнего это компенсируется обильным самосевом, высокой жизнестойкостью

всходов, прохождением всего цикла развития за один вегетационный сезон.

Исследуемые растения значительно отличаются по длительности цветения (от 12 до 96 дней). Большинство интродуцентов характеризуется продолжительным цветением, благодаря чему их можно отнести к разряду декоративных растений, пригодных для озеленения. У некоторых видов: *Iris pseudacorus*, *Pulsatilla angustifolia*, *Stipa pennata* в условиях культуры отмечается непродолжительное цветение (до 14 дней), но они отличаются либо крупными размерами цветков или их яркой окраской, либо же, как у *Stipa pennata*, необычной формой соцветия. Все исследуемые виды, кроме *Omphalodes scorpioides*, *Pulsatilla angustifolia*, являются обильноцветущими, среднецветущими растениями (табл. 2).

Одним из важнейших показателей адаптации вида в культуре является наличие плодоношения и его регулярность. 19 видов в культуре ежегодно и обильно плодоносят, образуя полноценные семена. Способность давать самосев при интродукции проявили 6 видов, причем у трех из них: *Allium schoenoprasum*, *Plantago maxima*, *Scleranthus perennis* отмечался обильный самосев. У *Anemone sylvestris*, *Galeobdolon luteus*, *Eremogone saxatilis* в культуре не отмечалось самосева, который компенсировался

высокой вегетативной подвижностью, что также свидетельствует о хорошей адаптивной способности растений.

Реакция растений на изменение экологических условий сказывается как на прохождении большого жизненного цикла, сезонном ритме развития, так и на внешнем облике [15]. Практически все исследуемые растения положительно реагируют на условия культуры. В ходе наблюдений было отмечено, что у многих видов значительных морфологических изменений в условиях интродукции не происходит. У 9 видов увеличиваются размеры, образуется большее количество вегетативных и генеративных органов и лишь 3 вида не достигают размеров, присущих им в природе (табл. 2).

Значительная часть интродуцентов устойчива к болезням и вредителям. Однако у некоторых видов (*Plantago maxima*, *Althaea officinalis*, *Hypericum*

*elegans*, *Briza media*, *Pulsatilla flavescens*) отмечено поражение грибковыми заболеваниями.

Учет лишь одного показателя, изолированно от других не дает всесторонней и достоверной информации об успешности выращивания вида при интродукции. Для этого всем изучаемым растениям была дана комплексная оценка, которая позволила выявить наиболее устойчивые и перспективные в культуре.

К первой группе «очень перспективные» отнесены растения, набравшие от 27 до 32 баллов. В нее вошли четыре вида *Allium schoenoprasum*, *Eremogone saxatilis*, *Digitalis grandiflora*, *Salvia tesquicola*. Данные виды ежегодно хорошо плодоносят, в культуре увеличивается их биологическая продуктивность, они устойчивы, что свидетельствует об их экологической пластичности и высокой интродукционной способности (табл. 2).

**Таблица 2.** Комплексная оценка исследуемых видов природной флоры Удмуртии

Вид	Способность к семенному размножению	Процент полноценно завязавшихся семян	Способность к самосеву	Способность к вегетативному размножению	Высота растений	Морозоустойчивость	Устойчивость к болезням и вредителям	Зимостойкость	Продолжительность цветения	Размеры цветка (соцветия)	Продуктивность цветения	Сумма баллов	Группа перспективности*
<i>Adonis vernalis</i>	2	2	0	1	2	3	3	3	2	2	2	22	П
<i>Althaea officinalis</i>	3	3	0	1	2	0	2	3	3	2	3	22	П
<i>Anemone sylvestris</i>	3	3	0	3	1	3	3	3	1	3	2	25	П
<i>Allium schoenoprasum</i>	3	3	2	2	3	3	3	3	3	3	2	30	ОП
<i>Aster amellus</i>	3	3	0	0	2	3	3	2	3	2	3	24	П
<i>Briza media</i>	1	1	0	1	3	3	2	3	2	1	2	19	МП
<i>Centaurea sumensis</i>	3	1	0	0	3	3	2	1	2	3	2	20	МП
<i>Digitalis grandiflora</i>	3	3	0	1	3	3	3	3	3	2	3	27	ОП
<i>Galeobdolon luteum</i>	1	2	0	3	3	3	2	3	3	2	2	24	П
<i>Gentiana pneumonanthe</i>	3	3	0	1	1	3	3	3	2	2	2	23	П
<i>Geranium sanguineum</i>	2	2	0	1	3	3	3	3	3	2	2	24	П
<i>Gypsophila paniculata</i>	2	2	0	1	2	3	3	2	3	3	3	24	П
<i>Eremogone saxatilis</i>	3	3	0	3	3	3	3	3	3	2	3	29	ОП
<i>Hypericum elegans</i>	2	3	0	1	3	2	2	2	3	2	2	22	П
<i>Iris pseudacorus</i>	3	3	0	2	2	3	3	3	1	3	3	26	П
<i>Iris sibirica</i>	-	-	-	2	2	3	3	3	-	-	-	13	ДИ
<i>Lilium martagon</i>	-	-	-	1	1	3	3	3	-	-	-	11	ДИ
<i>Omphalodes scorpioides</i>	2	2	0	0	2	-	2	-	2	1	1	12	ДИ
<i>Paeonia anomala</i>	-	-	-	1	1	3	3	3	-	-	-	11	ДИ
<i>Plantago maxima</i>	3	3	2	0	2	2	0	2	3	3	3	23	П
<i>Pulsatilla flavescens</i>	2	3	1	0	2	2	2	2	3	3	3	23	П
<i>Pulsatilla angustifolia</i>	0	0	0	0	1	2	3	3	1	3	1	14	ДИ
<i>Scleranthus perennis</i>	3	3	2	2	2	3	3	1	3	1	3	26	П
<i>Stipa pennata</i>	3	3	1	1	2	3	3	3	1	3	2	25	П
<i>Salvia tesquicola</i>	2	2	1	1	3	3	3	3	3	3	3	27	ОП

Ко второй группе «перспективные» отнесены виды, набравшие от 22 до 26 баллов – это основная масса видов: *Adonis vernalis*, *Althaea officinalis*, *Anemone sylvestris*, *Aster amellus*, *Galeobdolon luteum*, *Gentiana pneumonanthe*, *Geranium sanguineum*, *Gypsophila paniculata*, *Hypericum elegans*, *Iris pseudacorus*, *Plantago maxima*, *Pulsatilla flavescens*, *Scleranthus perennis*, *Stipa pennata*.

Растения этой группы, также как и первой, в целом перспективны для введения в культуру на территории Удмуртской Республики, так как обладают достаточно хорошей жизнеспособностью и семенной продуктивностью, проходят полный цикл развития с сохранением жизненной формы, близкой к природной (табл. 2). Но по ряду показателей уступают растениям из первой группы. К примеру, некоторые виды частично выпадают в зимний период (*Gypsophila paniculata*, *Scleranthus perennis*)

или же отмечается сильная поражаемость болезнями.

К третьей группе отнесены виды «малоперспективные», которые набрали от 17 до 21 баллов – *Briza media*, *Centaurea sumensis*. Также к этой группе отнесены растения, которые «требуют дальнейшего изучения» – *Iris sibirica*, *Lilium martagon*, *Paeonia anomala*, *Pulsatilla angustifolia*. Они в силу своей биологии на данный период находятся в состоянии вегетации, поэтому нет возможности судить о потенциалах их семенного и вегетативного размножений, как о главных показателях успешной интродукции растений. Поэтому, на наш взгляд, срок изучения данных растений для окончательной оценки их перспективности в культуре должен быть более продолжительным.

По результатам комплексной оценки 18 видов природной флоры Удмуртии можно рекомендовать для озеленения (табл.3). Они различаются по

Таблица 3. Виды природной флоры Удмуртии, рекомендуемые для озеленения

Вид	Сроки цветения	Продолжительность цветения, дн.	Период декоративности	Способ размножения	Вид цветочного оформления и использования
1	2	3	4	5	6
<i>Adonis vernalis</i>	весенний	14–18	май	делением куста, посев семян в открытый грунт	групповые посадки, бордюры, альпинарии
<i>Althaea officinalis</i>	летнее-осенний	72	июнь-сентябрь	делением куста, семенами.	одиночные и групповые посадки, рабатки, миксбордеры
<i>Anemone sylvestris</i>	весеннее-летний	25	май-июнь	семенами, корневыми отводками	групповые посадки
<i>Allium schoenoprasum</i>	весеннее -осенний	60	май-сентябрь	семенами, лукавицами	групповые посадки, бордюры, альпинарии
<i>Aster amellus</i>	летний	46–57	июль-август	семенами	одиночные посадки, клумбы, рабатки, миксбордеры
<i>Digitalis grandiflora</i>	летнее-осенний	90	июнь-сентябрь	семенами, черенками	одиночные посадки, клумбы миксбордеры, группы
<i>Galeobdolon luteum</i>	летнее-осенний	50	май-сентябрь	делением куста	газоны, цветники, миксбордеры
<i>Gentiana pneumonanthe</i>	осенний	12–30	август-сентябрь	семенами, делением куста, черенками	группы, клумбы, одиночные посадки
<i>Geranium sanguineum</i>	летнее-осенний	96	июнь-сентябрь	семенами, отводками, зелеными черенками	одиночные посадки, группы, клумбы, бордюры
<i>Gypsophila paniculata</i>	летний	26–30	июнь-июль	стеблевыми черенками, семенами	одиночные посадки, клумбы, бордюры миксбордеры, группы
<i>Eremogone saxatilis</i>	летне-осенний	30–100	июнь-сентябрь	семенами, деление куста (укоренение дочерних розеток)	клумбы, бордюры миксбордеры, группы, альпинарии
<i>Hypericum elegans</i>	летний	66	июнь-август	семенами, зелеными черенками	клумбы, бордюры миксбордеры, группы
<i>Iris pseudacorus</i>	летний	16	май-октябрь	семенами, делением корневища	одиночные посадки, миксбордеры, группы

Продолжение Таблицы 3.

1	2	3	4	5	6
<i>Plantago maxima</i>	летний	30–45	июнь-август	семенами	одиночные и групповые посадки
<i>Pulsatilla flavescens</i>	весенний	30	май	семенами	одиночные и групповые посадки
<i>Scleranthus perennis</i>	летний	56–84	май-октябрь	семенами, черенками	каменистые участки, групповые посадки
<i>Stipa pennata</i>	весеннее - летний	12–14	май-июнь	семенами	одиночные и групповые посадки
<i>Salvia tesquicola</i>	летне-осенний	50–75	июнь-сентябрь	семенами, черенками	бордюры миксбордеры, группы

габитусу, форме и окраске цветков и листьев, по срокам цветения, периоду декоративности и требованиям к условиям произрастания.

С учетом декоративных качеств, эколого-биологических требований, посредством сочетания формы и размеров растений в целом, соотношения цветовой гаммы, можно создавать различные композиции из предлагаемых растений местной флоры.

Высокорослый *Althaea officinalis* хорош в массажах, в группах, на втором плане, пригоден для миксбордеров и рабаток. *Galeobdolon luteum*, *Eremogone saxatilis* представляют интерес, как почвопокровные растения, которые можно использовать при оформлении альпийских горок, для создания цветника с низкорослыми стелющимися растениями. Такие растения ценны также для закрепления небольших склонов. *Pulsatilla flavescens*, *Allium schoenoprasum*, *Digitalis grandiflora* могут быть применены для групповых посадок в альпинариях и каменистых садах.

### Заключение

Таким образом, анализ итогов интродукции показал, что большинство изучаемых редких видов местной флоры хорошо приспосабливается к условиям культуры. Проведенные фенологические наблюдения, изучение семенной продуктивности, хозяйственно-декоративных признаков интродуцентов позволяют нам рекомендовать наиболее декоративные и устойчивые виды для использования в практике озеленения в республике. Использование растений местной флоры в зеленом строительстве позволит не только увеличить ассортимент цветочно-декоративных растений, но и сохранить редкие и нуждающиеся в охране виды нетрадиционными методами.

### Литература

1. Дедюхина О.Н., Баранова О.Г. Начало работы по интродукции дикорастущих многолетних травянистых растений флоры Удмуртии в Ботаническом саду Удмуртского государственного университета // Интродукция та захист рослин у ботаничних садах та дендропарках: Матеріали Міжнар. наук. конф. «Інтродукція та захист рослин у ботаничних садах та

дендропарках» (Донецьк, 5–7 вересня 2006 р.). – Донецьк: ООО Юго-Восток, Лтд, 2006. – С. 49–51.

2. Справочник по климату СССР. Температура воздуха и почвы. Вып. 29. – Л.: Гидрометеиздат, 1964.

3. Агроклиматические ресурсы Удмуртской АССР. – Л.: Гидрометеиздат, 1974.

4. Баранова О.Г., Дедюхина О.Н., Крамарь О.А. и др. Биологические особенности некоторых редких видов растений природной флоры Удмуртии в культуре и перспективе их использования // Вестн. Удм. ун-та. (Сер. биол.) – 2007. – № 10. – С. 17–30.

5. Черепанов С.К. Сосудистые растения СССР. – Л.: Наука, 1980.

6. Красная книга Удмуртской Республики: Сосудистые растения, лишайники, грибы. – Ижевск: Изд. дом Удмуртский университет, 2001.

7. Список редких и исчезающих видов высших растений, лишайников, грибов и животных, занесенных в Красную книгу Удмуртской республики // О Красной книге Удмуртской Республики. Постановление Правительства Удмуртской Республики № 31 от 5.03.2007.

8. Красная книга РСФСР. Т. 2. Растения. – М., 1988.

9. Трулевич Н.В. Эколого-фитоценологические основы интродукции растений. – М.: Наука, 1991.

10. Бейдман И.Н. Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ. – Новосибирск: Наука, 1974.

11. Методика фенологических наблюдений в ботанических садах СССР. – М.: ГБС АН СССР, 1975.

12. Методические указания по семеноведению интродуцентов. – М.: Наука, 1980.

13. Новикова Л.С. Многолетние травянистые растения природной флоры Башкирии для озеленения // Интродукция декоративных растений в Башкирии. – Уфа, 1978. – С. 90–104.

14. Карпионовна Р.А. Травянистые растения широколиственных лесов СССР. – М. Наука, 1985.

15. Каримова О.А. Интродукция некоторых редких видов растений в лесостепной зоне Предуралья Башкортостана: Автореф. дис... канд. биол. наук. – Пермь, 2004.

E-mail: adm@uni.udm.ru



**О.В.Шелепова –**

канд. биол. наук, и.о. зав. лаб.

**Л.В.Озерова –**

канд. биол. наук, ст. н.с.

**Е.С.Колобов –**

канд. биол. наук, и.о. зав. отделом

Федеральное государственное

бюджетное учреждение науки

Главный ботанический сад

им. Н.В. Цицина Российской академии наук,

Москва

## Микроорганизмы, сопряженные с ризосферой растений рода *Zamia* в Фондовой оранжерее ГБС РАН

Методом газовой хроматографии-масс-спектрометрии исследовано микробное сообщество ризосферы растений рода *Zamia* L. в фитоценозе закрытого грунта. Идентифицированы 3 таксона микромицетов и 30 родов бактерий. Показано, что микробоценоз ризосферы *Zamia pumila* L. отличается наибольшим обилием и разнообразием видов.

**Ключевые слова:** *Zamia*, микробное сообщество, ризосфера, газовая хроматография-масс-спектрометрия, микробные маркеры.

**O.V. Shelepova –**

Cand.Sc.Biol., Head of Laboratory

**L.V. Ozerova –**

Cand.Sc.Biol., Senior Researcher

**E.S. Kolobov –**

Cand.Sc.Biol., Head of Department

Federal State Budgetary Institution

for Science Main Botanical Gardens

named after N.V. Tsitsin

Russian Academy of Sciences,

Moscow

## Microorganisms associated with *Zamia* Rhizosphere in the greenhouse of MBG RAS

The microbial community of rhizosphere of *Zamia* plants cultivated in the glass-house is studied using gas chromatography and mass spectrometry methods. Three taxa of micromycetes and 30 bacterial genera are identified. It is shown that the highest number of microbial species is confined to the rhizosphere of *Z. pumila*.

**Keywords:** *Zamia*, microbial community, rhizosphere, gas chromatography, mass spectrometry, microbial markers

Саговниковые – одна из древнейших групп голосеменных растений, это вечнозеленые древесные растения, распространенные в тропической и большей части субтропических областей Земного шара. Достаточно редко саговники встречаются в экспозициях ботанических садов России. Одна из крупнейших коллекций сформирована в ГБС РАН, в настоящее время она включает представителей 8 родов и 33 видов из всех трех семейств порядка *Cycadales* [1].

Один из аспектов изучения биологии саговниковых – изучение структуры многокомпонентных ассоциативных комплексов микробосимбионтов в ризосфере растений, являющейся уникальной зоной почвы, которая создается за счет выделения энергетически богатых углеродсодержащих

компонентов живыми корнями растений. Именно эти выделения определяют присутствие в почве определенных видов микроорганизмов, которые могут играть существенную роль в регуляции онтогенеза, а также в формировании и стабильном существовании симбиозов.

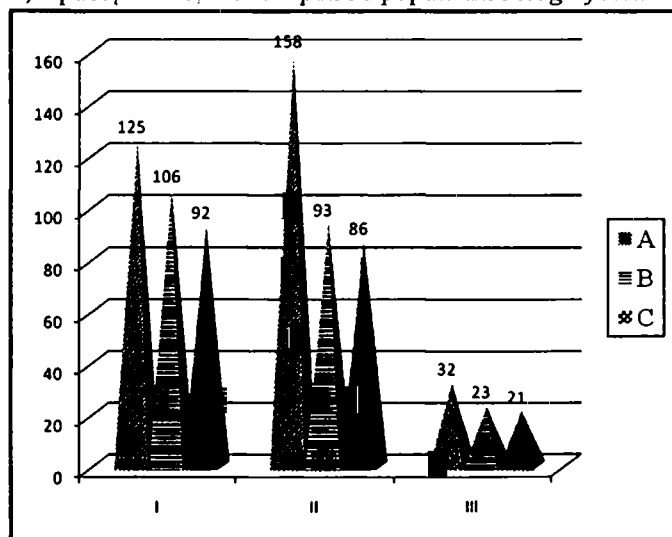
Целью настоящего исследования было изучение видового состава и структуры микробного сообщества ризосферы представителей рода *Zamia* L. и выявление комплекса микроорганизмов, ассоциированных с подземными органами растений. Исследование консортивных связей представителей рода *Zamia* L. с микроорганизмами в фитоценозах закрытого грунта служат основой для оптимизации культивирования, размножения саговниковых.

Исследования проводили на почвенных образцах, отобранных из ризосферы *Zamia pumila* L., *Z. integrifolia* L. и *Z. neurophyllidia* L. [2]. Растения содержатся в экспозиционных отделениях влажных субтропиков фондовой оранжереи ГБС РАН.

Таксономический состав микробоценозов ризосферы растений изучали по реконструкции, основанной на содержании специфических химических маркеров поверхностных структур микроорганизмов (жирных кислот, альдегидов, гидроксикислот) в липидных профилях почвенных проб, которые получали с помощью газовой хроматографии-масс-спектрометрии. Методология данного метода подробно изложена в работе [3]. Пробы анализировали с помощью хромато-масс-спектрометра HP-5973 фирмы Agilent Technologies (США) на базе кафедры агрохимии факультета почвоведения МГУ им. М.В. Ломоносова. Численность микроорганизмов рассчитывали в условных клетках на грамм воздушно-сухой почвы (усл. клетки/г почвы). Статистическую обработку экспериментальных данных проводили с применением стандартных программ.

В липидных профилях почвенных проб обнаружены жирнокислотные биомаркеры таких микроорганизмов как простейшие, грибы и бактерии (рис. 1).

Сообщество микроорганизмов ризосферы трех видов *Zamia* представлено 40 видами, относящимися к 30 родам, и высокими показателями общей численности с колебаниями  $3,2-2,1 \times 10^8$  усл. клеток/г воздушно сухой почвы, обусловленными существенными количественными отличиями микроорганизмов. Так, в почве ризосферы *Z. pumila* содержание различных видов псевдомонад в 1,7 раза выше, чем в ризосферах *Z. integrifolia* и



**Рисунок 1.** Состав микробных сообществ ризосферы трех видов *Zamia*: А – *Z. pumila* L., В – *Z. integrifolia* L., С – *Z. neurophyllidia* L.; I – аэробные виды, II – факультативно и облигатно-анаэробные виды, III – актиномицеты (в усл. клетках  $\times 10^8$ /г почвы)

*Z. neurophyllidia*. Также в ней существенно выше содержание облигатных и факультативных анаэробов – в 1,7–1,8 раза.

Наиболее многочисленными членами микробного комплекса, ассоциированного с подземными органами растений *Zamia*, являются бактерии, количество которых составляло  $3,12 \times 10^8$  усл. клеток/г почвы для *Z. pumila*,  $2,22 \times 10^8$  – *Z. integrifolia* и  $2,02 \times 10^8$  – *Z. neurophyllidia*.

В ризосфере *Z. pumila* в ведущую ассоциацию микроорганизмов входят аэробные виды *Acetobacter sp.* ( $2,5 \times 10^7$ ), *Pseudomonas putida* ( $1,2 \times 10^7$ ), *P. vesicularis* ( $1,0 \times 10^7$ ), *Arthrobacter sp.* ( $1,3 \times 10^7$ ), актиномицеты – *Rhodococcus equi* ( $1,1 \times 10^7$ ), *R. terrae* ( $1,0 \times 10^7$ ), анаэробные виды – *Butyrivibrio sp.* ( $4,5 \times 10^7$ ), *Ruminococcus sp.* ( $3,2 \times 10^7$ ), *Aeromonas hydrophila* ( $2,7 \times 10^7$ ), *Wolinella sp.* ( $1,1 \times 10^7$ ). Консорциум облигатно и факультативно-анаэробных видов составлял 50% от общей численности, актиномицетов – 10%. Большое количество псевдомонад, *Acetobacter sp.*, *Aeromonas hydrophila*, *Arthrobacter sp.*, *Wolinella sp.*, являющихся ассоциативными и свободноживущими азотфиксаторами, позволяет предположить, что корни *Z. pumila* выделяют ризодепозиты, стимулирующие размножение данных микроорганизмов [4]. В микробоценозах ризосферы *Z. integrifolia* и *Z. neurophyllidia* на фоне общей тенденции отмеченной выше по формированию доминантных аэробно-анаэробных микробных ассоциаций происходили некоторые изменения: в составе доминантных видов исчезает группа псевдомонад, родококков и артробактера и появляется новая анаэробная доминанта – десульфоредуктор *Desulfovibrio sp.* ( $1,5 \times 10^7$  и  $1,0 \times 10^7$ , соответственно), который способен осуществлять разложение органического вещества в анаэробных условиях. Также высоко содержание ферментативных и окислительных гидролитиков органического вещества, которые способны использовать в качестве источника энергии гуминовые соединения. При этом наблюдалось смещение направленности микробиологических процессов в аэробную сторону – содержание анаэробных и факультативно-анаэробных видов в обоих случаях снизилось до 42% от общей численности микроорганизмов, а содержание актиномицетов оставалось на уровне 10%, микоризных грибов – 2,9–2,0 мкг/г, что в 1,7–2,5 раза ниже, чем в сообществе *Z. pumila*.

Представители всех идентифицированных таксонов микроорганизмов являются типичными обитателями почв, как фитоценозов закрытого грунта, так и естественных мест обитания. Они участвуют в круговоротах различных элементов, обеспечивают поглощение и трансформацию питательных веществ растениями [5]. В естественных

местах обитания данных растений в ассоциативных комплексах микробосимбионтов корней были выделены представители 9 родов (*Acetobacter*, *Pseudomonas*, *Sphingomonas*, *Baccillus*, *Arthrobacter*, *Nocardia*, *Rhodococcus*, *Ruminococcus* и *Streptomyces*). В качестве эндосимбиотиков подземных органов в природе также встречались виды родов *Acetobacter*, *Baccillus*, *Pseudomonas*, *Arthrobacter* и *Xanthomonas*. Все вышеуказанные группы являются продуцентами ауксинов, так же как и виды, входящие в роды: *Acetobacter*, *Caulobacter*, *Nocardia*, *Pseudonocardia*, *Streptomyces* и *Actinomadura*, обнаруженные в корнях растений других семейств (в частности орхидных) [6, 7]. Представители вышеуказанных родов микроорганизмов,

ассоциированные с корнями растений, способны стимулировать прорастание их семян в естественных условиях. В то же время в фитоценозах закрытого грунта данная функция микроорганизмов остается не востребованной, так как растения *Zamia* в оранжерее ГБС РАН размножаются только вегетативно.

Рассматривая потенциальные свойства бактерий, ассоциированных с подземными органами трех видов *Zamia*, следует отметить, что виды родов *Pseudomonas*, *Baccillus*, *Arthrobacter*, *Rhodococcus* и *Streptomyces*, могут стимулировать образование микоризы. Однако для большинства бактерий наличие консортивных связей с подземными органами растений *Zamia* не является специфичным, так как эти микроорганизмы

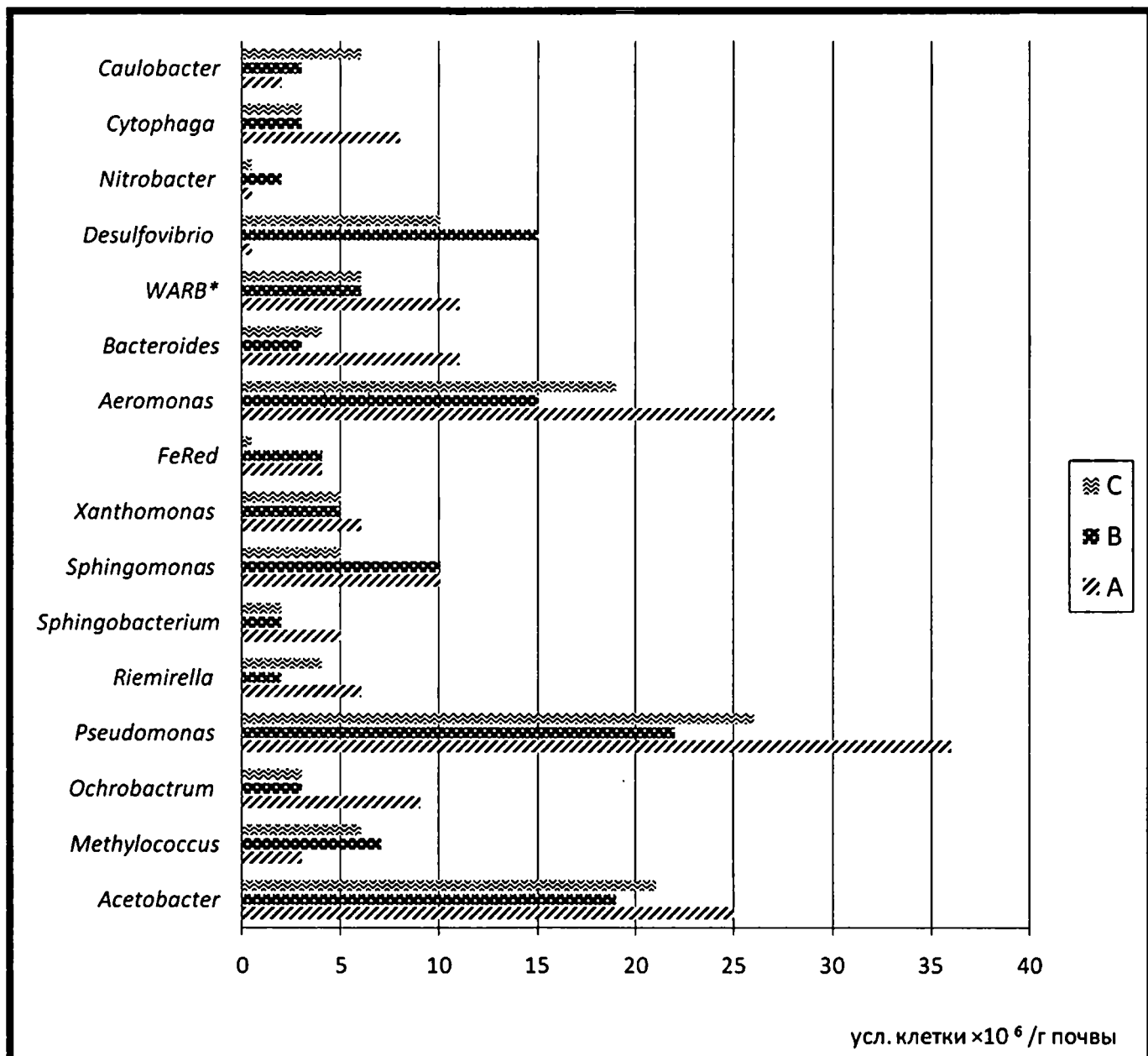


Рисунок 2. Состав грамотрицательных бактериальных сообществ, ассоциированных с ризосферами трех видов *Zamia*: А – *Z. pumila*, В – *Z. integrifolia*, С – *Z. neurophyllidia*.

идентифицируются в ризосфере растений других семейств [8, 9].

Как уже отмечалось ранее в реконструированных сообществах ризосфер трех видов *Zamia* выделены 30 родов бактерий, из которых 16 относятся к грамотрицательным, а 14 – к грамположительным. Грамотрицательные виды, как типичные педобионты, по численности и биомассе преобладают в ризосфере *Z. integrifolia* и *Z. neurophyllidia* – в 1,2 и 1,4 раза, соответственно (рис. 2 и 3). В то время как в микробном комплексе ризосферы *Z. pumila* численность грамотрицательных и грамположительных бактерий примерно одинакова. Содержание грамотрицательных

бактерий в ризосфере *Z. pumila* в 1,3–1,4 раза больше, чем в ризосферах *Z. integrifolia* и *Z. neurophyllidia*, содержание же грамположительных бактерий существенно выше – в 1,7–2 раза, соответственно. Все бактериальные комплексы трех видов *Zamia* очень близки по видовому составу, но значительно отличаются по численности и биомассе. Численность *Ochrobactrum*, *Pseudomonas*, *Sphingobacterium*, *Riemirella*, *Aeromonas*, *Bacteroides*, *WARB\** (*Wolinella-Acholeplasma-Roseomonas-Burkholderia*), *Cytophaga* в ризосфере *Z. pumila* в 1,3–2,4 раза выше. В то время как виды родов *Desulfovibrio* и *Nitrobacter* практически отсутствуют.

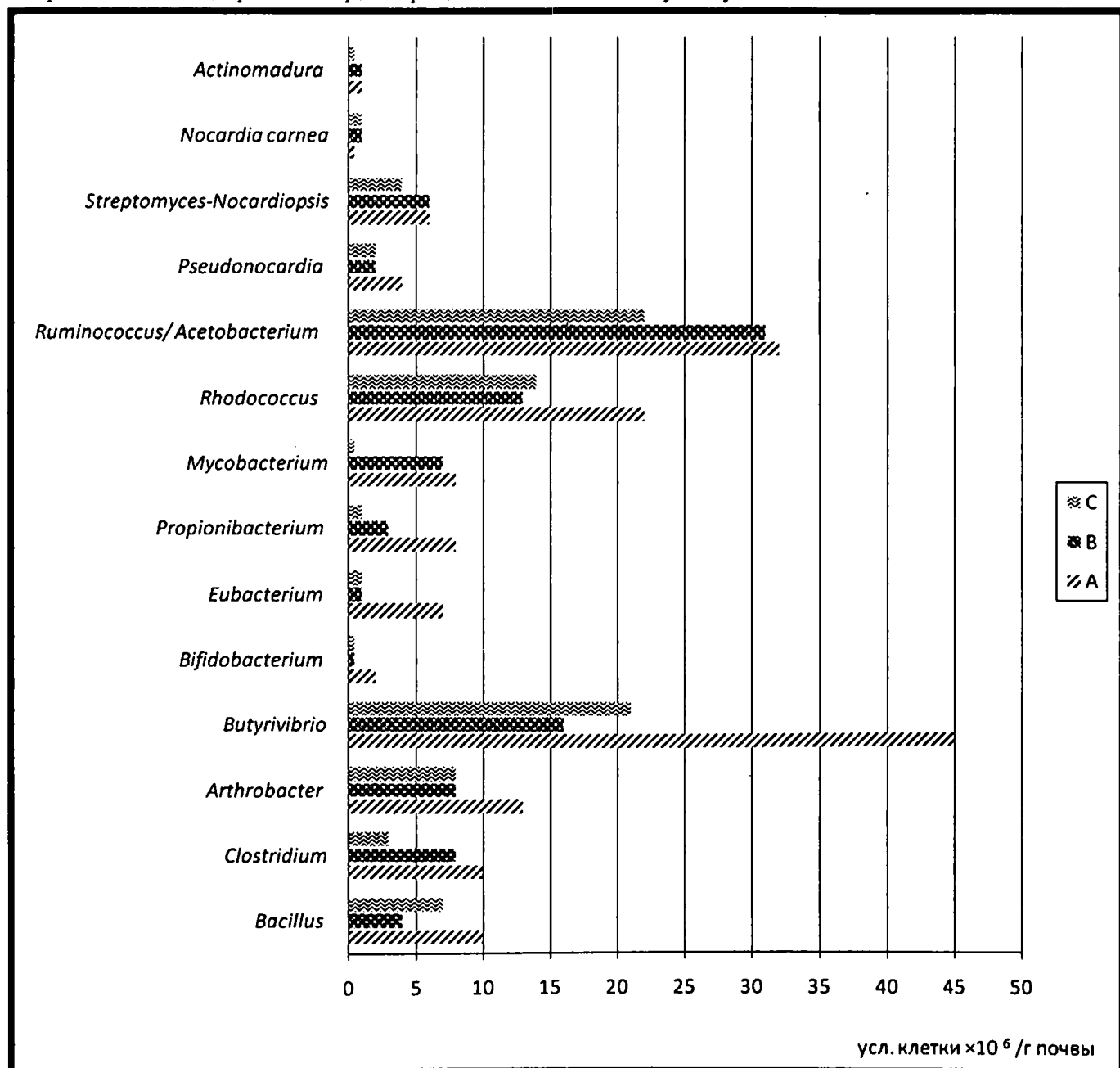


Рисунок 3. Состав грамположительных бактериальных сообществ, ассоциированных с ризосферами трех видов *Zamia*: А – *Z. pumila*, В – *Z. integrifolia*, С – *Z. neurophyllidia*

**Таблица 1.** Состав сообщества микромицетов, ассоциированных с подземными органами трех видов *Zamia*, усл. клеток×10<sup>6</sup>/г почвы

	<i>Z. pumila</i>	<i>Z. integrifolia</i>	<i>Z. neurophyllidia</i>
<i>Glomus</i>	1,1	0,7	0,6
<i>Gigaspora</i>	3,9	2,2	1,4

В микробном комплексе ризосферы *Z. pumila* численность целого ряда грамположительных бактерий также значительно выше (в 1,5–7,0 раза) по сравнению с ризосферами двух других видов – *Bacillus*, *Arthrobacter*, *Butyrivibrio*, *Bifidobacterium*, *Eubacterium*, *Propionibacterium*, *Rhodococcus*.

