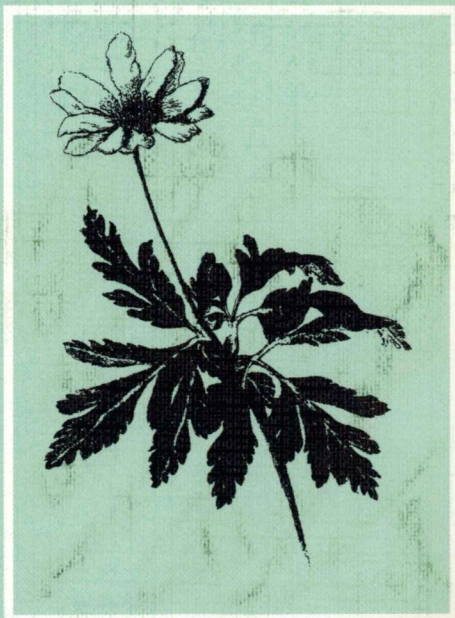


ISSN 0366-502X

БЮЛЛЕТЕНЬ
ГЛАВНОГО
БОТАНИЧЕСКОГО
САДА

Выпуск
196

НАУКА



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

БЮЛЛЕТЕНЬ
ГЛАВНОГО
БОТАНИЧЕСКОГО
САДА

Основан в 1948 году

Выпуск
196



УДК 58
ББК 28.5лб
Б98

Ответственный редактор
доктор биологических наук А.С. Демидов

Редакционная коллегия:

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

Рецензенты:

доктор биологических наук Р.А. Карписонова,
кандидат биологических наук Л.В. Озерова

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

Вып. 196 / [отв. ред. А.С. Демидов]. – 2010. – 190 с. : ил. – ISBN 978-5-02-036686-2.

В выпуске публикуются результаты интродукционного изучения гинкго в Башкирии, чубушника на Украине, скальных папоротников на Дальнем Востоке. Уточнена систематика видов тополя из Восточной, Северной Европы и Средней Азии, помещены конспект флоры хребта Узунсырт в Восточном Крыму, данные ценопопуляционного изучения адониса на Средней Волге. Изучены особенности морфологии и анатомии представителей *Gymnocalycium* и субтропических *Ericaceae*, изоферментный анализ дальневосточных видов *Cypripedium*, болезни и вредители ирги в ГБС РАН в Москве, гибридизация у среднеазиатских видов шиповника. Помещены материалы к 110-летию академика Н.В. Цицина, 100-летию П.И. Лапина, некролог на А.К. Скворцова.

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

По сети “Академкнига”

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

Issue 196 / [Ed. by A.S. Demidov]. – 2010. – 190 p.: ill. – ISBN 978-5-02-036686-2.

The issue contains materials on *Ginkgo* introduction into the area of Bashkiria, mock-orange introduction into the area of the Ukraine, and rocky site ferns introduction into the Far East. The taxonomy of poplar species from Eastern and Northern Europe and Central Asia has been refined. The synopsis of flora within the area of Uzunsyrt Ridge and Barakol Hollow in the Eastern Crimea and the data on Adonis coenopopulations within the basin of the middle reaches of the Volga River are presented. The articles on morphological and anatomical studies on the genus *Gymnocalycium* (*Cactaceae*) and subtropical species of the family *Ericaceae*, on isoenzyme analysis in the Far Eastern species of *Cypripedium*, on diseases and pests of shadbush in the MBG RAS in Moscow, on hybridization in Central Asian roses are also inserted. The materials devoted to the 110th birth anniversary of academician N.V. Tsitsin, to the 100th birth anniversary of P.I. Lapin, and obituary of A.K. Skvortsov are given.

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

ISBN 978-5-02-036686-2

© Учреждение Российской академии наук Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, 2010

© Редакционно-издательское оформление.

Издательство “Наука”, 2010

ИНТРОДУКЦИЯ И АККЛИМАТИЗАЦИЯ

УДК: 581.15+581.524.12:582.998

ИЗМЕНЧИВОСТЬ И КОНКУРЕНТОСПОСОБНОСТЬ ЧЕРЕДЫ ОБЛИСТВЕННОЙ (*BIDENS FRONDOSA* L.) В ЕСТЕСТВЕННОМ И ВТОРИЧНОМ АРЕАЛАХ

Ю.К. Виноградова

На родине, в Северной Америке, *Bidens frondosa* L. (= *B. melanocarpa* Wieg.) распространена довольно широко. Ее естественный ареал занимает Юго-Восточную Аляску, Южную Канаду и северные и центральные штаты США, от 55° до 30 ° с.ш. и от побережья Атлантического до побережья Тихого океана (рис. 1). Экологические условия, в которых обитает череда облиственная, также очень разнообразны. Чаще всего она растет по берегам водоемов, но встречается и на рудеральных местах, а иногда как сорняк в полях [1].

Изменчивость в естественном ареале. Благодаря широкому ареалу и экологической пластичности *B. frondosa* представляет собой полиморфный вид, или, вернее (поскольку это агамный вид), комплекс мелких самоопыляющихся линий. Слабо выраженные микровиды столь многочисленны, что их таксономическая трактовка крайне затруднена.

Различают *B. frondosa* L. var. *frondosa* (имеет широкотреугольные зубчики на долях рассеченного листа и внешние листочки обертки корзинки, в 2 раза большие, чем внутренние листочки); *B. frondosa* L. f. *anomala* (Porter ex Fernald) Fernald, которая отмечена [2] в Пенсильвании, Нью Джерси, Делавэре, Новой Шотландии, Канзасе, Небраске, Массачусетсе и Колумбии; *B. frondosa* L. var. *anomala* Porter ex Fernald (отличается от типичной var. *frondosa* направленными вверх зубцами на ости семянки); *B. frondosa* L. var. *caudata* Sherff; *B. frondosa* L. var. *pallida* Wiegand; *B. frondosa* L. var. *stenodonta* Fernald & H.St. John (имеет ланцетные, с оттянутой верхушкой зубчики на листочках и внешние листочки обертки, в 4 раза больше, чем внутренние); *B. frondosa* L. var. *puberula* Wiegand = *B. vulgata* Greene = *B. frondosa* Wiegand, not L. (стебель опушенный, лист 3–5-, иногда 7-раздельный; корзинка крупная, до 3 см в диаметре; внешние листочки обертки реснитчатые; семянки оливкового, желтоватого или коричневого цвета); *B. comosa* (A. Gray) Wiegand × *B. frondosa* L.

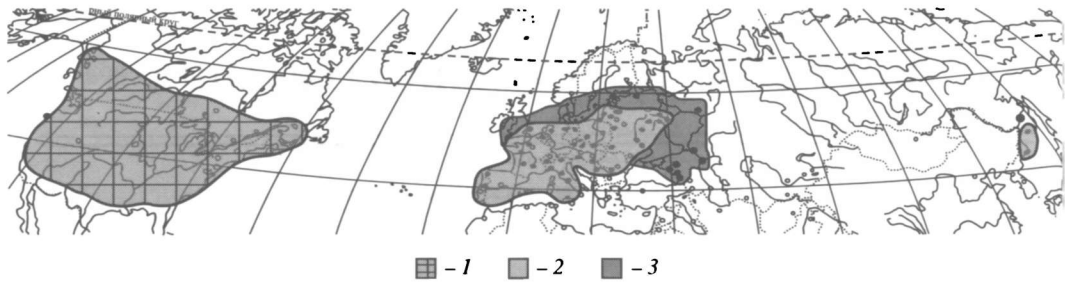


Рис. 1. Ареал *Bidens frondosa*

1 – естественный ареал, 2, 3 – вторичный ареал до 1990-х гг. и после 1990-х гг. соответственно

Хотя, по литературным данным, различают один гибрид, одну форму и около шести разновидностей череды облиственной, внутривидовой полиморфизм в естественном ареале выражен настолько сильно, что при желании разновидностей или микровидов можно описать еще больше. Даже при изучении немногочисленного гербарного материала североамериканского происхождения мы отметили ряд вариантов (табл. 1).

Из набора этих признаков коррелируют между собой только два: семянки коричневого цвета имеют прямые или чуть отклоненные ости, а семянки желтоватого цвета снабжены сильно отклоненными остями. Остальные признаки не коррелируют и могут сочетаться разными способами; на гербарном материале североамериканского происхождения (LE) и на основании изучения литературных источников [3] нами отмечено 9 вариантов их сочетания: чаще всего, 39%, встречается вариант 000000, т.е. набор признаков, характерный для *B. frondosa* L. var. *frondosa*. В 24% случаев отмечен вариант 010000; далее по степени снижения частоты встречаемости следуют варианты 000010 (8%), 211000 (8%), 010100 (5%), 110000 (5%), 110100 (5%), 011000 (3%) и 010101 (3%).

Помимо высокой амплитуды изменчивости морфологических признаков семян, в естественном ареале имеет место также изменчивость числа хромосом. В норме *B. frondosa* имеет $2n = 48$. Однако в естественном ареале отмечены отдельные экземпляры с $2n = 24, 36$ и 72 хромосомами [4–6].

История формирования вторичного ареала. Впервые *B. frondosa* была отмечена среди адвентивных растений ботанического сада Монпелье (Южная Франция) в 1762 г. Эти растения [LE] характеризовались комплексом признаков 010000 (с коричневыми семянками без бородавок). Именно эта форма более 100 лет изредка встречалась в Западной Европе. По крайней мере, все просмотренные нами гербарные листы, собранные в Европе в XVIII–XIX вв., имели только такое сочетание признаков. В 1777 г. *B. frondosa* обнаружили в Польше на Одере близ Вроцлава [7]. В XIX в. она появилась в Италии (на Сицилии в 1834 г. и во Флоренции в 1849 г.), в Португалии (с 1877 г.) и Германии (в Гамбурге с 1891 г.), причем предполагается, что и в Португалию, и в Германию, и в Польшу этот вид был занесен непосредственно из Америки [8, 9]. Известно [10, 11] (LE), что в ботанических садах России этот вид культивировали в 1816 г. (Кременец), 1825 г. (Санкт-Петербург) и 1826 г.

Таблица 1

Варианты изменчивости морфологических признаков *B. frondosa* в естественном ареале

Признак	Значение признака		
	“0”	“1”	“2”
Лист	Тройчато-сложный	Трижды рассеченный	Рассеченный на 5–7 долей
Семянки	Бородавчатые	Без бородавок	
”	Коричневые	Желтоватые или оливковые	
Ости семянок	Прямые или чуть отклоненные	Сильноотклоненные	
Опушение побегов	Отсутствует	Имеется, хотя бы в верхней части	
Внешние листочки обертки	Цельные	Реснитчатые	
Внешние листочки обертки	По длине равны корзинке или чуть превышают ее	Превышают длину корзинки более чем в 2 (иногда в 5!) раза	

(Москва). Однако до начала XX в. череда встречалась во вторичном ареале единично и не дичала.

В Петербургском ботаническом саду росли особи (LE) с набором признаков, не отмеченных нами в естественном ареале. Первый вариант 211001 (с небородавчатыми сеянками и длинными листочками обертки) собран в 1825 г., а второй 111000 (растения в некоторой степени похожие на *B. frondosa* var. *vulgata* с трижды рассеченными листьями и желтовато-зелеными голыми сеянками) – в 1851 г. Обе разновидности также никаких способностей к дичанию не обнаружили.

И только в 1896 г. в Потсдаме зафиксирована разновидность 000000 с тройчаторассеченными листьями, короткими листочками обертки и коричневыми бородавчатыми сеянками, которая явилась основателем инвазионной популяции, проявившей большую склонность к дичанию и внедрению в естественные прибрежно-водные ценозы. В настоящее время в Евразии широко распространенные инвазионные популяции *B. frondosa* физиономически единообразны и представлены особями именно с таким набором признаков. Объяснить этот феномен можно только тем, что лишь одна из разновидностей, занесенных в Старый Свет, явилась основателем активно натурализующейся популяции. А поскольку *B. frondosa* – самоопылитель, то современный вторичный ареал вида в Европе сформирован из потомков этой инициальной популяции.

Сходная картина отмечается и в других регионах. В Главном ботаническом саду (МНА) хранятся гербарные листы, собранные в 1950 г. во Владивостоке, а в 1990 г. в Батумском ботаническом саду, с растениями *B. frondosa*, имеющими мелкие густоопушенные сеянки. В 1978 г. в Большехецирском заповеднике найдены особи с бородавчатыми сеянками и длинными листочками обертки (*B. frondosa* var. *stenodonta*) (МНА). Однако обе эти

разновидности в массовом количестве так и не распространились. Натурализовалась как в Колхиде, так и в Приморском и Хабаровском краях опять-таки только разновидность с тройчаторассеченными листьями, короткими листочками обертки и коричневыми бородавчатыми семянками.

Здесь мы сталкиваемся со случаем, когда в микроэволюции заносного вида решающая роль отводится “эффекту основателя”. В классических работах по популяционной биологии и эволюции [12, 13] отмечалось, что “при возникновении новой популяции в результате иммиграции очень небольшого числа особей многие гены материнской популяции утрачиваются. Этот процесс, известный под названием эффекта основателя, также, возможно, играет важную роль в эволюции”. Мы полагаем, что приведенные нами данные доказывают, что этот фактор играет ключевую роль в ходе микроэволюции адвентивных растений, размножающихся методами агамоспермии. И эффект основателя в этом случае нужно понимать в более узком смысле – не как утрату генов материнской популяции, а как изоляцию ничтожно малой части генов, способных длительное время поддерживаться в самоопыляющихся линиях и эволюировать самостоятельно.

Итак, началом формирования инвазионных популяций *B. frondosa* в Европе следует считать 1896 г., поскольку именно с этого времени и началось фактическое расширение вторичного ареала череды облиственной. После Первой мировой войны места ее заноса в Европе стали более многочисленными. Она массово произрастала на Рейне и Эльбе, в 1926 г. была обнаружена в Голландии, а позднее в Чехии. Однако до Второй мировой войны натурализовалась *B. frondosa* только во Франции в долине р. Луары и в Италии – в Тоскане и на Сицилии [9, 14–16].

После Второй мировой войны началось быстрое расширение вторичного ареала череды. В 1955 г. *B. frondosa* была найдена Я. Корнасем в Бресте. По всей вероятности, она была занесена в Белоруссию из Западной Польши, где к этому времени началась ее натурализация [16]. Через 15 лет *B. frondosa* была обнаружена на Украине – в 1970 г. в Каневе [17], в 1972 г. в Мукачево [18]. В Болгарии найдена только в 2003 г., но сразу в десяти географических пунктах [19]. Можно предположить, что *B. frondosa* была распространена на этой территории и ранее, но просматривалась из-за габитуального сходства с *B. tripartita*, с которой чаще всего произрастает совместно.

В европейскую часть России череда проникла из Литвы и Белоруссии. Вполне натурализовавшаяся популяция найдена в 1972 г. Ю.Д. Гусевым в Калининградской обл. на Курнской косе [20]. В 1975 г. этот вид был найден в Москве и Рязанской области, а в 1979 г. обнаружен на границе Брянской и Сумской обл. в пойме Оки (MW). В конце 1970-х годов происходит взрывное расширение ареала череды облиственной в Восточной Европе. Динамика расселения этого вида в Восточной Европе подробно описана в работах Е.А. Глазковой [21, 22], поэтому мы приводим только две находки (МНА), которые не вошли в ее труды: в Самарской обл. *B. frondosa* была найдена в 1978 г. в пойме Волги в г. Тольятти; в Астраханской обл. отмечена в Волго-Ахтубинской пойме близ с. Селитренное Харабалинского р-на в 1993 г.

Помимо типичной формы, в Европе распространяется и *B. frondosa* var. *anomala*, которая отличается от типичной *B. frondosa* var. *frondosa* направленными вверх зубцами на ости семянки. Появилась она во вторичном ареа-

ле значительно позднее типичной формы. В 1954 г. экземпляры с подобными семянками были найдены в Германии, а в 1960 – в Польше [16, 23]. Позднее появились сведения о находках этой формы в Англии, Голландии, Бельгии и Чехии. Отмечено, что для *B. frondosa* var. *anomala* характерно появление в местностях с солоноватой водой. В настоящее время в Германии эта форма распространена уже достаточно широко – найдена в районе Берлина, в Мюнстерской гавани, на берегу Рейна в Гессене [24], а на берегу реки Рур и канале Рейн-Херпе *B. frondosa* var. *anomala* является преобладающей [25]. До последнего времени наши целенаправленные поиски этой формы в популяциях Московской и Рязанской областей, а также Волгоградской области (где *B. frondosa* произрастает по берегам солоноватых водоемов) были безуспешными. Но в 2003 г. А.К. Скворцов обнаружил *B. frondosa* var. *anomala* (МНА) во дворе своего дома в Москве. По-видимому, следует ожидать более широкого распространения этой формы как в Центральной Европе, так и в Средней России.

Таким образом, в настоящее время на территории бывшего СССР существует три изолированных очага распространения *B. frondosa*: Приморье, куда она была занесена непосредственно из Америки не позднее 1950 г., европейская часть России, где этот вид стал расселяться с 1955 г., и Черноморское побережье Кавказа, куда череда была занесена в конце 1970-х годов. Во всех этих регионах череда активно натурализуется, а в Центральной Европе она практически полностью вытеснила аборигенную *B. tripartita*. В рудеральных популяциях через несколько лет численность особей может существенно сокращаться, и иногда популяции вообще выпадают, даже в сырых местообитаниях. Подобное же сокращение численности этого вида наблюдается и в некоторых районах Польши [26].

Как и на родине, во вторичном ареале *B. frondosa* более часто и обильно растет у берегов рек и реже встречается в рудеральных местах, особенно у железнодорожных станций. Это связано [8] с двояким способом миграции этого вида: вдоль рек (по которым рассеивается путем гигрохории и эпизохории), а также вдоль железных дорог (где мигрирует путем антропохории).

Сведения о гибридизации *B. frondosa* с аборигенной *B. tripartita* достаточно противоречивы. Считается, что эти два вида могут гибридизировать, в результате чего возникает *B. × garumnae* Jean. et Debr. [9]. Опираясь на многолетние наблюдения, В.Г. Папченков [27] отмечает высокую гибридогенную активность *B. frondosa*, что, по его мнению, позволяет гибриднему виду *B. × garumnae* постепенно вытеснять *B. tripartita* из естественных ценозов в бассейне р. Волги. В водохранилищах Волги В.Г. Папченковым [28] найдены и другие гибриды: *B. frondosa* × *B. radiata* Thuill и *B. cernua* × *B. frondosa*, а в последние годы и возвратный гибрид *B. frondosa* × *B. × garumnae* [29]. Но поскольку для *B. frondosa* характерна агамоспермия, а нормальное оплодотворение наблюдается крайне редко [4], да к тому же *B. frondosa* зацветает в среднем на 3 нед. позже *B. tripartita*, то процесс гибридизации весьма затруднен. Большинство исследователей не отмечали гибридов *B. frondosa*. Специальный поиск, осуществленный Н. Мосякиным [30] в местах сплошного произрастания родительских видов на окраинах Киева, позволил выявить всего лишь несколько экземпляров *B. garumnae* из нескольких тысяч растений череды. Да и у этих экземпляров (по крайней мере, у тех из них, которые

хранятся в МНА) признаки, считающиеся диагностическими для *B. garumnae* (крылатые черешки листьев, неясно бородавчатые семянки и менее выраженная зубчатость сегментов листа), практически укладываются в амплитуду модификационной изменчивости аналогичных признаков *B. frondosa*. Более того, на гербарном листе имеется детерминантка самого Н.Мосякина, переопределившего растение двумя годами позднее в *B. frondosa*.

Изменчивость плодов *B. frondosa* была изучена нами на основе гербарных образцов (MW, МНА, LE), а также наших сборов в Московской, Рязанской, Волгоградской областях и в Приморье. Выявлено, что внутри- и межпопуляционная изменчивость размеров и формы семян, степени их опушения и выраженности бородавок, а также угла отхода ости от семян довольно низкая (рис. 2). Варьирование морфологических признаков идет, в основном, на индивидуальном уровне. Почти у каждой особи, помимо типичных семян с 2 остями, имеется 1–3% семян с 3 остями, а форма, размер и угол расхождения остей зависит от места расположения семян относительно края корзинки. По краю корзинки располагаются округлые семянки с углом отхождения ости от оси семянки, равным 30–45°. Чем ближе к центру корзинки, тем более удлиняются семянки и уменьшается угол отстояния остей (рис. 3). В центре корзинки форма семянки практически цилиндрическая, а угол составляет не более 5°. По-видимому, разнообразие форм семян, описанное в работе М. Lhotska [31], объясняется как раз местоположением семян в корзинке. Узкая амплитуда внутривидовой изменчивости признаков плодов связана со способом опыления, а узкая амплитуда их межпопуляционной изменчивости, скорее всего, связана с недостаточной длительностью существования вида на территории нашей страны.

При сравнении диапазона и характера изменчивости морфологических признаков *B. frondosa* в первичном и вторичном ареалах можно отметить существенное снижение полиморфизма в инвазионных популяциях. Некоторые аллели (например, отсутствие бородавок на плодах) исчезли вовсе, а оставшиеся изменили частоту встречаемости. Единственный признак, который появился во вторичном ареале, – листья с мелким опушением: такие экземпляры обнаружены Н.М. Решетниковой (МНА) в 2007 г. в Калужской области. Интересно, что в европейской части ареала у череды облиственной, как будет показано ниже, мало варьирует даже наиболее лабильный признак – фенологический ритм развития.

Анализ изменчивости биологических признаков *B. frondosa* во вторичном ареале проводили с использованием метода создания интродукционных популяций [32], который заключался в выращивании образцов различного географического происхождения в однородных почвенно-климатических условиях питомника. Это дало возможность оценивать действительно генотипы, а не вариации фенотипов. Интродукционная популяция была заложена осенью 1986 г. из семян, привезенных М.С. Игнатовым из Приморья (окрестности оз. Ханка, 2 образца), и собранных автором в Московской области (2 образца). Изучали амплитуду внутри- и межпопуляционной изменчивости темпов и продолжительности периода роста и фенологического ритма развития.

Экземпляры, выросшие из дальневосточных семян, начали бутонизировать в середине сентября и погибли от осенних заморозков, так и не начав

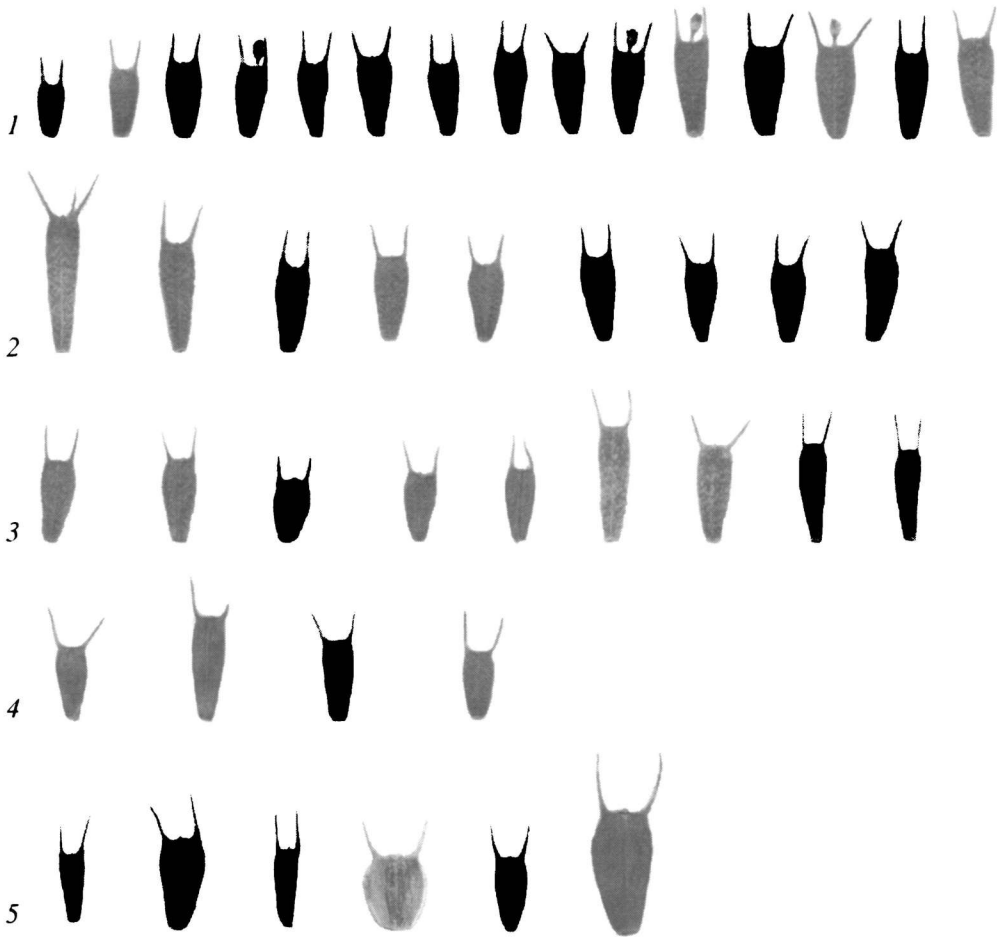


Рис. 2. Изменчивость формы семян *Bidens frondosa*

1 – Москва, Главный ботанический сад, 2 – Москва, Царицыно, 3 – Ярославская обл., оз. Неро, 4 – Приморье, 5 – Северная Америка



Рис.3. Изменчивость формы семян *Bidens frondosa* в одной корзинке

цвети (рис. 4). Экземпляры московского происхождения начали бутонизацию в середине июля, зацвели в начале августа и дали плоды в конце сентября. Однако 10% растений все же не успели приступить к семяношению до заморозков и погибли в стадии цветения, что говорит о недостаточной приспособленности этого вида к условиям новой родины.

Отмечен более быстрый рост растений московского происхождения, максимальная интенсивность которого приходится на июль. Максимальная интенсивность роста дальневосточных образцов приходится на август. Поэтому в начале августа московские экземпляры были значительно выше дальневосточных и имели больше метамеров, а в начале октября оба образца по высоте не различались (рис. 5), а по числу метамеров дальневосточные растения даже достоверно (критерий Стьюдента 3.1) перегнали московские.

Внутрипопуляционная изменчивость ритма роста и фенологии *B. frondosa* оказалась очень низкой. Коэффициент вариации даже самого изменчивого признака – высоты растений – составлял всего 8–12%.

Аналогичный опыт был повторен в 2002 г. В интродукционной популяции, созданной из семян, собранных в Московской и Ростовской областях, не отмечено различий ни по темпам роста, ни по фенологическому ритму развития. Таким образом, в европейской части вторичного ареала общая генетическая изменчивость *B. frondosa* очень низкая, что объясняется обедненным генофондом первоначальных малочисленных инвазионных популяций в сочетании с самоопыляемостью вида.

Влияние длины дня на рост и фенологию череды в интродукционной популяции изучали путем сравнения темпов роста и феноритмов опытных растений, произраставших в стадии проростков в течение 3 нед при искусственном коротком дне (9 ч), с контрольными растениями, произраставшими при естественной длине дня [33].

Опытные растения и московского, и дальневосточного происхождения начали бутонизацию в конце июня и полностью прошли весь жизненный цикл до середины октября (см. рис. 4). Таким образом, при коротком дне московские образцы вступают в генеративный период развития на месяц раньше, а дальневосточные – на 2,5 мес раньше контрольных, что дает им возможность сформировать на широте Москвы зрелые семена. По темпу роста опытные растения различного географического происхождения друг от друга не отличались.

Следовательно, в дальневосточной части ареала *B. frondosa* является короткодневным растением и на широте Москвы обнаруживает более медленный рост и неспособность вступить в стадию цветения. Наоборот, в европейской части ареала произрастает длиннодневная форма череды, отличающаяся более быстрым ростом и способностью полностью проходить жизненный цикл при естественной длине дня на широте Москвы.

Зависимость между видовой насыщенностью фитоценозов и их устойчивостью к внедрению *B. frondosa*.