Выявлено, что актиномицеты составляют не менее 10% бактериоценозов ризосфер трех видов *Zamia*, 18–22% псевдомонады, 16–27% прокариоты, а также нитрификаторы, сульфаредукторы и метанотрофы. Определенный интерес представляют и микромицеты, суммарная численность которых составила 5,0×10<sup>6</sup> усл. клеток/ г почвы в ризосфере *Z. pumila* и 2,9×10<sup>6</sup> и 2,0×10<sup>6</sup> *Z. integrifolia* и *Z. neurophyllidia*. Идентифицированы две доминантные группы микромицетов, которые являются постоянными компонентами микробоценозов подземных органов трех видов *Zamia*. Это представители родов *Gigaspora* и *Glomus*, способных к микоризообразованию. Абсолютно доминантным среди микромицетов является род *Gigaspora*, в состав которого входят *Gigaspora albida*, *G. gigantea* и *G. rosea*, и на долю которого приходится 78% в ризосфере *Z. pumila*, 76 и 70% *Z. integrifolia* и *Z. neurophyllidia*, соответственно (табл. 1).

Кроме того, в реконструированных микробоценозах ризосфер растений значительное место занимают грибы численность и биомасса которых одинакова у всех трех видов *Zamia* – 3,5; 3,6 и 3,6 мкг/г почвы, соответственно.

### Заключение

Таким образом, впервые получены комплексные результаты, характеризующие консортивные связи представителей рода *Zamia* L. – *Z. pumila*, *Z. integrifolia* и *Z. neurophyllidia*, произрастающих в оранжерее ГБС РАН, с микроорганизмами. С помощью маркерного анализа выявлено 3 таксона микромицетов и 30 родов бактерий. Среди бактерий обнаружены комплексы микроорганизмов, способных регулировать метаболизм растений, секретировать фитогормоны и стимулировать образование микоризы. Большинство идентифицированных грибов способно к образованию эндотрофной микоризы. Установлена максимальная численность и биомасса микроорганизмов в ризосфере *Z. pumila* по сравнению с ризосферами *Z. integrifolia* и *Z. neurophyllidia*.

Наличие консортивных связей выделенных бактерий с подземными органами растений *Zamia*

нельзя считать специфичным, так как большинство из них идентифицируется в ризосфере растений других семейств.

В связи с этим необходимы дальнейшие исследования качественного и количественного состава микроорганизмов, ассоциированных с подземными органами растений, так как это позволит проследить сопряженность функциональных процессов микроорганизмов и растения-хозяина.

Работа выполнена в рамках госконтракта 16.518.11.7076 (Минобрнаука).

### Литература

1. Колобов Е.С. Редкие растения Фондовой оранжереи Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН. Саговниковые (Cycadales) Фондовой оранжереи Главного Ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН. – М.: ООО «ЛИС-дизайн», 2008.
2. Hill K.D., Stevenson D.W., Osborne R. The World List of Cycads // Bot. Rev. – 2004. – Vol.70, № 2. – P. 274–298.
3. Верховцева Н.В., Осипов Г.А. Метод газовой хроматографии-масс-спектрометрии в изучении микробных сообществ почв агроценоза // Проблемы агрохимии и экологии. – 2008. – № 1. – С. 51–54.
4. Шлегель Г. Общая микробиология. – М.: Мир, 1987.
5. Гусев М.В., Минеева Л.А. Микробиология. – М.: Академа, 2004.
6. Моргунов В.В., Коць С.Я., Кириченко Е.В. Ростстимулирующие ризобактерии и их практическое применение // Физиол. и биохим. культ. раст. – 2009. – Т.41, № 3, – С. 187–207.
7. Цавкелова Е.А., Чердынцева Т.А., Непрусов А.И. Образование ауксинов бактериями, ассоциированными с корнями орхидей // Микробиология. – 2005. – Т.74. № 1. – С. 55–62.
8. Anderson M., Manandhar R., Vadvalkar Sh., Alidani M. Identification and characterization auxin producing bacteria from the rhizosphere of wheat // Footprints in the landscape sustainability through Plant and Soil Science. Abstracts of International annual meetings. – Pittsburgh, 2009. – P.14.
9. Frey-Klett P., Garbaye J., Tarkka M. The mycorrhiza helper bacteria revisited // New Phytologist. – 2007. – Vol. 176. – P. 22–36.

E-mail: shelepova-olga@mail.ru

E-mail: lyozerovalyandex.ru

E-mail: kolobov@mail.ru

**И.Г. Жукова** –  
канд. биол. наук, агроном  
**Е.М. Горбачева** –  
агроном  
Федеральное государственное  
бюджетное учреждение науки  
Главный ботанический сад  
им. Н.В. Цицина  
Российской академии наук,  
Москва

## Эффективный способ размножения *Euphorbia polychroma* A. Kerner при интродукции

Изложены данные о наличии связи между типом черенка и его длиной, и способностью к укоренению. Эта зависимость близка к прямолинейной. Установлены максимальная и минимальная критические точки, даны рекомендации для размножения *E. polychroma*.

Оптимальный срок для размножения *E. polychroma* черенками – август, период, когда побеги текущего прироста достигают своего максимального размера 20–22 см. В этот период в основании побегов формируется утолщение, которое и является признаком для начала срока черенкования

**Ключевые слова:** размножение; черенкование; оптимальные сроки; тип черенка; укоренение, молочай

**I.G. Zhukova** –  
Cand. Sc. Biol., agronomist  
**E.M. Gorbacheva** –  
agronomist  
Federal State Budgetary Institution  
for Science Main Botanical Gardens  
named after N.V. Tsitsin  
Russian Academy of Sciences,  
Moscow

## Effective method of *Euphorbia polychroma* A. Kerner propagation under introduction

The connection between length of cutting and its ability to taking root is ascertained. This connection is close to be a linear one. Minimal and maximal critical points are found out. Recommendations on *E. polychroma* propagation by cuttings are developed. Optimum period for *E. polychroma* propagation by cuttings is August, when shoots of current year achieve maximum length of 20–22 cm. During this period a bulge is formed at the bases of shoots. The bulge is considered to be a sign of the best time for grafting.

**Keywords:** propagation, grafting, optimum dates, type of graft, rooting, *Euphorbia*.

Молочай многоцветный (*Euphorbia polychroma* A. Kerner) – высокодекоративный многолетник, очень надежный в озеленении, успешно применяется в оформлении частных садов и озеленении городов, широко используется в групповых и бордюрных посадках, в каменистых садах и рокариях, хорошо смотрится в посадках возле лестниц, на террасированных склонах, на заднем плане цветников, непревзойденный многолетник средневесеннего срока цветения. Очень неприхотлив, способен долго расти на одном месте. Светолюбив, засухоустойчив, обладает высокой зимостойкостью, не повреждается весенними заморозками в условиях средней полосы России. Сразу после таяния снега, в середине апреля он начинает активно отрастать. *E. polychroma*

обладает прямыми, прочными, густооблиственными стеблями, верхушечные цветки без околоцветников, собраны группами, похожими на цветки. Соцветие окружено покрывальцем, листочки которого светло-желтые, а при цветении оранжевые, напоминают чашечку. Одиночные соцветия собраны в зонтики. Высота растения 50–70 см., цветет в середине мая в течение месяца, плодоносит в июле. После цветения сохраняет декоративность, обладает красивой формой, не разваливается, визуально напоминает декоративный низкорослый кустарник. В ГБС им. Н.В. Цицина РАН впервые интродуцирован из Германии в 1946 г. [1, 2].

Проблема быстрого и эффективного размножения *E. polychroma* на сегодняшний день крайне

актуальна. Его семена обладают достаточно низкой (до 20%) всхожестью, а деление куста, используемое для большинства декоративных многолетников, для *E. polychroma* малоэффективно. Растение, полученное при делении куста, сильно болеет, отстает в росте и развитии, а впоследствии медленно вступает в фазу цветения, зачастую даже погибает. В связи с этим задача нашего исследования состояла в выяснении связи между длиной и типом черенка и их способности к укоренению.

В опыте использовали 10 вариантов с различной длиной черенка (по 10 шт. в каждом варианте). Черенки разной длины, заготавливали с хорошо развитых 3–4-летних растений *E. polychroma* в период с мая по август. Мы пытались установить связь между длиной и типом черенка и их последующей укореняемостью. Определяли наличие прямой линейной положительной корреляции по этим признакам, устанавливали связь между ними, по силе и направлению которой вычислили коэффициент корреляции и регрессии по методам, рекомендованным Г.И. Зайцевым [3] (1979 г.) для малых выборок. Результаты исследований представлены в таблице 1.

Из данных табл. 1 видно, что во всех сроках черенкования с мая по июль при разной длине и одном типе (без пятки) черенка укореняемость равна нулю. И только в августе, когда черенки образуют «пятку», получены вполне удовлетворительные результаты. Наблюдается прямая зависимость между длиной черенка и укореняемостью. Самая низкая укореняемость (13%) у черенков 1,5 см длиной., а самая высокая (46%) – у черенков 22 см. длиной.

Анализируя данные табл. 1, можно сделать выводы, что несмотря на различную длину черенка

*E. polychroma* (от 1,5 до 22 см), с мая по июль результаты укореняемости черенков неудовлетворительные. В этой связи единственно подходящим временем для черенкования *E. polychroma* можно считать август, когда уже возможно брать вполне развитые черенки с «пяткой». Результаты укореняемости черенков *E. polychroma* в августе можно считать вполне удовлетворительными (от 13 до 46%).

На основании данных табл. 1 был вычислен коэффициент корреляции и регрессии, величиной которых измеряется сила и направление связи между длиной и укореняемостью черенка *E. polychroma*.

Данные признаки по результатам опыта найдутся в простой прямой положительной зависимости, на основании которой мы можем прогнозировать наиболее успешную укореняемость растений *E. polychroma* при различной длине черенка, влияющими на приживаемость растений.

Коэффициент прямолинейной корреляции и регрессии, и уравнение регрессии представлены в табл. 2

На основании данных табл. 2 можно сделать вывод, что при увеличении длины черенка на 1 см. (коэффициент корреляции  $r=0.995\approx 1$ ), укореняемость увеличивается на 15% ( $b=1,5$  коэффициент регрессии). Корреляция и регрессия значимы, так как имеется существенная связь между двумя признаками – длиной черенка и его способностью к укоренению. Так как доверительный интервал  $d=0,99$ , то 99% всех изменений в укореняемости черенков обусловлены изменениями их длины, и только 1% изменений связан с другими случайными факторами (погодными условиями, изменениями режима полива, влажности почвы и др.). Так как коэффициент корреляции

**Таблица 1.** Зависимость между типом черенка (без пятки и с пяткой) и его сформированностью по длине в разные сроки вегетации (X) и способностью к укоренению (Y)

Сроки черенкования и тип черенка							
Май, черенок б/пятки		Июнь, черенок б/пятки		Июль, черенок б/пятки		Август, черенок с пяткой	
Длина см	Укореняемость, %	Длина см	Укореняемость, %	Длина, см.	Укореняемость, %	Длина См.	Укореняемость %
*1,0	0	1,5	0	2,5	0	1,5	13
2,0	0	2,5	0	3,1	0	7,0	22
3,0	0	3,0	0	4,2	0	12,0	30
1,5	0	2,0	0	2,8	0	4,2	18
2,8	0	2,8	0	3,5	0	9,5	24
3,5	0	3,8	0	4,5	0	15,0	33
4,6	0	5,0	0	6,0	0	16,5	38
4,0	0	5,5	0	6,5	0	22,0	46
5,2	0	5,7	0	6,0	0	19,5	40
7,0	0	6,8	0	7,2	0	17,5	38

\* По 10 черенков для каждой длины

Таблица 2. Прямолинейная зависимость укореняемости черенков (У) от длины и типа черенка (Х) (по данным табл. № 1)

Номер пары	Значения признаков		Данные корреляции и регрессии
	Х	У	
1	1,5	13	$r = 0.995 \approx 1$ - коэффициент корреляции
2	7,0	22	$b = 1,5$ коэффициент регрессии
3	12,0	30	$y = 1,5x + 1,15$ уравнение регрессии
4	4,2	18	$m_r = 0.035$ - ошибка коэффициента корреляции
5	9,5	24	$m_b = 0,11$ - ошибка коэффициента регрессии
6	15,0	33	99% уровень
7	16,5	38	
8	22,0	46	
9	19,5	40	
10	17,5	38	

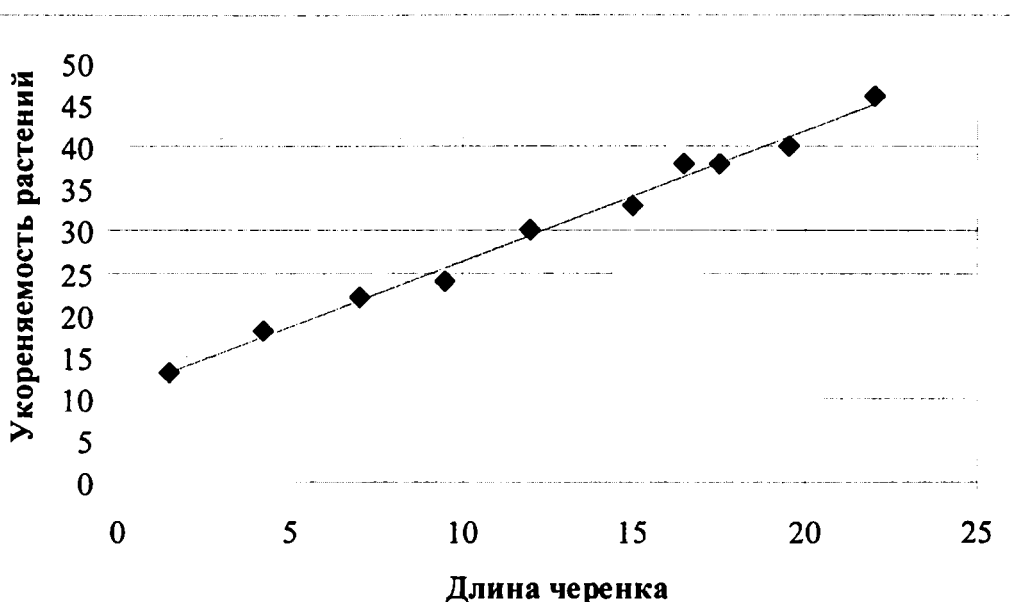


Рисунок 1. Зависимость между длиной черенка и укореняемостью *E. polychroma*.  
1 – теоретическая линия регрессии, 2 – точечный график

( $r=0,99$ ) $>0,7$ , то зависимость между двумя признаками (длина черенков и укореняемость) сильная, а корреляционная связь существенна.

На основании вычисленного уравнения регрессии был построен график 1 (рис.1), который представляет собой графическое изображение корреляции в виде линии регрессии. Он изображает усредненное течение функции при равномерном увеличении аргумента.

Эмпирическая линия регрессии, представленная в виде точек, отражает зависимость укореняемости черенков по их типу и длине (рис. 1). Эта зависимость очень близка к прямолинейной. Чем выше выражение прямолинейной зависимости у экспериментальных данных, тем меньше ошибка определения коэффициента уравнения прямой линии. При помощи уравнения регрессии можно прогнозировать предполагаемую укореняемость или выявить ее критические точки в зависимости

от изменения одного из признаков – длины черенка. В нашем случае, для условий Москвы, минимальная укореняемость 13% при длине черенка 1,5см., а максимальная – 46% при длине черенка 22 см. соответственно близки к вычисленному теоретическому значению, что косвенно подтверждает возможность проводить прогноз на основе морфологических признаков – сформированности годичных побегов у *E. polychroma*.

### Литература

1. Декоративные многолетники. Краткие итоги интродукции. – М.: Изд-во АН СССР, 1960.
2. Интродукция растений природной флоры СССР. – М.: Наука, 1983.
3. Зайцев Г.Н.. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. – М., 1979.

E-mail: gbsad@mail.ru



**А.В.Бобров** –

доктор биол. наук, проф.

Московский государственный университет

им. М.В. Ломоносова, Москва

**М.С.Романов** –

канд.биол.наук, ст.н.с.

Федеральное государственное бюджетное учреждение

науки Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина

Российской академии наук, Москва

**А.П. Меликян** –

доктор биол. наук, проф.

Московский государственный университет

им. М.В. Ломоносова, Москва

## Морфологические типы плодов и их взаимосвязи

Проанализированы морфолого-анатомические признаки плодов и сформулированы принципы выделения морфогенетических типов плодов. Показано, что традиционные типы плодов – листовка, костянка, орешек, коробочка, пиренарий, ягода и орех – это название уровней организации плодов цветковых. На основании результатов оригинальных исследований и литературных данных по морфологии плодов и анатомии перикарпия показано, что возможна реконструкция морфогенетического развития плодов. Установлено, что перикарпий сохраняет принципиальный план строения как при трансформации апокарпного гинецея/плода в ценокарпный, так и при переходе с одного уровня организации строения плода на другой. Были выявлены исходные типы структуры перикарпия, план строения которых остается константным в процессе морфогенеза плодов. Принципиальные отличия между базальными типами плодов заключаются в локализации склеренхимы, выполняющей целый комплекс защитных функций; исходные типы анатомического строения перикарпия оказались очень консервативны. Даны определения всех морфогенетических типов плодов и предложена схема их эволюционных взаимоотношений.

**Ключевые слова:** плод, анатомия перикарпия, морфогенез плодов.

**A.V. Bobrov** –

Doctor Sc.Biol., Prof.

Moscow State University named after M.V. Lomonosov,

Moscow

**M.S. Romanov** –

Cand.Sc.Biol., Senior Researcher

Federal State Budgetary Institution for Science Main

Botanical Garden named after N.V. Tsitsin

Russian Academy of Sciences, Moscow

**A.P. Melikian** –

Doctor Sc.Biol., Prof.

Moscow State University named after M.V. Lomonosov,

Moscow

## Morphogenetic fruit types and their relationships

Morphological and anatomical features of fruits were analyzed and the principles of morphogenetic fruit types description were formulated. It was demonstrated that the names of traditional fruit types – follicle, drupe, nutlet, capsule, pyrenarium, bacca and nut – are indicating the levels of fruits organization in angiosperms. Basing on the result of original investigations and on the literature data on fruit morphology and pericarp anatomy the possibility of the reconstruction of morphogenetic development of fruits was shown. It has been demonstrated that pericarp preserves its general structural details in cases of transformation of apocarpous gynoecium/fruit into coenocarpous ones and in cases of evolution from one level of organization to the next one. The basal types of pericarp, which preserve their structure in constant condition during morphogenetic development of fruits, were revealed. Fundamental differences between basal types of pericarp differentiation lay in the localization of sclerenchymatous tissue, which secures protection of seeds; basal types of anatomical structure of pericarp are shown to be very conservative. The descriptions of all morphogenetic types of fruits are given and the scheme of their evolutionary relationships is represented and described.

**Keywords:** fruit, anatomy of pericarp, morphogenesis of fruits.

Один из парадоксов современной ботаники заключается, по нашему мнению, в том, что карпологические признаки практически не используются в филогенетической систематике покрытосеменных. Хотя именно плод (точнее – гинецей и развивающийся из него плод) является уникальным (т.е., свойственным исключительно данной группе) и универсальным (т.е., свойственным всем членам группы) признаком *Magnoliophyta*. Используя терминологию кладистов, можно сказать, что плод – структура «аутапоморфная», возникшая у общего предка всех цветковых. Аксиоматичным нам представляется утверждение, что плод концентрирует в себе важнейшие структурные признаки, могущие и долженствующие быть использованными при установлении филогенетических связей между таксонами покрытосеменных разных рангов. В реальности, однако, наблюдается нечто противоположное. Недолгий период эксклюзивного использования результатов сиквенса отдельных генов для реконструкции филогении *Magnoliophyta* очевидно заканчивается. Наиболее серьезные исследования последних лет, посвященные анализу родственных взаимоотношений между различными группами цветковых, оперируют – наряду с «молекулярными данными» («molecular data») – также и материалами классической сравнительной морфологии в самом широком смысле: признаками структуры древесины, анатомического строения листьев, архитектуры соцветий, органографии и анатомии цветка, ультраструктуры пыльцевых зерен, строения семян, характерными чертами эмбриогенеза. К сожалению, карпологические данные по-прежнему остаются вне поля зрения, исключая лишь самые общие, экзоморфные, фактически – описательные признаки плодов: консистенцию перикарпия, число семян, вскрывание, дробность. «Сущностные» признаки плодов (подчеркнем еще раз – уникальной и универсальной структуры цветковых) фактически как не использовались систематиками-морфологами, так и по сей день игнорируются творцами «молекулярной филогенетики» («molecular phylogenetic»).

В чем причина подобного феномена? Ответ на этот вопрос кроется, вероятно, в слабой изученности структурных признаков плодов большей части родов *Magnoliophyta*. Чтобы убедиться в правильности подобного заключения, достаточно сравнить разделы, посвященные строению плодов, с аналогичными характеристиками других органов и структур таксонов цветковых в новейшей многотомной сводке по систематике высших растений [1]. Развивающиеся на растении в течение ограниченного периода времени, часто труднодоступные для сбора по сугубо техническим причинам, иногда требующие больших объемов для фиксации, плохо сохраняющиеся в гербариях, плоды представляют собой малопривлекательный объект для ботаников-структуралистов. Именно поэтому во флорах, монографиях, статьях и – увы – учебниках можно встретить подобные «характеристики»: «плоды сочные», «плоды многосеменные», «плоды невскрывающиеся», «плоды разных типов» *etc.* Трудно представить себе в описании какого-либо таксона *Magnoliophyta* замечание, что «сосуды длинные», «листья маленькие», «цветки

разных типов», «спородерма дифференцирована на экзину и интину».

Следствием «первого порядка», вытекающим из недостаточной изученности структуры плодов, является отсутствие общепринятой их классификации. Это приводит к хаотичному использованию карпологических терминов, включая наименования типов плодов. Например, «семянкой» (achene) обычно называют любой мелкий односеменной плод с относительно тонким перикарпием; при таком понимании в «семянки» включают плоды апокарпные и ценокарпные, мономерные и псевдомонмерные, верхние и нижние, обладающие почти гомоцеллюлярным, сильно редуцированным, либо, напротив, многослойным, гистологически дифференцированным перикарпием. С другой стороны, крайняя неполнота карпологических данных приводит к тому, что не сформулированы представления об эволюции плодов, о признаках архаичности – специализации в строении плода, о важнейших модусах морфолого-анатомических преобразований плодов. Хотя многие ботаники, в основном – отечественные, подчеркивали острую необходимость разработки схемы морфогенеза плодов [2–8].

В Московском университете в течение более полувека проводятся многоплановые карпологические исследования, результаты которых эффективно используются в филогенетической систематике самых разных групп *Magnoliophyta* [9]. Итогом определенного этапа этих изысканий стала реконструкция эволюционного развития плодов цветковых [10]. Концептуальные представления о морфогенетических преобразованиях плодов, могут быть сведены к следующим положениям.

1. Морфогенетический тип плода определяется не экзоморфными (фактически описательными) чертами, а признаками структурными («сущностными»); наиболее значимыми представляются анатомические признаки перикарпия. Анатомия перикарпия чрезвычайно консервативна; именно в перикарпии концентрируются наиболее ценные для реконструкции морфогенеза структурные признаки [4, 7, 11]. Карпологические исследования таксонов, характеризующихся большим морфологическим разнообразием плодов, продемонстрировали, что даже при принципиальных изменениях экзоморфных признаков, анатомическая структура перикарпия остается константной (е. г., *Rhamnaceae*: [12]; *Anacardiaceae*: [13]; *Simaroubaceae* s. l.: [14]; *Solanaceae*: [15]). Плоды, характеризующиеся общей (или сходной) структурой перикарпия, образуют ряды морфогенетического развития, в пределах которых собственно морфологические признаки могут отличаться очень значительно (особенно у крайних членов ряда).

2. Для выявления гомологичных структур перикарпия необходимо изучать его в процессе развития: от опыленной карпеллы/гинецея до полностью зрелого состояния. Только органогенетические исследования позволяют достоверно детерминировать *гистогенетические зоны* перикарпия, являющиеся производными наружной эпидермы карпеллы (экзокарпий), мезофилла карпеллы (мезокарпий) и внутренней эпидермы карпеллы (эндокарпий).

Именно к такой, гистогенетической, трактовке зон перикарпия нас подводили L. C. Richard [16], A. G. Garcia [17] и C. Cave [18]. Согласно теории «туники и корпуса» K. Esau [17], зачаток карпеллы на ранних стадиях органогенеза цветка состоит из эпидермы и паренхимы; последняя, мультиплицируясь вследствие активности краевых меристем классической кондупликатной карпеллы [см. 20: с. 228]<sup>1</sup>, и формирует мезофилл. Этот процесс сопровождается радиальными делениями клеток наружной эпидермы, а затем (после складывания примордия) аналогичными делениями клеток вновь образовавшейся внутренней эпидермы карпеллы. Таким образом, за «точку отсчета» исследований гистогенеза тканей перикарпия следует брать опыленную карпеллу.

Результат гистогенеза экстракарпеллярных тканей нижней завязи предложено обозначать термином «эпикарпий» [10]. У исследованных в настоящее время нижних плодов эпикарпий гистологически практически не отличается от лежащей глубже периферической зоны мезокарпия<sup>2</sup>, что, вероятно, является типичным феноменом (и может быть экстраполировано на все нижние плоды). В пользу этого допущения свидетельствует тот факт, что в полунижних плодах (например, *Hamamelis*, [21]; *Cucurbita*<sup>3</sup> [22: с. 67–71], *Couroupita*, [ориг. данные]) анатомическая дифференциация мезокарпия в верхней (развивающейся исключительно из гинецея) части плода и в нижней (формируемой с участием экстракарпеллярных структур) идентична (см. также [23])<sup>4</sup>.

3. Следуя логике E. J. H. Corner [24], выделение морфогенетических типов плодов мы основывали на гистогенезе склеренхимной зоны перикарпия [10]. Подобно типам семян Corner, определяемым локализацией механической ткани в семенной кожуре, исходные типы анатомического строения перикарпия оказались очень консервативны. При дальнейших морфогенетических преобразованиях гинецея/плода защитные функции продолжала выполнять строго детерминированная зона перикарпия. Традиционные типы плодов, впервые описанные еще J. Gaertner [25], представляют собой уровни организации, некие *этапы* эволюционного развития<sup>5</sup>, каждый из которых характеризуется определенным набором экзоморфных признаков (вскрытие, число семян, *etc.*). Позднее карпологи многократно подчеркивали, что морфологически сходные типы плодов возникали многократно, различными путями и в разных группах цветковых [2, 7, 26–29]. Таким образом, «листовка», «костянка», «орешек», «коробочка», «пиренарий», «ягода» и «орех» – это название **уровней организации** плодов цветковых. Хотя анатомическая структура перикарпия не претерпевает принципиальных изменений у близко родственных таксонов даже

при трансформации апокарпного гинецея в ценокарпный<sup>6</sup>, целесообразно выделять апокарпные и ценокарпные «макроуровни» организации. Пересечения уровней организации линиями морфогенетического развития и соответствуют **морфогенетическим типам плодов** [10]. Морфогенетические типы и подтипы плодов детерминируются следующим набором признаков: 1) тип гинецея, 2) ткани, образующие гистогенетические зоны перикарпия, 3) особенности вскрытия, 4) количество и филлотаксис карпелл, 5) число семян, 6) дробность и 7) членистость плода. Таким образом, «костянка», например, – это сборное понятие, объединяющее различные морфогенетические типы апокарпных поли-, олиго- или мономерных, верхних или нижних плодов из (преимущественно) односеменных не вскрывающихся плодиков; эти типы различаются гистогенетическим происхождением склеренхимной зоны (которая в «костянках» формирует четко выраженную косточку). Теоретически возможное число морфогенетических типов плодов равняется произведению числа уровней организации на число линий морфогенетического развития, однако, далеко не для всех гипотетических типов описаны конкретные примеры.

Результаты оригинальных исследований убеждают нас, что на основе анализа анатомической структуры перикарпия возможна реконструкция морфогенетического развития плодов. От каждого (или от большинства) из исходных типов строения перикарпия берет начало линия морфолого-эволюционных преобразований плодов.

## Морфогенетические типы плодов

**Листовка** (folliculus) (включая боб, legumen<sup>7</sup>) – апокарпный (реже – гемиценокарпный или ценокарпный) вскрывающийся плод; склеренхима локализована<sup>8</sup> в эндокарпии, или также и во внутренней или в периферической зоне мезокарпия (редко склеренхима редуцирована и не формирует выраженной топографической зоны) (рис. 1б–е). Листовка – плод полимерный (многолистовка), олигомерный или мономерный (однолистовка), плодики многосеменные, реже малосеменные или односеменные; известны членистые листовки.

**Винтерина** (winterina) – апокарпный (реже гемиценокарпный или ценокарпный) не вскрывающийся плод; склеренхима (в виде топографической зоны) в перикарпии отсутствует; гистологическая дифференциация перикарпия крайне архаична: две эпидермы и паренхимный мезофилл (рис. 1а). Винтерина – плод полимерный (поливинтерина), олигомерный или мономерный (моновинтерина), верхний; плодики многосеменные, реже малосеменные или односеменные.

<sup>1</sup> – или иных типов меристем в других морфологических типах карпеллы.

<sup>2</sup> – даже в том случае, если экстракарпеллярная зона топографически четко отграничена от тканей собственно гинецея.

<sup>3</sup> – у некоторых видов рода дистальная часть плода развивается из «свода» завязи, свободного от экстракарпеллярных структур.

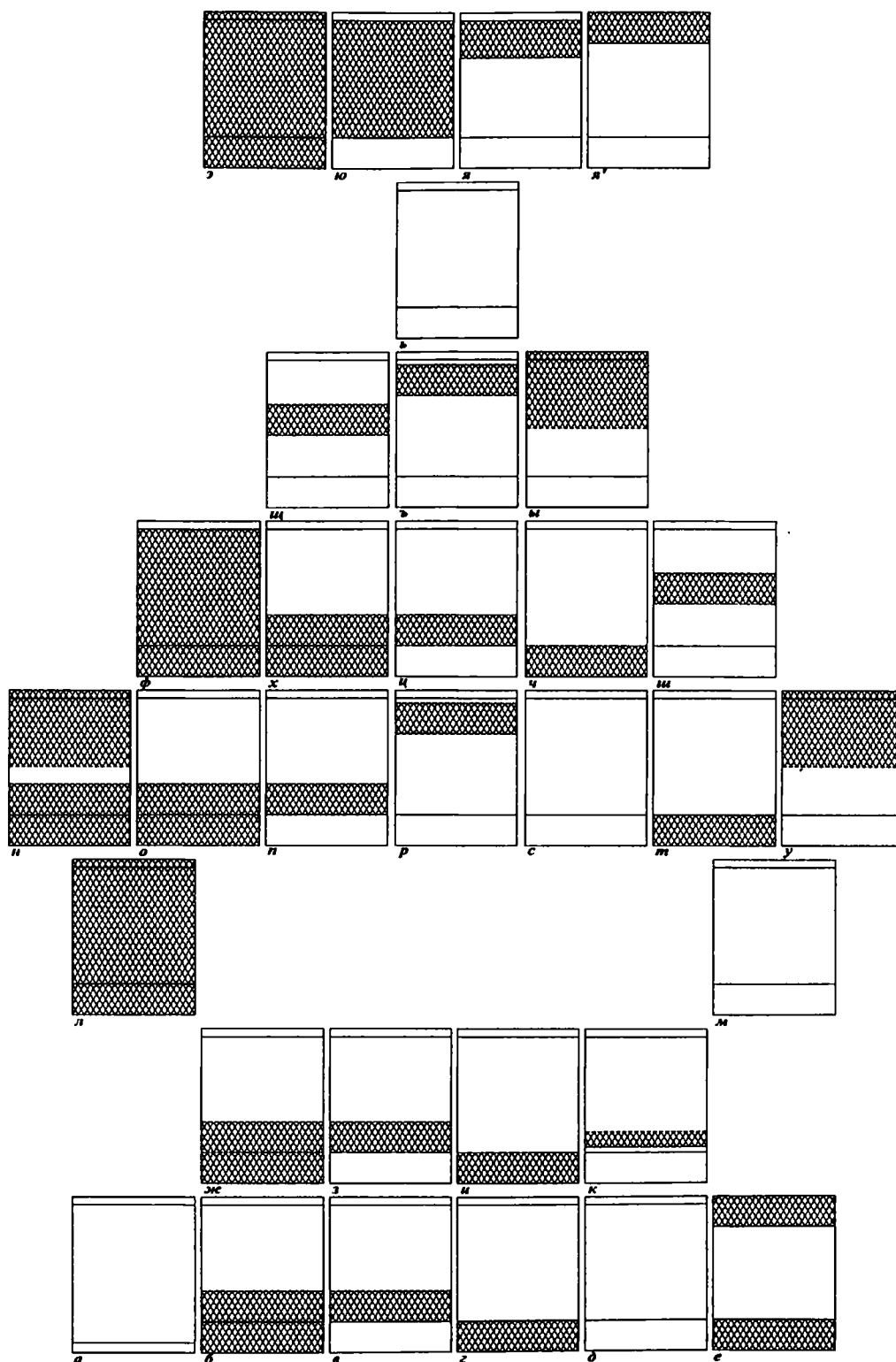
<sup>4</sup> – именно поэтому на рис. 1 все схемы соответствуют верхним плодам.

<sup>5</sup> – к такому пониманию «типа плода» склонялась Р. Е. Левина [26].

<sup>6</sup> – ср., например, апокарпные плоды *Tasmannia* и паракарпные плоды *Takhtajania* [30, 31], или апокарпные плоды *Nyssa*, паракарпные плоды *Eugeissona* и синкарпные плоды *Borasseae* (Arecaceae-Coryphoidae) [32, 33].

<sup>7</sup> – в качестве частной разновидности листовки «боб» рассматривал еще Х. Я. Гоби [2].

<sup>8</sup> – выделены конкретные морфогенетические типы листовок – предмет специального исследования авторов.



**Рисунок 1.** Схемы строения перикарпия (или стенки плода) основных морфогенетических типов плодов. а – винтерина, б-е – листовки, ж – костянка *Prunus*-типа, з – костянка *Diplopterys*-типа, и – костянка *Laurus*-типа, к – костянка *Rhapis*-типа, л – орешек, м – апокарпная ягода, н – коробочка *Eriocoelum*-типа, о – коробочка *Hamamelis*-типа, п – коробочка *Forsythia*-типа, р – коробочка *Galanthus*-типа, с – коробочка *Lilium*-типа, т – коробочка *Bombax*-типа, у – пиренарий *Boehmeria*-типа, ф – пиренарий *Butia*-типа, х – пиренарий *Olea*-типа, ц – пиренарий *Ilex*-типа, ч – пиренарий *Latania*-типа, ш – амфисарка *Theobroma*-типа, щ – амфисарка *Aegle*-типа, ъ – амфисарка *Adansonia*-типа, ы – ценокарпная ягода, ь – орех *Pouzolzia*-типа, э – орех *Corylus*-типа, ю – орех *Fagus*-типа, я – орех *Polygonum*-типа. Обозначения: штриховка – склеренхима (одревесневшая паренхима); основная линия (—) – граница между гистогенетическими зонами перикарпия; пунктирная линия (---) – граница между разными типами тканей одной гистогенетической зоны перикарпия (или эпикарпия).

**Орешек** (*nuculus*) – апокарпный невскрывающийся плод (обычно с рудиментарным механизмом вскрывания в перикарпии); склеренхима (обычно атипичная) локализована во всех трех гистогенетических зонах перикарпия (рис. 1л); орешек – плод полимерный (многоорешек), олигомерный или мономерный (одноорешек); плодики односеменные (в исключительных случаях малосеменные).

**Костянка** (*drupa*) – апокарпный невскрывающийся плод (иногда с рудиментами механизма вскрывания в перикарпии); склеренхима (формирующая косточку), может быть локализована в разных гистогенетических зонах перикарпия (см. ниже, рис. 1ж–к). Костянка – плод полимерный (многокостянка), олигомерный или мономерный (однокостянка); плодики односеменные, редко – малосеменные. Известно 4 морфогенетических типа костянок:

**костянка *Prunus*-типа** – склеренхима локализована во внутренней зоне мезокарпия и в эндокарпии (рис. 1ж);

**костянка *Diplopterys*-типа** – склеренхима локализована во внутренней зоне мезокарпия (рис. 1з);

**костянка *Laurus*-типа** (= лаурина, *laurina*, [34]) – склеренхима локализована исключительно в эндокарпии (рис. 1и).

**костянка *Rhaphis*-типа** – склеренхима локализована в средней зоне мезокарпия (рис. 1к);

**Ягода** (*bacca*, *uva*) – апокарпный или ценокарпный невскрывающийся плод; склеренхима в виде топографической зоны в перикарпии отсутствует (рис. 1м, ь); апокарпная ягода может быть полимерной (многоягода), олигомерной или мономерной, ее плодики много-, мало- или односеменные; ценокарпная ягода может быть полимерной, олигомерной или псевдомономерной, в норме многосеменной (реже малосеменной или односеменной).

**Коробочка** (*capsula*) – ценокарпный вскрывающийся плод, редко – дробный со вскрывающимися мерикарпиями; склеренхима (иногда атипичная) может быть локализована в разных гистогенетических зонах перикарпия (см. ниже, рис. 1н–у). Коробочка – плод полимерный, олигомерный или псевдомономерный, в норме многосеменной (реже – малосеменной или односеменной); известно 7 морфогенетических типов коробочек:

**коробочка *Hamamelis*-типа** – склеренхима локализована в эндокарпии и во внутренней зоне мезокарпия (рис. 1о);

**коробочка *Forsythia*-типа** – склеренхима локализована во внутренней зоне мезокарпия (рис. 1п);

**коробочка *Lilium*-типа** – склеренхима локализована исключительно в эндокарпии (рис. 1т);

**коробочка *Galanthus*-типа** – склеренхима в виде топографической зоны полностью отсутствует (рис. 1с);

**коробочка *Zanonia*-типа** – склеренхима локализована в периферической зоне мезокарпия, однако, склеренхима отделена от экзокарпия несколькими слоями паренхимных клеток (рис. 1р);

**коробочка *Bombax*-типа** – склеренхима локализована в периферической зоне мезокарпия и в экзокарпии (или в эпикарпии) (рис. 1у);

**коробочка *Eriocoelum*-типа** [35] – склеренхима локализована в периферической зоне мезокарпия и в экзокарпии (или эпикарпии), а также в эндокарпии и во внутренней зоне мезокарпия (паренхимной остается лишь средняя зона мезокарпия, рис. 1н).

**Пиренарий** (*pyrenarium*) – ценокарпный невскрывающийся (иногда с рудиментами механизма вскрывания в перикарпии), редко дробный (мерикарпии не вскрываются) плод с более или менее выраженной топографически внутренней склеренхимной косточкой(ами); склеренхима (формирующая косточки/у) может быть локализована в разных гистогенетических зонах перикарпия (см. ниже, рис. 1ф–ш); пиренарий – плод полимерный, олигомерный или псевдомономерный, в норме односеменной или малосеменной (редко – многосеменной). Известно 5 морфогенетических типов пиренариев:

**пиренарий *Butia*-типа** – склеренхима локализована в эндокарпии и во внутренней зоне мезокарпия (рис. 1х);

**пиренарий *Olea*-типа** – склеренхима локализована во внутренней зоне мезокарпия (рис. 1ц);

**пиренарий *Ilex*-типа** – склеренхима локализована в эндокарпии (рис. 1ч);

**пиренарий *Latania*-типа** – склеренхима локализована в средней зоне мезокарпия (рис. 1ш);

**пиренарий *Boehmeria*-типа** – склеренхима локализована в мезокарпии и эндокарпии [36, 37] (рис. 1ф).

**Амфисарка** (*amphisarca*, [38]) – ценокарпный невскрывающийся плод; склеренхима локализована в периферической и/или средней зоне мезокарпия (рис. 1щ–ы)<sup>9</sup>; амфисарка – плод полимерный или олигомерный (реже псевдомономерный), в норме многосеменной (реже малосеменной). Известны 3 морфогенетических типа амфисарки [37]

**амфисарка *Adansonia*-типа** – склеренхима локализована в экзокарпии (или эпикарпии) и периферической зоне мезокарпия (рис. 1ы);

**амфисарка *Aegle*-типа** – склеренхима локализована в периферической зоне мезокарпия, однако, склеренхима отделена от экзокарпия несколькими слоями паренхимных клеток (рис. 1ь);

**амфисарка *Theobroma*-типа** – склеренхима локализована в средней зоне мезокарпия (рис. 1щ).

**Орех** (*nux*) – ценокарпный невскрывающийся плод; склеренхима локализована в различных (в том числе – в периферических) зонах перикарпия (см. ниже, рис. 1э–я). Орех – плод олигомерный или (обычно) псевдомономерный, односеменной (в исключительных случаях – малосеменной). Известны 4 морфогенетических типа ореха:

**орех *Pouzolzia*-типа** [36, 37] – склеренхима локализована во всех зонах перикарпия (рис. 1э);

**орех *Corylus*-типа** – склеренхима локализована в основной ткани эпикарпия (эпидерма не одревесневает) и в мезокарпии (рис. 1ю);

**орех *Fagus*-типа** [37] – склеренхима локализована в основной ткани эпикарпия (эпидерма не одревесневает) и в периферической зоне мезокарпия (рис. 1я);

<sup>9</sup> – амфисарка является аналогом пиренария (со свособразной «внешней» косточкой).

орех *Polygonum*-типа [37] – склеренхима локализована только в экзокарпии (рис. 1 я').

Предложенные нами определения морфогенетических типов описывают все известное разнообразие морфологии плодов и все возможные способы локализации склеренхимных зон в перикарпии (рис. 1а–я'). Поэтому мы полагаем, что не целесообразно рассматривать как самостоятельные морфогенетические типы тыквины (*peronium*), крылатку (*samara*), стручок (*siliqua*), зерновку (*caropsis*) и семянку (*achenium*), а также дробные плоды: вислоплодник (*stemosarpium*), калачик (*dieresilis*), регму (*regma*), ценобий (*coenobium*). Дробные плоды являются разновидностями коробочек или пиренариев различных типов (в зависимости от анатомического строения перикарпия), стручок представляет собой специализированную верхнюю паракарпную коробочку (того или иного типа, что также должно определяться структурой перикарпия). Как крылатые разновидности определенных морфогенетических типов орехов или пиренариев должны рассматриваться и крылатки<sup>10</sup>. К тем или иным морфогенетическим типам в действительности относятся зерновки *Rosaceae*, семянки *Asteraceae* и тыквины *Cucurbitaceae*. Описанный нами орех *Physena*-типа, в практически гомоцеллюлярном перикарпии которого вообще нет склеренхимной зоны [10], мы в настоящее время полагаем более правильным рассматривать в качестве специализированной односеменной ягоды. Ценокарпные односеменные не вскрывающиеся плоды, лишенные системной лигнификации малослойного перикарпия, полностью соответствуют дефиниции такого уровня организации, как ценокарпная ягода (представляя собой ее наиболее специализированный и редуцированный вариант).

Достаточно широко в различных исследованных группах цветковых распространено явление «вторичного» осложнения структуры перикарпия локальными процессами склеренхиматизации. Известно, что у всех представителей *Agessaceae-Calamoideae* развиты супрагинецельные чешуи, выполняющие защитную функцию [32]. В зрелом плоде эти чешуи образованы клетками с утолщенными и лигнифицированными клеточными оболочками, что, однако, не препятствует рассмотрению плодов *Calamoideae* в качестве специализированных (практически исключительно односеменных) ягод, так как весь перикарпий у изученных родов «каламоидных пальм» (исключая *Eugeissona*) сложен типичной паренхимой [32]. Приведенный пример иллюстрирует необходимость детальных гистогенетических исследований перикарпия, которые только и позволяют достоверно идентифицировать морфогенетический тип плода изученного таксона.

## Морфогенез плодов

Несмотря на достаточно длинную историю изучения плодов цветковых растений, объем карпологических материалов по всем цветковым в целом невелик – только у

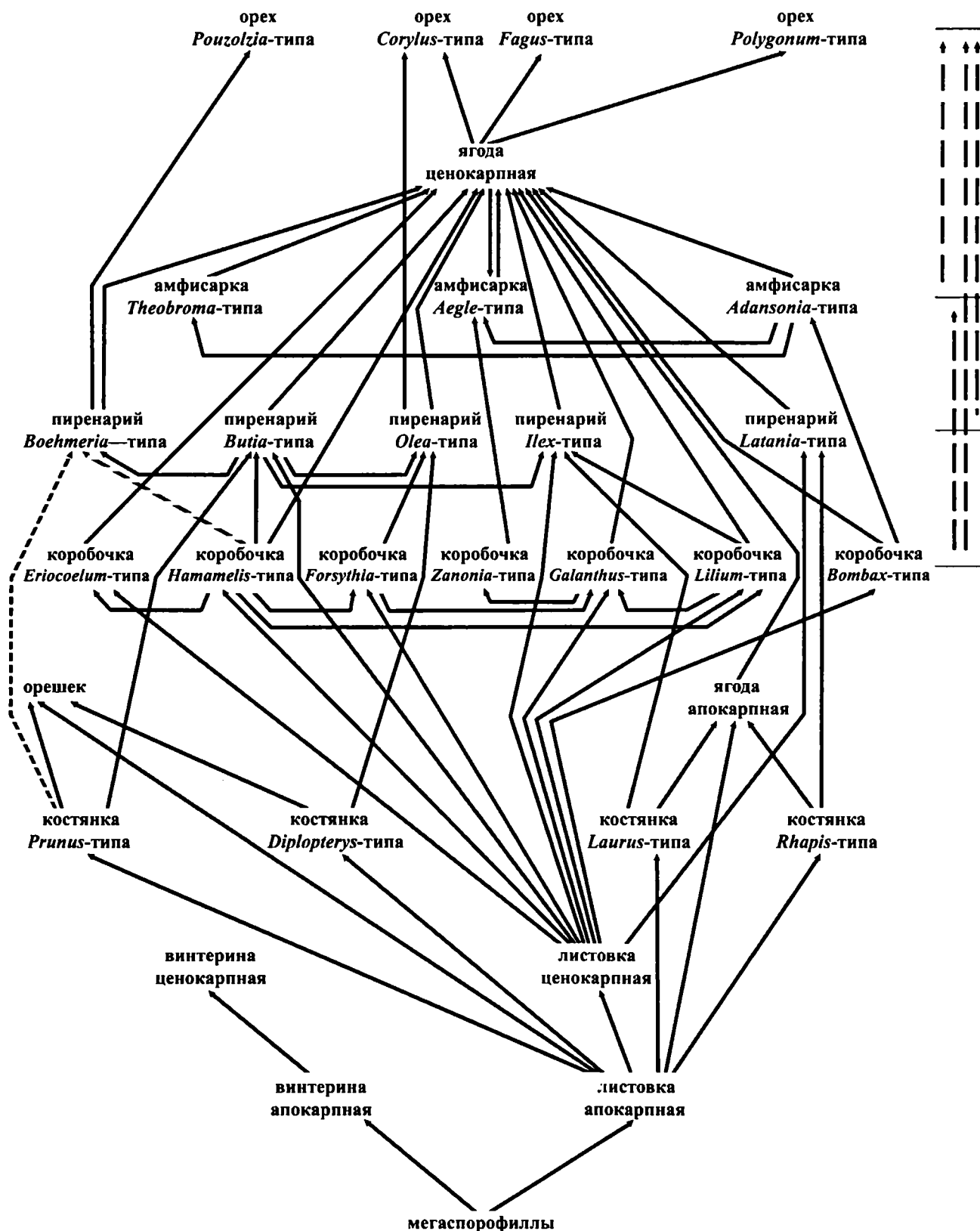
12–14 % родов покрытосеменных изучена анатомия перикарпия [10]. В то же время карпологические данные в большинстве случаев не получают эволюционной оценки, на что указывал еще К. К. Зажурило [7]. Для реконструкции морфогенеза плодов необходимо выявить основные модусы морфолого-эволюционных преобразований, которые в свою очередь базируются на анализе признаков архаичности – продвинутости. В наиболее обобщенном виде модусы морфолого-эволюционных преобразований плодов могут быть сформулированы следующим образом:

- (1) от апокарпных плодов к ценокарпным,
- (2) от вскрывающихся плодов к не вскрывающимся,
- (3) от плодов, не распадающихся на части, к дробным плодам,
- (4) от верхних плодов к нижним,
- (5) от плодов, располагающихся на выпуклом цветоложе, к плодам, окруженным // погруженным в цветоложе,
- (6) от полимерных плодов к мономерным,
- (7) от спиральных плодов к циклическим,
- (8) от многосеменных плодов (плодов с многосеменными гнездами) к мало- и односеменным плодам (плодам с мало- и односеменными гнездами),
- (9) от плодов с неопределенным числом плодиков/гнезд (и семян в них) к плодам с детерминированными названными характеристиками,
- (10) от плодов с единой склеренхимной зоной в перикарпии к плодам с отдельными склеренхимными элементами в перикарпии и к плодам, лишенным склеренхимных элементов в перикарпии.

Основываясь на описанных модусах преобразований (а также принимая во внимание значительное число частных модусов морфолого-эволюционных трансформаций), рассмотрим основные морфогенетические преобразования плодов (рис. 2), проиллюстрировав их наиболее характерными примерами.

На самых ранних этапах эволюции покрытосеменных сформировалось два типа апокарпных плодов, принципиально различающихся структурой перикарпия и обусловленными ею стратегиями диссеминации [30]. Первым типом является винтерина, перикарпий которой вообще не содержит образующих топографические зоны склеренхимных элементов и полностью лишен механизма вскрывания (*Degeneria*, *Austrobaileya*, *Trimeniaceae*, *Nymphaeaceae* р. р., *Winteraceae* р. р.) (рис. 1а) [30, 40, 41]. Возможно, что (по крайней мере, у некоторых таксонов) винтерина возникла как результат «созревания» карпеллы пельтатного (асцидиатного) типа, сама структура которой не предусматривает вентрального шва и, следовательно, (наиболее архаичного способа) вскрывания. Соответственно, винтерины могли диссеминироваться только целиком (либо фрагментами), практически исключительно эндо- и синзоохорно. Подобное разнообразие способов диссеминации наложило серьезные ограничения на способность винтерины к дальнейшим морфогенетическим преобразованиям, и даже при трансформации апокарпного гинецея

<sup>10</sup> – типичную для пиренария структуру перикарпия «крылаток» *Rhamnaceae* продемонстрировала В. В. Вихирева [10], а «дробных крылаток» *Asaccaceae* – Л. К. Шабес и А. А. Морозова [39].



**Рисунок 2.** Взаимоотношения морфогенетических типов плодов. Обозначения: основными толстыми стрелками указаны основные направления морфогенеза плодов, пунктирными стрелками обозначены возможные направления морфогенеза плодов, разомкнутыми стрелками показаны основные способы возникновения амфисарки и ореха, основными тонкими горизонтальными линиями обозначены уровни организации коробочки, пиренария, амфисарки и ореха.

в ценокарпный принципиальных изменений в структуре перикарпия винтерины не произошло (*Zygogynum*, Sapelaceae, Nuttphaeaceae р. р.) [30, 41, 42]. Механизм вскрывания в данной линии морфогенетического развития так и не возник, и единственный известный пример нерегулярного «вскрывания» винтерины (*Takhtajania*) [31] является исключением.

Второй исходный тип плода, который послужил структурной основой для всех его последующих морфогенетических преобразований, – это (апокарпная) листовка (рис. 1б–е). Органогенетическое производное кондупликатной карпеллы, листовка изначально формировалась как плод вскрывающийся. Более того, у наиболее архаичных листовок (*Illicium*) «вскрывание» сводится к расхождению краев плодика, остающихся свободными в течение всего процесса развития гинецея-плода. Впоследствии, при образовании полностью замкнутой карпеллы со сросшимися краями, в листовке сформировался механизм вскрывания. Таким образом, единицей диссеминации стало семя, что позволило использовать для расселения практически все известные способы – эндо-, син- и эпизоохорию, баллистохорию, барохорию, анемохорию, гидрохорию. Но семя оказалось под воздействием факторов внешней среды («покрытосемянность» – как ароморфоз – оказалась в некоторой степени девальвирована<sup>11</sup>), именно поэтому стратегическим направлением морфологических преобразований становится формирование односемянных невскрывающихся диаспор: плодиков апокарпных плодов, либо целых ценокарпных плодов или их фрагментов – мерикарпиев, члеников, зремов [4, 43]. Этот генерализованный морфогенетический вектор реализуется различными частными способами, которые и предопределили возникновение огромного разнообразия плодов Magnoliophyta. Дальнейшие морфогенетические преобразования производных типов плодов детерминируются структурой перикарпия исходных типов апокарпных листовок: локализация склеренхимы в той или иной гистогенетической зоне перикарпия сохраняется при становлении ценокарпии, а также при трансформации одного морфогенетического типа плода в другой.

Морфологически апокарпные листовки чрезвычайно разнообразны: их подтипы отличаются филлотаксисом и числом плодиков и семян в них, консистенцией перикарпия, способами вскрывания. Апокарпные листовки представлены примерно в 50 семействах цветковых; наиболее характерен этот тип плода для Magnoliaceae-Magnolioideae, Myristicaceae, Lardizabalaceae, Ranunculaceae, Paeoniaceae, Crossosomataceae, Crassulaceae, Brunelliaceae, Cephalotaceae, Connaraceae, Fabaceae s. l., Proteaceae, Scheuchzeriaceae, Limncharitaceae, Posidoniaceae, Petrosaviaceae, Triuridaceae, но отмечен и у базальных таксонов Annonaceae (*Anaxagorea*, *Xylopi*), Sterculiaceae, Resedaceae, Rosaceae, Staphyleaceae, Rutaceae, Simaroubaceae, Aprocynaceae, Asclepiadaceae, Zannichelliaceae [10].

Среди апокарпных листовок возникают специализированные мономерные типы (как сухие, так и сочные), которые в наиболее продвинутых линиях превращаются в односемянные невскрывающиеся апокарпные плоды<sup>12</sup>. В одной из линий морфогенетических преобразований листовки происходит постепенная редукция механизма вскрывания и общая паренхиматизация перикарпия. Таким способом – через сочную листовку – формируется апокарпная ягода (рис. 1м), характерная для Schisandraceae [44], *Sargentodoxa*, [45], подавляющего большинства Annonaceae [40, ориг. данные], Podophyllaceae [46], *Ercilla* и *Phytolacca* subgen. *Pircuniastrum* [47], *Dillenia* [ориг. данные]; вершиной эволюции и в этой линии является мономерный односемянный плод (Chloranthaceae [ориг. данные], *Rivina* и *Trichostigma* [47], *Groenlandia densus* (L.) Fourt. [48]).

У апокарпных листовок в разных линиях развития происходит прогрессирующая гомоцеллюляризация перикарпия. Именно от таких листовок в результате уменьшения числа семязачатков/семян до 1 на карпеллу и утраты вскрывания образуется орешек с полностью склеренхимным перикарпием (рис. 1л). Полимерные разновидности этого типа плода представлены, например, у *Liriodendron* [49], а мономерные – у некоторых Proteaceae [50]. Для орешка характерны различные морфологические модификации, приводящие к появлению «погруженного многоорешка» (*Nelumbo*) [51], «земляничины» (*Fragaria*) [52–53], «цинародия» (*Juzepczukia* и *Rosa* [52, 54–56]), «амальтеи» (*Potentilla*, *Alchemilla* [38, 57]), одноорешка в гипантии (*Dichotomanthes tristanaecarpa* Kurz [ориг. данные]).

Утрата вскрывания (при сохранении его механизма на начальных этапах эволюции) и развитие (преимущественно) односемянных плодиков привели к возникновению из апокарпных листовок четырех самостоятельных морфогенетических типов «косточковых» плодов, различающихся структурой перикарпия. В первом случае косточка слагается исключительно эндокарпием (обычно однослойным) – формируется костянка *Laurus*-типа (рис. 1и), во втором – в образовании косточки (наряду с эндокарпием) принимает участие внутренняя зона мезокарпия – возникает костянка *Prunus*-типа (рис. 1ж), в третьем – косточка развивается исключительно из внутренней зоны мезокарпия (костянка *Diplopterys*-типа) (рис. 1з), в четвертом – косточка является дериватом срединной зоны мезокарпия, что приводит к появлению костянки *Rhaphis*-типа (рис. 1к). Костянка *Laurus*-типа описана для большинства Monimiaceae s. str. (включая *Hortonia* и *Peumus*) [58], Lauraceae [59], *Ochna* [24], а также представлена у Peperomiaaceae [40], многих Menispermaceae [45], *Anisomeria* [47], *Blepharocarya* [13], *Alisma* [ориг. данные], *Ruppia* и большинства Zannichelliaceae [48]; плоды *Eusideroxylon* и *Potoxylon* являются полунижними, а *Hypodaphnis*, *Tambourissa*, *Hernandiaceae* и *Gytopagraceae* – нижними костянками *Laurus*-типа [40]. Костянка *Prunus*-типа характерна

<sup>11</sup> – развитие семязачатков и семян протекает все-таки под защитой карпеллы.

<sup>12</sup> – намного реже многолистовки эволюционируют в полимерные дробные типы, плодики которых распадаются на односемянные невскрывающиеся членики (*Polyceratocarpus*, *Entada*) [1].



для *Amborella trichopoda* Baill. [60], *Cecropia* [61], *Rhodotypos scandens* (Thunb.) Makino [ориг. данные], *Coleogyne ramosissima* Torr. [62], *Rosaceae-Prunoideae* [17–18, 63–65], многих *Surianaceae* и *Simaroubaceae* [14]. Костянка *Diplopterys*-типа в настоящее время обнаружена также у рода *Sphedamnocarpus* из *Malpighiaceae* [66]. Наконец, костянка *Rhapis*-типа, описанная S. Мургау [67] как «корифонидный» плод, пока известна только у представителей *Arecaceae-Coryphoideae* (*Chamaerops humilis* L., *Rhapis*, *Trachycarpus*, *Trithrinax*, *Coccothrinax*, *Thrinax* [32, 67]) и у *Nypa fruticans* Wurm [32].

Естественно, что все четыре типа апокарпных «косточковых» плодов трансформировались в ценокарпные аналоги – пиренарии разных морфогенетических типов. Возникновение пиренария, в котором склеренхима локализована во внутренней зоне мезокарпия и в эндокарпии, из костянки *Prunus*-типа можно проследить на примере гемиценокарпного плода *Halfordia drupifera* F. Muell. [14]. Плоды *Bunchosia* и *Malpighia* [68] завершают ряд преобразований костянки *Diplopterys*-типа в пиренарий со склеренхиматизированной внутренней зоной мезокарпия. Плоды *Arecaceae-Coryphoideae-Borasseae* – пиренарии *Latania*-типа, склеренхимные косточки/а которого сформированы средней зоной мезокарпия [33], развиваются из костянки *Rhapis*-типа, сходной с таковой, описанной для *Nypa* [32]. Косточка ценокарпного плода некоторых представителей *Malpighiaceae* образована эндокарпием [69], т. е. в этом случае пиренарий развился из костянки *Laurus*-типа.

Также костянка *Rhapis*-типа и костянка *Laurus*-типа вследствие паренхиматизации перикарпия могут преобразоваться в апокарпную ягоду (*Schippia concolor* Burret [32], *Phoenix* [70] и *Stegathera*, *Kibara* соответственно [58]), а костянки *Prunus*- и *Diplopterys*-типов – при общей редукции и гомоцеллюляризации перикарпия – в орешек. Так, вероятно, из костянок первого типа возникли многоорешки наиболее специализированных родов *Rosaceae-Potentilloideae* [71–74], а из плодов второго типа – тримерные орешки *Malpighiaceae-Gaudichaudioideae-Gaudichaudieae* [75].

Все описанные выше морфогенетические типы плодов развиваются исключительно из апокарпного гинецея, кроме листовки, которая сохраняет свою анатомическую структуру даже при преобразовании гинецея в гемиценокарпный и – впоследствии – в (зу)ценокарпный. Гемиценокарпные листовки представлены у *Talauma*, *Garidella* и *Nigella* p. p., *Glaucidium palmatum* Siebold & Zucc., *Piquetia piquetiana* (Pierre) Hallier fil., *Brownlowia* и *Christiana*, *Phylocarpus*, *Quillaja*, многих *Saxifragaceae* (*Astilbe*, *Bergenia*, *Chrysosplenium*, *Darmera*, *Mukdenia rossii* (Oliv.) Koidz., *Oreitrophe rupifraga* Bunge, *Tanakea radicans* Franch. & Sav.), *Penthorum*, *Flindersia*, *Tofieldiaceae*, *Japonolirion osense* Nakai, *Veratrum*, *Damasonium*, *Enhalus acoroides* Rich. ex Steud. и *Stratiotes aloides* L., *Aponogetonaceae*, а зуценокарпные – у наиболее продвинутых *Magnoliaceae* (*Pachylarnax*, *Tsoongiodendron odoratum* Chun), *Trochodendron aralioides* Siebold & Zucc., *Tetracentron sinense* Oliv., *Myrothamnaceae*, *Staphylea*, *Dictamnus* и *Ruta*, многих

*Cunoniaceae*, *Exochorda*, *Abutilon* и *Wissadula*, *Eucryphia* [10, 44, 76].

Из специализированных многосеменных ценокарпных листовок возникают коробочки – вскрывающиеся плоды с «сухой» консистенцией перикарпия. Термином «коробочка» обозначают 7 самостоятельных морфогенетических типов плодов, принципиально различающихся структурой перикарпия. Наиболее многослойный и гистологически дифференцированный перикарпий характерен для коробочек *Hamamelis*-, *Bombax*-, и *Eriocoelum*-типов. Отличия между ними заключаются в локализации склеренхимы: у коробочек *Hamamelis*-типа лигнифицируется эндокарпий и внутренняя зона мезокарпия (*Hamamelidaceae* [21], *Allantospermum borneense* Forman [14], *Strelitzia* [ориг. данные]) (рис. 1о), в плодах *Bombax*-типа одревесневают экзокарпий и следующая за ним периферическая часть мезокарпия (*Bombacopsis*, *Pseudobombax* [ориг. данные]) (рис. 1у), а в коробочках *Eriocoelum*-типа происходит лигнификация практически всех зон мезокарпия за исключением немногослойной срединной зоны мезокарпия, остающейся паренхимной [35]. При этом в плодах первого типа наружная часть перикарпия (образованная, как правило, тонкостенными паренхимными клетками с группами склереид между ними) имеет «сухую» консистенцию, а вот внутренняя зонная перикарпия коробочек *Bombax*-типа обычно слагается очень многослойной паренхимой, формирующей сочную «пульпу».