Согласно теории, системы, являющиеся более разнообразными, будут более устойчивы. Применительно к ботанической науке это означает, что чем выше биоразнообразие естественных растительных ценозов, тем выше их устойчивость к внедрению новых адвентивных видов. Увеличение видового богатства значительно снижает возможности инвазии, видимо, потому,

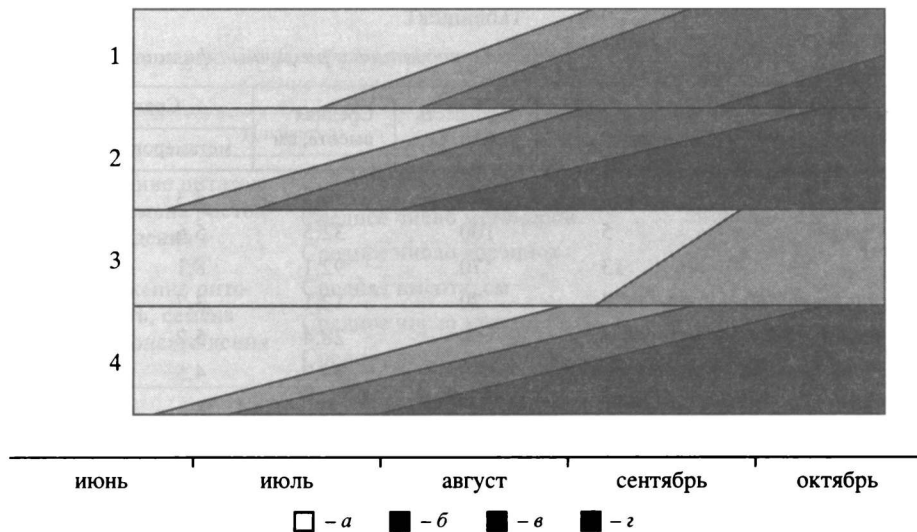


Рис. 4. Феноритм *Bidens frondosa* в интродукционной популяции при различной длине дня
 1 – образцы московского происхождения, естественная длина дня, 2 – короткий день, 3 – образцы из Приморья, естественная длина дня, 4 – короткий день
 а – вегетация, б – бутонизация, в – цветение, з – плодоношение

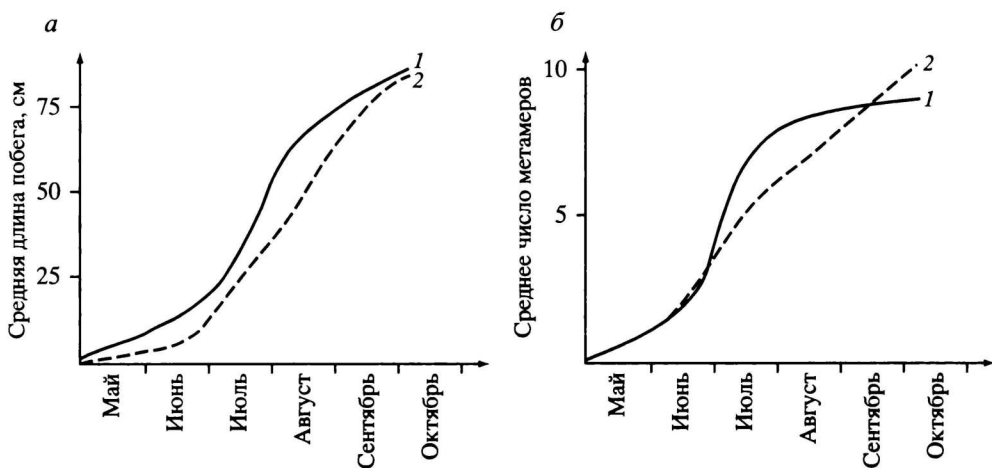


Рис. 5. Ход роста *Bidens frondosa* в интродукционной популяции
 а – прирост в высоту, б – увеличение числа метамеров; 1 – образцы московского происхождения, 2 – образцы из Приморья

что более разнообразные сообщества более полно и эффективно используют имеющееся пространство, лимитируя ресурсы в этой системе. Снижение биоразнообразия таким образом создает благоприятные условия для инвазий в эту систему, потенциально ускоряя потерю разнообразия и гомогенизацию биот на земном шаре. Эта гипотеза, разработанная на основе теоретического моделирования, впоследствии была подтверждена экспериментально в лабораторных условиях в микрокамерах с контролируруемыми гомогенными усло-

Таблица 2

Биологические признаки *B. frondosa*, внедренной в различные фитоценозы

Доминирующий в фитоценозе вид	Число видов в фитоценозе	Всхожесть семян, %	Средняя высота, см	Среднее число	
				метамеров	корзинок
<i>Zizania aquatica</i>	6	100	30,5	4,3	2,8
<i>Carex inflata</i>	5	100	32,5	5,6	5,4
"	13	70	92,1	8,1	41,1
<i>Phragmites communis</i>	4	70	12,1	3,7	1,7
<i>Thypha latifolia</i>	7	60	28,4	5,2	8,4
<i>Acorus calamus</i> + <i>Carex inflata</i> + <i>Glyceria fluitans</i>	13	40	34,0	4,5	4,3
<i>Glyceria fluitans</i>	3	40	21,0	4,5	3,0
<i>Thypha latifolia</i>	6	30	25,0	4,0	4,0
<i>Rosa</i> sp.	4	20		Скосили	
<i>Scirpus silvaticum</i> + <i>Carex inflata</i>	7	10	23,0	6,0	6,0
<i>Scirpus silvaticum</i>	3	10		Скосили	
Без доминантов	7	10	65,0	6,0	36,0
"	2	10	83,0	7,0	53,0
"	2	10	33,0	6,0	11,0

виями обитания. Однако правомерность этой гипотезы для естественных сообществ остается дискуссионной, поскольку экспериментальных данных, полученных именно в природных неконтролируемых условиях, до сих пор довольно мало. И, более того, начинают появляться данные, опровергающие эту классическую теорию, казавшуюся ранее аксиомой. Так, например, на реках Калифорнии [34] наблюдаются процессы с точностью до наоборот: более разнообразные естественные популяции в наибольшей степени подвержены инвазиям со стороны экзотических растений, в роли которых выступают обычные у нас *Agrostis stolonifera*, *Plantago major* и *Cirsium arvense*.

В связи с дискуссионностью вопроса нами был проведен эксперимент по искусственному внедрению *Bidens frondosa* в естественные сообщества с варьирующим числом слагающих их видов и с различными доминантами [35].

Для этого осенью 2001 г. в спонтанной подмосковной популяции этого вида с одного-единственного крупного экземпляра (для большей генетической однородности) были собраны семена, которые поделили на 22 пробы по 10 семян в каждой. Все 220 семян были неповрежденными, выполненными, взятыми ближе к краю корзинки. В мае 2002 г. семена без предварительной стратификации были высеяны по берегам прудиков в Главном ботаническом саду РАН на 22 экспериментальных участках площадью 0,5 × 0,5 м каждый с доминированием различных прибрежных видов, наиболее распространенных в Европейской России: *Phragmites communis*, *Acorus calamus*, *Agrostis stolonifera*, *Carex inflata*, *Scirpus silvaticus*, *Glyceria fluitans*, *Thypha latifolia*, *Zizania aquatica*, а также на участках без явно выраженных

Таблица 3

Некоторые морфометрические показатели двух видов рода *Bidens*
в конце вегетационного периода (2002 г.)

Показатель		<i>B. frondosa</i>	<i>B. tripartita</i>
Низкое содержание питательных веществ, семена ростовского происхождения	Средняя высота, см	41	16
	Среднее число метамеров	9	7
	Среднее число корзинок	35	Нет
Высокое содержание питательных веществ, семена московского происхождения	Средняя высота, см	92	85
	Среднее число междоузлий	8	7
	Среднее число корзинок	51	41

доминантов. Число видов, слагающих фитоценоз, варьировало на разных участках от 2 до 16. Определяли всхожесть семян и амплитуду изменчивости биологических признаков в различных экологических условиях (табл. 2).

К концу вегетационного сезона все выросшие из этих семян растения череды до начала их семяношения были изъяты из фитоценозов как с целью экологической безопасности, так и для сравнительного изучения биомассы и морфологических признаков.

Вопреки теории оказалось, что на участках без явных доминантов и с минимальным числом видов в фитоценозе всхожесть семян *B. frondosa* была самой низкой и составляла 10%. Зато 100%-ная всхожесть наблюдалась на двух участках: на первом монодоминантом являлась *Zizania aquatica* и росло еще 6 видов, а на втором – монодоминантом выступала *Carex inflata* и росло еще 5 видов. В полидоминантных сообществах, независимо от числа слагающих их видов, процент всхожести составлял 10–40%.

На участках без явно выраженных доминантов отмечен наибольший прирост по высоте ($59,4 \pm 25,2$ см) и биомассе, а также наибольшее число метамеров ($6,4 \pm 0,5$) и корзинок ($32,8 \pm 21,1$ шт.) у одного растения. На участках со 100%-ной всхожестью аналогичные параметры были минимальные: средняя высота растений составляла $29,6 \pm 15,8$ см, среднее число метамеров – $4,5 \pm 1,2$ и среднее число корзинок $3,2 \pm 3,5$. Отдельно следует отметить участок с богатой илистой почвой, где доминировала *Carex inflata* и росло 13 других прибрежноводных видов. Здесь выросли 2 чудовищно крупных и сильно разветвленных экземпляра: один высотой 106 см с 77 корзинками, а второй высотой 141 см с 93 корзинками.

Таким образом, помимо биоразнообразия фитоценоза, необходимо принимать во внимание и его структурированность. Наименее инвазибельными, по-видимому, будут являться фитоценозы, сложенные 2-3 доминантными и 3-10 сопутствующими видами.

Сравнительная оценка конкурентоспособности инвазионной *B. frondosa* и аборигенной *B. tripartita*. Еще в середине XX в. было отмечено [16], что в Средней Чехии *B. frondosa* вытесняет *B. tripartita* L. и со временем может заместить ее. Предположение оказалось пророческим. По нашим наблюдениям, уже к 1999 г. по берегам водоемов Московской области росла почти исключительно *B. frondosa*, а *B. tripartita* встречалась крайне редко. В Ростовской области идет столь же заметное сокращение ареала аборигенной

B. cernua L. Вытеснение адвентивным видом аборигенного поставило задачу сравнения этих двух видов по их биологическим признакам [36].

В интродукционной популяции *B. frondosa* и *B. tripartita*, заложенной в 2001 г. из семян, собранных в Ростовской области (Ростов-на-Дону и Таганрог) и Москве, были изучены темпы прорастания семян, скорость роста, биомасса, особенности размножения и др.: по всем показателям (табл. 3) преимущество имела *B. frondosa*.

Интересно, что *B. frondosa* и московского, и ростовского происхождения начинала входить в генеративную фазу развития в одно и то же время, тогда как *B. tripartita* ростовского происхождения зацвела на 1,5 мес позже московского образца. Таким образом, получилось, что в интродукционной микропопуляции московского происхождения *B. frondosa* цветет позже *B. tripartita*, а в интродукционной микропопуляции ростовского происхождения *B. frondosa* цветет раньше *B. tripartita*.

В 2003 г. в интродукционной популяции *B. frondosa*, заложенной в ГБС РАН из семян, собранных в Ярославской (Ростов) и Московской областях (Москва и Егорьевск), и *B. tripartita*, собранной в Москве, были изучены темпы прорастания семян и скорость роста. Всхожесть семян *B. tripartita* составила 39%, растения начали бутонизировать в I декаде июня, зацвели в конце июня и полностью прошли жизненный цикл к концу августа, сформировав побеги высотой от 15 до 60 см (в среднем $37,6 \pm 11,4$). Всхожесть семян *B. frondosa* из Ярославской обл. составила 32%, растения заложили бутоны в конце июня, зацвели в начале августа, все особи окончили жизненный цикл к середине октября, образовав побеги высотой от 36 до 81 см (в среднем $55,7 \pm 15,8$). Всхожесть семян *B. frondosa* московского происхождения составила 56%; образцы заложили бутоны в начале августа и зацвели в начале сентября; не все особи успели сформировать зрелые семена и погибли в конце октября от заморозков, достигнув высоты от 49 до 91 (в среднем $71,7 \pm 12,3$) см. Таким образом, *B. frondosa* показала заметное преимущество по всхожести семян и степени накопления биомассы по сравнению с *B. tripartita*.

Для экспериментальной проверки конкурентного превосходства *B. frondosa* осенью 2005 г. мы выселили смесь семян обоих видов *Bidens* московской репродукции. Каждый из 4 образцов представлял собой смесь 60 семян *B. frondosa* и 60 семян *B. tripartita*. Два образца выселили на участок с низким содержанием гумуса и два – на участок с высоким содержанием гумуса. Всходы появились в первой декаде мая 2006 г. Всхожесть *B. tripartita* составляла 32,5% на бедной и 42,5% на богатой почве; всхожесть *B. frondosa* оказалась заметно выше и составляла 51,7% на бедной и 79,2% на богатой почве.

И на богатой, и на бедной почве темп роста *B. frondosa* значительно превосходил темп роста *B. tripartita* (рис. 6). В конце вегетации средняя высота *B. frondosa* составляла 64,4 см на богатой и 54,5 см на бедной почве, тогда как средняя высота *B. tripartita* была более чем в 2 раза меньше и составляла 25,9 см на богатой и 25,0 см на бедной почве. Анализируя ход роста обоих видов, мы видим, что в начале вегетации кривые роста идут параллельно, а затем, когда более высокие экземпляры *B. frondosa* начинают ветвиться и затенять более низкие особи *B. tripartita*, последние практически перестают расти, и кривые расходятся. Аналогичная закономерность прослеживается и

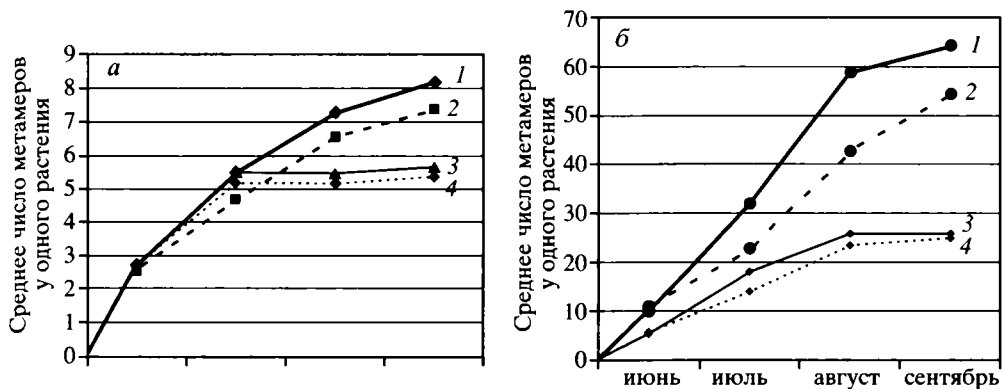


Рис. 6. Ход роста двух видов череды в интродукционной популяции

a – увеличение числа метамеров, *б* – прирост в высоту; 1 – *Bidens frondosa* на богатой почве, 2 – на бедной почве, 3 – *B. tripartita* на богатой почве, 4 – на бедной почве

по числу метамеров у изучаемых растений. До середины июля оба вида по этому признаку не различаются и имеют по 5 метамеров, а далее у *B. tripartita* новые метамеры уже перестают формироваться, тогда как у *B. frondosa* к концу вегетационного сезона имеются в среднем 8,2 метамера на богатой и 7,4 метамера на бедной почве.