Сходные с коробочками *Hamamelis*-типа консистенцию и мощность перикарпия имеют вскрывающиеся ценокарпии, в которых склеренхиматизируется только внутренняя зона мезокарпия. Такие плоды, происходящие от ценокарпных листовок с аналогичной дифференциацией перикарпия, мы относим к коробочкам *Forsythia*-типа (*Comoranthus*, *Forsythia*, *Schrebera* и *Syringa*, [77]) (рис. 1п). Коробочки *Forsythia*-типа, вероятно, могли развиваться и из коробочек *Hamamelis*-типа, но примеры подобных преобразований пока не известны. Вскрывающиеся ценокарпные плоды с наименее развитой лигнификацией, охватывающей исключительно эндокарпий (иногда однослойный), представляют коробочки *Lilium*-типа (*Bonnetia* [ориг. данные], многие *Malvaceae* – *Cienfuegosia*, *Hibiscus*, *Lagunaria patersoniana* (Andrews) G. Don и *Gossypium* [78, 79], *Bixa orellana* L. [24], *Lilium* [ориг. данные], *Ornithogalum* [80]) (рис. 1т). Коробочки *Lilium*-типа могут развиваться и из коробочек *Hamamelis*-типа в результате паренхиматизации внутренней зоны мезокарпия (*Altingia*, *Liquidambar*, [81]). Коробочка *Hamamelis*-типа может дать начало коробочке *Eriocoelum*-типа, из которой последняя может быть произведена путем лигнификации экзокарпия и периферических зон мезокарпия [35]. Шестой, тип коробочек (s. l.), перикарпий которых полностью лишен выраженной лигнифицированной топографической зоны, – это коробочки *Galanthus*-типа (рис. 1с), развивающиеся как из аналогичных по строению перикарпия ценокарпных листовок, так, вероятно, и из коробочек *Lilium*-типа в результате десклеренхиматизации эндокарпия (*Aesculus*, *Amoora*, *Myriophyllum*, *Erythronium*, многие

Amaryllidaceae, *Schisocapsa*). По видимому, от коробочек *Galanthus*-типа следует производить коробочки *Zanonia*-типа, в которых одревесневает периферическая зона мезокарпия, отделенная от экзокарпия несколькими слоями паренхимных клеток (*Zanonia* [22, 82]) (рис. 1р). Подобный переход можно проследить на примере трансформации коробочек *Galanthus*-типа с отдельными регулярно расположенными группами склерид в периферической зоне мезокарпия (отделенной от экзокарпия несколькими слоями паренхимных клеток) *Gerrardanthus* в таковые *Zanonia*-типа с единым механическим слоем в аналогичной периферической зоне мезокарпия [22, 82].

Из упомянутого типа ценокарпных листовок с полностью паренхимным перикарпием развиваются в результате редукции-абортации механизма вскрывания сочные (изначально многосеменные) плоды – ценокарпные ягоды (*Phytolacca* subgen. *Phytolacca* [47], *Glycosmis* и *Murraya* [83], *Picramnia* [14] (рис. 1ь). Этот один из наиболее распространенных морфогенетических типов плода возникает и другими путями, в том числе – при трансформации апокарпного гинецея в ценокарпный – из апокарпной ягоды (Berberidaceae s. str., *Nandina*, *Ranzania* [45], *Sabal* [32]).

Третьим – наряду с коробочкой (s. l.) и ягодой (s. l.) – распространенным типом ценокарпного плода является пиренарий. Под этим названием объединяют 5 (а, возможно, и более) сепаратных морфогенетических типов плода, сходные лишь тем, что перикарпий подразделен на наружную сочную (реже сухую) и внутреннюю «каменистую» части; склеренхима последней формирует несколько или 1 косточку (пиренарий можно рассматривать как ценокарпный аналог костянки). Известны два основных способа образования пиренариев (s. l.): из апокарпных «костянковидных» плодов при переходе к ценокарпии и из вскрывающихся ценокарпиев (коробочек s. l.) в результате утраты вскрывания (нефункционирующий механизм которого может долго сохраняться в перикарпии пиренария). Но вне зависимости от пути формирования пиренария, структура его перикарпия сохраняется. Таким образом, из костянки *Prunus*-типа или напрямую из коробочки *Hamamelis*-типа развивается пиренарий, косточки/а которого слагаются внутренней зоной мезокарпия и эндокарпием (пиренарий *Butia*-типа, рис. 1х): *Soulamea* [14] и Chrysobalanaceae [ориг. данные] или *Canarium* [13, 84] и Erythroxylaceae [ориг. данные] соответственно. Нижняя разновидность этого типа пиренария может образоваться и непосредственно из ценокарпной листовки с аналогичной дифференциацией перикарпия путем утраты плодиками вскрывания и погружения (со срастанием) в цветоложе (*Gomortega nitida* Ruiz & Pavón, [40]). Костянка *Diplopterys*-типа или коробочка *Forsythia*-типа послужили исходной формой для возникновения пиренария *Olea*-типа<sup>13</sup>, в котором лигнифицируется только внутренняя

зона мезокарпия, а эндокарпий (обычно однослойный) слагается тонкостенными клетками (рис. 1ц): *Sphegamnocarpus* [66] и *Sclerocarya* [85] или *Chionanthus*, *Noronhia* [86], *Stachys*, *Betonica* [87] и роды Lamiaceae-Nepeteae [88] соответственно. Пиренарий *Olea*-типа мог возникнуть из пиренария *Butia*-типа в результате десклеренхиматизации эндокарпия. Пиренарий *Ilex*-типа с косточками/ой, образованными исключительно эндокарпием (рис. 1ч), происходит от костянки *Laurus*-типа или коробочки *Lilium*-типа: соответственно *Dobinea* [13] или *Hanguana malayana* Merrill [89]<sup>14</sup>, но также может развиваться из ценокарпной листовки с лигнифицированным эндокарпием или из пиренария *Butia*-типа в результате паренхиматизации внутренней зоны мезокарпия: соответственно *Galbulimima* [40] или *Areca*, *Ptychosperma*, *Verschaffeltia*, [38, 91]; *Actinotus* [92], *Myodocarpus* [93]). Еще один косточковый ценокарпный плод – пиренарий *Latania*-типа – формируется из костянки *Rhaphis*-типа в результате срастания плодиков (*Borassus* [33]), либо из ценокарпной листовки путем срастания плодиков и редукции их вскрывания (Anacardiaceae, [13]) (рис. 1ш). Последний, наиболее редкий тип пиренария – *Boehmeria*-типа (рис. 1ф), описан Т. И. Кравцовой [36] по результатам исследований плодов представителей семейства Urticaceae и родственных групп. Этот тип плода может быть произведен от аналогичных по структуре перикарпия апокарпной костянки (возможно, *Prunus*-типа) или ценокарпной коробочки (предположительно *Hamamelis*-типа), а также от пиренария *Butia*-типа путем прогрессирующей склеренхиматизации всего мезокарпия.

Своеобразным аналогом пиренария s. l. является амфисарка – многосеменной плод, характеризующийся внешней «косточкой», или панцирем, и сочной внутренней частью. Термин амфисарка был впервые предложен N. A. Desvaux [38] на основании оригинального изучения строения плода *Adansonia*; в настоящее время представляется возможным выделить три морфогенетических типа амфисарки (рис. 1щ–ы). Амфисарка *Adansonia*-типа (рис. 1ы) возникла из коробочки *Bombax*-типа (рис. 1у) при утрате вскрывания (собственно, никаких других преобразований и не требуется, что еще раз подтверждает консервативность анатомической структуры перикарпия). В результате десклеренхиматизации экзокарпия и прилегающих к нему слоев мезокарпия из амфисарки *Adansonia*-типа возникает невскрывающийся многосеменной плод с лигнифицированной периферической зоной мезокарпия – амфисарка *Aegle*-типа (рис. 1ь). Этот ценокарпный плод обнаружен у архаичных таксонов Rutaceae-Aurantioideae (e. g., *Balsamocitrus*, *Limonia acidissima* L. [83]), а также у ряда Cucurbitaceae (e. g., *Lagenaria*, *Gynostemma* spp., *Fevillea*, *Citrullus*, *Cucurbita* [22, 82])<sup>15</sup>. Для представителей *Cucurbitaceae* установлен еще один, альтернативный способ формирования амфисарки *Aegle*-типа. Из ягоды с

<sup>13</sup> – возможно, что пиренарий *Olea* – типа мог развиваться и непосредственно из ценокарпной листовки, но в настоящее время плоды, структура перикарпия которых могла бы служить примером подобных трансформаций, не описаны.

<sup>14</sup> – этот способ также иллюстрируют плоды *Caryopteris*, образующие полный ряд перехода от коробочки к пиренарию [90].

<sup>15</sup> – таким образом, признание «тыквины» в качестве самостоятельного типа плода излишне: этот «тип» плода, характерный для представителей Cucurbitaceae (e. g., *Cucurbita*, *Benincasa*, *Citrullus*, etc.), представляет собой один из типов амфисарки, а именно – амфисарку *Aegle*-типа. Плоды большинства остальных изученных Cucurbitaceae правильно относить к ценокарпным ягодам, структура перикарпия которых может быть осложнена колленхимными элементами [22].

отдельными склеренхимными группами в периферической части мезокарпия (представители Cucurbitaceae-Cucurbitae) происходят плоды переходного типа; описанная дифференциация стенки плода сохраняется у них в дистальной части, а в проксимальной анатомическая структура типична для амфисарки *Aegle*-типа (виды *Benincasa* и *Citrullus* [82]). Из подобных переходных форм развиваются амфисарки *Aegle*-типа (представители *Benincasa*, *Citrullus*, *Cucurbita* и *Lagenaria*<sup>16</sup>) [22, 82]. Вероятно, амфисарки *Aegle*-типа, выявленные у представителей Cucurbitaceae, могли развиваться и из вскрывающегося плода с одревесневающей периферической зоной мезокарпия – коробочки *Zanonia*-типа – в результате редукции вскрывания (см. выше). Гипотетический тип коробочек, в которых лигнифицируется только срединная зона мезокарпия, мог при утрате вскрывания трансформироваться в амфисарки *Theobroma*-типа (рис. 1ш), обнаруженные нами у ряда представителей *Byttneriaceae* (= *Malvaceae-Byttnerioideae* [ориг. данные]). У *Couroupita* (*Lecythidaceae*) эпикарпий содержит разрозненные мощные склеренхимные тяжи, но выраженная механическая зона развивается в срединной зоне собственно мезокарпия [ориг. данные], что позволяет рассматривать плод этого рода (и близких таксонов, е. г., *Gustavia*) в качестве полунижней и нижней разновидностей амфисарки *Theobroma*-типа. Принимая во внимание, что паренхиматизация различных зон перикарпия является одним из наиболее типичных модусов структурных преобразований плодов, мы можем допустить, что все указанные типы амфисарки могут трансформироваться в один из наиболее распространенных у *Angiospermae* типов плода – ценокарпную ягоду. Этот многосеменной невскрывающийся плод с полным отсутствием склеренхимной зоны [10] в перикарпии широко представлен в порядках *Malvales*, *Sapindales* s. l. и *Lamiales* s. l. [1], у архаичных представителей которых известны амфисарки.

Коробочка *Galanthus*-типа, перикарпий которой полностью лишен склеренхимной топографической зоны (рис. 1с), при утрате вскрывания и паренхиматизации легко трансформируется в ценокарпную ягоду (*Maianthemum* и *Haemanthus* [80]). Аналогичные преобразования, дополненные десклеренхиматизацией соответствующих зон, приводят к формированию ценокарпной ягоды из остальных типов коробочек: *Hamamelis*-, *Forsythia-Bombax*-, *Eriocoelum*- и *Lilium*-типов: соответственно *Averrhoa* и *Sarcotheca* [1], *Ligustrum* p. p. [77], *Cucubalus baccifer* L. [7] и *Muntingiaceae* [1], *Sapindaceae* [35], *Malvaviscus* [79]. Еще проще способ преобразования в ценокарпную ягоду любого из пяти типов пиренариев – достаточно паренхиматизироваться склеренхиме косточек/и. Таким способом ценокарпные ягоды возникают из пиренариев *Butia*-, *Olea*-, *Ilex*- и *Latania*-типов: соответственно *Picramnia* [13], *Aglaiia* и *Vavaea* [10]; *Ligustrum* p. p. [77] и *Tanacetum*, [94]; *Sphenostemon* [1], *Leucanthemum* [94]; и некоторые *Anacardiaceae-Spondioideae-Spondieae*, [28].

По мнению многих карпологов [4, 26, 43, 95–96] вершиной морфогенеза плодов являются односеменные

невскрывающиеся типы, которые мы рассматриваем в качестве наиболее специализированного уровня организации – ореха [10]. Имеющиеся данные позволяют описать четыре главных способа возникновения ореха: 1) из амфисарки при уменьшении числа семян до одного, 2) из коробочки в результате идентичного преобразования, а также полной утраты вскрывания, 3) из пиренария путем уменьшения числа семян и прогрессирующей склеренхиматизации периферической зоны мезокарпия и 4) из специализированной односеменной ягоды путем слияния тяжелой механической ткани (обкладок пучков) стенки плода. Относительная редкость ореха, а также тот факт, что многие «ореховидные» плоды оказались в результате анатомических исследований пиренариями, заставляют нас усомниться в возможности трансформации любого морфогенетического типа пиренария в орех. По крайней мере, данный модус структурных преобразований, играл незначительную роль в эволюции плодов и отнюдь не был столь тривиальным, как это представлялось нам ранее [10: рис. 406]. Достоверно мы можем проследить морфогенез перикарпия у односеменных невскрывающихся нижних плодов *Betulaceae* s. l. Пиренарий *Olea*-типа, представленный у *Alnus* и большинства изученных видов *Betula*, характеризуется лигнификацией внутренней зоны мезокарпия, тогда как все остальные топографические зоны перикарпия (включая эпикарпий) образованы клетками с недревесневающими клеточными оболочками [97]. У немногих видов *Betula*, а также у *Ostrya* и *Ostryopsis* эпикарпий склеренхиматизируется, но паренхимная периферическая зона мезокарпия отделяет его от лигнифицированной внутренней зоны [97–99]: формируется (нижний) пиренарий *Olea*-типа с осложненной структурой перикарпия. Следующий этап морфогенеза иллюстрируют плоды *Corylus*, в которых лигнификации подвергаются все зоны перикарпия, исключая эндокарпий (орех *Corylus*-типа [10, 100]). Орех *Corylus*-типа формируется и у *Centaurea* и *Arctium* [ориг. данные], вероятнее всего, также на базе пиренария *Olea*-типа, обнаруженного у *Chrysanthemum* [94]. К этому типу ореха, в котором полностью лигнифицируется мезокарпий (а также основная ткань эпикарпия), можно добавить еще три морфогенетических типа. Орех *Fagus*-типа характеризуется склеренхимными основной тканью эпикарпия и периферической зоной мезокарпия; первоначально этот тип плода описан у представителей *Fagaceae*, обладающих нижней завязью и осложняющей структуру плода плюской [101–102, ориг. данные]. Формирование ореха *Fagus*-типа из весьма специализированной односеменной ягоды путем слияния тяжелой механической ткани стенки плода установлено и в пределах некоторых родов *Asteraceae* – *Hieracium* [103], *Ligularia* [104]). Орех *Fagus*-типа развивается и у представителей семейства *Cyperaceae* – в родах *Carex* и *Schoenoplectus* [105]. Для многих представителей *Polygonaceae* характерен односеменной невскрывающийся плод, в котором одревесневают клеточные стенки экзокарпия [106; ориг. данные] – орех *Polygonum*-типа. Исходным типом плода в семействе *Roaceae* следует, вероятно,

<sup>16</sup> – последний род характеризуется наиболее мощным склеренхимным панцирем.

считать ценокарпную ягоду; у большинства исследованных таксонов в зрелом плоде происходит частичная или почти полная облитерация перикарпия<sup>17</sup>, исключая экзокарпий (иногда также и однослойный эндокарпий) [108]. На базе ягоды у некоторых представителей Poaceae сформировались два типа ореха: *Corylus*-типа с одревесневшим мезокарпием (*Zea mays* L.<sup>18</sup> и *Crypsis aculeata* Ait. [109]) и *Polygonum*-типа с палисадными склерифицированными клетками экзокарпия (*Zizaniopsis*, [109]). Наконец, полностью лигнифицированный перикарпий характерен для орехов *Pouzolzia*-типа, описанных Кравцовой [36] у некоторых представителей Urticaceae (е. г., *Rousselia*). Орех *Pouzolzia*-типа, по-видимому, может быть произведен от пиренария *Boehmeria*-типа путем одревеснения экзокарпия.

Описанный выше феномен трансформации пиренариев в орехи в семействе Betulaceae s. l. является отнюдь не единственным примером. Постепенность структурных преобразований перикарпия обуславливает наличие переходных форм, сочетающих признаки двух – исходного и производного – морфогенетических типов плодов. Широкое распространение этого явления ни в коей мере, по нашему мнению, не девальвирует самый принцип детерминации морфогенетических типов плодов. Переходные формы типичны для репродуктивной сферы цветковых растений. Присутствие типично верхней, типично нижней и всех переходных типов завязи в небольшом роде *Corylopsis* (Hamamelidaceae, [1]) не умаляет того факта, что полностью нижняя завязь является важным диагностическим признаком гигантской клады «астерид» [1, 110], а равно и самого значения положения завязи как важнейшего признака структуры гинецея [95, 111].

Установленные морфогенетические типы плодов иллюстрируют основные этапы их морфолого-эволюционного развития. При карпологических исследованиях отдельных групп цветковых растений (например, семейств) необходимо выявлять морфогенетические типы и подтипы плодов и давать их детальные описания, как, например, в работах Кравцовой [36] по Urticaceae, Б. Матиенко [22] по Cucurbitaceae, А. И. Федосеевой [112] по Boraginaceae или нами [58] по Monimiaceae. Выделение морфогенетических типов и подтипов плодов необходимо для понимания их структурного разнообразия, установления частных модусов морфолого-анатомических преобразований перикарпия, построения и коррекции схемы морфогенеза плодов исследуемой группы. Реконструкция морфогенеза плодов в пределах таксонов разных уровней, по нашему мнению, должна использоваться для решения дискуссионных вопросов филогенетической систематики. В заключении подчеркнем бесспорный, по нашему мнению, приоритет исследованных плодов как можно большего числа таксонов цветковых в процессе развития. Гистогенетические исследования перикарпия позволяют не только реконструировать морфогенез плодов отдельных групп *Angiospermae*, но и

выявить апоморфные и плезиоморфные признаки в строении такой важной структуры, как плод.

## Благодарности

Авторы благодарны всем коллегам, оказавшим помощь при получении материала для исследований, особенно Е.М. Арнаутовой, Н.Н. Арнаутову, С.С. Исaeву, Ю.Н. Карпуну, Н.Б. Серафимович, Е.С. Чавчавадзе, N. Bte Abdul Karim, R. Baker, W. Baker, E. Cope, W. Crepet, J. Dransfield, P. Endress, P. Griffith, C. Jones, J. Kay, J.-N. Labat, A. Leiva Sanchez, D. Lorence, C. Loup, B. Millán, Nakayahara, B. Neal, L. Noblick, A. Palmarola Bejerano, M. Pignal, Samarakoon, Y. Staedler, S. Vance, K. Wang, L. Wenbo, D. S. A. Wijesundara. Мы благодарим А.И. Константинову и В.Ф. Семихова за полезную дискуссию. Исследования проводились при финансовой поддержке РФФИ (проекты № 08-04-01326-а и 08-04-01289-а) и ГБС РАН (Программа Президиума РАН «Поддержка ботанических садов» и Программа фундаментальных исследований ОБН РАН «Биологические ресурсы России: оценка состояния и фундаментальные основы мониторинга»).

## Литература

1. Kubitzki K. (ed.). The families and genera of vascular plants. – Leipzig, etc: Springer, 1993–2011. – Vol. 2–10.
2. Гоби Х.Я. Генетическая классификация плодов покрытосеменных // Записки лаб. семеновед. Главн. ботан. сада РСФСР (Л.). – 1921. – Т. 4, Вып. 4. – С. 5–30.
3. Каден Н.Н. Генетическая классификация плодов // Вестн. МГУ. – 1947. – Т. 12. – С. 31–42.
4. Меликян А.П. О некоторых генеральных тенденциях эволюции и специализации плодов // Проблемы эволюции, морфологии и биохимии в систематике и филогении растений. – Киев: Наукова думка, 1981. – С. 117–125.
5. Bischoff G.W. Handbuch der botanischen Terminologie und Systemkunde. – Nürnberg: J.L. Schrag, 1833. – Bd 1.
6. Gibson R. J. H. A classification of fruits on a physiological basis // Trans. Liverpool Bot. Soc. – 1909. – Vol. 1. – P. 1–5.
7. Зажурило К.К. Следы эволюции плодов в их анатомической структуре // Тр. Воронежск. универс. – 1936. – Т. 9, Вып. 1. – С. 5–27.
8. Кожанчиков В.И. Основные направления эволюции плодов и попытка их генетической классификации // Ботан. журн. – 1979. – Т. 64, № 12. – С. 1731–1737.
9. Меликян А.П. Сравнительная карпология и систематика покрытосеменных // IX московск. совещан. по филогении растений. – М.: МГУ, МОИП, 1996. – С. 86–88.
10. Бобров А.В., Меликян А.П., Романов М.С. Морфогенез плодов *Magnoliophyta*. – М.: URSS, 2008.
11. Зажурило К.К. Современные проблемы анатомии в карпологии // Тр. Воронежск. универс. – 1935. – Т. 7. – С. 21–42.
12. Вихирева В.В. Морфологические и анатомические исследования плодов *Rhamnaceae* // Тр. БИН АН СССР, (Сер. VII). – 1952. – Вып. 3. – С. 241–292.

<sup>17</sup> – исключение составляет плод *Melocanna*, в котором многослойный перикарпий сохраняет свою структуру до полного созревания [107].

<sup>18</sup> – одревесневает также экзокарпий.

13. Wannan B.S., Quinn C.J. Pericarp structure and generic affinities in the *Anacardiaceae* // Bot. J. Linn. Soc. – 1990. – Vol. 102, № 3. – P. 225–252.
14. Fernando E.S., Quinn C.J. Pericarp anatomy and systematics of the *Simaroubaceae* sensu lato // Austr. J. Bot. – 1992. – Vol. 40, № 3. – P. 263–289.
15. Knapp S. Tobacco to tomatoes: a phylogenetic perspective on fruit diversity in the *Solanaceae* // J. Experiment. Bot. – 2002. – Vol. 53, Iss 377. – P. 2001–2022.
16. Richard L.C. Démonstrations botaniques, ou analyse du fruit considéré en général. – Paris: Gabon, 1808.
17. Garcin A. G. Recherches sur l'histogénèse des péricarpes charnus // Ann. Sci. Nat., (7 ser., Botan.). – 1890. – T. 12. – P. 175–401.
18. Cave C. Structure et developpement du fruit // Ann. Sci. Nat., (Ser. 5). – 1869. – T. 10. – P. 123–190.
19. Esau K. Plant Anatomy, 2nd edn. – New York: John Wiley and Sons, Inc, 1953.
20. Имс А.Д. Морфология цветковых растений. – М.: Мир, 1964.
21. Романов М.С., Бобров А.В., Лодыгин П.В. Анатомическая структура перикарпия *Hamamelis* L. (*Hamamelidaceae*) // Апомиксис и репродуктивная биология: Материалы Всероссийской научной конференции, посвященной 100-летию со дня рождения С.С. Хохлова. – Саратов: Изд-во Саратовского университета, 2010. – С. 195–197.
22. Матиенко Б. Сравнительная анатомия и ультраструктура плодов тыквенных. – Кишинев: Изд-во Картя Молдовеняскэ, 1969.
23. Ембатурова Е.Ю. Сравнительная карпология представителей *Cornales* Dumort. и родственных порядков в связи с вопросами систематики. Дисс. ... канд. биол. наук. – М.: МГУ, 2001.
24. Corner E. J. H. The seed of dicotyledons. – Cambridge: Univ. Press, 1976, – Vol. 1–2.
25. Gaertner J. De fructibus et seminibus plantarum. – Stuttgart, Tubingae: Academia Carolinae, 1788, 1791, 1805. Vol. 1–3.
26. Левина Р.Е. О классификации и номенклатуре плодов // Ботан. журн. – 1961. – Т. 46, № 4. – С. 488–495.
27. Каден Н.Н. Основы эволюционной морфологии плодов. Дис. ... д-ра биол. наук. – М.: МГУ, 1964.
28. Артюшенко З.Т., Коновалов И.Н. Морфология плодов типа орех и орешек // Тр. БИН АН СССР (Сер. VII). – 1951. – Вып. 2. – С. 170–192.
29. Коновалов И.Н., Артюшенко З.Т. Морфология плодов типа коробочка и ягода // Тр. БИН АН СССР (Сер. VII). – 1951. – Вып. 2. – С. 193–220.
30. Романов М.С., Меликян А.П., Пальмарола Бехерано А., Бобров А. В. О типе плода *Degeneria vitiensis* I. W. Bailey et A. C. Sm. (*Degeneriaceae*) и родственных таксонов архаичных цветковых // Бюл. Гл. ботан. сада. – 2006. – Вып. 191. – С. 101–120.
31. Deroin T. Notes on the vascular anatomy of the fruit of *Takhtajania* (*Winteraceae*) and its interpretation // Ann. Mo. Bot. Gard. – 2000. – Vol. 87, № 3. – P. 398–406.
32. Бобров А.В., Романов М.С., Меликян А.П. Опыт реконструкции морфогенеза плодов в семействе *Arecaceae* // Бюл. МОИП (Отд. биол.). – 2011. – Т. 116, Вып. 6. – С. 40–47.
33. Romanov M.S., Bobrov A. V.F.Ch., Wijesundara D.S.A., Romanova E.S. Pericarp development and fruit structure in borassoid palms (*Arecaceae-Coryphoideae-Borasseae*) // Ann. Bot. – 2011. – Vol. 108, № 8. – P. 1489–1502.
34. Романов М.С., Бобров А.В. Структурная эволюция плодов базальных групп *Magnoliophyta* // Бюл. Гл. ботан. сада. – 2008. – Вып. 194. – С. 150–169.
35. Яценко И.О. Сравнительная карпология семейства *Sapindaceae* Juss. и близкородственных групп. Дис. ... канд. биол. наук. – М.: ГБС РАН, 2011.
36. Кравцова Т.И. Сравнительная карпология семейства *Urticaceae* Juss. – М.: КМК, 2009.
37. Бобров А.В., Романов М.С., Пальмарола Бехерано А. Новые морфогенетические типы плодов и их взаимоотношения // Карпология и репродуктивная биология высших растений. Матер. всерос. научн. конф., посвященной памяти профессора А.П. Меликяна. – М.: ООО «Астра-Полиграфия», 2011. – С. 56–62.
38. Desvaux N. A. Essai sur les différens genres de fruits des plantes phanérogames // J. Bot. Agric. – 1813. – Т. 2. – P. 161–183.
39. Шабес Л.К., Морозова А.А. Семейство *Aceraceae* // Сравнительная анатомия семян. – СПб.: Наука, 1996. – Т. 5. – С. 339–343.
40. Романов М.С. Морфогенетические типы плодов архаичных цветковых растений // Научн. вед. БелГУ. (Сер. естеств. наук). – 2011. – № 3 (98), Вып. 14/1. – С. 318–324.
41. Яценко И.О., Меликян А.П., Бобров А.В., Романов М.С. Структура плодов нимфейных: карпологическая точка зрения на сестринское положение *Nymphaeaceae* s. l. по отношению ко всем остальным покрытосеменным (исключая *Amborella*) // Бюл. МОИП. (Отд. биол.) – 2012. – Т. 117, Вып. 1. – С. 33–43.
42. Романов М.С., Бобров А.В. Сравнительная карпология семейства *Canellaceae* // Бюл. Гл. ботан. сада. – 2006. – Вып. 192. – С. 100–106.
43. Василевская В.К., Меликян А.П. О происхождении и основных направлениях эволюции плодов и семян покрытосеменных // Вестн. Ленингр. универ. – 1982. – Т. 9, – С. 23–30.
44. Романов М.С. Сравнительная карпология и филогения представителей надпорядка *Magnoliales*: Дис. ... канд. биол. наук. – М.: ГБС РАН, 2004.
45. Черных А.А. Сравнительная карпология и систематика порядка *Ranunculales* Lindley. Дисс. ... канд. биол. наук. – М.: МГУ, 1998.
46. Меликян А.П., Черных А.А. Сравнительная карпология представителей семейства *Podophyllaceae* // Бюл. МОИП. (Отд. биол.) – 1997. – Т. 102, Вып. 3. – С. 58–61.
47. Меликян А.П. Сравнительные исследования плодов и семян представителей семейства *Phytolaccaceae* R. Br. s. l. // Морфология центросеменных. – М.: Наука, 1990. – С. 151–180.
48. Терехин Э.С. Семейство *Potamogetonaceae*. Семейство *Ruppiaceae*. Семейство *Ruppiaceae*. Семейство *Zanichelliaceae*. Семейство *Zosteraceae* // Сравнительная

анатомия семян. – Л.: Наука, 1985. Т. 1. – С. 51–53, 53–55, 55–57, 59–62.

49. Романов М.С. Сравнительная карпология рода *Liriodendron* L. (*Magnoliaceae* s. str.) в связи с его положением в филогенетической системе // Бюл. Гл. ботан. сада. – 2004. – Вып. 188. – С. 147–155.

50. Filla F. Das Perikarp der *Proteaceae* // Flora. – 1926. – Bd. 120. – S. 99–142.

51. Колесова Г.Е., Батыгина Т.Б. Семейство *Nelumbonaceae* // Сравнительная анатомия семян. – Л.: Наука, 1988. – Т. 2. – С. 157–162.

52. Александров В.Г., Коновалов И.Н. О морфологической сущности костянки и орешка и о природе плода некоторых розоцветных // Сов. ботан. – 1947. – Т. 15, № 3. – С. 268–278.

53. Пенк Л.Е. Строение плодика, зародыша и проростка диплоидной земляники *Fragaria vesca* L. // Вестн. Ленингр. универ. – 1967. – Т. 3, – С. 58–65.

54. Романов М.С., Бобров А.В., Зайцева Е.С. Родственные взаимоотношения родов *Rosa* L. и *Juzepczukia* Chrshan. (*Rosaceae*) по данным сравнительной карпологии // Роль ботанических садов в сохранении биоразнообразия растительного мира. – Новосибирск: ЦСБС, 2006. – С. 239–241.

55. Старикова В.В. Морфолого-анатомическая характеристика орешков некоторых видов рода *Rosa* // Ботан. журн. – 1973. – Т. 58, № 6. – С. 893–898.

56. Старикова В.В. Морфолого-анатомическая характеристика орешков некоторых видов рода *Rosa* (*Rosaceae*) // Ботан. журн. – 1983. – Т. 68, № 4. – С. 522–524.

57. Desvaux N. A. *Traité général de Botanique*. – Paris: C. Déterville, 1839.

58. Romanov M.S., Endress P.K., Bobrov A.V.F.Ch., Melikian A.P., Palmarola Bejerano A. Fruit structure and systematics of *Monimiaceae* s.s. (*Laurales*) // Bot. J. Linnean Soc. – 2007. – Vol. 153, № 2. – P. 265–285.

59. Меликян А.П., Джалилова Х.Х. Морфология, анатомия и ультраструктура плодов представителей лавровых (*Lauraceae*) // Бюл. МОИП. (Отд. биол.) – 2003. – Т. 108, Вып. 5. – С. 63–69.

60. Bobrov A.V.F.Ch., Endress P.K., Melikian A.P., Romanov M.S., Sorokin A.N., Palmarola Bejerano A. Fruit structure of *Amborella trichopoda* (*Amborellaceae*) // Bot. J. Linn. Soc. – 2005. – Vol. 148, № 3. – P. 265–274.

61. Кравцова Т.И. Строение перикарпия и семенной кожуры в семействе *Cecropiaceae* (*Urticales*) // Ботан. журн. – ГОД. – Т. 80, № 5. – С. 1–14.

62. Голубкова Е. И. Новое подсемейство *Coleogynoideae* (*Rosaceae*) // Научн. докл. высш. школы, (биол. науки). – 1991. – Т. 3, № 327. – С. 102–109.

63. Kaniewski K. Comparative investigations on the development of the endocarp of different species of drupaceous fruits // Rocznik. Dendrolog. – 1963. – Vol. 17. – P. 4–45.

64. Labrecque M., Barabé D., Vieth J. Développement du fruit de *Prunus virginiana* (*Rosaceae*) // Can. J. Bot. – 1985. – Vol. 63, № 3. – P. 242–251.

65. Sterling C. Developmental anatomy of the fruit of *Prunus domestica* L. // Bul. Torrey Bot. Club. – 1953. – Vol. 80, № 6. – P. 457–477.

66. Филоненко А.В., Бобров А.В. Морфология и анатомия анемохорных диаспор представителей семейства *Malpighiaceae* // Материалы международной конференции посвященной памяти Р.Е. Левиной «Современные проблемы морфологии и репродуктивной биологии семенных растений». – Ульяновск: УлГПУ, 2008. – С. 148–154.

67. Murray S. G. The formation of endocarp of palm fruits // *Principes*. – 1973. – Vol. 17. – P. 91–102.

68. Филоненко А. В., Бобров А. В. Сравнительная карпология родов *Bunchosia*, *Vyrsonyma* и *Malpighia* (*Malpighiaceae*) // Материалы международной конференции «Актуальные проблемы ботаники в Армении». – Ереван: Ин-т ботан. НАН РА. – 2008. – С. 186–191.

69. Филоненко А.В., Бобров А.В. Филогенетические связи *Dicella* и *Thryallis* по данным сравнительной карпологии (*Malpighiaceae*) // Материалы международной конференции «Ботанические сады в XXI веке». – Белгород: Политерра, 2009. – С. 29–33.

70. Biradar N. V., Mahabale T. S. Studies on palms: fruits, seeds and seed germination in the genus *Phoenix* L. // *Proceed. Indian Acad. Sci. (sect. B.)* – 1969. – Vol. 70, № 2. – P. 55–65.