Угнетенные особи *B. tripartita* вступили в генеративный период развития в начале июля, но образовали довольно мало корзинок (от 1 до 6, в среднем 1,8) с 8–10 семянками в корзинке. *B. frondosa* зацвела и образовала плоды на 1–1,5 мес позже, чем *B. tripartita*, и сформировала значительно большее число корзинок (от 2 до 106, в среднем 8,2) с 10–14 семянками в корзинке.

Осенью 2006 г. опыт был усложнен: подготовили 6 проб семян, каждая из которых представляла собой смесь из 50 семян *B. frondosa* и 50 семян *B. tripartita*. Семена высели в пикировочные ящики, наполненные различными по физическим свойствам почвосмесями в двух повторностях каждого варианта: 1) супесь, обладающая наименьшей влагоемкостью и слабой водоудерживающей способностью; 2) садовая земля и 3) торф, обладающий наибольшей влагоемкостью и способностью долго удерживать влагу (табл. 4). В течение вегетационного сезона 2007 г. три ящика (с супесью, землей и торфом) через день-два усиленно поливали, а остальные 3 росли весь сезон без искусственного полива.

Таблица 4
Агрохимический анализ почвосмесей

Почвосмесь	рН в КCl	Гумус по Тюрину, %%	Содержание подвижных макроэлементов, мг/100 г почвы		
			N-NO ₃	P ₂ O ₅	K ₂ O
Супесь	7,3	3,77	0,41	45,0	10,1
Садовая земля	6,8	7,49	17,2	75,0	71,7
Торф	6,5	6,15	1,69	43,0	8,2

Таблица 5

Всхожесть семян двух видов череды в разных экологических условиях (%)

Вид	При поливе			Без полива		
	Торф	Земля	Супесь	Торф	Земля	Супесь
<i>B. frondosa</i>	13	19	17	31	38	14
<i>B. tripartita</i>	20	14	9	23	21	20

В двух самых неблагоприятных по физическим свойствам почвосмесей вариантах – при недостаточном увлажнении (в ящике с супесью без полива) и при избыточном увлажнении (в ящике с торфом при поливе) – взошло больше семян *B. tripartita* (табл. 5). В 4 промежуточных вариантах преимущество получила *B. frondosa*.

По приросту в высоту и по биомассе во всех 6 вариантах опыта преимущество (в 2-3 раза) имела *B. frondosa* (рис. 7). При поливе в ящике с супесью высота растений *B. frondosa* в конце вегетации составила от 17 до 54 см (в среднем $37,0 \pm 11,8$), в ящике с землей от 15 до 69 см (в среднем $42,7 \pm 15,2$), а в ящике с торфом – от 13 до 58 см (в среднем $33,1 \pm 13,1$). Высота растений *B. tripartita* при поливе в ящике с супесью составила от 7 до 22 см (в среднем $15,0 \pm 5,6$), в ящике с землей – от 8 до 28 см (в среднем $14,5 \pm 4,4$), а в ящике с торфом – от 8 до 32 см (в среднем $18,8 \pm 7,8$). Без полива в ящике с супесью высота растений *B. frondosa* в конце вегетации составила от 13 до 42 см (в среднем $28,8 \pm 8,4$), в ящике с землей от 14 до 83 см (в среднем $31,4 \pm 16,1$), а в ящике с торфом – от 10 до 48 см (в среднем $25,1 \pm 8,3$). Без полива в ящике с супесью высота растений *B. tripartita* составила от 6 до 27 см (в среднем $11,1 \pm 5,2$), в ящике с землей – от 3 до 17 см (в среднем $7,4 \pm 3,7$), а в ящике с торфом – от 4 до 17 см (в среднем $9,3 \pm 4,4$).

По семенной продуктивности во всех вариантах опыта преимущество также имела *B. frondosa* (рис. 8). При поливе в ящике с супесью растения *B. frondosa* сформировали от 1 до 10 корзинок (в среднем 5,7), а в ящиках с землей и торфом – от 1 до 22 корзинок (в среднем 6,8). В аналогичных условиях растения *B. tripartita* сформировали только от 1 до 3 соцветий. Без полива в ящике с супесью растения *B. frondosa* сформировали от 2 до 16 корзинок (в среднем 5,4), в ящике с землей от 1 до 47 корзинок (в среднем 5,9), а в ящике с торфом – от 1 до 14 корзинок (в среднем 3,6). Без полива в ящике с супесью растения *B. tripartita* сформировали от 1 до 10 корзинок (в среднем 1,7), в ящике с землей от 1 до 2 корзинок (в среднем 1,1), а в ящике с торфом – от 1 до 3 корзинок (в среднем 1,3).

Наши данные согласуются с результатами, полученными при изучении экологических и биологических особенностей этих двух видов рода *Bidens* в Центральной Европе [37]. По темпам прорастания семян, скорости роста, биомассе преимущество имела *B. frondosa*; сравнение видов в смешанных посадках показало, что *B. frondosa* вытесняет *B. tripartita* и при высоком, и при среднем, и при низком содержании питательных веществ в почве.

Проведенные опыты продемонстрировали более высокую конкурентоспособность инвазионного вида в сравнении с аборигенным. Поэтому гипотеза Ч. Элтона, которая гласит, что “чужеродные виды используют ресурсы,

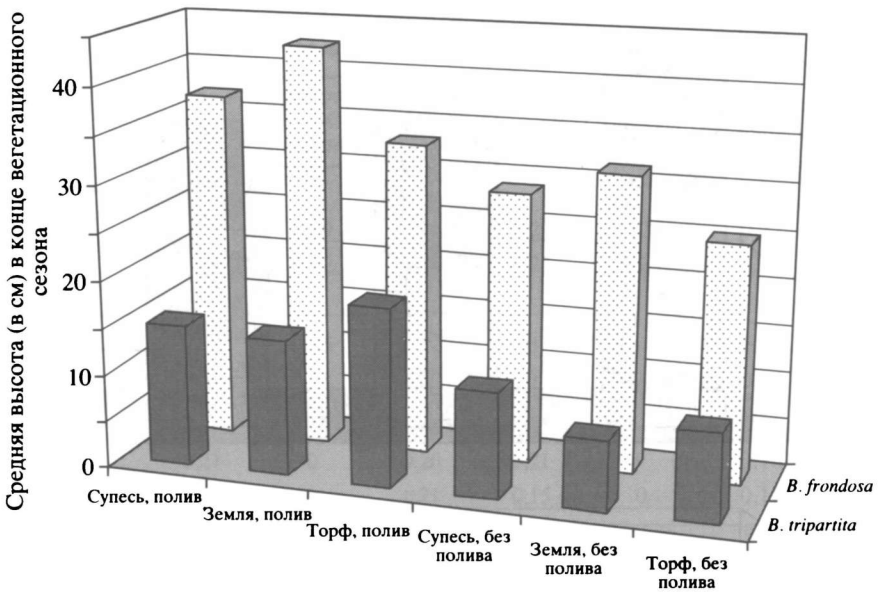


Рис. 7. Ход роста двух видов *Bidens* на разных почвосмесьях

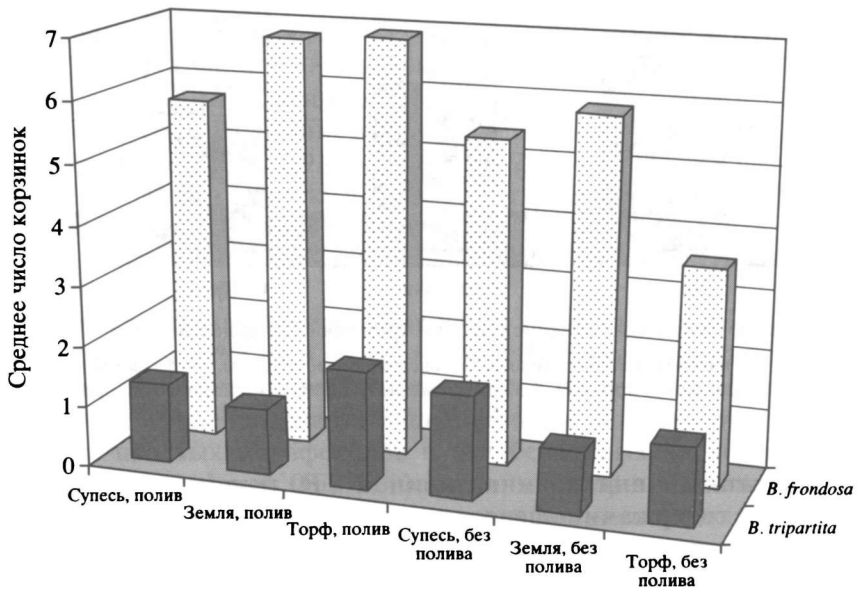


Рис. 8. Семенная продуктивность двух видов *Bidens* на разных почвосмесьях

неиспользуемые аборигенными видами” [38] верна только на начальном этапе внедрения вида на новые территории, когда чужеродные виды поселяются в открытых местообитаниях. Однако в случае действительной инвазии чужеродные виды именно конкурируют с аборигенными за имеющиеся ресурсы. В случае пары *B. frondosa*/*B. tripartita* североамериканский заносный вид имеет конкурентное превосходство перед аборигенным по темпам роста и семенной продуктивности на почвах разного плодородия и водного режима.

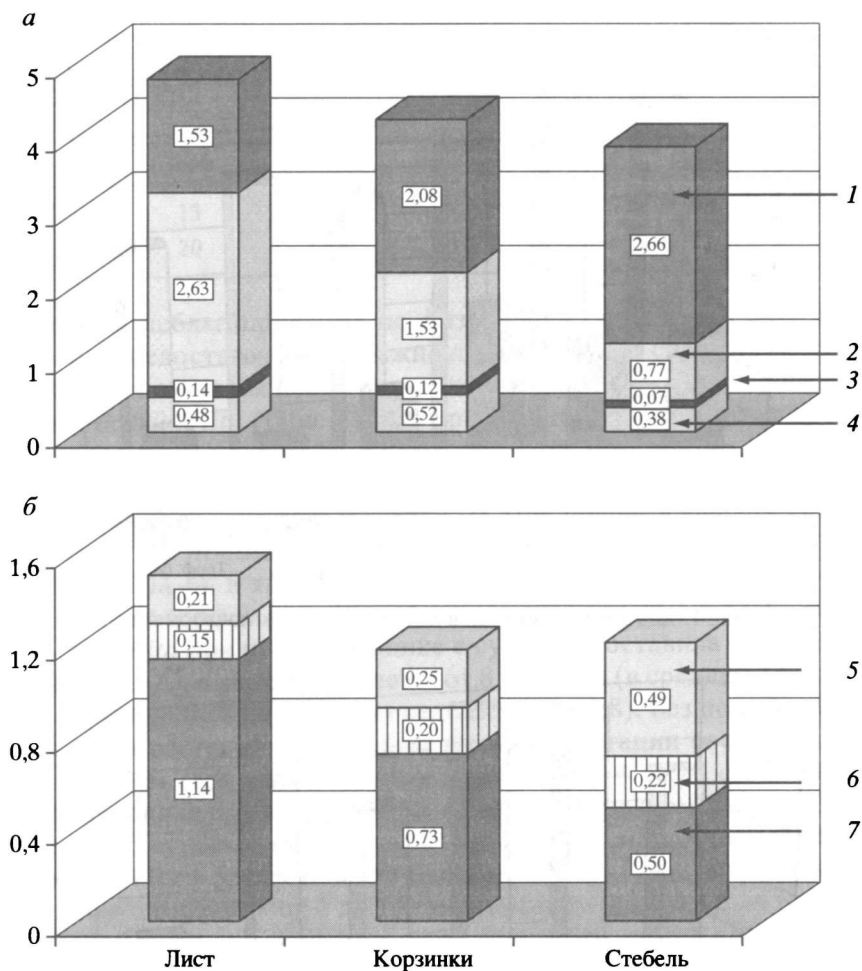


Рис. 9. Содержание фенольных соединений (а) и кремния (б) у видов *Bidens*

1 – простые ПФ и оксibenзойные кислоты, 2 – оксикоричные кислоты, 3 – флавоноиды, 4 – дубильные вещества, 5 – полимерный кремний, 6 – минеральный кремний, 7 – органический кремний

Сравнительный анализ инвазионной *B. frondosa* и аборигенной *B. tripartita* по содержанию фенольных соединений и кремния. Необходимость оценки содержания лекарственных веществ у *B. frondosa* возникла в связи с тем, что по морфологическим признакам этот вид похож на аборигенную *B. tripartita*, и не исключена возможность случайного включения его в лекарственные сборы.

Исследовано по 4 образца каждого вида из Московской и Калужской областей. Содержание фенольных соединений и кремния (в % на абсолютно сухую массу) определяли (рис. 9) у растений, находящихся в фазе начала цветения [39].

Оказалось, что оба вида не проявляют существенных отличий, как по содержанию фенольных соединений, так и по содержанию различных форм кремния. Не отмечено корреляции и с местообитанием исследованных

Таблица 6

Содержание веществ флавоноидного комплекса у двух видов рода *Videns*

	Кверцетин-3-О- глюкозид	Кемпферол-3-О- глюкозид	Лютеолин-7-О- глюкозид	Диосметин-7-О- глюкозид	Апигенин	Апигенин-7- О-глюкозид	Σ флаво- ноидов
Листья							
<i>V. frondosa</i>	1,18	0,49	0,22	0,20	0,26	0,22	2,31
<i>V. tripartita</i>	1,33	0,42	0,21	0,21	0,23	0,20	2,60
Соцветия							
<i>V. frondosa</i>	0,55	0,45	0,20	0	0,18	0,17	1,55
<i>V. tripartita</i>	0,63	0,38	0,23	0	0,20	0,14	1,58
Стебли							
<i>V. frondosa</i>	0,21	0	0,20	0,21	0	0,16	0,77
<i>V. tripartita</i>	0,30	0	0,21	0,15	0	0,15	0,82

образцов. Напротив, содержание действующих веществ в разных органах растений (стебель, лист, соцветие) сильно варьирует.