71. Голубкова Е.И. Строение плода представителей трибы *Dryadeae* (*Rosaceae*) в связи с их систематическим положением // Ботан. журн. – 1987. – Т. 72, № 2. – С. 221–229.

72. Коротяева Е.И. Строение плода некоторых представителей подтрибы *Geinae* (*Rosaceae*) // Ботан. журн. – 1983. – Т. 68, № 10. – С. 1367–1373.

73. Коротяева Е.И. Систематика и анатомия плода рода *Orthurus* (Boiss.) Juz. (*Rosaceae*) // Вестн. Ленингр. универ. – 1984. – Т. 3, Вып. 1. – С. 32–39.

74. Kowal T., Krupińska A. Cechy diagnostyczne owoców i nasion rodzaju *Geum* L. // *Monogr. Bot.* – 1969. – Vol. 29. – P. 69–119.

75. Филоненко А.В., Бобров А.В. Сравнительная карпология, филогения и таксономия представителей трибы *Gaudichaudieae* (*Malpighiaceae*) // Материалы международной конференции «Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии» – Барнаул: Изд. АГУ, 2008. – С. 367–371.

76. Романов М.С., Бобров А.В. Структура плода и филогенетические связи *Pachylarnax* Dandy (*Magnoliaceae*) // Бюл. Гл. ботан. сада. – 2005. – Вып. 189. – С. 240–244.

77. Филоненко А.В., Бобров А.В. Структура перикарпия и морфогенез плодов представителей родов *Syringa* и *Ligustrum* (*Oleaceae*) // Материалы международной научной конференции, посвященной 100-летию со дня рождения П.И. Лапина «Проблемы современной дендрологии». – М.: КМК, 2009, – С. 665–669.

78. Меликян А.П., Джалилова Х.Х., Бобров А.В., Романов М.С. Сравнительная карпология представителей семейства *Malvaceae* s. str.: Трибы *Malopeae* и *Hibisceae* // Бюл. МОИП. (Отд. биол.) – 2008. – Т. 113, Вып. 5. – С. 58–67.

79. Меликян А.П., Джалилова Х.Х., Бобров А.В., Романов М.С. Сравнительная карпология представителей семейства *Malvaceae* s. str. Трибы *Malveae*, *Abutilaeae* и *Ureneae* // Бюл. МОИП. (Отд. биол.) – 2009. – Т.114, Вып.5. – С. 3–14.

80. Rasmussen F. N., Frederiksen S., Johansen B., Jørgensen L.B., Petersen G., Seberg O. Fleshy fruits in liliiflorous monocots // *Aliso*. – 2006. – Vol. 22. – P. 135–147.
81. Ickert-Bond S. M., Pigg K. B., Wen J. Comparative infructescence morphology in *Altingia* (*Altingiaceae*) and discordance between morphological and molecular phylogenies // *Amer. J. Bot.* – 2007. – Vol. 94, № 7. – P. 1094–1115.
82. Матиенко Б.Т. Анатомическая характеристика плодов культурных и дикорастущих тыквенных. – Кишинев: Издательство «Штиинца», 1972.
83. Бобров А.В., Романова Е.С., Романов М.С. Морфогенез плодов *Rutaceae* // *Древесные растения: фундаментальные и прикладные исследования*. – М.: Астра-Полиграфия, 2011. – Вып. 1. – С. 45–60.
84. Vaughan J. G. The structure and utilization of oil seeds. – London: Chapman & Hall LTD, 1970.
85. Von Teichman I., Robbertse P. J. Development and structure of the drupe in *Sclerocarya birrea* (Richard) Hochst. subsp. *caffra* Kokwaro (*Anacardiaceae*), with special reference to the pericarp and the operculum // *Bot. J. Linn. Soc.* – 1986. – Vol. 92, № 4. – P. 303–322.
86. Филоненко А.В., Бобров А.В. Сравнительная карпология представителей родов *Olea*, *Chionanthus* и *Noronhia* (*Oleaceae*) // *Бюл. Гл. ботан. сада*. – 2011. – Вып. 197. – С. 125–131.
87. Крестовская Т.В., Борисовская Г.М., Сердюк Г.Н. Анатомическое строение перикарпия у представителей родов *Stachys* и *Betonica* (*Lamiaceae*) // *Ботан. журн.* – 2001. – Т. 86, № 5. – С. 54–65.
88. Budantsev A.L., Lobova T.A. Fruit morphology, anatomy and taxonomy of tribe *Nepeteae* (*Labiatae*) // *Edinburgh J. Bot.* – 1997. – Vol. 54, № 2. – P. 183–216.
89. Немерович-Данченко Е.Н. Семейство *Hanguanaceae* // *Сравнительная анатомия семян*. – Л.: Наука, 1985. – Т. 1. – С. 98–99.
90. Плиско М.А. Строение плода и семени *Caryopteris mongolica* Bunge // *Раст. ресурсы*. – 2004. – Т. 3. – С. 47–52.
91. Essig F.B., Bussard L., Hernandez N. A systematic histological study of palm fruits. IV. Subtribe *Oncospermatinae* (*Arecaceae*) // *Brittonia*. – 2001. – Vol. 53, № 3. – P. 466–471.
92. Меликян А.П., Константинова А.И. Вероятные филогенетические связи рода *Actinotus* (*Umbelliferae-Hydrocotyloideae*) на основании данных сравнительной карпологии // *Ботан. журн.* – 2005. – Т. 90, № 11. – С. 1753–1764.
93. Konstantinova A.I., Yembaturova E.Yu. The family *Myodocarpaceae*: looking at the system from the standpoint of comparative carpology // *Plant. Div. Evol.* – 2010. – Vol. 128, № 3–4. – P. 347–367.
94. Меликян А.П., Мурадян Л.Г. Основные направления эволюции перикарпия и спермодермы в подтрибе *Chrysantheminae* (*Asteraceae*) // *Ботан. журн.* – 1975. – Т. 60, № 8. – С. 1123–1133.
95. Roth I. *Fruits of Angiosperms*. – Berlin, Stuttgart: G. Borntraeger, 1977.
96. Левина Р. Е. Морфология и экология плодов. – Л.: Наука, 1987.
97. Яценко О.В. Сравнительная карпология родов *Alnus* Mill. и *Betula* L. (*Betulaceae* s.l.) // *Карпология и репродуктивная биология высших растений. Матер. всерос. научн. конф., посвященной памяти профессора А. П. Меликяна*. – М.: ООО «Астра-Полиграфия», 2011. – С. 264–266.
98. Яценко О.В. О структуре плода *Ostryopsis davidiana* Des. (*Betulaceae* s.l.) // *Тез. докл. XVIII межд. конф. студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов-2011»*. – М.: МАКС Пресс, 2011.
99. Яценко О.В., Романов М.С., Бобров А.В. К вопросу о строении плода *Ostrya virginica* Willd. (*Betulaceae* s. l.) // *Проблемы современной дендрологии. Матер. межд. научн. конф., посвященной 100-летию со дня рождения член-корреспондента АН СССР П.И. Лапина*. – М.: КМК, 2009. – С. 674–677.
100. Яценко О.В. Сравнительная карпология представителей семейства *Coryloideae* (*Betulaceae*) // *Научные ведомости БелГУ. Серия Естественные науки*. – Белгород: Изд-во Политехна. – 2011. – № 9 (104), Вып. 15(1). – С. 75–78.
101. Белостоков Г.П. Анатомическое строение околоплодника некоторых древесных растений // *Научн. докл. высш. шк. (биол. науки)*. – 1965. – № 4. – С. 114–119.
102. Раскатов П.Б. Анатомическое строение желудка // *Лесное хозяйство*. – 1951. – № 9. – С. 75–78.
103. Сенников А.Н., Иларионова И.Д. Морфологическое и анатомическое строение семян видов рода *Hieracium* (*Asteraceae*) // *Ботан. журн.* – 2001. – Т. 86, № 3. – С. 37–59.
104. Иларионова И.Д. Морфологическое и анатомическое строение семян видов *Ligularia* (*Asteraceae*) // *Ботан. журн.* – 2008. – Т. 93, № 1. – С. 22–41.
105. Вовк А.В. Семейство *Cyperaceae* // *Сравнительная анатомия семян*. – Л.: Наука, 1985. – Т. 1. – С. 163–166.
106. Федотова Т.А. Семейство *Polygonaceae* // *Сравнительная анатомия семян*. – Л.: Наука, 1991. – Т. 3. – С. 83–94.
107. Петрова Л.Р., Яковлев М.С. Морфология и анатомия плодов и семян бамбуков *Melocanna bambusoides* Trin. и *Phyllostachys bambusoides* Sieb. et Zucc. // *Ботан. журн.* – 1968. – Т. 53, № 12. – С. 1688–1703.
108. Каден Н.Н. Морфогенез зерновки // *Морфогенез растений*. – М.: Изд-во МГУ, 1961. – Т. 2. – С. 319–322.
109. Guerin P. Recherches sur le développement du tégument séminal et du pericarpe des graminées // *Ann. Sci. Natur. (8 sér.) Botanique*. – 1899. – Т. 9. – P. 1–59.
110. APG. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III // *Bot. J. Linnean Soc.* – 2009. – Vol. 161, № 2. – P. 105–121.
111. Endress P. K. *Diversity and Evolutionary Biology of Tropical Flowers*. – Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1994.
112. Федосеева А.И. К анатомо-карпологической характеристике сем. *Boraginaceae* // *Тр. Воронежск. универс.* – 1935. – Т. 7. – С. 43–67.

E-mail: gbsad@mail.ru

**С.Р. Майоров –**

канд. биол. наук, ст. н. с.  
Московский государственный  
университет им. М.В. Ломоносова,  
Москва

**Ю.К. Виноградова –**

доктор биол. наук, зам. директора  
Федеральное государственное  
бюджетное учреждение науки  
Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина  
Российской академии наук,  
Москва

## Соотношение различных типов цветков в корзинках *Bidens frondosa* L. (изменчивость и наследуемость).

Обнаружена инвазионная популяция *Bidens frondosa* с корзинками, имеющими краевые язычковые цветки. Экспериментально доказано, что наличие язычковых цветков не является модификационной изменчивостью, а отражает генетические особенности растений.

**Ключевые слова:** *Bidens frondosa*, инвазионный процесс, строение корзинки

**S.R. Mayorov –**

Cand. Sc. Biol., Senior Researcher  
Moscow State University  
named after M.V. Lomonosov,  
Moscow

**Yu.K. Vinogradova –**

Doct. Sc. Biol., Vice-Director  
Federal State Budgetary Institution  
Main Botanical Garden  
named after N.V. Tsitsin  
Russian Academy of Sciences,  
Moscow

## Proportion of ray florets and disk ones in the heads of *Bidens frondosa* L. (variability and heritability)

Invasive population of *Bidens frondosa* with the heads having ray florets was found out. It was experimentally proved that presence of ray florets isn't modification variability, and reflects genetic characters of plants.

**Keywords:** *Bidens frondosa*, invasion, head's structure

При описании *Bidens frondosa*, произрастающей в России (вторичный ареал вида), обычно указывается, что краевые язычковые цветки у этого вида отсутствуют [1–3]. Однако в первичном ареале наличие данного признака отмечено. Во «Флоре Северной Америке» сообщается, что язычковых цветков 1–3 или чаще их нет [4]. В монографической обработке рода

*Bidens* в описании *B. frondosa* также указано на возможное присутствие мелких язычковых цветков, они изображены на рисунке [5].

В 2010 г. в окрестностях г. Красногорск Московской обл. обнаружены многочисленные экземпляры *B. frondosa*, отличающиеся от широко распространенного во вторичном ареале фенотипа, не имеющего язычковых



цветков, довольно крупными краевыми цветками желтого цвета, которых может быть до 6–7 на корзинку (рис. 1). Наблюдения показали, что в данной локальной инвазионной популяции произрастают растения, как имеющие корзинки с язычковыми цветками (таких оказалось большинство), так и имеющие корзинки только с трубчатыми цветками.

Авторам представлялось интересным определить амплитуду изменчивости данного признака и степень его наследуемости, принимая во внимание размножение *B. frondosa* посредством самоопыления. Лето 2010 г. отличалось очень высокими летними температурами, поэтому не исключалась вероятность модификационной изменчивости как реакции на экстремально жаркую погоду.

**Методика.** В исследуемой популяции *B. frondosa* близ ж.-д. пл. Опалиха Рижской ж. д. осенью 2010 г. были собраны семена из корзинок, имеющих и не имеющих язычковых цветков. После недели сухого хранения семена были высеяны в двух повторностях на экспериментальном участке близ г. Звенигород Одинцовского р-на Московской обл. На протяжении вегетационного сезона 2011 г. изучены темпы роста и фенология сравниваемых образцов. На каждой особи в фазе начала плодоношения подсчитывали число корзинок, имеющих и не имеющих язычковые цветки. Выборка растений, выросших из семян, собранных в корзинках без язычковых цветков, насчитывала 123 экземпляра; выборка растений, выросших из семян, взятых из корзинок с язычковыми цветками, насчитывала 23 экземпляра.

Определена корреляция между высотой растения, числом боковых побегов и числом корзинок с язычковыми цветками.

**Результаты.** Все, без исключения, растения  $F_1$ , выросшие из семян, собранных в корзинках, имеющих язычковые цветки, имели корзинки с язычковыми цветками. Число корзинок на одном растении варьировало от 7 до 267 (в среднем  $60,0 \pm 13,7$ ;  $CV=110\%$ ), а доля корзинок с язычковыми цветками составляла от 8 до 50% (в среднем 23%). Ранжирование растений по доле корзинок с язычковыми цветками продемонстрировало нормальное распределение этого признака с наивысшим значением в диапазоне 21–30% (рис. 2).

Растения  $F_1$ , выросшие из семян, собранных в корзинках, не имеющих язычковых цветков, разделились на две практически равные группы. У 65 особей (53%) число корзинок на одном растении варьировало от 2 до 27 (в среднем  $6,6 \pm 0,6$ ;  $CV=70\%$ ), и среди них не было ни одной корзинки с язычковыми цветками. У оставшихся 58 особей (47%) число корзинок на одном растении варьировало от 5 до 68 (в среднем  $18,7 \pm 1,9$ ;  $CV=76\%$ ), и среди них доля корзинок с язычковыми цветками составляла от 4 до 55% (в среднем 22%). Ранжирование растений по доле корзинок с язычковыми цветками продемонстрировало наивысшее значение этого признака в диапазоне 11–20% (рис. 2).

Согласованность изменений по всем трем парам признаков достоверная, но слабая. Корреляция между высотой растений и долей краевых цветков = 0.56, а между числом боковых побегов и долей краевых цветков = 0.54.

**Обсуждение.** Таким образом, если родительские растения *B. frondosa* имели в корзинке язычковые цветки, все их потомство  $F_1$  имеет корзинки с язычковыми цветками. Если



**Рисунок 1.** Корзинки *Bidens frondosa*. А – с краевыми язычковыми цветками; В – без язычковых цветков

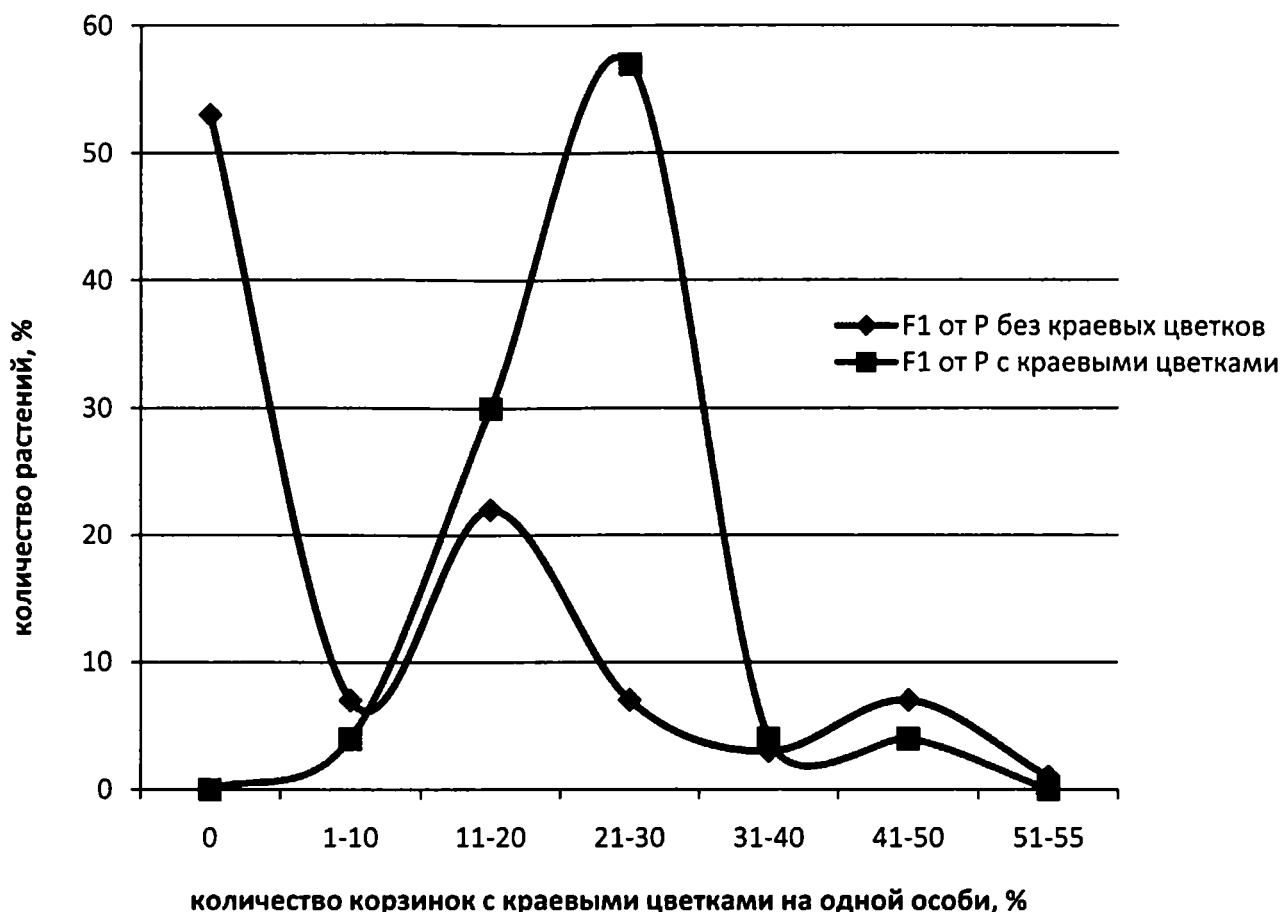


Рисунок 1. Различные типы корзинок *Bidens frondosa* в потомстве F<sub>1</sub> на экспериментальном участке.

родительские растения (произраставшие в популяции, где имеются растения с язычковыми цветками) не имели язычковых цветков, только половина их потомства F<sub>1</sub> имеет корзинки с язычковыми цветками. Доля корзинок с язычковыми цветками составляет для отдельной особи около 20%.

Эти данные указывают на то, что наличие краевых язычковых цветков определено генетическими особенностями индивидуальных растений, а не является модификационной изменчивостью, а, следовательно, во вторичном ареале у *B. frondosa* усиленно идет процесс микроэволюции. Признак «наличия язычковых цветков» является, вероятно, доминантным. По-видимому, в наблюдаемой популяции идет отбор по признаку наличия/отсутствия язычковых цветков в корзинке. Значение наследования признака наличия язычковых цветков для самоопыляющегося вида остается пока неясным.

Вдоль лесных тропинок, где *B. frondosa* растет в большом количестве, на корзинках череды отмечены мухи-сирфиды (*Syrphidae*). Они могли использовать высокие растения череды для отдыха, что не исключает перекрестного переноса пыльцы.

Таким образом, выявленный полиморфизм в строении корзинок *B. frondosa* имеет генетическую основу. Для выяснения точного характера наследования признака «наличие/отсутствие язычковых цветков», а также выяснения особенностей опыления необходимы дальнейшие исследования.

### Литература

1. Баркалов В.Ю. Череда — *Bidens L.* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. — Владивосток, 1992. — Т. 6. — С. 30–36.
2. Васильченко И.Т. Череда — *Bidens L.* // Флора СССР. — М.-Л.:Изд-во АН СССР, 1959. — Т. 25. — С. 551–562.
3. Протопопова В. В. *Heliantheae Cass.* // Флора европ. части СССР. — СПб.: Наука, 1994. — Т. 7. — С. 25–52.
4. Strother J. L., Weedon R. R. 2006. *Bidens* // Flora of North America. — 2006. — Vol. 21. — P. 205–218.
- Sherff E. The genus *Bidens*. — Chicago. Field Museum of Natural History. — 1937. — Vol. 16.

E-mail: gbsad@mail.ru  
saxifraga@mail.ru

**М.Т. Кръстев** –  
доктор биол.наук,  
вед. н.с.

**С.А. Протас** –  
аспирант  
Федеральное государственное  
бюджетное учреждение науки  
Главный ботанический сад  
им. Н.В. Цицина Российской академии наук,  
Москва

## Анатомия прививки некоторых хвойных растений, выполненной способом врасщеп

В статье изложены результаты изучения анатомии прививки *Pinus nigra* Arn. на *Pinus sylvestris* L. и прививки *Picea pungens* «Glauca» на *Picea abies* (L.) Karst. спустя восемь месяцев после выполнения прививочной операции способом врасщеп.

Установлено, что разный возраст тканей прививки не препятствует регенерационному процессу. Удачное совпадение одноименных тканей привоя и подвоя имеет значение, так как весь процесс регенерации протекает быстрее, чем у прививок, у которых нет такого совпадения.

**Ключевые слова:** анатомия прививки; хвойные растения; подвой; привой; срастание; регенерация.

**M. T. Krstev** –  
Leading Researcher, Doctor Sc. Biology  
**S. A. Protas** –  
Post-graduate Student  
Federal State Budgetary Institution  
for Science Main Botanical Gardens  
named after N. V. Tsitsin  
Russian Academy of Sciences,  
Moscow

## Anatomy of cleft grafting in some coniferous plants

The article deals with the results of study on anatomy of concrescence between stock and scion of such grafts as *Pinus nigra* Arn. to *P. sylvestris* L. and *Picea pungens* «Glauca» to *P. abies* (L.) Karst. eight months after the end of grafting operation done by spikes.

Different ages of grafting component tissues do not prevent regeneration process. Successful coincidence of homonymous tissues of stock and scion is very important, because the whole regeneration process runs faster compared with the grafts without such coincidence.

**Key worlds:** anatomy of grafting; coniferous plants; stock; scion; concrescence; regeneration.

В процессе срастания прививок, в том числе и у хвойных растений, есть некоторые общие закономерности, такие, как образование изолирующего слоя на плоскости прививочных срезов, образование послепрививочного каллуса, прорыв и рассасывание изолирующего слоя, установление связи между проводящими системами подвоя и привоя.

Весь этот процесс, скорость его протекания в целом и отдельных этапов напрямую зависит от способа прививки. Разные способы выполненных срезов для прививочной операции обнажают разные по величине участки разных тканей у обоих компонентов прививки, при соединении которых образуются различные тканевые комбинации соприкосновения. Отсюда следует, что в любой прививочной комбинации в регенерационном процессе будут иметь место как общие закономерности его протекания, так и сугубо индивидуальные, которые

будут определяться видовыми особенностями компонентов прививки, их собственным возрастом, [1–5]. Анатомическое изучение тканей при регенерации имеет не только научное значение, но и большое практическое.

Анатомическая оценка прививки лиственных древесных растений широко освещена в специальной литературе [1, 6, 7]. В то же время вопросу приживаемости прививок хвойных уделено недостаточное внимание. В основном изучалась роль дифференцированных тканей в процессе срастания [8, 9].

В связи с этим задача наших исследований состояла в изучении особенностей срастания прививок, выполненных способом в расщеп (клином) у двух видов хвойных.

Объектами служили прививки *Pinus nigra* Arn. на *Pinus sylvestris* L. и прививки *Picea pungens* «Glauca»

на *Picea abies* (L.) Karst. спустя восемь месяцев после выполнения прививочных операций.

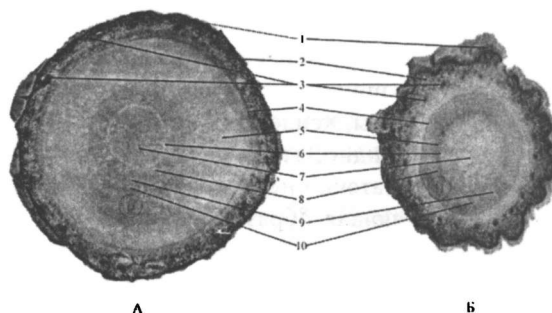
Технически прививочную операцию выполняли следующим образом: спустя два месяца после начала отращивания лидирующего побега у подвоя, укорачивали его на две трети длины. На оставшейся части длиной 4–5 см очищали полностью хвою, после чего делали разрез (сверху вниз) параллельно центральной оси длиной 3–4 см. Привой брали с однолетних побегов, сформировавшихся на боковых ветвях, и после частичного удаления хвои (оставив ее только в области терминальной почки) выполняли с двух сторон срезы, таким образом в нижней части черенка образуется клин длиной 3–4 см. После соединения привоя с подвоем место прививки обвязывали тонким шпагатом.

Анатомическую оценку срастания подвоя и привоя проводили на живом материале, пользуясь ранее примененными нами методиками [10]. Поперечные срезы с различных частей зоны срастания толщиной 1–1,5 мм помещали на рабочую поверхность сканирующего устройства EPSON scan var. 2.73R. На рис. 1 представлены прививки *Pinus nigra* на *P. sylvestris* и *Picea pungens* «Glauca» на *P. abies* по окончании вегетации. Оценивая визуально обе прививки, представленные на рис. 1, их можно отнести к вполне успешным. В зоне срастания между подвоем и привоем наблюдается прочное, без каких-либо аномалий соединение периферийных тканей. У обеих прививок наблюдаются приросты привоев, у которых после окончания вегетации сформировались терминальная и прилегающие к ней боковые почки. Все это свидетельствует о хорошей жизнеспособности прививки спустя восемь месяцев по окончании вегетации. К этому сроку формирование тканей обоих подвоев закончилось без каких-либо отклонений (рис. 2).

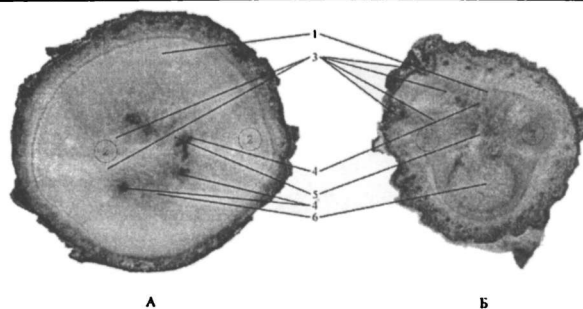
Четко видны границы между допрививочной и послепрививочной ксилемой у обоих подвоев. Накопление под прививочными разрезами большого количества

смолы и выделений внутреннего содержимого смоляных ходов и клеток подвоев не оказало влияние на формирование ксилемы и флоэмы в этой части привоя. Тем не менее наличие повышенного содержания смолы свидетельствует о том, что чуть выше этой зоны были выполнены прививочные разрезы, которые очень четко видны на поперечных срезах с нижней части зоны срастания. В данном случае мы наблюдаем два типа разрезов. В первом случае у прививки сосны черной на сосну обыкновенную прививочный разрез пришел через сердцевину двухмесячного подвоя (рис. 3а). У прививки ели колючей голубой на ель обыкновенную (рис. 3б) разрез пришелся через ксилему и флоэму, не затрагивая сердцевину подвоя. Здесь мы наблюдаем два типа тканевых комбинаций. В первом случае (рис. 3а) прививочный разрез на подвое прошел через ткани сердцевины, ксилемы, камбия и тканей флоэмы и перидермы, а в результате срезов, выполненных клином, на привое были вскрыты те же ткани, что и у подвоя.

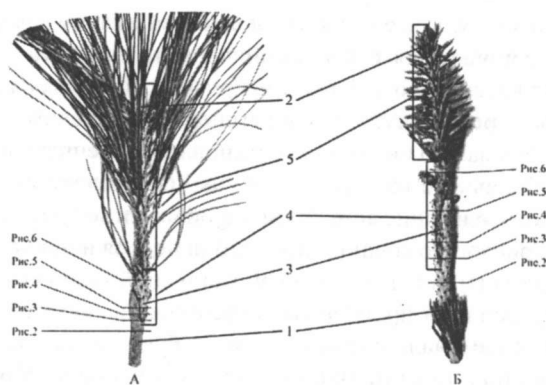
Таким образом, в результате прививочной операции в этой части зоны срастания ткани подвоя соприкасаются с тканями привоя. При этом имеют место следующие тканевые комбинации: со стороны подвоя и привоя соприкасаются одноименные ткани флоэмы и ксилемы, о чем свидетельствует последующий прирост



**Рисунок 2.** Поперечные срезы подвоев *Pinus sylvestris* (А) и *Picea omorica* (Б), представленные на Рис.1. 1 – перидерма; 2 – флоэма; 3 – смоляные ходы флоэмы; 4 – камбиальная зона; 5 – ксилема; 6 – перимедулярная зона сердцевины; 7 – сердцевина; 8 – смоляные ходы ксилемы; 9 – сердцевинные лучи; 10 – граница между до- и послепрививочной ксилемой; 11 – межклеточное накопление смолы (увел. x10)



**Рисунок 3.** Поперечные срезы с нижней части зоны срастания у прививок, представленных на Рис.1. 1 – подвой; 2 – привой; 3 – границы срастания; 4 – остатки изолирующей прослойки; 5 – прорывы изолирующей прослойки; 6 – сердцевина подвоя (увел. x10)

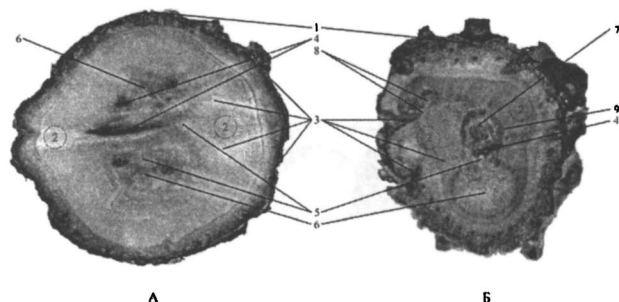


**Рисунок 1.** Прививка клином *Pinus nigra* на *Pinus sylvestris* (А) и *Picea pungens* «Glauca» на *Picea omorica* (Б), спустя 8 месяцев после выполнения прививочной операции. 1 – подвой; 2 – привой; 3 – зона срастания; 4 – длина подвоя в момент выполнения прививочной операции; 5 – прирост привоя спустя 8 месяцев после выполнения прививочной операции

этих тканей. Надо подчеркнуть, что возраст тканей не препятствует успешному срастанию подвоя (двухмесячных) и привоя (одногодичные). Другое соотношение тканей и другие тканевые комбинации наблюдаем в том же самом образце прививки в ее центральной части. Здесь сердцевина, перимедуллярная зона сердцевины и сердцевинные лучи подвоя соприкасаются с одногодичной ксилемой привоя. В этой части прививки более активную роль играет ткань привоя, о чем свидетельствуют остатки разорванной изолирующей прослойки. Остатки изолирующей прослойки к этому моменту развития прививки закольцованы, о чем свидетельствует их коричневая окраска. Такое состояние изолирующего слоя не оказывает негативного влияния на жизнеспособность прививки. [2, 9].

На поперечном срезе прививки ель колючая голубая на ель обыкновенную видно, (рис. 3б), что в результате прививочной операции образовались другие тканевые комбинации, чем рассмотренные выше (рис. 3а)

В данном образце (рис. 3б) разрез прошел сверху вниз параллельно сердцевине двухмесячного побега подвоя, не затрагивая ее, и в результате со стороны подвоя соединились двухмесячная ксилема, флоэма и камбиальный слой, а со стороны привоя одногодичные ксилема, флоэма, камбиальная зона и сердцевина. В данном образце между тканями подвоя и привоя наблюдается прочная тканевая связь. Видно, что спустя восемь месяцев после выполнения прививочной операции с обеих сторон прививочного клина восстановлена целостность флоэмы, ксилемы и камбиальной зоны (рис. 3б). При этом видно, что последующее разрастание этих тканей достаточно неравномерное и в результате линия, соединяющая образовавшиеся после прививки общие ткани, не круглая (как исходная форма стебля подвоя и привоя), а растянутая извилистая. Причину такого типа срастания мы видим прежде всего в том, что после выполнения прививочной операции, флоэма, ксилема и камбиальная зона привоя не совпали полностью с одноименными тканями у подвоя, то есть имеет



**Рисунок 4.** Поперечные срезы с нижней части зоны срастания у прививок, представленных на Рис.1. 1 – подвой; 2 – привой; 3 – границы срастания; 4 – остатки изолирующей прослойки; 5 – прорывы изолирующей прослойки; 6 – сердцевина подвоя; 7 – сердцевина привоя; 8 – дифференциация в каллусе со стороны привоя, элементы проводящей системы; 9 – граница между до- и послепрививочной ксилемой привоя (увел. x10)

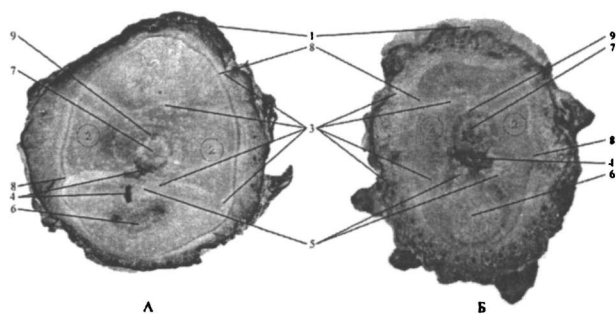
место некоторое смещение одноименных тканей друг относительно друга. В результате такого контакта одноименных тканей соединение камбия привоя и подвоя в раневом каллусе не совпало, что привело к длительной дифференциации клеток каллуса. При таком типе срастания наблюдается некоторое замедление регенерационного процесса.

В центральной части прививки того же самого образца (рис. 3б) наблюдается другой тип тканевых комбинаций. В результате прививочного разреза, как уже отмечали, у подвоя были обнажены ткани флоэмы, камбия и ксилемы, а со стороны привоя, кроме перечисленных тканей была затронута перидерма сердцевины и часть самой сердцевины. В данной тканевой комбинации в регенерации каллусной ткани более активно участвует двухмесячная ксилема и камбий подвоя. Под давлением образовавшегося со стороны подвоя раневого каллуса, наблюдается мощный прорыв изолирующей прослойки. Каллус подвоя вклинивается не только в каллус привоя, но и проникает дальше в область сердцевины привоя.

Оценивая состояние прививок по образцам, взятым из средней части зоны срастания, можно отметить, что в конце первой послепрививочной вегетации регенерационные процессы протекали по-разному и это, прежде всего зависело от технического выполнения прививочных операций и тканевых комбинаций (рис. 4).

В средней части прививки сосны черной на сосну обыкновенную (рис. 4а) наблюдали успешное срастание, о чем свидетельствует в первую очередь восстановленная целостность камбиального кольца и его функции. Наличие в этой части прививки остатков не рассосавшейся изолирующей прослойки не оказало влияния на успешное срастание. На образце прививки ели колючей голубой на ель обыкновенную видно, что успешное срастание подвоя и привоя произошло только в тех местах, совмещались одноименные ткани (рис. 4б). Здесь видно, что произошло восстановление целостности камбиального кольца и его функции. В противоположной стороне прививки флоэма привоя вошла в контакт с ксилемой подвоя и в результате такой тканевой комбинации камбий привоя соприкасался с ксилемой подвоя, а камбий подвоя, соответственно с флоэмой привоя. Поскольку камбий играет решающую роль в регенерации раневого каллуса, очень важно быстрое восстановление непрерывности камбиального кольца и его функции. На этом образце видно, что в конце вегетации в этой части зоны срастания не произошло соединения камбия подвоя и привоя. В то же время видно, что в раневой каллусной ткани со стороны привоя идет процесс дифференциации специализированных камбиальных клеток, и он будет продолжаться до тех пор, пока не произойдет соединение камбия и в этой части прививки. Надо отметить, что к концу вегетации привой в зоне срастания имеет двухгодичный возраст. Граница между годичными приростами очень четко видны на поперечном срезе (рис. 4б).

При таком типе соприкосновения тканей подвоя и привоя происходит удовлетворительное срастание хотя



**Рисунок 5.** Поперечные срезы с верхней части зоны срастания у прививок, представленных на Рис.1. 1 – подвой; 2 – привой; 3 – границы срастания; 4 – остатки изолирующей прослойки; 5 – прорывы изолирующей прослойки; 6 – сердцевина подвоя; 7 – сердцевина привоя; 8 – соединение камбия подвоя и привоя; 9 – граница между до- и послепрививочной ксилемой привоя (увел. x10)

и не на всех участках. Проведенный анатомический анализ дает основание предположить, что во второй год вегетации регенерационный процесс продолжится до полного восстановления камбиального кольца.

Анатомический анализ и оценка процесса срастания были проведены и для поперечных срезов, взятых с верхней части зоны срастания у обеих прививок (рис. 5).

Спустя 8 месяцев после прививки, в конце первого года вегетации в тех местах соприкосновения тканей подвоя с тканями привоя, где была восстановлена целостность камбиального кольца и, в результате его деятельности образуется непрерывное кольцо из общей для обоих компонентов прививки ксилемы и флоэмы.

Наличие остатков изолирующей прослойки (рис. 5а), образовавшихся между прививочными срезами (рис. 5б), не оказало негативного влияния на срастание тканей. В зоне срастания идет процесс образования послепрививочных тканей у обоих компонентов.

На рис. 6 показаны поперечные срезы привоев непосредственно над зоной срастания. После срастания компонентов прививки в конце первого года вегетации структура стебля сохраняет все признаки, типичные для двухгодичного стебля данного вида.

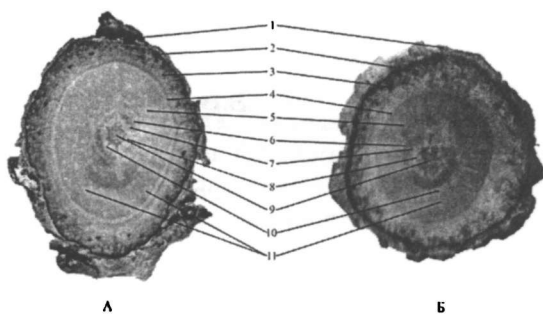
На основании изучения межвидовых прививок *Pinus nigra* на *P. sylvestris* и *Picea pungens* «Glausa» на *P. abies* по окончании первого года вегетации можно сделать следующие выводы:

Прививка хвойных способом в расщеп (клином) весьма перспективна, поскольку при этом способе удается достичь максимального совпадения одноименных тканей

Разный собственный возраст тканей компонентов прививки, участвующих в процессе срастания, не препятствует регенерационному процессу.

Механизм срастания подвоя и привоя у обоих видов хвойных принципиально не отличается от такового у лиственных.

Для успешного срастания удачное совпадение одноименных тканей привоя и подвоя имеет большое значение, так как весь регенерационный процесс протекает



**Рисунок 6.** Поперечные срезы привоя *Pinus nigra* (А) и *Picea pungens* «Glausa» (Б) представленных на Рис.1. 1 – перидерма; 2 – флоэма; 3 – смоляные ходы флоэмы; 4 – камбиальная зона; 5 – годичное кольцо послепрививочной ксилемы; 6 – граница между годичными кольцами; 7 – годичное кольцо допрививочной ксилемы; 8 – перимедулярная зона сердцевинной ксилемы; 9 – сердцевина; 10 – сердцевинные лучи; 11 – смоляные ходы ксилемы (увел. x10)

быстрее и образование общей проводящей системы заканчивается раньше, чем у прививок.

## Литература

1. Кренке Н.П. Хирургия растений (Трансплантация). – М.: Новая деревня. – 1928.
2. Кренке Н.П. Трансплантация растений. – М.: Наука. – 1966.
3. Кръстев М.Т. О влиянии типа привойного щитка на приживаемость прививок клена // Бюл. Гл. ботан. сада. – 1982. – Вып. 126. – С. 63-66.
4. Кръстев М.Т. Рентгенографический метод изучения прививок, оценка и прогнозирование. Автореф. дис. док. биол. наук. – М. 1993.
5. Лапин П.И., Фурст Г.Г., Кръстев М.Т. Анатомические исследования срастания прививок клена остролистного (*Acer platanoides* L.) // Древесные растения в природе и культуре. – М.: Наука, 1983. – С. 161-177.
6. Зорин Ф.М. Хирургия растений. – М.: Знание, 1959.
7. Гавришьева И.Ф. Анатомический анализ процесса срастания при прививках плодовых культур // Тр. Бурят. зоовет. Ин-та (Агрономия и зоотехнология). – 1960. – Вып. 14. – С.13-26.
8. Фурст Г.Г., Богданов Б. Раневые реакции тканей секреторной системы коры в прививках сосны румелийской на сосну обыкновенную // Лесоведение. – 1976. – Т. 5-6, № 3. – С. 74-83.
9. Фурст Г.Г., Богданов Б. Влияние прививочного ранения на структуру и функцию смоляных ходов стебля в межвидовых прививках сосен // Лесоведение. – 1978. – Т. 5-6, № 3. – С. 50-59.
10. Кръстев М.Т., Бондорина И.А., Протас С.А. Оценка регенерационного процесса в зоне срастания у прививки сосны горной (*Pinus mugo* Turta) на сосну обыкновенную (*Pinus sylvestris* L.) // Материалы конф. Ботанические сады в современном мире: теоретические и прикладные исследования. – М.: КМК, 2011. – С. 361-366.

E-mail: botkrstev@mail.ru

**О.В. Шелепова** –

канд. биол. наук,  
ст. н. с.

**В.В. Кондратьева** –

канд. биол. наук,  
ст. н. с.

**Т.В. Воронкова** –

канд. биол. наук,  
ст. н. с.

**Л.С. Олехнович** –

м. н. с.

**О.Л. Енина** –

инженер

Федеральное государственное  
бюджетное учреждение науки

Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина  
Российской академии наук,  
Москва

## Физиолого-биохимические аспекты длительного воздействия света неизменного спектрального состава на мяту (*Mentha*)

Изучали действие длительного освещения светом неизменного спектрального состава на растения мяты. У двух сортов мяты, полученных на основе *Mentha piperita* L. и *M. arvensis* L. определяли биометрические характеристики отдельных органов, их массу, содержание пигментов, уровень салициловой и хлорогеновой кислот и состояние мембран клеток листьев. Опыт проводили по двум вариантам освещения светодиодными панелями: вариант I – красный свет, смесь квантов 420 нм и 620 нм, в соотношении 1:3 (KC1); вариант II – красный свет, смесь квантов 420 нм и 660 нм, в соотношении 1:3 (KCII); контроль (K) – белый свет люминисцентных ламп. Наиболее негативное влияние на растения оказывало длительное воздействие KCII. Растения в первом варианте были более адаптированы к условиям воздействия среды. Наблюдалось различие по сортам.

**Ключевые слова:** *Mentha arvensis*, *M. piperita*, красный свет, светодиодные панели, стресс.

**O.V. Shelepova** –

Cand. Sc. Biology Senior Researcher

**V.V. Kondrat'eva** –

Cand. Sc. Biology Senior Researcher

**T.V. Voronkova** –

Cand. Sc. Biology Senior Researcher

**L.S. Olechnovich** –

Junior Researcher

**O.L. Enina** –

Engineer

Federal State Budgetary Institution  
for Science Main Botanical Gardens

named after N.V. Tsitsin

Russian Academy of Sciences,

Moscow

## Physiological-biochemical aspects of prolonged constant spectral quality lighting action on mint (*Mentha*)

The effect of prolonged LED's light of constant spectral quality on two cultivars of *M. piperita* and *M. arvensis* was investigated. Biometric and physiological characteristics such as vegetative mass, pigment content, content of salicylic acid and status of leaf cell membranes were determined in plant organs. The experiment was carried out in two variants: I – red light, a mixture of photons 420 nm and 620 nm, in a ratio 1:3; II – red light, a mixture of photons 420 nm and 660 nm, in a ratio 1:3. Red LED's light II had a negative effect on plants. Plants under red I LEDs light were better adapted in comparison with plants under red II LED's light. The difference in growth parameters was observed between the cultivars.

**Keywords:** *Mentha arvensis*, *M. piperita*, red light, LED's, stress.

Мята – одно из важнейших эфиромасличных растений, широко используемое как для получения аптечного листа, так и для выделения эфирного масла, применяемого в медицинской, пищевой и парфюмерной промышленности. Ключевую роль в развитии мяты, а также в формировании ее секреторного железистого аппарата играет свет, определяя направленность фотоморфогенеза, регулируя ход ряда метаболических процессов, и, в конечном итоге, синтез вторичных метаболитов, входящих в состав эфирного масла. Важна не только интенсивность освещения, оптимальность которой варьирует в зависимости от вида растений, но и спектральный состав света, который также видоспецифичен [1]. В фотоморфогенезе растению особенно важен свет красной и синей частей спектра [2]. Увеличение квантов красного света может активировать альтернативные пути транспорта электронов в тилакоидных мембранах хлоропластов, менять интенсивность фотосинтеза [3]. Известно, что свет различного спектрального состава влияет на функционирование гормональной системы растений [4] и, как следствие этого, на регулирование многих метаболических процессов, включая систему ответных протекторных реакций на стрессовые воздействия окружающей среды. [5]. Так, в ряде экспериментов у растений на красном свете обнаружено повышенное содержание активных форм кислорода и липоксидаз, образующихся при нарушении окислительно-восстановительного гомеостаза клеток. Однако, при этом у растений синтезировались ферменты, разрушающие продукты окисления, что указывало на включение протекторных механизмов [6].

Возникает вопрос, может ли спектральный состав света непосредственно оказывать негативное влияние на растение при длительном освещении без смены соотношения его квантовых компонентов? Это становится особенно актуальным при выращивании растений в защищенном грунте, где все более широко используются светодиодные панели, позволяющие создать комбинацию света с длиной волны, оптимальной для роста и развития того или иного растения.

Целью нашего исследования было определение жизнеспособности растений двух сортов мяты, выведенных на основе *Mentha arvensis* L. и *M. piperita* L., при длительном (6 месяцев) освещении светодиодными панелями с неизменным спектральным составом света.

Для этого были проанализированы биометрические и физиолого-биохимические параметры целого растения и его органов: длина побегов, их число, масса подземной части растения, размеры, число и суммарная масса листьев, соотношение надземной и подземной массы растения, а также состояние мембранной системы листьев, содержание в их тканях пигментов, салициловой (СК) и хлорогеновой кислот (ХК).

**Материалы и методы:** Объектом исследования служили два сорта мяты, выращенные на экспериментальном участке лаборатории физиологии и биохимии растений ГБС РАН: сорт Митчамская, выведенный на

основе *M. piperita* и сорт Памяти Кириченко, полученный методом аналитической селекции из *M. arvensis* флоры северного Вьетнама. В конце вегетационного периода у каждого сорта были взяты фрагменты корневика с двумя почками и посажены в вегетационные сосуды с почвой, по три фрагмента в каждый сосуд. Сосуды поместили в климатические камеры со светом различного спектрального состава: контроль (К) – белый свет от люминесцентных ламп; вариант I – красный свет от светодиодных панелей при длине волны 420 нм и 620 нм в соотношении 1:3 (КCI); вариант II – красный свет от светодиодных панелей при длине волны 420 нм и 660 нм в соотношении 1:3 (KCII). Интенсивность освещения во всех вариантах 180 мкмоль/м<sup>2</sup>с. Температура воздуха ночью 18–20°C, днем 26–28°C, влажность воздуха 75–80%, фотопериод 18 часов. Опыт проводили в течение шести месяцев, в трехкратной повторности на базе лаборатории искусственного климата кафедры физиологии растений Российского государственного аграрного университета – МСХА им. К.А. Тимирязева.

После завершения опыта растения были вынуты из сосудов и отмыты от почвы. Затем произведен ряд биометрических измерений в каждом варианте. Подсчитано число побегов, их высота, число узлов и размеры междоузлий, определены масса отдельных органов (стеблей, листьев, корней) и соотношение массы подземной и надземной частей растения. Для определения функционального состояния мембран клеток листьев, их высечки диаметром 0,5 см помещали в бидистиллят, выдерживали 24 часа в термостате при температуре 26°C и измеряли электропроводность элюата на кондуктометре. Далее методом атомно-адсорбционной спектроскопии и ионометрии в элюате определяли содержание ионов K<sup>+</sup>, Na<sup>+</sup>, NO<sub>3</sub><sup>-</sup>. Фотосинтетические пигменты листьев анализировали фотоколориметрическим методом по общепринятой методике [7]. Антоцианы извлекали из тканей листьев трехкратным замораживанием в 0,1M HCL. Оптическую плотность элюата определяли на спектрофотометре при длине волны 530 нм (максимум поглощения антоцианов) и при длине волны 657 нм (максимум поглощения хлорофилла). Количество антоцианов вычисляли по формуле  $A_{530} - 0,25A_{657}$ .

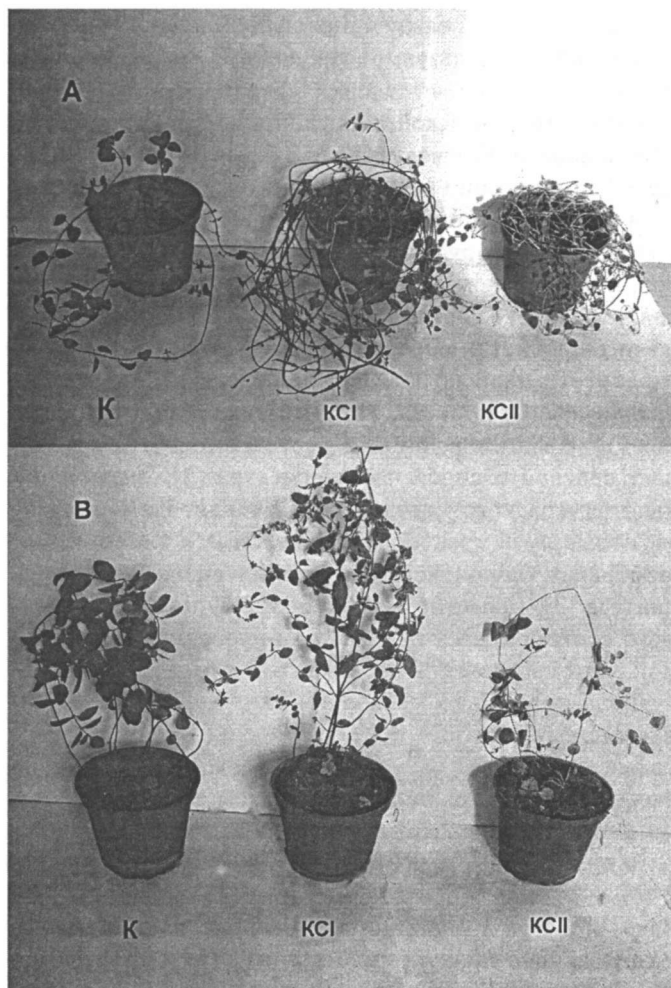
Одним из индикаторов стрессового состояния растений является уровень низкомолекулярных фенолов в их тканях. В свежих листьях мяты проанализировали уровень салициловой и хлорогеновой кислот. Навеску растительной ткани заливали 80% этанолом, гомогенизировали, центрифугировали при 15000 обр./мин, надосадочную жидкость фильтровали, экстракт упаривали на ротационном испарителе при 40°C досуха, осадок растворяли в 96% этаноле. Далее очистку проводили методом тонкослойной хроматографии на силиколовых пластинках: для выделения СК в системе хлороформ: этилацетат: уксусная кислота (100:100:1); для ХК в системе бутанол : уксусная кислота : вода (6:1:2). На заключительном этапе исследования применяли метод



ВЭЖХ с изократической системой приборов Стайер (Аквилон, Россия) по внешнему стандарту на колонке RP-18 с обращенной фазой, подвижная фаза ацетонитрил : вода : уксусная кислота, 50:49:1, детектирование на спектрофотометре при длине волны 280 нм.

**Результаты и обсуждение:** Габитус растений обоих сортов мяты существенно изменялся при длительном освещении светодиодными панелями как в первом, так и во втором варианте опыта (рис. 1). Особенно негативно на оба сорта повлияло длительное воздействие излучения с преобладанием квантов красного света с длиной волны 660 нм (табл. 1). Длина побегов в этом варианте увеличилась, но масса их снизилась на несколько граммов у сорта Митчамская и почти в четыре раза у сорта Памяти Кириченко. Общее число побегов также было меньше, чем в контроле. Число листьев возросло, однако они были мелкие и их суммарная масса уменьшилась почти в шесть раз у растений сорта Памяти Кириченко и более, чем в два раза – у сорта Митчамская. Аналогичные изменения в длине побега и размерах листьев на красном свете были отмечены у растений сои. [8]. Масса корней также существенно (в 2–3 раза) снизилась у обоих сортов. В итоге в варианте КСII изменилось соотношение массы надземной и подземной частей растения. Так, у сорта Митчамская зафиксировано почти трехкратное превышение надземной массы над подземной; что указывает на негативные изменения в системе донорно–акцепторных отношений целого растения, в первую очередь в его водном балансе [9, 10].

Красный свет с преобладанием квантов 620 нм не оказал негативного воздействия на биометрические параметры обоих сортов мяты. Отмечено увеличение числа побегов и их массы, листьев. У сорта Митчамская масса и размеры листьев возросли незначительно, увеличилась и масса корня. Благодаря этому соотношение массы побег/корень не изменилось. У сорта Памяти Кириченко масса корней возросла в три раза, а размеры листьев и их суммарный вес уменьшились. В итоге, несмотря на увеличение массы стеблей, превышение



**Рисунок 1.** Изменение габитуса растений мяты под воздействием длительного освещения светом неизменного спектрального состава. А – Сорт Митчамская, В - Сорт Памяти Кириченко. Варианты опыта: контроль – К; вариант I – КСI; вариант II-КСII.

**Таблица 1.** Биометрические параметры отдельных органов растений мяты под воздействием света различного спектрального состава

параметр \ свет	Митчамская			Памяти Кириченко		
	К	КСI	КСII	К	КСI	КСII
высота побега, см	9,50±3,65	36,14±6,22	55,71±10,54	36,31±1,91	64±6,87	42,00±9,26
число побегов, шт	6,00±0,58	4,50±1,50	2,33±0,67	4,33±1,45	2±0,58	3,00±1,00
число узлов на стебле	13,19±1,54	11,89±1,98	15,43±2,89	16,92±0,89	23,83±1,78	12,33±2,62
длина листа, см	1,53±0,007	1,57±0,08	1,50±0,07	3,53±0,13	2,06±0,13	2,08±0,16
ширина листа, см	1,08±0,04	1,10±0,05	0,97±0,04	2,18±0,05	1,32±0,06	1,65±0,08
общее число листьев, шт	117,67	147,5	321,5	111,33	132,8	150
масса листьев, г	7,18	7,89	3,37	23,19	12,12	3,37
масса стеблей, г	8,93	28,25	11,83	8,00	16,38	4,09
масса корней, г	6,68	19,86	1,82	21,83	68,5	6,86
масса побега/ масса корня	2,77	2,77	9,27	1,42	0,44	1,2

надземной массы над массой корней существенно сократилось. Следует отметить, что только в варианте КСІ растения этого сорта мяты перешли в генеративную фазу и образовали цветки как на центральном побеге, так и на боковых ответвлениях. Этот факт может свидетельствовать о видоспецифичности действия света различного спектрального состава [2].

Негативное воздействие того или иного фактора внешней среды отражается на избирательной проницаемости мембран клеток растений к отдельным ионам и небольшим молекулам, включая воду. О состоянии мембран клеток листьев судили по выходу электролитов из высечек листьев в бидистиллят и содержанию влаги в тканях листьев (табл. 2). Под воздействием КСІ у обоих сортов мяты выход электролитов из клеток листьев возрос по сравнению с контролем. Увеличение это произошло за счет ионов  $K^+$ . Водонасыщенность клеток тканей листьев в этом варианте была ниже, чем в контроле. Это указывает на деструктивные изменения в фосфолипидном и белковом слоях мембран и усилении их «текучести», что могло быть вызвано стимуляцией КСІ синтеза нитрат-редуктазы [8] и активности пероксидаз [11].

В варианте КСІІ избирательная проницаемость мембран клеток также изменилась. У сорта Памяти Кириченко выход электролитов возрос, но уже за счет нитратного иона, водоудерживающая способность мембран тканей листьев возросла на 2,7%. У сорта Митчамская в этом варианте водонасыщенность клеток листа превышала контроль, а выход электролитов был ниже контроля. Возможно, спектральный свет в варианте КСІІ мог инициировать протекторные механизмы, направленные на стабилизацию фосфолипидного

комплекса мембран, так как преобладание квантов света той или иной длины волны активирует различные фоторецепторы и неоднозначно влияет на метаболические процессы [5].

Состояние фотосинтетического аппарата растений мяты при длительном действии света неизменного спектрального состава также претерпело существенные изменения. Адаптация растений к изменению интенсивности и спектрального состава света позволяет использовать больше световой энергии, поступающей к растению, изменяя при этом структуру хлоропластов, долю участия в процессе фотосинтеза фотосистемы I и фотосистемы II [11]. Монохромный свет, как правило, снижает уровень фотосинтезирующих пигментов. Комбинации квантов света с различной длиной волны могут корректировать синтез хлорофиллов и соотношение хлорофиллов «а» и «б». В варианте КСІІ оба сорта имели повышенное содержание хлорофиллов «а» и «б», но отношение хлорофилла «а» к «б» было ниже, чем на белом свете (табл. 3). Красный свет, с преобладанием длины волны 620 нм (вариант I) не только снизил отношение хлорофилла «а» к «б», но и уменьшил содержание каждого из них по сравнению с содержанием этих пигментов у растений в контроле. Это может указывать на увеличение доли фотосистемы I в тилакоидных мембранах хлоропластов и включение альтернативного пути транспорта электронов, учитывая невысокую интенсивность освещения [3]

Свет различного спектрального состава также оказал влияние на количество каротиноидов и антоцианов в листьях мяты. Так, в КСІІ уровень антоцианов у обоих сортов снизился почти в два раза, а в КСІ, у сорта Памяти Кириченко, возрос в два раза. Учитывая

**Таблица 2.** Изменение проницаемости мембран клеток листьев мяты под воздействием света различного спектрального состава.  $P \leq 5\%$

свет параметр	Митчамская			Памяти Кириченко		
	К	КСІ	КСІІ	К	КСІ	КСІІ
электропроводность, мкСм	12,22	15,56	9,24	7,58	12,71	9,23
калий, мкг/мл	0,58	0,88	0,20	0,45	0,99	0,15
натрий, мкг/мл	0,11	0,09	0,08	0,08	0,03	0,05
нитратный ион, мг/л	1,199	0,996	0,757	0,802	1,456	1,497
водонасыщенность, %	80	66,24	78,87	79,59	70,15	82,26

**Таблица 3.** Содержание пигментов в листьях мяты в зависимости от различного спектрального состава света

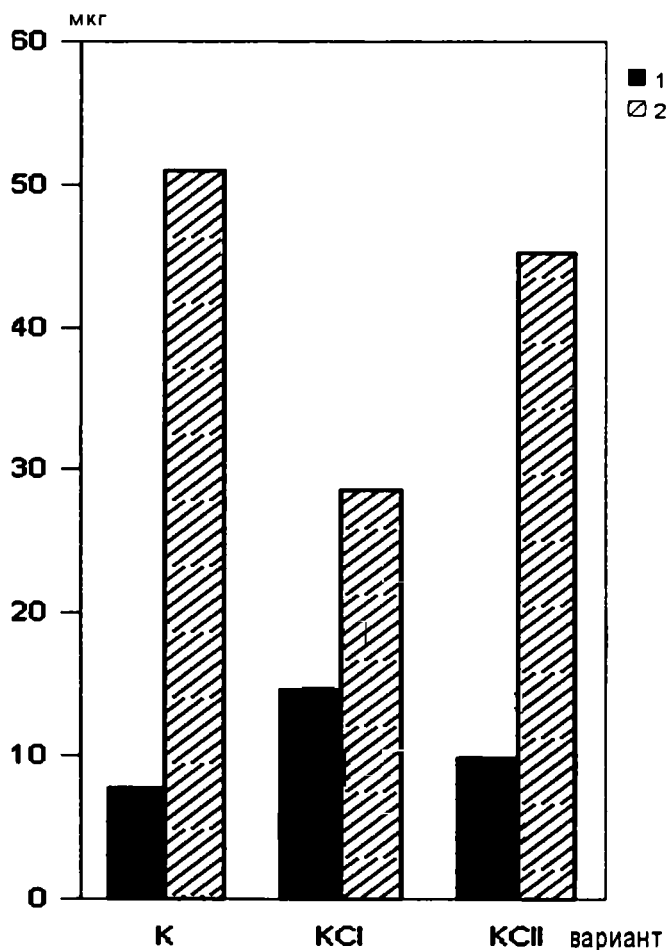
свет параметр	Митчамская			Памяти Кириченко		
	К	КСІ	КСІІ	К	КСІ	КСІІ
хлорофилл «а», мг/г сыр. веса	1,12 ± 0,14	0,68 ± 0,11	1,54 ± 0,11	0,93 ± 0,11	0,59 ± 0,07	0,99 ± 0,09
хлорофилл «б», мг/г сыр. веса	0,77 ± 0,12	0,5 ± 0,09	1,07 ± 0,17	0,58 ± 0,07	0,40 ± 0,11	0,65 ± 0,13
сумма «а»+«б»	1,89 ± 0,27	1,18 ± 0,13	2,61 ± 0,31	1,52 ± 0,21	0,99 ± 0,16	1,63 ± 0,18
соотношение «а»/«б»	1,45 ± 0,18	1,36 ± 0,26	1,44 ± 0,19	1,6 ± 0,19	1,47 ± 0,26	1,52 ± 0,26
сумма каротиноидов, мг/г сыр. веса	0,53	0,36	0,74	0,48	0,38	0,3
сумма антоцианов	0,15	0,11	0,09	0,06	0,16	0,03

участие антоцианов в блокировании свободных радикалов и поддержании окислительно-восстановительного гомеостаза клеток, можно предположить, что изменение уровня этих пигментов связано с включением протекторных реакций в ответ на появление активных форм кислорода и других свободных радикалов при длительном воздействии света неизменного спектрального состава.

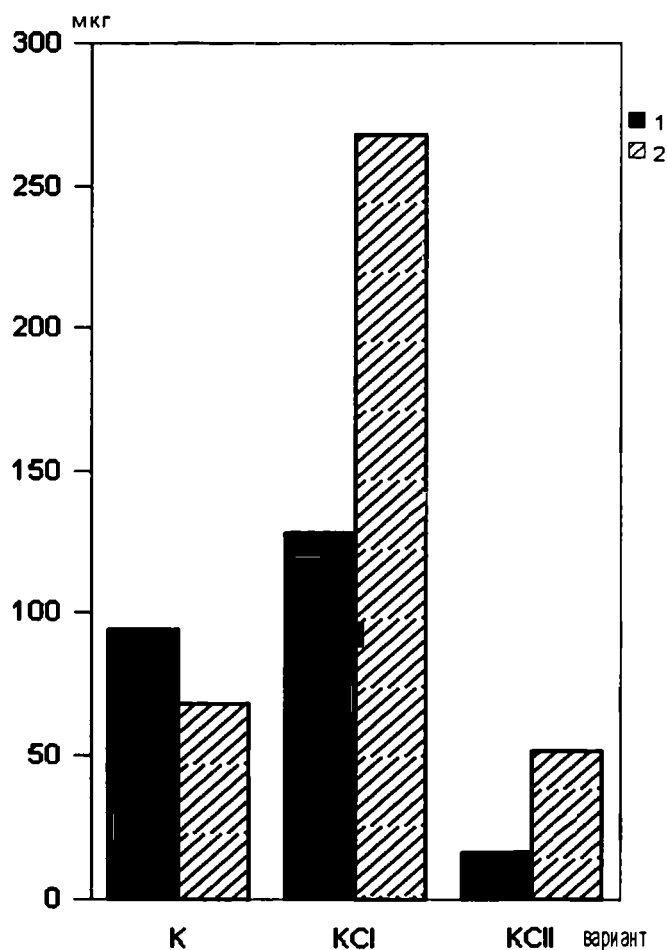
Способность растений изменять свой метаболизм под воздействием внешних условий играет ключевую роль в понимании механизма выживания. Одним из индукторов защитных реакций растений в ответ на биотические и абиотические стрессы является салициловая кислота [12]. Она выполняет важную функцию в регуляции физиолого-биохимических процессов на протяжении всего жизненного цикла растений: включает сигнальную каскадную сеть, связывающую воздействие стрессора на растение и ответ растительного организма на это воздействие. Благодаря взаимосвязанным ступенчатым реакциям, активирующим ряд генов протекторной системы в клетках листа растений происходит регулирование антиоксидантного и

фотосинтетического процессов, измененных интенсивностью и спектром света.

У растений мяты сорта Памяти Кириченко уровень СК возрос при обоих вариантах освещения (рис.2). Однако, в варианте КСІ ее содержание было в два раза выше, чем в контроле. Только в этом варианте растение цвело, а его габитус был ближе к естественному, по сравнению с таковым в варианте КСІІ. Кроме того, на листьях мяты в первом варианте сформировано больше секреторных железок на единицу площади [13] и выход эфирного масла, содержание которого сопряжено с уровнем СК, был выше [14]. Растения сорта Митчамская, хоть и имели более высокий уровень СК в листьях по сравнению с другим сортом, но количество ее снижалось в обоих вариантах. Возможно, здесь был задействован другой протекторный механизм выживания. Одним из составляющих каскадной защитной системы является хлорогеновая кислота (рис. 3). Ее уровень в тканях листа мяты сорта Митчамская был выше в обоих вариантах по сравнению с таковым у сорта Памяти Кириченко, а динамика содержания ХК имела общую тенденцию у обоих



**Рисунок 2.** Содержание салициловой кислоты в листьях мяты при различных вариантах освещения (мкг/г сырого вещества). 1 – сорт Памяти Кириченко, 2 – сорт Митчамская. Варианты опыта: контроль – К; вариант I – КСІ; вариант II – КСІІ.