В листьях череды содержится в среднем 4,79% полифенолов (4,49–5,22). Содержание простых полифенолов и оксibenзойных кислот варьирует от 0,43 до 0,53% (в среднем 0,48%), фракции оксикоричных кислот – от 0,11 до 0,17% (в среднем 0,14%), конденсированных полифенолов – от 1,32 до 1,72% (в среднем 1,53%). Содержание веществ флавоноидного комплекса изменяется в диапазоне от 2,33 до 2,91% (в среднем 2,63%). В состав флавоноидного комплекса (табл. 6) входят кверцетин-3-О-глюкозид (1,18–1,36%), кемпферол-3-О-глюкозид (0,42–0,58%), лютеолин-7-О-глюкозид (0,21–0,22%), диосметин-7-О-глюкозид (0,20–0,24%), апигенин (0,23–0,31%), апигенин-7-О-глюкозид (0,20–0,27%).

В корзинках череды общее содержание полифенолов несколько снижается (в среднем 4,25%; от 3,59 до 4,69%). При этом содержание наиболее ценных веществ – флавоноидов – снижается на треть, а содержание наименее ценных конденсированных полифенолов на четверть повышается. Содержание простых полифенолов и оксibenзойных кислот варьирует от 0,34 до 0,71% (в среднем 0,52%), фракции оксикоричных кислот – от 0,10 до 0,14% (в среднем 0,12%), конденсированных полифенолов – от 1,74 до 2,24% (в среднем 2,08%). Содержание веществ флавоноидного комплекса изменяется в диапазоне от 1,22 до 1,77%. В состав флавоноидного комплекса входят кверцетин-3-О-глюкозид (0,42–0,63%), кемпферол-3-О-глюкозид (0,34–0,54%), лютеолин-7-О-глюкозид (0,20–0,23%), апигенин (0,12–0,20%), апигенин-7-О-глюкозид (0,14–0,17%). Диосметин-7-О-глюкозид в соцветиях не обнаружен.

В стеблях общее содержание полифенолов минимальное (в среднем 3,88%; от 3,72 до 4,28%), однако при этом количество конденсированных полифенолов максимальное. Содержание простых полифенолов и оксibenзойных кислот варьирует от 0,24 до 0,57% (в среднем 0,38%), фракции оксикоричных кислот – от 0,05 до 0,09% (в среднем 0,07%), конденсированных

полифенолов – от 2,47 до 2,93% (в среднем 2,66%). Веществ флавоноидного комплекса – от 0,58 до 1,04%: это кверцетин-3-О-глюкозид (0,18–0,30%), лютеолин-7-О-глюкозид (0,14–0,21%), диосметин-7-О-глюкозид (0,14–0,24%) и апигенин-7-О-глюкозид (0,10–0,21%). Кемпферол-3-О-глюкозид и апигенин в стеблях череды не найдены.

Наши результаты не согласуются с данными Т. Исаковой [40], согласно которым *B. frondosa* содержит всего 1,5% флавоноидов. По-видимому, это связано с тем, что Т. Исакова брала для исследования надземную часть целиком. Однако и она отмечала, что качественный состав флавоноидов *B. frondosa* очень разнообразен и не исключала возможности использования этого вида в лекарственных целях.

Таким образом, у всех видов череды, независимо от места произрастания, содержание простых полифенолов, фенолкарбоновых кислот и флавоноидов в ряду “листья → корзинки → стебли” снижается, а содержание дубильных веществ, напротив, возрастает.

Сходные закономерности выявлены и относительно содержания кремния: межвидовая и географическая изменчивость этого признака несущественны, а превалирует внутриорганизменная изменчивость (рис. 9). Наиболее ценный для организма человека органический кремний в наибольшей мере (1,14%) представлен в листьях, в несколько меньшей степени (0,73%) – в корзинках, и минимальное его количество (0,50%) отмечено в стеблях череды. Содержание минерального растворимого кремния, напротив, в этом ряду возрастает (листья – 0,15; соцветия – 0,20; стебли – 0,22%). Возрастает также и содержание малоусвояемого полимерного кремния (листья – 0,21; соцветия – 0,25; стебли – 0,49%).

Таким образом, количество фенольных соединений и кремния в растениях – низковариабельный признак. Поскольку зависимости содержания фенольных соединений и кремния от видовой принадлежности образца не выявлено, можно прогнозировать успешность применения листьев и соцветий *B. frondosa* для фармацевтических целей.

ВЫВОДЫ

Если в Северной Америке *B. frondosa* представляет собой сложный полиморфный вид, то в Евразии широкораспространенные инвазионные популяции физиономически единообразны. Мы объясняем этот феномен тем, что лишь одна из разновидностей, занесенных в Старый Свет, явилась основателем активно натурализующейся популяции. А поскольку *B. frondosa* – самоопылитель, то современный вторичный ареал вида в Европе сформирован из потомков этой инициальной популяции.

Различные разновидности *B. frondosa* заносились в Европу с 1762 г., однако натурализовались только две из них: *B. frondosa* var. *frondosa* с тройчатосложными листьями, короткими листочками обертки и коричневыми бородавчатыми семянками и *B. frondosa* var. *anomala*, которая отличается от типичной разновидности направленными вверх зубцами на ости семянки. Поэтому началом формирования вторичного ареала *B. frondosa* var. *frondosa* в Европе следует считать 1896 г., а *B. frondosa* var. *anomala* – 1954 г.

На территории бывшего СССР существует три изолированных очага распространения *B. frondosa*: Приморье, куда она была занесена из Америки не позднее 1950 г., запад европейской части, где этот вид стал расселяться с 1955, и Черноморское побережье Кавказа, куда череда была занесена в конце 70-х годов XX в. Все растения представляют собой типичную разновидность. Единственная находка *B. frondosa* var. *anomala* сделана совсем недавно – в 2003 г. в Москве. За последние 15 лет *B. frondosa* начала активно расширять вторичный ареал и внедряться в естественные фитоценозы по берегам водоемов, вытесняя аборигенную *B. tripartita*.

В дальневосточной части ареала *B. frondosa* является короткодневным растением и на широте Москвы обнаруживает более медленный рост и неспособность вступить в стадию цветения. Наоборот, в европейской части ареала произрастает длиннодневная форма череды, отличающаяся более быстрым ростом и способностью полностью проходить жизненный цикл при естественной длине дня на широте Москвы.

Внутри изолированных очагов вторичного ареала генетическая изменчивость *B. frondosa* очень низкая, что мы объясняем обедненным генофондом первоначальных малочисленных инвазионных популяций в сочетании с самопыляемостью вида.

Наименее инвазибельными по отношению к *B. frondosa* являются фитоценозы, сложенные 2–3 доминантными и 3–10 сопутствующими видами. Таким образом, помимо биоразнообразия фитоценоза, считавшегося основным критерием устойчивости сообществ, необходимо принимать во внимание и структурированность фитоценозов.

Проведенные опыты продемонстрировали более высокую конкурентоспособность инвазионной *B. frondosa* в сравнении с аборигенной *B. tripartita*. Конкурентное превосходство по темпам роста и семенной продуктивности *B. frondosa* отмечено на почвах разного плодородия и водного режима.

Поскольку содержание фенольных соединений и кремния у *B. frondosa* и *B. tripartita* существенно не различается, можно прогнозировать успешность применения листьев и соцветий *B. frondosa* для фармацевтических целей.

Работа выполнена при поддержке Программы Президиума РАН “Биоразнообразие и динамика генофондов”, Программы ОБН РАН “Биологические ресурсы России: Фундаментальные основы рационального использования” и гранта РФФИ № 08-04-00239.

ЛИТЕРАТУРА

1. Scoggan H.J. The Flora of Canada. Ottawa: Nat. Mus. of Nat. Sci., Nat. Mus. of Canada; 1979. Vol. 4. P. 1510.
2. Blake S.F. Records of *Bidens frondosa* var. *anomala* Porter // *Rhodora*. 1925. Vol. 27. P. 34–35.
3. Виноградова Ю.К. Роль эффекта основателя при формировании вторичного ареала *Bidens frondosa* L. // Тез. докл. XI междунар. совещ. по филогении растений. М.: Изд-во МГУ. 2003. С. 31–32.
4. Crowe D.R., Parker W.H. Hybridization and agamospermy of *Bidens* in north-western Ontario // *Taxon*. 1981. Vol. 30, N 4. P. 749–760.
5. Scheerer H. Chromosomenzahlen aus der Schleswig-Holsteinischen Flora // *Planta*. 1940. Bd. 30, N 5. S. 716–725.

6. Love A., Love D. Chromosome number of Central and Nordwest Europaean Plant spesies. Stockholm, 1961. 581 p.
7. Lhotska M. Der älteste Fund der Art *Bidens frondosa* in Europa // Folia geobot. et phytotaxon. Bohemosl. 1966. Vol. 1, N 2. P. 186–189.
8. Корнась Ян. О находке *Bidens frondosa* в Бресте // Ботан. материалы гербария БИН. 1960. Т. 20. С. 337–339.
9. Hegi G. Illustrierte Flora von Mittel-Europa. München: Lehmann, 1975. Bd. 6, N 3. S. 229.
10. Besser W. Catalogus plantarum in Horto botanico gymnasii volhyniensis cremeneci cultarum. Cremeneci, 1816.
11. Index seminum et plantarum horti botanici Universitatis Caeserae Mosquensis. Mosquae, 1826.
12. Солбриг О., Солбриг Д. Популяционная биология и эволюция. М.: Мир, 1982. 488 с.
13. Северцов А. С. Введение в теорию эволюции. М.: Изд-во МГУ, 1981. 315 с.
14. Anzalone B. Nuove localita italiane di *Bidens frondosa* L. // Nuovo giorn. bot. ital. ns. 1957. Vol. 64, N 4. P. 738–739.
15. Debray M. *Bidens frondosa* et *Paspalum longipilum* dans la vallee de la Loire // Bull. Soc. bot. France. 1942. Vol. 89. P. 43–44.
16. Trzcinska H. Badania nad zasiegami roslin synantropijnych. 1. *Bidens melanocarpus* w Polsce // Fragm. florist. et geobot. 1961. Vol. 7, N 1. P. 161–168.
17. Корнась Ян. Сучасні антропогенні зміни у флорі Польщі // Укр. ботан. журн. 1971. Т. 28, № 2. С. 167–173.
18. Хртек И., Шоуркова М. Дополнение к флоре западных областей Украинской ССР // Ботан. журн. 1977. Т. 62, № 1. С. 90–92.
19. Sumberova K., Tzonev R., Vladimirov V. *Bidens frondosa* (Asteraceae) – a new species for the Bulgarian flora // Phytol. Balcan. 2004. Vol. 10, N 2/3. P. 179–181.
20. Гусев Ю. Д. Новые сведения по адвентивной флоре разных областей таежной зоны европейской части СССР // Ботан. журн. 1980. Т. 65, № 2. С. 249–255.
21. Глазкова Е. А. *Bidens frondosa* (Asteraceae) – новый адвентивный вид флоры северо-запада России и история его расселения в Восточной Европе // Там же. 2005. Т. 90, № 10. С. 1525–1540.
22. Глазкова Е. А. Новые данные о распространении *Bidens frondosa* (Asteraceae) в России // Там же. 2006. Т. 91, № 11. С. 1749–1752.
23. Lhotska M. *Bidens frondosa* var. *anomala* v ceskych zemich // Prěslia. 1965. Vol. 37, N 2. P. 218–219.
24. Ludwig W. *Bidens frondosa* var. *anomala* in Hessen // Hess. florist. Briefe. 1994. Bd. 2, N 43. S. 17–19.
25. Keil P. Häufigkeit und Verbreitung von *Bidens frondosa* var. *anomala* am Beispiel des unteren Ruhrtales im westlichen Ruhrgebiet // Florist. Rundbriefe. 1995. Bd. 29, N 2. S. 129–134.
26. Misiewicz J. et al. Flora synantropijna swinoujscia I okolicy // Fragm. florist. et geobot. 1981. Vol. 27, N 4. P. 591–605.
27. Папченко В. Г. К определению сложных групп водных растений и их гибридов // Гидробиотаника. Рыбинск: Рыбинский дом печати, 2003. С. 82–91.
28. Папченко В. Г. Гибриды водных растений и особенности их определения // Материалы VI Всерос. шк.-конф. по водным макрофитам. Рыбинск, 2006. С. 49–57.
29. Васильева Н. В., Папченко В. Г. Распространение в бассейне Волги и биоэкологические особенности *Bidens frondosa* L. // Естественные и инвазийные процессы формирования биоразнообразия водных и наземных экосистем: Тез. докл. междунар. науч. конф. Ростов/Д.: Южный науч. центр РАН, 2007. С. 64–65.
30. Мосякин Н. С. Рід *Bidens* у флорі УРСР // Укр. ботан. журн. 1988. Т. 45, № 6. С. 63–64.
31. Lhotska M. Die Gattung *Bidens* in der Tschechoslowakei // Folia geobot. et phytotaxon. Bohemosl. 1968. N 3. P. 65–98.
32. Скворцов А. К., Виноградова Ю. К. и др. Формирование устойчивых интродукционных популяций. М.: Наука, 2005. 187 с.
33. Майтулина Ю. К. Влияние фотопериодической реакции растений на результаты их интродукции // Адаптационная изменчивость растений при интродукции. Рига: Зинатне, 1990. С. 87–90.

34. Levine J.M. Species diversity and biological invasions: Relating local process to community pattern // Science. 2000. Vol. 288, N 5467. P. 852–854.
35. Виноградова Ю.К. Экспериментальное изучение растительных инвазий (на примере рода *Bidens*) // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флоры в регионах СНГ. М.; Тула: Ботсад МГУ; Гриф и К, 2003. С. 31–33.
36. Виноградова Ю.К., Возна Л.И. Инвазительность естественных фитоценозов и конкурентные отношения между аборигенными и инвазионными видами // Биоразнообразие: Проблемы и перспективы сохранения. Пенза, 2008. Ч. 1. С. 17–19.
37. Köck U.V. Ökologische Aspekte der Ausbreitung von *Bidens frondosa* in Mitteleuropa: Verdrängt et *Bidens tripartita*? // Flora. 1988. Vol. 180, N 3/4. P. 177–190.
38. Элтон Ч.С. Экология нашествий животных и растений. М.: Изд-во иностр. лит., 1960. 230 с.
39. Виноградова Ю.К., Рыхликова А.А., Колесников М.П. Сравнительный анализ некоторых видов рода *Bidens* L. по содержанию фенольных соединений и кремния // Новые и нетрадиционные растения и перспективы их использования: Материалы VII Междунар. симпоз. М., 2007. Т. 2. С. 72–74.
40. Исакова Т.И. и др. Флавоноиды и полисахариды видов рода *Bidens* // Раст. ресурсы. 1986. Т. 22, № 4. С. 517–523.

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

Поступила в редакцию
 27.01.2007 г.