**Рисунок 3.** Содержание хлорогеновой кислоты в листьях мяты при различных вариантах освещения (мкг/г сырого вещества). К – белый свет, КСІ – вариант I; КСІІ – вариант II; 1 – сорт Памяти Кириченко, 2 – сорт Митчамская. Варианты опыта: контроль – К; вариант I – КСІ; вариант II – КСІІ.

сортов: на КС1 оно возрастало, особенно у сорта Митчамская (в четыре раза), а на КС2 снижалась, по сравнению с белым светом. Следует отметить, что в варианте КС1 растения мяты сорта Митчамская образовывали много столонов (более семи штук, а в контроле и во втором варианте по одному), что способствовало выживанию растений путем вегетативного размножения (рис.1).

Итак, при длительном освещении растений светом невысокой интенсивности неизменного спектрального состава с преобладанием квантов красного света при длине волны 620 и 660 нм, растения мяты двух сортов, выведенных на основе *M. arvensis* и *M. piperita* испытывали негативное воздействие. Менялся их морфогенез и направленность метаболических процессов, что отражалось на габитусе растений: побеги вытягивались, увеличивалось число листьев, но уменьшались их размеры и общая фотосинтезирующая поверхность, снижалось количество хлорофилла и уменьшалось соотношение хлорофилла «а» и хлорофилла «b», что в конечном итоге влияло на продуктивность растений. Существенные изменения произошли на уровне клеток: снизилась избирательная проницаемость их мембран, возрос уровень содержания сигнальных молекул, инициирующих защитные и адаптационные механизмы растений. На красном свете с преобладанием длины волны 620 нм растения обоих сортов проявляли большую способность к адаптации и выживанию за счет вегетативного размножения или перехода к генеративному развитию (цветение, плодоношение).

Таким образом, при использовании светодиодных панелей в тепличных комплексах необходимо учитывать не только интенсивность освещения и спектральный состав света, но и длительность воздействия светом неизменного спектрального состава.

Работа выполнена при частичной поддержке гранта РФФИ 11-04-01820.

### Благодарности

Авторы выражают благодарность сотрудникам кафедры Физиологии растений Российского Государственного аграрного университета – МСХА им. К.А. Тимирязева за помощь в выполнении данной работы.

### Литература:

1. Тихомиров А.А., Золотухин И.Г., Лисовский Г.М., Сидько Ф.Я. Специфика реакций растений разных видов на спектральный состав ФАР при искусственном освещении // Физиология растений. – 1987. – Т. 34. – С. 774–785.
2. Воскресенская Н.П. Фоторегуляторные реакции и активность фотосинтетического аппарата // Физиология растений. – 1987. – Т. 34. – С. 669–684.

3. Егорова Е.А., Дроздова И.С., Бухов Н.Г. Индуцированные дальним красным светом модуляции активности альтернативных путей электронного транспорта, связанных с фотосистемой I // Физиология растений. – 2005. – Т. 52. – С. 805–813.

4. Минич А.С., Минич И.Б., Зеленчукова Н.С. и др. Роль красного люминесцентного излучения низкой интенсивности в регуляции морфогенеза и гормонального баланса *Arabidopsis thaliana* // Физиология растений. – 2006. – Т. 53. – С. 863–868.

5. Кузнецова Е.Н. Роль света в устойчивости растений томата к вирусу табачной мозаики // Автореф. ... дис.канд.биол.наук. 2004, Томск.

6. Shohael A. M., Ali M.B., Yu K. W., Hahn E.J., Islam R.. Effect of Light on oxidative stress, secondary metabolites and induction of antioxidant enzymes in *Eleutherococcus senticosus* somatic embryos in bioreactor. // Proc. Biochem. – 2006. – Vol. 41. – P. 1179–1185

7. Lichtenthaler W., Wellburn A.R.. Determinations of total carotenoids and chlorophylls «a» and «b» of leaf extracts in different solvents. // Biochemical Society Transactions. – 1983. – Vol. 603. – P. 591–592.

8. Barro F., De La Haba P., Maldonado J.M., Fontes A.G.. Effect of Light Quality on Growth, Contents of Carbohydrates, Protein and Pigments, and Nitrate Reductase Activity in Soybean Plant. // Journ. Plant Physiol. – 1989. – Vol. 134. – P. 586–591.

9. Аверчева О.В., Беркович Ю.А., Ерохин А.Н. и др. Особенности роста и фотосинтеза растений китайской капусты при выращивании под светодиодными светильниками. // Физиология растений. – 2009. – Т. 56, № 1 – С.17–26.

10. Maliakal S. K., McDonnell K., Dudley S. A., Schmitt J. Effect of red to far-red ratio and plant density on biomass allocation and gas exchange in *impatiens capensis*. // Int. Plant Sci. – 1999. – Vol. 160 (4). – P. 723–733.

11. Sang-Ho Lee, Rajesh Kumar Tewari, Eun-Joo Hahn, Kee-Yoep Paek. Photon flux density and light quality induce changes in growth, stomatal development, photosynthesis and transpiration of *Withania somnifera* (L.). Dunal. Plantlets. Plant Cell Tiss Organ Cult. – 2007. – Vol. 90 – P. 141–151

12. Mateo A., D. Funck, Per Mühlenbock, Kular B., Mullineaux P. M., Karpisnki S.. Controlled levels of salicylic acid and required for optimal photosynthesis and redox homeostasis. // Journ. Exp. Bot. – 2006. – Vol. 57. № 8. – P. 1795–1807

13. Воронкова Т.В., Шелепова О.В. Формирование секреторных железок на листьях *Mentha L.* под влиянием света разного спектрального состава. // Научн. вед. БГУ. (Естеств. науки) – 2011. – Вып. 14/1. №3. – С. 172 – 176.

14. Бельнская Е.В., Кондратьева В.В., Лау Дам Кы. Динамика содержания абсцизовой кислоты и фенольных соединений в онтогенезе мяты. // Бюл. Гл. ботан. сада. – 1994. – Вып. 170, – С. 47–54

E-mail: lab-physiol@mail.ru

**Е.С. Холопцева** –

канд. биол. наук, ст. н.с.

**С.Н. Дроздов** –

доктор биол. наук, главн. н. с.

**Э.Г. Попов** –

канд. биол. наук, ст. н.с.

**А.Ф. Титов** –

чл.-корр. РАН, зав. лаб.

Федеральное государственное

бюджетное учреждение науки

Институт биологии Карельского

научного центра

Российской академии наук,

Петрозаводск

## Свето-температурная характеристика нетто-фотосинтеза различных видов люпина

В регулируемых условиях внешней среды в рамках планируемого многофакторного эксперимента изучено влияние интенсивности света и температуры воздуха и почвы на нетто-фотосинтез растений трех видов люпина: узколистного (*L. angustifolius*) сорт «Сидерат-38», белого (*L. albus*) сорт «Гамма» и желтого (*L. luteus*) сорт «Брянский» в фазе 6–7 настоящих листьев. Показано, что потенциальный максимум видимого фотосинтеза зависит от генотипа (сорта) и достигается при различной освещенности, температуре воздуха и почвы. Наиболее теплолюбивыми проявили себя растения с. «Брянский», максимум нетто-фотосинтеза которых достигался при освещенности 38,4 клк и температуре воздуха +15,2°C и почвы +17,9°C. У с. «Гамма» – 36,6 клк; +9,2°C и +11,7°C, у с. «Сидерат-38» – 36,0 клк; +6,3°C и +9,0°C, соответственно.

**Ключевые слова:** фотосинтез, температура, освещение, люпин

**E.S. Kholoptseva** –

Cand. Sc. Biology, Senior Researcher

**S.N. Drozdov** –

Doctor Sc. Biology, Chief Researcher,

**E.G. Popov** –

Cand. Sc. Biology, Senior Researcher

**A.F. Titov** –

Corresponding Member of RAS,

Head of Laboratory

Federal State Budgetary Institution

or Science Institute for Biology Karelian

Scientific Center of Russian Academy

of Sciences,

Petrozavodsk

## Light and temperature characteristics of net photosynthesis in various species of lupine

The effect of light, and air and soil temperature on net photosynthesis was investigated in three lupine species (*L. angustifolius* cv. «Сидерат-38», *L. albus* cv. «Гамма» and *L. luteus* cv. «Брянский») under laboratory conditions. The potential maximum of net photosynthesis depended on genotype and on degree of illumination, air and soil temperature.

**Key words:** photosynthesis, temperature, light, lupine

Среди возделываемых бобовых культур наиболее высоким содержанием белка отличаются люпины [1, 2]. Их высокая продуктивность связана с глубокой разветвленной корневой системой, высокой усваивающей способностью, хорошим использованием фосфора из труднорастворимых соединений и активной

фиксацией азота – до 160 кг/га [3, 4]. Помимо этого, интерес к данной культуре обусловлен и рядом других обстоятельств: дефицитом кормового и пищевого белка, отсутствием незанятых плодородных земель, высокой стоимостью азотных удобрений, необходимостью повышения плодородия почв биологическим путем и т.д.

К настоящему времени относительно хорошо изучены вопросы систематики, морфологии, анатомии и агротехники возделывания люпина [5, 6], но весьма ограничены сведения о видовой и, особенно, внутривидовой (сортовой) эколого-физиологической характеристике, выражающейся, в частности, в  $\text{CO}_2$ -газообмене [7] и имеющей особенно важное значение в связи с варьированием природно-климатических условий, характерным для территории нашей страны, даже в пределах одного региона [8, 9]. Последнее определяет потребность в сортах, эколого-физиологическая характеристика которых отвечает конкретным климатическим условиям определенного региона [10]. Между тем, оценка состояния растений в естественных и искусственно созданных ценозах чаще всего базируется на показателях продуктивности и анатомо-морфологических характеристиках, являющихся результатом достаточно продолжительного периода жизнедеятельности растений, на протяжении которого они испытывают влияние значительных флуктуаций многих факторов внешней среды. Чтобы определить воздействие отдельно взятого фактора на формирование и функциональную активность конкретных структур растительного организма необходимо вводить физиологические показатели, которые, однако, используются гораздо реже. Хотя известно, что именно физиологическая пластичность во многом определяет адаптивный потенциал и выживание растений того или иного вида (сорта) в экстремальных условиях внешней среды [10].

Изучение влияния факторов среды на биологические процессы, представляющие собой многопараметрическую систему, стало возможным благодаря разработке методики многофакторных планируемых экспериментов [11]. При их постановке большое значение имеет «отклик» – реакция растений на изменение условий среды и его роль в их жизнедеятельности. Этим требованиям практически полностью отвечает  $\text{CO}_2$ -газообмен, чутко реагирующий на изменения условий внешней среды и

доступный для регистрации без контакта с растением – дистанционно и непрерывно. При составлении плана эксперимента и определении набора сочетаний напряженности факторов среды необходимо, чтобы все уровни интенсивности их воздействий располагались в пределах одной определенной зоны по каждому исследуемому фактору, т.е. важно учитывать зональность их влияния, так как переход границы между одной и другой зоной по интенсивности воздействия, по-видимому, затрагивает геном и ведет к качественным изменениям в реакции организма, так как это, например, происходит при влиянии температурного фактора [12].

Целью нашей работы явилось изучение свето – температурной характеристики нетто – фотосинтеза растений трех видов люпина, получивших наибольшее распространение в России: люпина узколистного (*Lupinus angustifolium* L.) сорт «Сидерат-38», люпина белого (*L. albus* L.) сорт «Гамма» и люпина желтого (*L. luteus* L.) сорт «Брянский» – на ранних фазах их развития.

**Методика.** Растения выращивали в условиях контролируемой среды (фотопериод 14 час, освещенность 12–15 клк, температура воздуха день/ночь 18–22°C) в песчаной культуре при поливе питательным раствором Кнопа, дополненным микроэлементами и pH 6,0–6,2 в сосудах объемом 0,5 л. Посев проводили проросшими семенами по 10 штук на сосуд. Отстающие в росте растения выбраковывали. В фазе 6–7 настоящих листьев сосуды с хорошо и одинаково развитыми растениями помещали в установку для исследования газообмена открытого типа [13], оснащенную газоанализатором Infracal-4 (Германия) с регулированием интенсивности освещенности в диапазоне от 0 до 40 клк и температуры воздуха от +5 до +40°C

Многофакторный планируемый эксперимент проводили в двух повторностях по одиннадцатиточечному плану второго порядка [14], с экспозицией в каждой точке плана 40–50 мин (табл. 1). При изучении влияния на  $\text{CO}_2$ -обмен температуры почвы экспозиция составляла более 2 час.

**Таблица 1.** План и результаты 3-х факторного эксперимента по определению зависимости нетто-фотосинтеза растений трех видов люпина в фазу 6–7 листьев от свето-температурных условий внешней среды.

Е, клк (освещенность)	$T_1$ , °C	$T_2$ , °C	Нетто-фотосинтез, мг/г.ч. сух. в-ва
1	2	3	4
<b>Люпин узколистный, сорт Сидерат 38</b>			
10,000	27,000	17,000	2,796
40,000	7,000	24,000	13,385
40,000	27,000	10,000	11,071
40,000	7,000	10,000	15,124
40,000	27,000	24,000	10,635
10,000	17,000	24,000	3,509
25,000	7,000	24,000	10,635
25,000	17,000	17,000	11,467
10,000	7,000	17,000	6,197
10,000	17,000	10,000	5,583
25,000	17,000	17,000	11,132

Продолжение Таблицы 1.

1	2	3	4
<b>Люпин белый, сорт Гамма</b>			
10,000	27,000	17,000	0,454
40,000	7,000	24,000	9,965
40,000	27,000	10,000	7,365
40,000	7,000	10,000	10,681
40,000	27,000	24,000	8,890
10,000	17,000	24,000	2,298
25,000	7,000	24,000	8,077
25,000	17,000	17,000	8,702
10,000	7,000	17,000	3,929
10,000	17,000	10,000	3,330
25,000	17,000	17,000	8,302
<b>Люпин желтый, сорт Брянский 17</b>			
10,000	27,000	17,000	0,573
40,000	7,000	24,000	9,947
40,000	27,000	10,000	9,340
40,000	7,000	10,000	11,652
40,000	27,000	24,000	11,153
10,000	17,000	24,000	2,487
25,000	7,000	24,000	8,303
25,000	17,000	17,000	11,671
10,000	7,000	17,000	3,811
10,000	17,000	10,000	3,977
25,000	17,000	17,000	11,241

**Результаты.** Обработка зарегистрированных значений освещенности, температуры воздуха и почвы и соответствующей им скорости CO<sub>2</sub>-газообмена методом регрессионного анализа (пакет программ STATGRAPHICS 5,0) позволили получить уравнение связи (модель) с численными коэффициентами, отражающее реакцию нетто – фотосинтеза или дыхания растений на изменения условий среды:

$$PN=9,93-9,937 \cdot C+0,680484 \cdot E+0,0023407 \cdot E \cdot T_1+0,0035 \cdot E \cdot T_2+0,00347 \cdot C \cdot T_1 \cdot T_2+1,8956 \cdot C^2-0,010143 \cdot E^2-0,0091042 \cdot T_1^2-0,008164 \cdot T_2^2$$

где:

PN – нетто-фотосинтез, мг/г\*ч сух. вещества,  
 C – блоковая переменная, C=1 (люпин узколистный),  
 C=2 (люпин белый), C=3 (люпин желтый), [15],

E – освещенность, клк,  
 T<sub>1</sub> – температура воздуха, °C,  
 T<sub>2</sub> – температура почвы, °C,  
 R<sup>2</sup> – коэффициент множественной детерминации = 97,7, стандартная ошибка (σ)=0,69

Модель позволяет установить уровни и условия максимума и оптимума, световые и температурные кривые газообмена в пересчете на единицу сухой массы растений.

Исследования показали (табл. 2), что потенциально возможный уровень нетто-фотосинтеза изученных сортов, относящихся к трем видам люпина и свето-температурные условия внешней среды, обеспечивающие его достижение, значительно различаются. Наибольший потенциальный максимум видимого фотосинтеза отмечен у растений

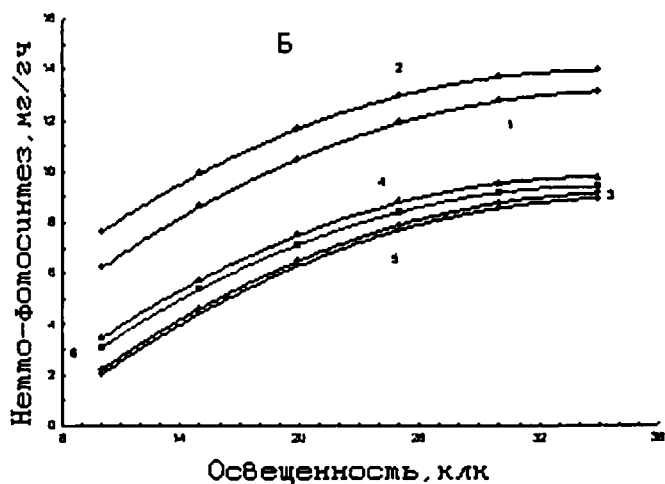
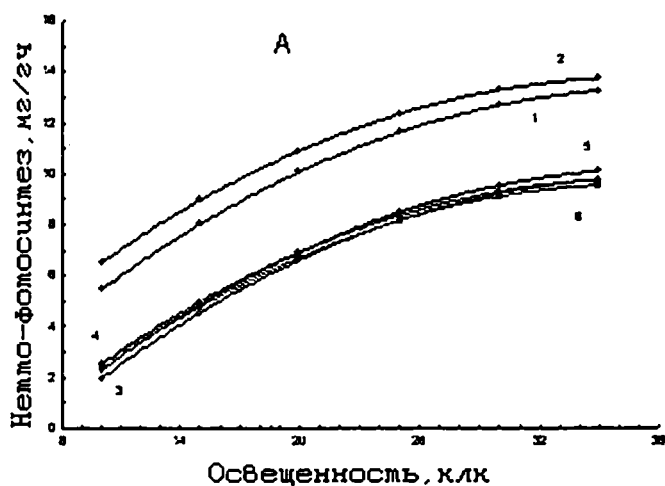
**Таблица 2.** Потенциально возможные максимум и оптимум нетто-фотосинтеза растений люпина в фазе 6–7 листьев при естественном содержании в воздухе CO<sub>2</sub> и свето-температурные условия внешней среды, обеспечивающие их достижение

Вид, сорт	Нетто-фотосинтез, мг/гч сух. вещ-ва		Условия внешней среды, обеспечивающие достижение					
			максимума			оптимума		
	максимум	оптимум	освещенность, клк	т-ра воздуха, °C	т-ра почвы, °C	освещенность, клк	т-ра воздуха, °C	т-ра почвы, °C
люпин узколистный, сорт «Сидерат-38»	14,7	13,21	36,0	6,30	9,02	24-55	<5-19	<5-18
люпин белый, сорт «Гамма»	11,3	10,17	36,6	9,20	11,75	27-50	<5-19,5	2,2-21
люпин желтый, сорт «Брянский»	12,04	10,83	38,4	15,16	17,88	28-50	5-26	7-28

сорта «Сидерат-38». Этот же сорт наименее требователен к условиям внешней среды, особенно температурным, в том числе и почвы. Растения достигают потенциального максимума нетто-фотосинтеза при меньшей интенсивности света, что в совокупности с температурными требованиями объясняет его успешное районирование в северо-западных районах нашей страны. Наиболее требовательны к свето-температурным условиям внешней среды растения сорта «Брянский» (люпин желтый).

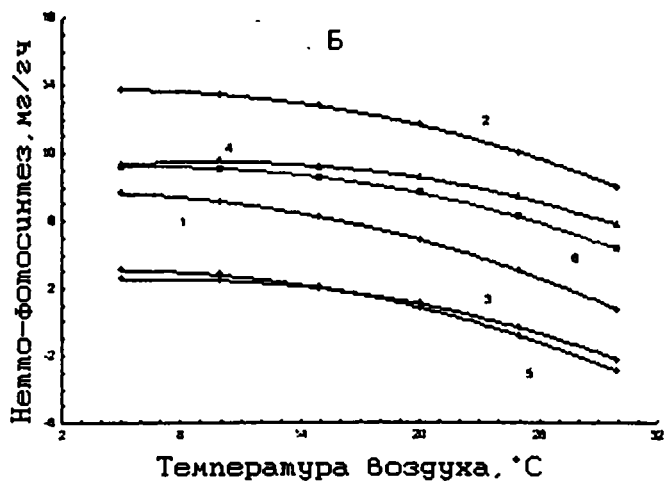
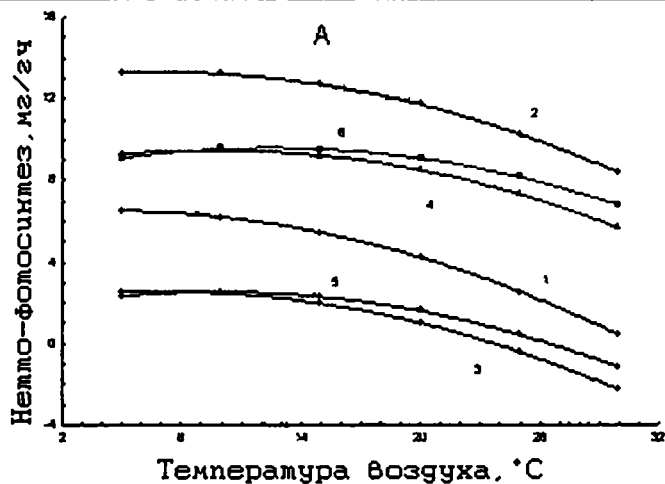
Анализ модели показал, что влияние температуры воздуха на нетто-фотосинтез растений люпина зависит как от сорта (вида), так и сопутствующих условий среды (рис. 1 и 2). При этом наибольшее влияние на интенсивность видимого фотосинтеза из факторов внешней среды, в пределах исследованного температурного диапазона,

оказывает свет, особенно при оптимальной температуре почвы, что свидетельствует, судя по наклону кривых [16, 17], об увеличении КПД его использования. При этом, по степени влияния света ( $\Delta PN/\Delta E$ ) на нетто-фотосинтез исследуемые сорта очень близки, и при оптимальной температуре почвы и воздуха  $+15^\circ\text{C}$  она находится в пределах 0,312–0,316, а при низких температурах понижается до 0,252. В то же время степень влияния температуры воздуха возрастает с понижением освещенности и температуры почвы и зависит от сорта. Так, при температуре почвы  $+5^\circ\text{C}$  и освещенности 10 клк – степень влияния температуры воздуха у растений сорта «Сидерат-38» – 0,276, у растений сорта «Гамма» – 0,240 и сорта «Брянский» – 0,188, а при температуре почвы  $+15^\circ\text{C}$  и освещенности 30 клк – 0,196; 0,148 и 0,092 соответственно. Кроме того, с увеличением



**Рисунок 1.** Влияние интенсивности света на нетто-фотосинтез растений трех видов люпина при температурах почвы  $+15^\circ\text{C}$  (А) и  $+5^\circ\text{C}$  (Б) и двух температурах воздуха: 1 – люпин узколистый сорт Сидерат 38 – номера у кривых на рисунке – при  $+5^\circ\text{C}$

- 2 – люпин узколистый сорт Сидерат 38 – при  $+15^\circ\text{C}$
- 3 – люпин белый сорт Гамма – при  $+5^\circ\text{C}$
- 4 – люпин белый сорт Гамма – при  $+15^\circ\text{C}$
- 5 – люпин желтый сорт Брянский – при  $+5^\circ\text{C}$
- 6 – люпин желтый сорт Брянский – при  $+15^\circ\text{C}$



**Рисунок 2.** Влияние температуры воздуха на нетто-фотосинтез растений трех видов люпина при температурах почвы  $+15^\circ\text{C}$  (А) и  $+5^\circ\text{C}$  (Б) и двух интенсивностях света: 1 – люпин узколистый сорт Сидерат 38 – номера у кривых на рисунке – при 10 клк

- 2 – люпин узколистый сорт Сидерат 38 – при 30 клк
- 3 – люпин белый сорт Гамма – при 10 клк
- 4 – люпин белый сорт Гамма – при 30 клк
- 5 – люпин желтый сорт Брянский – при 10 клк
- 6 – люпин желтый сорт Брянский – при 30 клк



интенсивности света в пределах возрастания световой кривой условия максимума нетто-фотосинтеза сдвигаются в сторону повышенных температур воздуха, в исследованном диапазоне температуры почвы. Смещение максимума видимого фотосинтеза в сторону повышения температуры воздуха при возрастании уровня освещенности, по-видимому, связано с необходимостью ускорения биохимических процессов темновой фазы [18]. Снижение интенсивности нетто-фотосинтеза при достижении температуры выше определенного уровня происходит в результате ряда причин, в том числе и значительного возрастания дыхания поддержания. Различия в степени влияния температуры воздуха при низких и оптимальных значениях интенсивности света и температуры почвы, вероятно, связаны с зональностью влияния факторов среды на биологические процессы [19]. Снижение интенсивности нетто-фотосинтеза при достижении определенного уровня освещенности происходит как в результате отрицательного фототаксиса хлоропластов, так и активизации процессов, приводящих к накоплению свободных радикалов и появлению избыточного количества возбужденной энергии, не используемой в фотосинтезе и ведущей к фотодинамическому эффекту и разрушению хлоропластов, в основе чего лежит фотоокисление, сенсibiliзируемое хлорофиллом [20].

Таким образом, проведенные эксперименты показали, что исследованные виды люпина значительно различаются между собой не только по потенциально возможному уровню интенсивности нетто-фотосинтеза, но и по светотемпературным условиям, обеспечивающим их достижение. Значительно более теплолюбивым, по сравнению с представителями двух других видов, проявил себя люпин желтый (сорт «Брянский»), как в отношении температуры почвы, так и температуры воздуха, при относительно узком диапазоне оптимальной интенсивности света. Наименее требовательным к теплу, при наиболее высоком возможном уровне потенциального видимого фотосинтеза, оказался люпин узколистный (сорт «Сидерат-38»). Этот же сорт имеет и наиболее широкий диапазон интенсивности света, обеспечивающий достижение оптимума нетто-фотосинтеза, что делает возможным его успешное выращивание в северных регионах нашей страны.

Учитывая, что фотосинтез является одним из главных продукционных процессов растений, условия внешней среды, обеспечивающие достижение оптимума видимого фотосинтеза можно рассматривать как экологический оптимум исследуемого объекта (вида, сорта, генотипа), а статистические модели, полученные на основании планируемых многофакторных экспериментов и отражающие отклик растения на флуктуации факторов внешней среды как эколого-физиологическую характеристику объекта, находящегося на конкретной фазе своего развития.

## Литература

1. *Майсурия Н.А.* История культуры люпина. // Люпин. – М.: Изд-во ТСХА, 1962. – С. 11–48.
2. *Медведев П.Ф., Сметанникова А.И.* Кормовые растения Европейской части СССР. – Л.: Колос, 1961.

3. *Алексеев Е.К.* Слабоалкалоидные люпины как кормовая культура // Кормовые люпины. – М.: Госизд. с/х литературы, 1959. – С. 5–48.

4. *Прянишников Д.Н.* Люпин на службе социалистическому земледелию. // Люпин. – М.: Изд-во ТСХА, 1962. – С. 5–10.

5. *Барбацкий С.* Люпин. – М.: Изд-во иностр. литературы, 1959.

6. *Gladstones Y., Atkins C.A., Hamblin Y.* Lupin as Crop Plants. Biology, Production and Utilization. – Cambridge: Univ. Press, 1998.

7. *Chaves M. M., Osorio M. L., Osorio J., Pereira J. S.* The photosynthetic response of *Lupinus album* to high temperature is dependent on irradiance and leaf water status. // *Photosynthetica*. – 1999. – Vol. 27, № 4. – P. 521–528.

8. *Романенко Г.А.* Сельскохозяйственная наука в России в 21 веке // *Вестн. РАСХН*. – 1999. – № 2. – С. 3–7.

9. *Михайличенко Б.П.* Экологические и эволюционные подходы и адаптивные методы в селекции кормовых культур для экологизации сельского хозяйства России // *Сельскохозяйственная биология*. – 2007. – № 1. – С. 21–27.

10. *Жученко А.А.* Адаптивная стратегия селекции растений. – М.: Агроруд, 2003. – Т.1.

11. *Курец В.К., Попов Э.Г.* Моделирование продуктивности и холодоустойчивости растений. – Л.: Наука, 1978.

12. *Дроздов С.Н., Курец В.К.* Некоторые аспекты экологической физиологии растений. – Петрозаводск: Изд-во ПГУ, 2003.

13. *Таланов А.В., Безденежный В.А., Хилков Н.И.* Установка для исследования газообмена интактных растений // Влияние факторов внешней среды и физиологических веществ на терморезистентность и продуктивность растений. – Петрозаводск: Карел. филиал АН СССР, 1982. – С. 142–150.

14. *Голикова Т.И., Панченко Л.А., Фридман М.З.* Каталог планов второго порядка. – М.: Изд-во МГУ, 1974. – Вып. 47. Ч.1.

15. *Драйнер Н., Смит Г.* Прикладной регрессионный анализ. – М.: Статистика, 1973.

16. *Малкина И.С., Цельникер Ю.Л., Якшина А.М.* Фотосинтез и дыхание подростка. – М.: Наука, 1970.

17. *Новосельцев В.Н.* Теория управления и биосистемы. – М.: Наука, 1978.

18. *Таланова Т.Ю., Марковская Е.Ф.* Влияние температурных и световых условий на характеристики фотосистем пшеницы // Физиологические аспекты продуктивности растений. Матер. научно-методич. конф. – Орел, 2004. – Ч.1. – С. 93–98.

19. *Коломейченко В.В., Холотцева Е.С., Попов Э.Г., Дроздов С.Н.* Влияние света и температуры на нетто-фотосинтез сортов клевера лугового // *Вестн. РАСХН*. – 2006. – №6. – С.40–43.

20. *Кислюк И.М.* Функциональные и структурные изменения в клетках листьев теплолюбивых растений при действии низких положительных температур на свету и в темноте. // *Биофизика*. – 1964. – Т 9. № 4. – С. 463–469.

*E-mail:* holoptseva@krc.karelia.ru

**Н.И. Джуренко** –  
Национальный ботанический сад  
им. Н.Н. Гришко НАН Украины,  
Киев

**Е.П. Паламарчук** –  
Национальный ботанический сад  
им. Н.Н. Гришко НАН Украины,  
Киев

**И.С. Косенко** –  
доктор биол.наук, директор  
национального дендропарка  
«Софиевка» НАН Украины,  
Умань

**С.А. Четверня** –  
Национальный ботанический сад  
им. Н.Н. Гришко НАН Украины,  
Киев

## Представители рода *Corylus* – источники комплекса биологически активных веществ.

Представлены результаты изучения комплекса биологически активных веществ, таких как витамины, жирные кислоты, полифенолы и полисахариды, в растениях лещины обыкновенной (*Corylus avellana* L.) и ее сортов.

**Ключевые слова:** *Corylus*, биологически активные вещества

**N.I. Dzhurenko** –  
National Botanical Gardens  
named after N.N. Grishko  
National Academy of Sciences of the Ukraine,  
Kiev

**E.P. Palamarchuk** –  
National Botanical Gardens  
named after N.N. Grishko  
National Academy of Sciences of the Ukraine,  
Kiev

**I.S. Kosenko** –  
Doctor Sc. Biology, Director  
of National Dendrological Park «Sofievka»  
National Academy of Sciences of the Ukraine,  
Uman

**S.A. Chetvernaya** –  
National Botanical Gardens  
named after N.N. Grishko  
National Academy of Sciences of the Ukraine,  
Kiev

## Plants of the genus *Corylus* – sources of biologically active substances

The results of investigation on a complex of biologically active substances, such as vitamins, higher fatty acids, polyphenols and polysaccharides, in plants of hazel (*Corylus avellana* L.) and its cultivars are presented.

**Keywords:** *Corylus*, biologically active substances

Растения являются природными продуцентами огромного количества различных химических соединений, необходимых организму для нормальной жизнедеятельности при этом служат человеку и основной пищей, и лекарственными средствами [1, 2]. Основными

действующими составляющими растений признаны комплексы биологически активных, а также сопутствующих веществ, образующихся в процессе синтеза и при поступлении в организм, определяющих физиологическое действие на отдельные органы или системы и на

организм в целом [3, 4]. Среди биологически активных природных соединений витамины, полифенольные и провитамины занимают особое место. Они являются лечебными средствами, усиливающими защитные функции организма. Взаимодействуя с другими биологически активными соединениями, они играют роль биокатализаторов в регуляции многих жизненно важных физиологических процессов в организме. Почти все водорастворимые витамины являются коферментами биохимических реакций, а жирорастворимые – способны регулировать процессы в генетическом аппарате клетки, при этом каждому из них присуща специфическая функция в организме [5–8]. Использование совокупности биологически активных соединений (БАС) растений, способствующих их естественному включению в метаболические процессы человеческого организма, а также поиск их источников, привлекает пристальное внимание исследователей [9]. В структуре поиска сырьевых источников БАС с целью выявления наиболее полного потенциала растений проводятся исследования БАС представителей рода лещина (*Corylus L.*). Целесообразность таких исследований обосновывается их разносторонним влиянием на процессы обмена в организме, базирующимся на феномене синергизма биологически активных соединений, что определяет их комбинированное использование. В лекарственных целях используются листья, кора и плоды лещины. В листьях лещины обыкновенной содержатся флавоноиды, эфирное масло, дубильные вещества, мирицитрозид, сахароза, алкалоиды, альдегиды, и др; в коре – эфирное масло, тритерпеноиды, танины, флорафены, лигноцерилловый спирт, бетулин и др.; в плодах – углеводы, жирное масло до 72%, витамины В1, В2, Е, РР, С. Обладая уникальным составом различных БАС, растение проявляет противодизентерийное, жаропонижающее, сосудорасширяющее, вяжущие действие; ядра орехов улучшают функцию кишечника, способствуют растворению камней в почках, имеют общеукрепляющие и стимулирующие свойства. [10, 5; 11]. Род *Corylus L* объединяет около 22 видов растений [12]. На территории СНГ произрастает 9 видов. Наиболее распространен на территории Украины *Corylus avellana L.* Многовековая селекция привела к созданию многочисленных ценных сортов этого растения, отличающихся высоким качеством плодов и урожайностью (до

4,5 кг орехов с растения) и характеризующихся значительной экологической пластичностью и полиморфностью. На Украине создано шесть ореховодческих хозяйств, занимающихся выращиванием этой культуры [11, 12]. Значительный видовой и сортовой генофонд рода *Corylus* собран в Национальном дендрологическом парке «Софиевка» НАН Украины (г. Умань, Черкасская обл.)

С целью поиска источников биологически активных соединений были исследованы листья, соцветия и плоды лещины обыкновенной из коллекционного фонда Национального ботанического сада НАН Украины и различных ее сортов (Лозовский булавовидный, Самахли, Степной-83, Кебекли, Харьков-3), отобранных в дендрологическом парке «Софиевка». Содержание отдельных БАС в листьях лещины обыкновенной определяли на протяжении всего периода вегетации растений для выявления оптимального срока сбора сырья. Для количественного определения содержания биологически активных соединений использовали колориметрические, спектрофотометрические методы анализа, а также метод капиллярной газожидкостной хроматографии. Результаты проведенных исследований показали, что в листьях лещины обыкновенной накапливается незначительное количество аскорбиновой кислоты на протяжении всего периода вегетации, при этом отмечено два пика: в июне, когда листовая пластинка полностью сформирована (33,7 мг% ± 0,01), второй – в фазе плодоношения (август). Количественные показатели в этот период возрастают до 50 мг% (рис.1). Максимальное накопление каротиноидов зафиксировано в фазе плодоношения (96,0 мг% ± 0,12). В июне, в полностью сформированной листовой пластинке, имеется только 23,0 мг% ± 0,04 каротиноидов (рис. 1).

Известно, что способность растений к накоплению полифенолов проявляется по-разному и имеет свою специфику. В листьях лещины обыкновенной накопление флавоноидных соединений с Р-витаминной активностью происходит неравномерно. На протяжении всего вегетационного периода содержание антоцианов сохраняется на уровне от 30,0 мг% ± 1,90 до 60,0 мг% ± 3,11, тогда, как динамика накопления других флавоноидов носит иной характер. Отмечено значительное варьирование содержания катехинов и лейкоантоцианов соответственно: от 810,0 мг% ± 9,42 до 2760,0 мг% ± 25,81 и от 1760,0 мг% ± 18,12

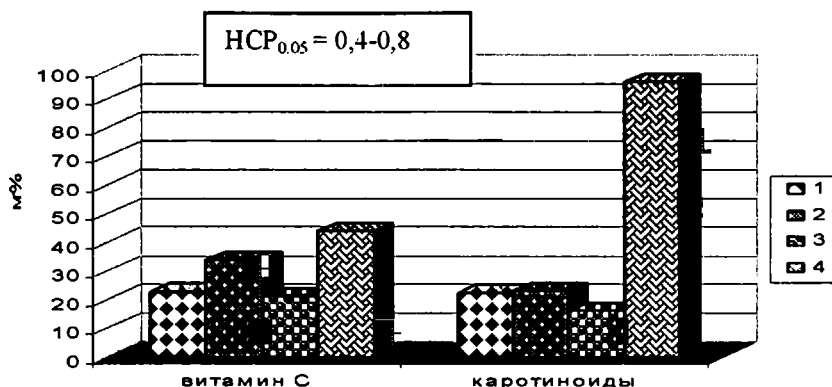


Рисунок 1. Содержание витамина С и каротиноидов в листьях лещины обыкновенной: 1 – май, 2 - июнь, 3 – июль, 4 – август

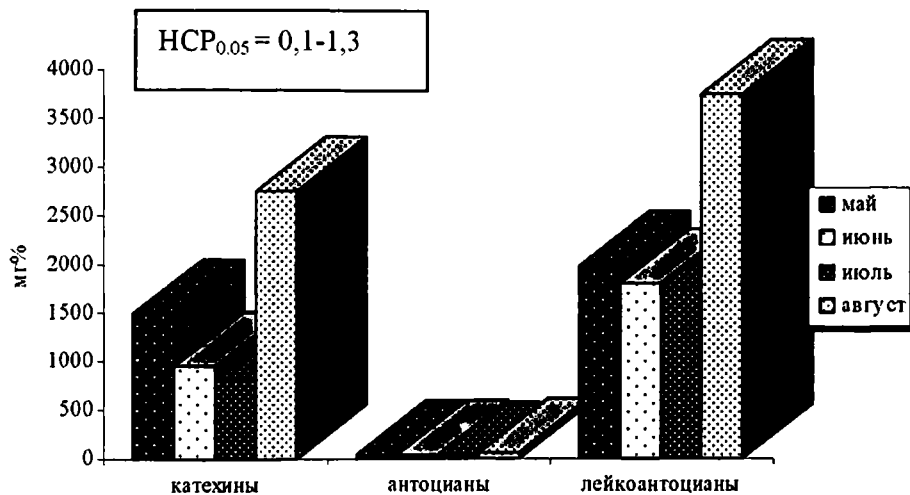


Рисунок 2. Накопление флавоноидных соединений в листьях лецины на протяжении вегетационного периода

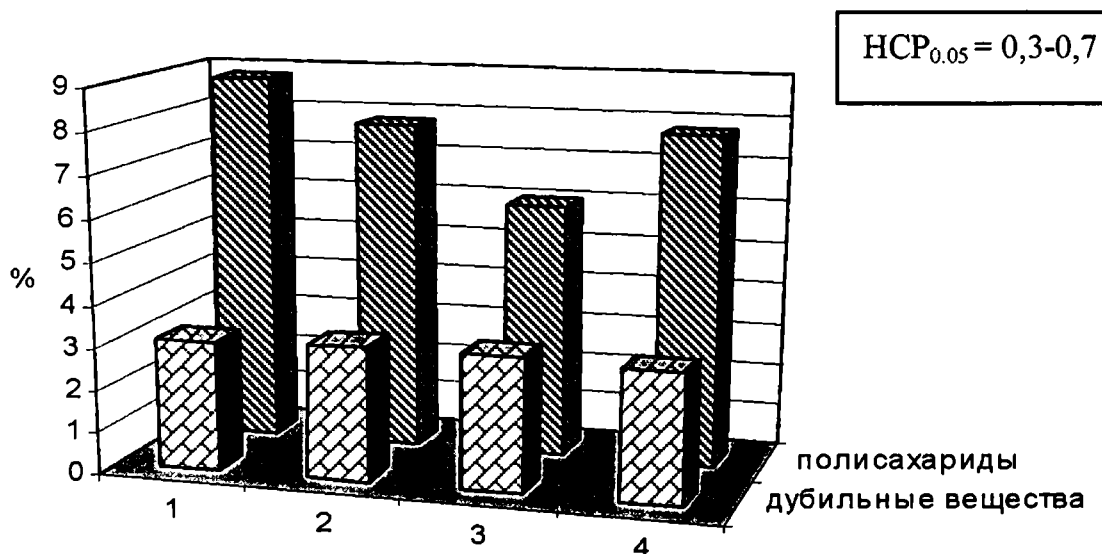


Рисунок 3. Содержание полисахаридов и дубильных соединений в листьях лецины: 1 – май, 2 – июнь, 3 – июль, 4 – август.

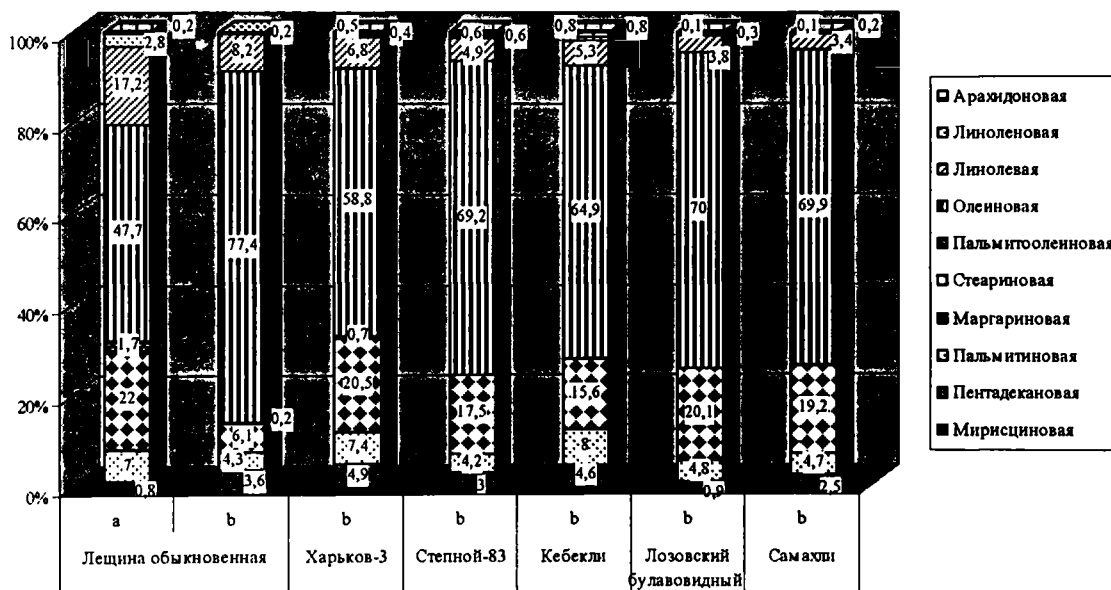


Рисунок 4. Жирнокислотный состав липидных комплексов плодов (b) и соцветий (a) лецины обыкновенной и ее сортов

до 3740,0 мг% ± 22,13 (рис. 2). Максимальные значения этих соединений выявлены в конце вегетационного периода (август). Установлено, что содержание дубильных веществ в листьях лещины обыкновенной остается практически на одном уровне (3,1% ± 0,40 – 3,2% ± 0,40) на протяжении всего вегетационного периода (рис. 3).

Показатели уровня накопления одних из активнейших соединений первичного синтеза полисахаридов варьируют в незначительных пределах от 6,0% ± 0,30 до 8,8% ± 0,32 (рис.3).

Значительное внимание было уделено изучению липидных комплексов представителей рода *Corylus*, особенно высших жирных кислот, не синтезирующихся в организме человека, а поступающих извне с пищей. Полиненасыщенные высшие жирные кислоты объединяют в группу витамина F. Полученные результаты свидетельствуют, что в жирнокислотном составе липидных комплексов, выделенных из плодов лещины всех исследованных сортов образцов качественных существенных отличий не выявлено (рис. 4). Наибольшее содержание ненасыщенных жирных кислот (олеиновой и линолевой), составляющее в среднем для сортов 71,5%, для видового образца лещины – было максимальным и составляло 85,6%. Минимальное значение этого показателя отмечено в соцветиях (66,6%). Более разнообразный состав жирных кислот отмечен в соцветиях лещины. Липидный комплекс их по составу высших жирных кислот представлен полным комплексом основных групп: омега-3, омега-6, омега-9 (рис. 4).

Содежание (%) насыщенных жирных кислот в сортовых образцах, где преобладает стеариновая кислота, варьировало от 24,7% до 32,8% (рис. 5). В соцветиях лещины этот показатель находится на уровне 17,2%. Максимальное содержание суммы ненасыщенных жирных кислот (линолевой, линоленовой, арахидоновой) у видовых образцов значительно выше и составляет 20,2% для липидного комплекса соцветий и 8,4% – для плодов; у лучших сортовых образцов этот показатель составлял: Харьков-3 (7,7%), Кебекли (6,9%), Степной-83 (6,1%).

Таким образом, полученные данные о фитохимическом составе комплекса биологически активных веществ (полифенольные соединения, полисахариды, аскорбиновая

кислота, ненасыщенные высшие жирные кислоты) представителей рода *Corylus* свидетельствуют о перспективности их использования в качестве источника лекарственного сырья широкого спектра действия (антиоксидантного, иммуномодулирующего, антимуtagenного).

**Литература**

1. Коренская И.М., Ивановская Н.П. Лекарственные растения, растительное сырье, содержащее витамины. Полисахариды, жирные масла. – Воронеж: ВГУ, 2008.
2. Смагина А.М., Смагина И.Н. Живая пища. Естественные витамины на вашем столе. М: Колос, 2008. 46с.
3. Барабой В.А. Биоантиоксиданты. – К.: Книга плюс, 2006.
4. Запрометов М.Н. Фенольные соединения. – М.: Наука, 1993.
5. Гонтовая Т.Н., Хворост О.П., Сербин А.Г. Аминокислотный и витаминный состав лещины обыкновенной. – Харьков: УкрФА, 1996.
6. Дадали В.А. Минорные компоненты пищевых растений как регуляторы детоксикационных и метаболических систем организма // Вестн. Санкт-Петерб. Гос. Мед. Акад. им. И.И. Мечникова. – 2001. – № 1(2). – С. 142–145.
7. Пентюк А.А., Дурнев А.Д., Матвийчук Н.В. Витамин А и ферментные системы метаболической активации и генотоксических соединений // Вестн. РАМН. – 1995. – № 1. – С. 3–9.
8. Gershenzon J. Plant secondary metabolite production under stress // Phytochemical adaptation to stress. – N.Y., L.: Plenum Press, 1984. – P. 273–321.
9. Тутельян В.А. Микронутриенты в питании здорового и больного человека. – М.: Колос, 2002. – Вып. 4.
10. Анточий О.В. Биохимическая характеристика липидно-белкового комплекса плодов грецкого ореха и лещины и разработка функциональных пищевых продуктов на их основе: Автореф. дис. ... канд. техн. Наук. – Краснодар, 2004.
11. Назаренко Н.Т., Хворост О.П., Сербин А.Г. Лещина // Провизор. – 1999. – Вып. 24. – С. 34–42.
12. Щепотьев Ф.Л., Павленко Ф.А., Рихтер О.А. Горихи. – Киев: Урожай, 1987.

E-mail: medbotanika@ukr.net

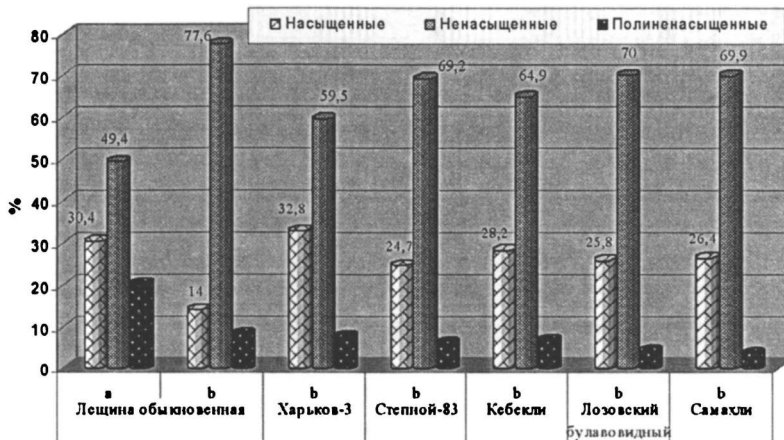


Рисунок 5. Соотношение групп ВЖК в липидных комплексах соцветий (а) и плодов (б) лещины обыкновенной и ее сортов

## К 100-летию

# Галины Елисеевны Капинос



20 апреля исполнилось 100 лет Капинос Галине Елисеевне, доктору биологических наук, крупному отечественному специалисту в области эмбриологии растений. Галина Елисеевна родилась 20 апреля 1912 г. в Мичуринске Тамбовской области.

Её отец Елисей Маркович – слесарь-механик, мать – Мария Павловна (в девичестве Луцевина) была конторской служащей и происходила из небогатой дворянской семьи. По окончании средней школы в 1929 г. Галина Елисеевна поступила на работу лаборантом в контрольно-семенную

станцию «Заготзерно» в родном Мичуринске. В 1931–1934 гг. – училась в Плодо-овощном институте им. И.В.Мичурина (Мичуринск), на селекционно-генетическом отделении. По окончании института она поступила на работу в Научно-исследовательский институт плодородства сначала на должность лаборанта, а с 1935 г. – младшего научного сотрудника Центральной генетической лаборатории, которой руководил в то время И.В.Мичурин.

В 1937 г. Галина Елисеевна поступает в аспирантуру при Всесоюзном институте растениеводства (Ленинград) по специальности

«генетика и селекция». За годы обучения в аспирантуре под руководством проф. В.А.Рыбина она выполняла работу «Эмбриологическое исследование американской песчаной вишни в связи с отдаленной гибридизацией». В 1938 г. в Ленинграде она вышла замуж за аспиранта из Баку Фазиля Фаталиева. В 1940 г. в Ленинградском Педагогическом институте им. А.И.Герцена она защитила кандидатскую диссертацию. Вскоре Галина Елисеевна уехала в Баку к мужу, где получила назначение на должность старшего преподавателя в Азербайджанский государственный университет им. С.М.Кирова. С этого момента жизнь и научная деятельность Галины Елисеевны была связана с Азербайджаном. Фазиль Фаталиев погиб в начале войны. В 1944 г. Галина Елисеевна вышла замуж за видного ученого Леонида Ивановича Прилипко и в 1945 г. родила сына, продолжившего династию ученых-биологов. В Баку она проработала более 30 лет в Университете, Педагогическом институте и в Институте ботаники им. В.Л.Комарова АН Азерб. ССР.

Именно в бакинский период своей жизни Г.Е.Капинос окончательно сформировалась как ученый. Основным направлением ее научных исследований было изучение цитозембриологических особенностей растений природной флоры Кавказа, а также некоторых декоративных и хозяйственно-ценных видов (шафрана, лавра, маслины и др.). Особое внимание Галина Елисеевна уделяла изучению эмбриологических особенностей (развитию генеративной сферы, микро- и макроспорогенезу, формированию гаметофитов, оплодотворению и эмбриогенезу) редких и реликтовых видов флоры Азербайджана.

Ею впервые были подвергнуты эмбриологическому анализу такие реликтовые виды, как *Danae racemosa*, *Ruscus hyrcanus*, *Buxus hyrcana*, *Parrotia persica*, *Albizia julibrissin*, *Gleditsia caspica* и другие. Целью этих исследований было выяснение путей адаптации генеративной сферы аборигенных «живых ископаемых» к современным условиям произрастания.

В 1962 г. в Ботаническом институте им. В.Л. Комарова АН СССР (Ленинград) Г.Е. Капинос успешно защитила докторскую

диссертацию на тему «Биологические особенности культуры луковичных и клубнелуковичных растений на Апшероне». Результаты проведенных Г.Е. Капинос научных исследований в этом направлении послужили основой для разработки научных методов культуры подобных растений в зоне сухих субтропиков Азербайджана, а рекомендованные ею сорта используются в практике зеленого строительства республики.

С 1965 по 1972 гг. Галина Елисеевна руководила творческой группой цитозембриологии в Институте ботаники им. В.Л. Комарова АН Азерб. ССР. В тот период она много времени посвятила подготовке научных кадров. Как вспоминают ее коллеги по работе в Баку, Галина Елисеевна умела разглядеть в молодых будущих научных сотрудников, терпеливо, заботливо и уважительно работала с ними, доводя до защиты диссертации. Под ее руководством подготовлено 10 кандидатов наук.

В 1972 г. Г.Е. Капинос переезжает в Москву и с 1973 по 1986 г. работает в Главном ботаническом саду АН СССР в должности старшего научного сотрудника-консультанта.

Здесь ее работа была связана с «Бюллетенем Главного ботанического сада». Она была ответственным секретарем редколлегии и при ее непосредственном участии подготовлено и вышло в свет 52 выпуска «Бюллетеня ГБС» (с 95 по 146).

Ею опубликовано свыше 80 работ, в том числе монография «Биологические закономерности развития луковичных растений на Апшероне».

За свой многолетний труд Галина Елисеевна награждена медалью «За доблестный труд во время Великой Отечественной войны», почетными грамотами Общества «Знание».

Поздравляя Галину Елисеевну со 100-летним юбилеем, все ее друзья и коллеги желают ей одного – здоровья !

**Ю.Н. Горбунов**

доктор биол.наук, зав.отделом

**П.О. Лошакова**

канд.биол.наук, н.с.

**В.Г. Шатко**

канд.биол.наук, ст. н.с.

# Правила рассмотрения статей

В «Бюллетене Главного ботанического сада» (далее «Бюллетень») публикуются в основном оригинальные статьи, написанные по результатам законченных экспериментальных работ и выполненные в пределах тематики, разрабатываемой ботаническими садами. Обзорные статьи и материалы по истории науки к печати не принимаются.

К статье должна быть приложена необходимая сопроводительная документация с места работы автора.

При направлении материалов для публикации в «Бюллетене» необходимо заполнить карточку «Сведения об авторе». Отдельным файлом должна быть прислана аннотация на русском и английском языках (в том числе название статьи, фамилия, инициалы автора, должность и место работы на английском языке), ключевые слова (от трех до десяти слов) на русском и английском языках.

Публикация статей бесплатная. Правом внеочередной бесплатной публикации пользуются соискатели ученых степеней (аспиранты и докторанты), а также подписчики журнала. (Подписной индекс в Каталоге ОАО «Роспечать» 83164).

«Бюллетень» – безгонорарное издание, автор дает письменное согласие на публикацию материалов на данных условиях.

Все материалы необходимо направлять на электронный адрес: bul\_mbs@mail.ru, а также на почтовый адрес редакции (127276, Москва И-276, Ботаническая ул., д. 4, Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, редакция «Бюллетеня Главного ботанического сада» с подписями автора (ов) на каждой странице. (Факс: 8 (499) 977–91–72, тел.: 8 (499) 977–91–36).

Статьи, оформленные без соблюдения настоящих правил, редколлегией не рассматриваются и возвращаются авторам.

## СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ

Фамилия \_\_\_\_\_  
Имя \_\_\_\_\_  
Отчество \_\_\_\_\_  
Дата и место рождения \_\_\_\_\_  
Адрес регистрации (прописки) по паспорту с указанием почтового индекса \_\_\_\_\_  
Адрес фактического проживания с указанием почтового индекса \_\_\_\_\_  
Контактная информация (домашний, служебный и мобильный телефоны, электронный адрес) \_\_\_\_\_  
Место работы (учебы), занимаемая должность, адрес организации с указанием почтового индекса \_\_\_\_\_  
Ученая степень и звание (номер диплома, аттестата, кем и когда выдан) \_\_\_\_\_

## ЭТАПЫ РАССМОТРЕНИЯ И ПУБЛИКАЦИИ СТАТЬИ

1. Регистрация статьи и присвоение ей индивидуального номера.
2. Определение соответствия содержания статьи тематике журнала. Если содержание не совпадает с тематикой публикуемых статей в журнале, статья снимается с рассмотрения; об этом сообщается автору (или авторам).
3. Направление статьи рецензенту, крупному специалисту в данной области.
4. Рассмотрение замечаний и пожеланий рецензента. Редколлегия оставляет за собой право делать в рукописи необходимые сокращения и дополнения. После рецензирования рукопись может быть возвращена автору для доработки.
5. Научное редактирование.
6. Литературное редактирование.
7. Корректурная статья.
8. Верстка статьи.

После прохождения вышеперечисленных этапов статья включается в список подготовленных для публикации статей в порядке общей очереди.



## ПРАВИЛА РЕЦЕНЗИРОВАНИЯ СТАТЕЙ

Любая статья, поступающая в редакцию журнала, независимо от личности автора(ов) направляется рецензенту, крупному специалисту в данной области.

Статья рецензенту передается безличностно, т.е. без указания фамилии автора(ов), места работы, занимаемой должности и контактной информации (адреса, телефона и E-mail адреса).

Рецензент на основе ознакомления с текстом статьи обязан в разумный срок подготовить и в письменной форме передать в редакцию рецензию, в обязательном порядке содержащую оценку актуальности рассмотренной темы, указать на степень обоснованности положений, выводов и заключения, изложенных в статье, их достоверность и новизну. В конце рецензии рецензент должен дать заключение о целесообразности или нецелесообразности публикации статьи.

При получении от рецензента отрицательной рецензии статья передается другому рецензенту. Второму рецензенту не сообщается о том, что статья была направлена рецензенту, и что от него поступил отрицательный отзыв. При отрицательном результате повторного рецензирования статья снимается с рассмотрения и об этом сообщается автору(ам).

Автору(ам) редакция направляет копии рецензии без указания личности рецензента.

## ОФОРМЛЕНИЕ СТАТЬИ

Статья представляется в двух экземплярах, распечатанных на одной стороне бумаги формата А4, а также в электронном виде (диск CD или DVD, либо по электронному адресу редакции). Объем статьи не должен превышать 10–15 страниц машинописного текста.

Текст необходимо набирать в редакторе Word или аналогичном, шрифтом Times New Roman 10 pt с одинарным интервалом; текст не форматируется (не имеет табуляций, колонок и т.д.). Файл с текстом статьи предоставляется в формате .doc (Word) или .rtf (другие редакторы).

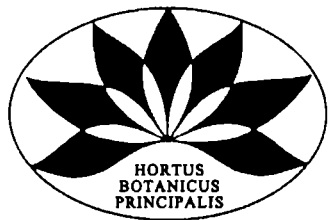
Графические материалы (рисунки, фотографии, таблицы, схемы) должны быть пронумерованы и предоставлены отдельными файлами. В тексте статьи необходимо указать ссылки на графические материалы в тех местах, где они должны быть расположены. Рисунки и фотографии должны быть в формате .tif с разрешением 300 dpi. Фотографии должны быть предельно четкими. Схемы и таблицы – в формате .doc, .rtf или .eps (в кривых). Все буквенные обозначения, приведенные на рисунках, необходимо пояснить в основном или подрисовочном тексте. Недопустимо двойное обозначение элементов схем и их номиналов на рисунках. Подписи к графическим материалам предоставляются отдельным файлом (в формате .doc или .rtf).

Статьи должны быть свободны от сложных и громоздких предложений, математических формул и особенно формульных таблиц, а также промежуточных математических выкладок. Нумеровать следует только те схемы и формулы, на которые есть ссылка в последующем изложении. Все сокращения и условные обозначения в схемах и формулах следует расшифровать, размерности физических величин давать в системе СИ, названия иностранных фирм и приборов – в транскрипции первоисточника с указанием страны.

Список использованной литературы (лишь необходимой и органически связанной со статьей) составляется в порядке упоминания и дается в конце статьи. Ссылки на литературу в тексте отмечаются порядковыми цифрами в квадратных скобках, а именно: [1, 2].

Список литературы следует оформлять в соответствии с Государственным стандартом «Библиографическое описание произведений печати», в частности, необходимо указывать:

- а) для журнальных статей – фамилии и инициалы авторов (не менее трех первых), полное название статьи, название журнала (без кавычек), год, том, выпуск, номер;
- б) для книг – фамилии и инициалы авторов, полное название книги, место издания, издательство (без кавычек), год издания;
- в) для авторефератов диссертаций – фамилию и инициалы автора, название автореферата диссертации, на соискание какой степени написана диссертация, место и год защиты;
- г) для препринтов – фамилии и инициалы авторов, название препринта, наименование издающей организации, шифр и номер, место и год издания;
- д) для патентов – фамилии и инициалы авторов, название патента, страну, номер и класс патента, дату и год заявления и опубликования патента;
- е) для отчетов – фамилии и инициалы авторов, название отчета, инвентарный номер, наименование организации, год выпуска;
- ж) для электронных источников – приводится полный электронный адрес, позволяющий обратиться к публикации.



# БЮЛЛЕТЕНЬ ГЛАВНОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА

2/2012 (Выпуск 198)

ISSN: 0366-502X

## CONTENTS

### INTRODUCTION AND ACCLIMATIZATION

- O.V. Shalaeva** System-synergetic methodology and plant introduction ..... 2
- M.S. Alexandrova** Taxonomy and introduction of some *Rhododendron* species ..... 8
- T.I. Fomina** Development seasonal rhythm of natural ornamental plant species  
in the forest-steppe zone in West Siberia ..... 16
- O.A. Karimova** Introduction of some rare and resource plant species of the family Apiaceae  
into Republic of Bashkortostan ..... 26
- O.G. Baranova, O.N. Dedyukhina, O.V. Yagovkina, O.A. Kramar, O.E. Yakupova** Results of introduction  
of some rare and dangerous plant species from natural flora  
of Udmurtiya and prospects of their cultivation ..... 32
- O.V. Shelepova, L.V. Ozerova, E.S. Kolobov** Microorganisms associated with *Zamia*. Rhizosphere  
in the greenhouse of mbg ras ..... 38
- I.G. Zhukova, E.M. Gorbacheva** Effective method of *Euphorbia polychroma* A. Kerner propagation under introduction ... 43

### ANATOMY, MORPHOLOGY

- A.V. Bobrov, M.S. Romanov, A.P. Melikian** Morphogenetic fruit types and their relationships ..... 46
- S.R. Mayorov, Yu.K. Vinogradova** Proportion of ray florets and disk ones in the heads  
of *Bidens frondosa* L. (variability and heritability) ..... 61
- M.T. Krstev, S.A. Protas** Anatomy of cleft grafting in some coniferous plants ..... 64

### PHYSIOLOGY, BIOCHEMISTRY

- V.V. Kondrat'eva, O.V. Shelepova, T.V. Voronkova, L.S. Olekhnovich** Physiological-biochemical aspects  
of prolonged constant spectral quality lighting action on mint (*Mentha*) ..... 68
- E.S. Kholoptseva, S.N. Drozdov, E.G. Popov, A.F. Titov** Light and temperature characteristics  
of net photosynthesis in various species of lupine ..... 74
- N.I. Dzhurenko, E.P. Palamarchuk, I.S. Kosenko, S.A. Chetvernyia** Plants of the genus *Corylus* – sources  
of biologically active substances ..... 79

### JUBILEES AND MEMORIAL DATES

- Galina Eleseevna Kapinos. To the 100<sup>th</sup> anniversary of birth ..... 83

# ООО «НАУЧТЕХЛИТИЗДАТ»

**и выпускаемые им журналы объединяют крупные предприятия и ученых России, СНГ и стран дальнего зарубежья.**

**Издательство выпускает периодические подписные журналы, публикующие наиболее значимые и перспективные разработки, технологии и проекты и включенные в международные библиографические базы цитирования**

**Периодические научные и научно-технические журналы, включенные в Перечень ВАК РФ, в которых должны быть опубликованы основные научные результаты диссертаций на соискание ученых степеней доктора и кандидата наук.**



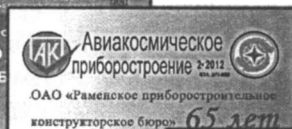
*Приборы и системы. Управление, контроль, диагностика*



*Промышленные АСУ и контроллеры*



*Экологические системы и приборы*



*Авиакосмическое приборостроение*



*История науки и техники*



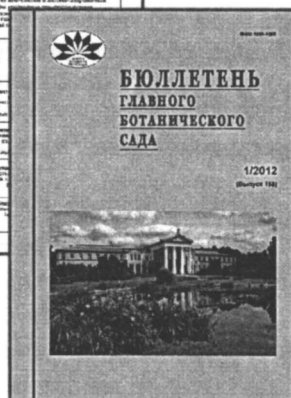
*Всеобщая история*



*Инженерная физика*



*Приборостроение и средства автоматизации.  
Энциклопедический справочник*



*Бюллетень Главного ботанического сада*

**Ознакомьтесь подробно с деятельностью Издательства, а также узнать координаты редакций Вы можете на сайте [www.tgizd.ru](http://www.tgizd.ru)**

**Отдел рекламы: 8 (963) 680-10-40  
[tgizd@mail.ru](mailto:tgizd@mail.ru)**

**Заказы на издание журналов, книг, справочников, учебников, энциклопедий и монографий принимаются по электронной почте [moscowizd@mail.ru](mailto:moscowizd@mail.ru)**