SUMMARY

Vinogradova Yu.K. Variability and competitiveness of stick-tight beggarticks (*Bidens frondosa* L.) within the natural and the secondary ranges

The history of *B. frondosa* secondary range establishment has been described. The varieties of this polymorphic species have been brought in Europe many times since 1762, but only two varieties, *B. frondosa* var. *frondosa* and *B. frondosa* var. *anomala*, have naturalized. The secondary range of typical variety has formed since 1896, *B. frondosa* var. *anomala* – since 1954. There are three isolated centers of *B. frondosa* var. *frondosa* within the area of the former USSR: Primoriye (the Far East), the west of European part, and the Black Sea coast in the Caucasus. The genetic variability of *B. frondosa* within the isolated centers is extremely low because of impoverished genofond in initial populations in combination with spontaneous pollination. The secondary range of *B. frondosa* has actively expanded for the last 15 years, and *B. frondosa* has invaded into natural phytocenoses, forcing out the native species *B. tripartita*. Phytocenoses, formed by 2–3 dominant species and 3–10 associated ones, are considered to be the most resistant to *B. frondosa* invasion. The experiments showed that *B. frondosa* was a stronger competitor than *B. tripartita* on soils with different fertility and water regime. Content of phenol compounds and silicon in *B. frondosa* and *B. tripartita* is similar, that is why leaves and inflorescence of *B. frondosa* may be also used as pharmaceutical raw material.

ИНТРОДУКЦИЯ *GINKGO BILOBA* L. В БОТАНИЧЕСКОМ САДУ-ИНСТИТУТЕ УНЦ РАН

З.Н. Сулейманова

Единственный современный представитель класса гинкговых – гинкго двулопастный (*Ginkgo biloba* L.). По данным Л.И. Рубцова [1], в Китае обнаружено несколько естественных местонахождений гинкго. В Китае, Японии и Корее известны деревья гинкго, возраст которых превышает 1000 лет, а отдельные экземпляры могут доживать до 2000 лет. В 1730 г. гинкго был ввезен в Западную Европу, а примерно через 50 лет – в Северную Америку. С этого момента это растение стало широко культивироваться [2]. В настоящее время гинкго растет почти во всех ботанических садах и парках Европы и Северной Америки. Из парков и садов гинкго двулопастный перекочевал на улицы городов, чему способствовала его устойчивость к загазованности воздуха [3–5].

Первые на территории бывшего СССР вид был введен в культуру Никитским ботаническим садом в 1818 г., и теперь встречается в ботанических садах и парках Крыма и Кавказа, Одессы, Краснодара, Астрахани, Самарканда, Ташкента, Полтавы, Киева, Харькова. Имеются грунтовые посадки в Калининграде, Белоруссии, Риге, Москве, Санкт-Петербурге, Саратове, Казани и др. [6].

Красивый женский экземпляр гинкго произрастает в Риге. В 50 лет он достиг высоты более 9 м при диаметре ствола около 50 см, в отдельные годы завязывает плоды, которые, однако, не вызревают. Большой экземпляр (высота 17 м, диаметр 62 см) имеется в Калининграде у входа в Зоологический парк. В старом парке Гомеля произрастал мужской экземпляр гинкго высотой 9 м с диаметром ствола 28 см, который погиб после подкормки минеральными удобрениями.

По данным исследователей, оценивавших газоустойчивость гинкго [7], его можно отнести к группе самых устойчивых видов к промышленным газам.

В Китае плоды и семена гинкго использовали для лечения многих заболеваний, а семена используют в национальной кухне. Мякоть плодов употребляли в пищу, и только в XX столетии стали применять в лечебных целях [8]. О лечебном действии листьев гинкго было известно еще в древней китайской медицине в 2800 г. до н.э. В настоящее время гинкго двулопастный широко используется в фармакопее и медицинской практике.

Деревья гинкго декоративны с ранней весны до глубокой осени, они чрезвычайно перспективны для озеленения южных городов. Помимо этого, гинкго мог бы занять достойное место в оформлении комнатных, производственных пингерьеров, зимних садов лечебных учреждений.

Размножают гинкго семенами, черенкованием, прививкой и окулировкой. Лучше укореняются черенки с вызревшей древесиной, взятые от места прикрепления побега к несущей его ветви. Укоренение можно вести в

теплице и в открытом грунте, во влажной, рыхлой свежей почве. Несмотря на легкость вегетативного размножения ценных садовых форм, растения, полученные таким образом, растут медленнее семенных; черенки, взятые из боковых побегов, дают низкорослые деревья с деформированным стволом и кроной [9].

Нами предпринят эксперимент по размножению и выращиванию гинкго в Башкортостане в условиях закрытого и открытого грунта Ботанического сада-института УНЦ РАН.

При проведении интродукционного эксперимента в задачи исследований входило:

- оценка эффективности размножения различными методами (семенное, воздушными отводками, черенками);

- сравнительное изучение роста и развития растений *G. biloba* семенного и вегетативного происхождения в условиях оранжереи и открытого грунта.

Исследования проводили в 2000–2006 гг. в Ботаническом саду-институте УНЦ РАН. Территория ботанического сада расположена в лесостепной зоне Башкирского Предуралья. В климатическом отношении регион характеризуется большой амплитудой колебаний температуры в течение года, недостатком атмосферных осадков, резким переходом от холодного сезона к теплему, поздними весенними и осенними заморозками. Безморозный период продолжается около 140 дней. Среднегодовая температура воздуха в районе Уфы 2,6°, среднегодовое количество осадков – 459 мм.

При проведении эксперимента измеряли освещенность, температуру и влажность воздуха в условиях оранжереи и в открытом грунте. Уровень относительной влажности воздуха в оранжерее определяли психрометрическим методом. Измерение освещенности в оранжерее проводили с помощью люксметра марки Ю-16. Данные по влажности и освещенности в годы проведения исследований представлены в табл. 1.

Показатели относительной влажности воздуха в открытом грунте на территории Уфы предоставлены Башкирским территориальным управлением по мониторингу окружающей среды. В оранжерее и в открытом грунте проводили анализ почвы (по Кирсанову): гумус, pH, N-NO₃, P₂O₅, H₂O.

Опыты по размножению гинкго были начаты в 1999 г. Для семенного размножения использовали семена, привезенные в 1999 г. из Сухумского ботанического сада. Описание семян проводили по атласу описательной морфологии семян [10].

Перед высадкой семена хранили в комнатных условиях при температуре 20–23°. Через 4 мес хранения очищенные семена дезинфицировали 5%-м раствором перманганата калия и высевали в ящики с предварительно промытым, прокаленным речным песком на глубину 2–3 см. Сверху присыпали тонким слоем просеянного песка. Определяли всхожесть и скорость прорастания семян. Через год сеянцы высаживали в горшки с земляной смесью, рекомендованной для хвойных [11]. Половина растений оставалась в условиях оранжереи, вторая половина была высажена в открытый грунт.

В ходе наблюдений отмечали морфологические особенности растений [12] в оранжерее и в открытом грунте. Ежегодно измеряли высоту сеянцев, число и размеры листьев, число и длину побегов. Кроме этого, изучали возможность вегетативного размножения черенками и воздушными отводками.

Таблица 1

Гидротермический режим и освещенность в оранжерее и в открытом грунте
(2000–2005 гг.)

Показатель	Год наблюдений	Оранжеря				Открытый грунт			
		Весна	Лето	Осень	Зима	Весна	Лето	Осень	Зима
Среднемесячная температура, °С	2000	14–28	17–34	14–30	14–20	10–18	18–20	10–17	–7–9
	2001	14–28	18–30	15–25	14–21	14–16	16–19	11–16	–8–14
	2002	14–22	14–27	13–27	16–23	10–14	14–20	12–14	–4–21
	2003	16–26	18–28	15–22	12–19	5–13	14–20	13–20	–4–14
	2004	17–23	20–30	14–20	13–20	15–18	18–21	12–18	–9–12
	2005	14–25	13–30	12–17	12–18	14–18	18–25	12–18	–10–31
Влажность, %	2000	80–84	89–95	85–96	83–85	73,7–85	71,3–77	80,8–85	87,4–92
	2001	80–85	85–94	80–93	85–86	68,6–80	67,11–73	81,2–89	82,7–89
	2002	82–86	88–94	87–95	85–86	85,3–86	69,8–74	68,6–85	82,2–87
	2003	83–85	85–95	85–95	80–85	70,4–79	63,1–77	71,4–84	79,6–80
	2004	80–83	85–94	85–93	80–83	67,3–81	68,1–76	82,2–87	83,1–87
	2005	82–84	80–92	85–94	80–83	71,7–78	68,7–73	75,7–85	79,2–84
Освещенность, тыс. лк	2000	0,5–40	5–45	2–40	0,3–30	11–22	14–48	4–16	0,3–0,9
	2001	0,5–61	6–88	2–82	0,2–55	10–20	12–59	4–18	0,4–10
	2002	0,5–66	5–66	6–64	0,18–48	9–15	14–40	4–15	0,3–10
	2003	1–42	2,8–42	2,7–37	2–40	10–20	13–42	4–18	0–10
	2004	0,6–41	1,5–52	1,5–24	2–20	10–18	13–56	4–18	0–0,9
	2005	0,6–52	2–60	2,5–43	2–32	10–18	13–59	4–15	0,3–0,9

Таблица 3

Корнеобразование у *Ginkgo biloba* в весенние сроки воздушными отводками

Условия опыта	Субстрат	Диаметр побега, см	Число образовавшихся корней, шт.	Длина корня, см	Диаметр корня, см
Вода	Мох	Зеленые – 0,4	5	2–6	0,2
		Полуод. – 0,3	10	1–6	0,1–0,2
	Вермикулит	Одревес. – 0,6	Каллус	–	–
		Зеленые – 0,3	2	0,4	–
		Полуод. – 0,3	–	–	–
		Одревес. – 0,5	Каллус	–	–

Условия опыта	Субстрат	Диаметр побега, см	Число образовавшихся корней, шт.	Длина корня, см	Диаметр корня, см
Крезацин	Мох	Зеленые – 0,5	5	0,5–4,0	0,3
		Полуод. – 0,4	1	0,4	0,1
	Вермикулит	Одревес. – 0,4	–	–	–
		Зеленые – 0,4	–	–	–
		Полуод. – 0,5	6	0,1–3,7	0,1–0,2
		Одревес. – 0,6	3	0,5	0,1

Материалом для вегетативного размножения послужили три экземпляра *G. biloba*, культивируемые в условиях нашей оранжереи с 1946 г. Шестидесятилетние растения гинкго к моменту начала опыта имели высоту от 2,5 до 4 м, диаметр ствола – 13–15 см.

Полуодревесневшие черенки с вызревшей древесиной срезали с маточных растений с 2–3 узлами в весенне-летний период (апрель, май, июнь) во время интенсивного роста в количестве 10 шт. (14,5 до 16 см длины с 3–6 почками). Черенки дезинфицировали в растворе перманганата калия (0,5%).

Для стимуляции корнеобразования был использован крезацин в концентрации 0,1 мг/л л. Через 5 мин после дезинфекции черенки на $\frac{3}{4}$ опускали в раствор крезацина на 24 ч. В качестве контроля использовали дистиллированную воду. Субстратом для укоренения черенков являлся промытый речной песок. Черенки высаживали в ящики с грунтом в оранжерее согласно методике [13]. Спустя 8 мес и в дальнейшем ежемесячно определяли эффективность укоренения черенков. Укорененные черенки через год выкапывали и пересаживали в горшки с земляной смесью, рекомендованной для хвойных. Часть растений оставляли в оранжерее, часть – высаживали в грунт.

При размножении воздушными отводками за основу нами взята методика [13], корнеобразование стимулировали крезацином (норма 0,1 мг/л воды) (табл. 2). В качестве субстрата использовали мох сфагнум и вермикулит. Размножение гинкго воздушными отводками проводили в 3 срока: весенний, летний, осенний (учитывая длительный период покоя – с августа по январь). Для получения воздушных отводок были использованы побеги разной степе-

ни физиологической зрелости (зеленые – 6,5–8,1 см длины, 0,2 см в диаметре; полуодревесневшие – 8,5–11,5 см длины, 0,3–0,5 см в диаметре и одревесневшие – 12,5–13,3 см длины, 0,5–0,7 см в диаметре). Срез обрабатывали крезацином и на место среза накладывали мох и вермикулит. В контроле срез не обрабатывали, место среза обертывали мхом и вермикулитом. Через год проверяли эффективность корнеобразования. Укоренившиеся побеги высаживали в горшки. За растениями семенного и вегетативного происхождения, выращиваемых в открытом грунте и в условиях оранжереи, вели наблюдения. При этом измеряли следующие параметры: высоту растений, число и размеры листьев, число и длину побегов согласно методике [12]. Статистическая обработка материалов исследований проведена с учетом среднего значения и его ошибки (табл. 3).

В годы проведения эксперимента вели наблюдения за температурой воздуха, освещенностью, влажностью воздуха. Данные гидротермического режима и освещенности в оранжерее и в открытом грунте с 2000 по 2005 г. представлены в табл. 1. В условиях оранжереи максимальное повышение температуры воздуха в годы эксперимента наблюдалось в летнее время (30°), а в условиях открытого грунта – 25°. В зимнее время температура воздуха поддерживалась на уровне 12° и выше. В условиях открытого грунта она доходила до –31°.

В условиях оранжереи растения гинкго растут быстрее, чем растения, высаженные в открытый грунт. В открытом грунте растения перезимовывают хорошо под покровом снега, при этом их высота не превышает высоты снегового покрова (54,6 см).

Анализ почвы в условиях оранжереи: рН – 6,4, гумус – 6,5, N, NO₃ – 10,8, P₂O₅ – 616, H₂O – 175. В открытом грунте: рН – 6,0, гумус – 6,0, N, NO₃ – 7,8, P₂O₅ – 648, H₂O – 280.

При проведении опыта семенного размножения гинкго его всходы появились через 17 дней после посева, длительность прорастания – 35 дней. Всхожесть семян составила 64%, приживаемость сеянцев 100%. В конце года сеянцы высаживали в горшки с земляной смесью. В открытый грунт высаживали сеянцы, достигшие высоты 14–29 см. Морфометрические характеристики сеянцев представлены в табл. 4.

В условиях оранжереи ежегодный прирост сеянцев в высоту составил в разные годы от 8,6 до 41,50 см; у саженцев – 3,80–24,25 см.

В открытом грунте ежегодный прирост в высоту составил от 3,13 до 16,50 см.

Сеянцы открытого грунта несколько отстают в росте и развитии от сеянцев, содержащихся в оранжерее. Период покоя, сбрасывание листьев в оранжерее начинается в начале октября, в открытом грунте в октябре–ноябре, т.е. в одни и те же сроки. Выход из периода покоя в оранжерее начинается в январе–феврале, в открытом грунте в апреле–мае.

Вегетативное размножение (черенкование).

Работами многих исследователей [14] установлено, что основными внутренними факторами, имеющими большое значение в процессе укоренения черенков древесных растений, являются 1) возрастное состояние и темпы развития маточного растения; 2) условия выращивания маточного растения; 3) положение маточного черенка на будущем растении; 4) сроки черенкова-

Таблица 4

*Морфологические характеристики растений *Ginkgo biloba*, выращенных из семян (2001–2004), сеянцев и саженцев в условиях оранжереи и открытого грунта*

Условия выращивания	Год наблюдений	Морфологический показатель				
		сеянцев				
		Высота, растений, см	Число боковых побегов, шт.	Размеры боковых побегов, см	Число листьев, шт.	Размеры листьев (ширина × длина, см)
Оранжерея	2000	5,50 ± 0,43	–	–	4,0 ± 0,28	1,10 × 1,60 ± ± 0,44 × 0,52
	2001	14,13 ± 1,13	–	–	4,11 ± 0,62	3,63 × 3,35 ± ± 0,58 × 0,53
	2002	17,38 ± 1,14	–	–	4,66 ± 3,53	1,10 × 1,60 ± ± 0,11 × 0,12
	2003	25,83 ± 2,25	1,61 ± 0,01	1,30 ± 0,01	5,44 ± 4,35	6,10 × 6,5 ± ± 0,06 × 0,06
	2004	67,33 ± 6,63	1,72 ± 1,16	28,34 ± 2,31	9,21 ± 9,12	16,12 × 6,3 ± ± 16,08
	2005	67,44 ± 0,63	2,6 ± 0,91	44,3 ± 0,12	25,6 ± 0,42	7,16 × 3,3 ± ± 0,61 × 0,33
Открытый грунт	2000	–	–	–	–	–
	2001	14,25 ± 0,14	–	–	3,67 ± 0,05	1,10 × 1,60 ± ± 0,02 × 0,04
	2002	17,38 ± 0,1	–	–	4,66 ± 0,05	1,10 × 1,60 ± ± 0,02 × 0,0
	2003	20,02 ± 2,08	2,40 ± 2,24	2,32 ± 2,31	15,25 ± 1,25	1,17 × 6,25 ± ± 1,59 × 6,62
	2004	36,52 ± 3,61	2,5 ± 2,48	3,23 ± 3,02	15,25 ± 1,25	5,21 × 6,33 ± ± 5,11 × 6,02
	2005	42,30 ± 0,47	1,0 ± 0,11	31,1 ± 0,22	21,0 ± 0,12	5,33 × 3,5 ± ± 0,53 × 0,33

ния; 5) возрастное состояние побега, который подвергается черенкованию; 6) наличие на черенке листьев и почек; 7) уровень питательных веществ в черенке; 8) анатомо-физиологические особенности побегов, с которых берут черенок и др.

Темпы развития опытных сеянцев и саженцев по годам показаны в табл. 4.

Сроки черенкования: весенне-летний и воздушными отводками в три срока – весенний, летний и осенний. При черенковании, проведенном в летний период в условиях оранжереи, из 10 черенков (средняя длина 16,98 ± 1,43 см) только у трех образовались корни (6; 4; 4 шт.). Длина главного корня составила 9,5, 4,5 и 2,5 см; диаметр – 0,2, 0,1 и 0,5 см. Спустя 8 мес. укореняемость составила 30%, корни достигли 2,5–9,5 см длины.

Морфологический показатель

саженцев				
Высота, растений, см	Число боковых побегов, шт.	Размеры боковых побегов, см	Число листьев, шт.	Размеры листьев (ширина × длина, см)
10,5 ± 0,43	—	—	1,50 ± 0,11	1,51 × 4,31 ± ± 0,53 × 0,62
14,30 ± 0,33	—	—	5,25 ± 4,35	
16,44 ± 1,33	—	—	6,16 ± 6,07	2,31 × 2,52 ± ± 0,21 × 0,25
48,66 ± 0,48	—	—	12,23 ± 1,12	4,50 × 9,05 ± ± 3,43 × 6,93
72,91 ± 7,21	1,75 ± 1,06	24,21 ± 22,02	12,92 ± 12,23	7,51 × 11,72 ± ± 7,021 × 0,57
93,1 ± 0,83	2,5 ± 0,64	12,0 ± 0,11	20,75 ± 0,20	7,75 × 3,25 ± ± 1,71 × 0,75
—	—	—	—	—
10,22 ± 0,15	—	—	4,33 ± 0,53	2,75 × 2,00 ± ± 0,003 × 0,02
16,90 ± 0,15	—	—	7,23 ± 7,03	3,5 × 2,5 × 0,3 ± ± 0,003 × 0,02
19,50 ± 1,69	1,75 ± 0,16	2,02 ± 2,098	7,89 ± 4,03	1,91 × 6,5 ± ± 1,51 × 2,58
39,00 ± 3,87	1,78 ± 0,98	2,205 ± 2,96	8,65 ± 8,22	4,82 × 6,32 ± ± 4,02 × 6,03
43,10 ± 0,36	1,1 ± 0,11	30,1 ± 0,28	14,66 ± 1,46	6,33 × 3,66 ± ± 0,67 × 0,32

Результаты опыта по укоренению гинкго воздушными отводками показаны в табл. 2 и 3. Лучшие результаты получены в контроле (со мхом) на полуодревесневших побегах с диаметром 0,4–0,5 см, где образовались корни в количестве до 10 шт. от 1,0 до 6,0 см длиной с диаметром корня 0,1–0,2 см. При использовании крезацина в опытах с вермикулитом на полуодревесневших побегах образовалось наиболее количество корней.

На основании проведенных исследований установлено, что лучшим сроком для вегетативного размножения воздушными отводками оказался весенний, а субстратом – мох, при летне-осенних сроках – вермикулит. Лучше использовать полуодревесневшие черенки с диаметром побега 0,4 см или зеленые – 0,3–0,4 см.

Опыты по вегетативному размножению гинкго показали, что в условиях

оранжереи наиболее эффективно размножение воздушными отводками с использованием зеленых и полуодревесневших побегов, а также полуодревесневшими черенками в весенне-летний период.

Нами изучена также возможность выращивания гинкго в открытом грунте. В сентябре 2001 г. семена *G. biloba* и укоренившиеся растения были разделены на две группы. Часть из них была оставлена в оранжерее, вторая половина высажена в открытый грунт. Весной было проведено сравнение растений. От весенних заморозков пострадал всего лишь один экземпляр (10%). Высота саженцев в открытом грунте не отличалась от высоты оранжерейных. Следует отметить, что саженцы гинкго, полученные из черенков маточного растения, оказались более устойчивыми к действию весенних холодов.

В условиях оранжереи и открытом грунте ежегодный прирост отличался в разные годы: высота саженцев в оранжерее составила 3,80, 2,14, 32,22, 24,25 см; в открытом грунте – 6,68, 2,60, 19,50, 4,10 см.

Таким образом, наблюдения показали, что по морфологическим признакам и темпам роста семян и саженцев гинкго двулопастного в условиях оранжереи отмечен наиболее интенсивный рост: в 1,5–2 раза выше, чем в открытом грунте.

ВЫВОДЫ

Учитывая, что укорененные в условиях оранжереи растения и семена *Ginkgo biloba*, высаженные в открытый грунт в сентябре 2001–2005 гг., успешно перезимовывают без искусственного укрытия, считаем, что возможно в дальнейшем культивировать его в условиях умеренно континентального климата Башкортостана. Целесообразно продолжить экспериментальные работы по интродукции гинкго.

ЛИТЕРАТУРА

1. Рубцов Л.И. Деревья и кустарники Киргизии. Киев: Наук. думка, 1971. 272 с.
2. Жизнь растений М.: Просвещение, 1978. Т. 4. 447 с.
3. Henry A. Forests and trees in relation of hygiene. L., 1920.
4. Major R.T. The Ginkgo, the most ancient living tree // Science. 1967. Vol. 157, N 3794.
5. Bossavy J. Les differentes echelles de sensibilite des vegetaux pollutions atmosphetiques // Rev. forest. franç. 1964. N 3.
6. Козубов Г.М., Муратова Е.Н. Современные голосеменные. Л.: Наука, 1986.
7. Антипов В.Г. Устойчивость древесных растений к промышленным газам. Минск: Наука и техника, 1979. 216 с.
8. Захарова Н.В. Искусство и традиции китайской кухни. М.: Муравей, 1997. 123 с.
9. Соколов С.Я. Деревья и кустарники СССР: Голосеменные. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. Т. 1. 461 с.
10. Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений "Семя". Л.: Наука, 1990. 204 с.
11. Сааков С.Г. Оранжерейные и комнатные растения и уход за ними. Л.: Наука, 1983. 62 с.
12. Методика фенологических наблюдений в ботанических садах. М.: ГБС АН СССР, 1972. 135 с.
13. Мак-Миллан Броуз Ф. Размножение растений. М.: Мир, 1987. 192 с.
14. Лихолат Т.В. Регуляторы роста древесных растений. М.: Лесн. пром-сть, 1983. 240 с.

SUMMARY

*Suleimanova Z.N. Introduction of *Ginkgo biloba* L. into the Botanical Garden-Institute of the Ufa Scientific Center RAS*

The average annual air temperature in the city of Ufa is 2,6°, average annual precipitation – 459 mm, average monthly precipitation in summer – 50–70 mm, duration of period without frosts is 140 days. The best results under cultivation outdoors showed the plants, obtained by cuttings from trees, cultivated in the greenhouse since 1946. The seedlings, obtained by seeds from the town of Sukhumi, began to vegetate earlier in spring, and late spring frosts damaged them more often. The Sukhumi seedlings, characterized by a short-day photoperiod, are considered to be not able to prepare completely for spending the winter.

УДК 631.529:582.394 (571.63)

СКАЛЬНЫЕ ПАПОРОТНИКИ ЮЖНОГО ПРИМОРЬЯ В ПРИРОДЕ И КУЛЬТУРЕ

М.Н. Колдаева, О.В. Храпко

Интродукция является одним из путей сохранения и изучения редких видов, начальным этапом введения в культуру декоративных растений. Она, с одной стороны, позволяет глубже изучить виды, выявить их потенциальные возможности к адаптации в новых условиях, с другой – нередко ставит новые вопросы, заставляет искать решения новых задач. Среди таких вопросов – прогнозирование успешности интродукции, среди задач – подбор условий культивирования того или иного вида. Нами сделана попытка на основе результатов первичной интродукции оценить возможности интродукции скальных папоротников Южного Приморья в условиях Приморского края.

Границы Южного Приморья принимаются нами в соответствии с ботанико-географическим районированием Б.П. Колесникова [1]. В группу скальных папоротников нами включены виды, которые встречаются в пределах Южного Приморья на скалах, каменистых осыпях и россыпях (см. табл.).

Данная группа достаточно разнообразна в таксономическом отношении, она включает 28 видов, относящихся к 17 родам и 8 семействам. Большинство семейств (*Hymenophyllaceae*, *Polypodiaceae* и др.) приурочено преимущественно к тропикам и субтропикам, некоторые семейства широко распространены по Земному шару (*Woodsiaceae* и др.). Среди видов преобладают таксоны с восточноазиатским типом ареала (50% группы: *Pleopeltis ussuriensis*, *Mecodium wrightii* и др.), ряд видов имеет широкий голарктический ареал (*Cyrtopteris fragilis*, *Woodsia glabella* и др.) (см. табл.). Анализ географического распространения изучаемых представителей указывает на тесную связь папоротников скальных местообитаний Южного Приморья с флорами Восточной Азии, что в целом характерно для скальных папоротников всего российского Дальнего Востока [2, 3].

Таблица
Характеристика скальных папоротников Южного Приморья

Семейство, вид	Тип ареала ¹	Жизненная форма ²	Экологическая группа ³	Места произрастания в Приморском крае	Группа по сложности культивирования ⁴
<i>ASPIDIACEAE</i>					
<i>Dryopteris chinensis</i> (Baker) Koidz.	Ва	Дрв	Мф	Скалы и каменные места под пологом леса	–
<i>D. fragrans</i> (L.) Schott*	Га	Дн	Мкф	Высокогорья – на россыпях и осыпях; низкогорья – обычно в трещинах влажных, затененных или периодически затененных скал по речным долинам, морское побережье, затененные осыпи	1
<i>Polystichum craspedosorum</i> (Maxim.) Diels*	Ва	Нк	Мкф	Трещины затененных скал, изредка влажные крутые каменные склоны и осыпи, покрытые почвой. Тяготеет к известнякам	1
<i>ASPLENIACEAE</i>					
<i>Asplenium incisum</i> Thunb.*	Дв	Дн	Мф	Затененные скалы, часто замшелые, крупные камни. Изредка на влажной почве более-менее крутых склонов в затенении	2
<i>A. ruta-muraria</i> L.*	Га	Дн	Кмф	Трещины более-менее затененных скал и крупных камней. Тяготеет к известнякам	2
<i>A. tenuicaule</i> Hayata*	Ва	Дн	Мф	Трещины и моховой покров влажных затененных, часто замшелых скал под пологом леса. На влажных каменных склонах и осыпях	2
<i>Camptosorus sibiricus</i> Rupr.*	Аз	Кр	Мф	Трещины и моховой покров более-менее затененных, часто влажных и замшелых скал и крупных камней. Реже – в моховой подушке на пнях и на свежей по степени увлажнения почве под пологом хвойно-широколиственного леса	1
<i>Pleurosoriopsis makinoi</i> (Maxim. ex Makino) Fomin	Ва	Пзк	Мф	Поверхность и трещины затененных, влажных, замшелых скал под пологом леса, крупных камней или моховой покров у ключей	–

Таблица

(продолжение)

Семейство, вид	Тип ареала ¹	Жизненная форма ²	Экологическая группа ³	Места произрастания в Приморском крае	Группа по сложности культивирования ⁴
ATHYRIACEAE					
<i>Cyrtopteris fragilis</i> (L.) Bernh.*	Га	Дн	Мф	Преимущественно скалы, часто влажноватые, замшелые под пологом леса, рядом с водотоками или на морских побережьях.	
				Изредка – каменистые склоны, россыпи, осыпи преимущественно по более-менее затененным местам	1
<i>Gymnocarpium jessoense</i> (Koidz.) Koidz.*	Бр	Дк	Мф	Трещины скал, осыпи, каменистые склоны под пологом леса, поляны и среди кустарников на каменистой почве	1
<i>Rhizomatopteris sudetica</i> (A. Br. et Milde) Khokhr.*	Га	Дк	Мф	Затененные, часто замшелые скалы, крутые склоны, каменистые склоны под пологом леса, преимущественно темнохвойного	1
DENNSTAEDTIACEAE					
<i>Dennstaedtia hirsuta</i> (Sw.) Mett.*	Ва	Дн	Мф	Под пологом леса: почвенные откосы или возвышения микро-рельефа на обочинах лесных дорог, русла водотоков или ручьев, затененные влажные прирусловые скалы и осыпи	2
<i>D. wilfordii</i> (Moore) Christ*	Ва	Дн	Кмф	Под пологом леса: трещины влажных прирусловых скал, влажная рыхлая почва на более-менее крутых склонах, реже – осыпи и россыпи	1
HYMENOPHYLLACEAE					
<i>Gonocormus minutusi</i> (Blume) Bosch*	Ва	Тк	Гф	Трещины и поверхность затененных, часто замшелых влажных скал под пологом леса; крупные камни, реже – пни и стволы деревьев	4
<i>Mecodium wrightii</i> (Bosch) Copel.	Ва	Тк	Гф	Влажные затененные скалы и крупные камни среди мха, реже – пни и стволы деревьев	4
POLYPODIACEAE					
<i>Pleopeltis kolesnikovii</i> Tzvel.	Ва	Пзк	Кмф	Влажные затененные скалы у побережья моря и по долинам рек. Очень редко	–

Таблица

(продолжение)

Семейство, вид	Тип ареала ¹	Жизненная форма ²	Экологическая группа ³	Места произрастания в Приморском крае	Группа по сложности культивирования ⁴
<i>P. ussuriensis</i> Regel et Maack*	Ва	Пзк	Кмф	Поверхность влажноватых, обычно затененных, часто замшелых скал; реже на стволах, ветвях и пнях деревьев, еще реже на осыпях. Обычен вблизи рек и морских побережий	3
<i>Polypodium sibiricum</i> Sipl.*	Аз	Пзк	Мф	Затененные скалы, замшелые камни, каменные склоны, россыпи и осыпи, реже на пнях, валежнике, ветвях деревьев, на моховой подушке склонов. Обычно под пологом леса	3
<i>P. vulgare</i> L.*	Га	Пзк	Кмф	Трещины и уступы переменного затененных скал у моря, крупные камни, каменные склоны и осыпи, иногда под пологом леса. Тяготеет к морскому побережью	2
<i>Pyrrhosia petiolosa</i> (Christ et Baroni) Ching*	Ва	Пзк	Кмф	Поверхности открытых или затененных пологом леса или экспозицией скал, по склонам речных долин и морскому побережью; изредка на ветвях и стволах деревьев	3
<i>SINOPTERIDACEAE</i>					
<i>Aleuritopteris argentea</i> (S.G. Gmel.) Fee*	Аз	Дн	Мкф	Трещины сухих затененных лесным пологом скал и скал северной экспозиции. Тяготеет к известнякам	2
<i>A. kuhni</i> (Midle) Ching*	Ва	Дн	Мф	Затененные или переменного затененные влажные приречные скалы, скалы на склонах, чаще под пологом леса	2
<i>WOODSIACEAE</i>					
<i>Protowoodsia manchuriensis</i> (Hook.) Ching*	Ва	Дн	Мф	Трещины более-менее затененных, иногда влажноватых скал, реже на почве на крутых каменных склонах под пологом леса. Морское побережье и в удалении от него	2
<i>Woodsia glabella</i> R. Br.	Га	Дн	Кмф	Трещины сухих, часто известняковых скал	—

Таблица

(окончание)

Семейство, вид	Тип ареала ¹	Жизненная форма ²	Экологическая группа ³	Места произрастания в Приморском крае	Группа по сложности культивирования ⁴
<i>W. ilvensis</i> (L.) R. Br.*	Га	Дн	Мкф	Трещины сухих скал на солнце и в полутени, реже – каменистые россыпи, осыпи и каменистые склоны	1
<i>W. macrochlaena</i> Mett. ex Kuhn*	Ва	Дн	Мф	Гумусированные трещины более-менее затененных участков открытых скал и под пологом леса	2
<i>W. polystichoides</i> S. Eat.*	Ва	Дн	Мф	Уступы и трещины более-менее затененных скал, реже на почве на крутых или каменистых склонах в лесу	1
<i>W. subcordata</i> Turcz.*	Аз	Дн	Кмф	Трещины более-менее затененных или открытых скал, осыпи, в том числе под пологом леса и на побережье моря	2

Примечание. Латинские названия видов приводятся по Н.Н. Цвелеву [2]. * Таксоны, прошедшие испытание в БСИ ДВО РАН.

¹ Тип ареала: Аз – азиатский, Бр – бореальный, Ва – восточноазиатский, Га – голарктический, Дв – дальневосточный.

² Жизненная форма: Дн – дерновинные, Дрв – диффузно-розеточные восходящие, Дк – длиннокорневишные, Кр – короткоживущие некрупнорозеточные, Нк – некрупнорозеточные, Пзк – ползучекорневишные, Тк – тоннокорневишные.

³ Экологическая группа: Гф – гигрофит, Кмф – ксеромезофит, Мкф – мезоксерофит, Мф – мезофит.

⁴ Группа по сложности культивирования – см. пояснения в тексте.

Половина из представленных в группе видов по тем или иным причинам являются редкими, некоторые из них (*Aleuritopteris kuhnii*, *Pyrrosia petiolosa*) внесены и в Красную книгу РСФСР [4], и в региональные списки редких видов [5, 6], другие – в список редких и нуждающихся в охране видов растений Дальнего Востока [5] (*Dennstaedtia hirsuta*, *Polystichum craspedosorum* и др.), Красную книгу Приморского края [6] (*Gonocormus minutus*, *Asplenium incisum* и др.).

Анализ морфологических и биоморфологических особенностей скальных папоротников Южного Приморья выявил разнообразие их жизненных форм. Среди них преобладают дерновинные папоротники, несколько уступают им по численности ползучекорневишные. Анализ приуроченности к определенным местам произрастания в пределах средне- и низкогорий (см. табл.) показал, что преимущественная часть видов характерна для скал (*Protowoodisia manchuriensis*, *Asplenium incisum* и др.), некоторые представители в одинаковой степени обычны как для скал, так и для каменистых осыпей (*Gymnocarpium jessoense*), другие – для скал и различных каменистых субстратов в пределах лесных сообществ (*Rhizomopteris sudetica*). Такие виды как *Pleopeltis ussuriensis*, *Pyrrosia petiolosa* чаще всего встречаются на скалах, но изредка их отмечают на стволах и ветвях деревьев.

Обобщение материалов по экологии, биологии, морфологии скальных папоротников Южного Приморья [7] позволило отнести их к 4 флорогенетическим элементам. 1) Скальные папоротники среднего пояса гор (*Protowoodsia manchuriensis*, *Woodsia ilvensis* и др.). Экологические требования, биологические и морфологические особенности этих папоротников вполне соответствуют современным климатическим и эколого-ценотическим условиям. 2) Высокогорные папоротники, спускающиеся на скалы и каменистые россыпи средне- и низкогорий (*Dryopteris fragrans*). 3) Реликтовые лесные папоротники (*Dennstaedtia wilfordii*, *Rhisomatopteris sudetica* и др.). Особенности экологии и морфологии таких видов дают основания полагать, что в прошлом они являлись напочвенными папоротниками горных лесов, но в изменившихся эколого-ценотических условиях вытесняются более активными видами на скалы и осыпи. Их экологические требования в основном находятся в соответствии с современными условиями. 4) Реликтовые эпифитные папоротники. К данной группе отнесены виды, являющиеся остатками тропических и субтропических флор и обитавшие ранее как эпифиты на стволах и ветвях деревьев (представители сем. *Polypodiaceae*, а также *Camptosorus sibiricus*, *Polystichum craspedosorum*), в нижней части стволов (*Gonocormus minutus*, *Mecodium wrightii*). И сегодня в более теплых регионах, например в Японии, *Pyrrosia petiolosa*, *Pleopeltis ussuriensis*, *Mecodium wrightii* и др. поселяются на стволах деревьев [8]. Для реликтовых эпифитных папоротников характерен консерватизм, нередко достаточно высокой степени, несоответствие экологических требований современным условиям, низкая конкурентная способность.

Приведенные выше данные показывают, что группа скальных папоротников Южного Приморья неоднородна и складывается несколькими флорогенетическими элементами. Естественно, что экологические требования при культивировании и адаптационные возможности у них также будут различны. Прогнозируя успешность интродукции и поведение в культуре представителей данной группы растений логично предположить, что успешнее будет идти интродукция более распространенных видов с широким экологическим диапазоном, труднее – узкоспециализированных таксонов.

Первичную интродукцию в Ботаническом саду-институте ДВО РАН (БСИ ДВО РАН) прошли 24 вида (см. табл.). Каждый из них наблюдался в коллекции не менее трех лет и был представлен образцами, собранными в различных частях ареала. Для выявления адаптационных возможностей мы помещали интродуцируемые растения на участках с различными условиями освещения, увлажнения и степенью дренированности субстрата. В отличие от цветковых растений, часто реагирующих на культивирование увеличением размеров побегов и цветков, большинство скальных папоротников даже в благоприятных условиях культуры обычно сохраняют размеры, присущие им в природе. В связи с этим для оценки состояния изучаемых видов при культивировании мы использовали не количественные, а качественные критерии. В первую очередь оценивали жизненное состояние особей, их способность к разрастанию, прохождение основных фаз биологических циклов.

Обобщение и анализ результатов наблюдений в условиях культуры за папоротниками различных флорогенетических элементов показал, что культивирование большого числа представителей первого, второго и третьего элементов (скальные папоротники среднего пояса гор; высокогорные папо-

ротники, спускающиеся на скалы и каменистые россыпи средне- и низкогорий; реликтовые лесные папоротники) в большинстве случаев не вызывает затруднений. К таким видам следует отнести как широко распространенные скальные папоротники (*Woodsia ilvensis* и др.), так и целый ряд восточноазиатских видов (*Woodsia polystichoides* и др.), а также папоротники, которые одинаково часто встречаются на скалах и каменистых осыпях, на скалах и под пологом леса (*Gymnocarpium jessoense*, *Rhizomatopteris sudetica*). Ранее (по оценке успешности интродукции) многие из них были отнесены к очень перспективным (*Dennstaedtia wilfordii*, *Cyrtopteris fragilis* и др.) и перспективным (*Dryopteris fragrans*, *Gymnocarpium jessoense* и др.) видам [7]. Таким представителям достаточно подобрать условия, относительно близкие к их естественным местообитаниям. Некоторые из них (*Dennstaedtia wilfordii*, *Gymnocarpium jessoense* и др.) одинаково хорошо чувствуют себя и на искусственно созданных каменистых горках, и при высадке на почву.

Некоторые папоротники требуют создания специфических условий увлажнения и почвенного питания. Они отрицательно реагируют на переменный режим увлажнения, нуждаются в постоянно высокой влажности воздуха и стабильном увлажнении почвенного субстрата. Для выращивания таких папоротников следует подбирать или создавать экониши со свежими или влажными субстратами и с постоянным уровнем увлажнения. Таким условиям соответствуют затененные древесным пологом участки на склонах. Растения высаживают около камней или в щели между камнями. В этих условиях можно успешно выращивать даже такие неустойчивые в обычной культуре виды, как *Dennstaedtia hirsuta*, *Asplenium incisum*, *A. tenuicaule*. Перечисленные виды положительно относятся к размещению на не сырых участках вблизи водотоков.

Для выращивания большинства папоротников (трех флорогенетических элементов) хорошо подходят щели между камнями в стенке сухой кладки и между двумя отдельно расположенными камнями, имитирующими трещины скал. В щели каменной стенки сухой кладки растения высаживают во время укладки камней одновременно с добавлением необходимого количества почвы. При создании искусственных трещин между двумя камнями последние располагают таким образом, чтобы, соприкасаясь плоской стороной, они образовывали щель, ориентированную плоско-наклонно под углом 5–50° к горизонтали (в зависимости от моделируемых параметров режима и уровня увлажнения). Для солнечных участков угол наклона обычно меньше (5–20°), для тенистых – больше (30–50°). На солнечных участках в целях стабилизации водно-теплового режима искусственного микрорекота такую пару камней следует частично погрузить в грунт склона или террасы. Камни должны быть относительно большими (более 25–30 см). При размещении на тенистых и поэтому более влажных и мягких по водно-температурному режиму участках, такая пара камней может иметь меньшие размеры (15–25 см, в зависимости от размеров, присущих взрослому растению высаживаемого вида). В этом случае соотносительно с требованиями вида допустимо как погружение в грунт склона или террасы, так и расположение на плоскости без вкапывания. Камней в группе может быть больше двух, но принципы их взаиморасположения остаются теми же. Свободную поверхность субстрата в щели можно закрыть мхом или мелкими камнями.

Представители реликтовых эпифитных папоротников – четвертого флогенетического элемента – неоднородны по степени специализации, биологическим и экологическим особенностям, адаптационной способности к новым условиям. В связи с этим по оценке успешности интродукции они отнесены нами [7] к различным группам: *Polystichum craspedosorum* – к очень перспективным; *Camptosorus sibiricus* – к перспективным. Так, *Polystichum craspedosorum* успешно приживался и хорошо себя чувствовал в расщелинах камней на искусственно созданных тенистых каменистых горках и на рыхлой почве затененных склонов. Возможно, успешность интродукции связана с жизненной формой этого растения, компактным коротким корневищем, защищенностью верхушечных почек, а также с более широкими, чем у представителей сем. *Polypodiaceae*, адаптационными способностями. Представители сем. *Polypodiaceae* и *Hymenophyllaceae* отнесены к видам неперспективным для культивирования с целью широкого практического использования. В качестве одной из причин неустойчивости в обычных условиях интродукции приводится их малая экологическая пластичность, затрудняющая приспособление к новым условиям и являющаяся следствием консервативной архаичной природы этих видов [7]. Например, *Gonocormus minutus* выращивался нами в условиях закрытого грунта, поскольку только таким образом можно было поддерживать необходимую ему постоянную влажность субстрата и устранить конкуренцию со стороны мхов.

Наблюдения показали, что интродукция представителей сем. *Polypodiaceae* может быть более успешной при подборе условий выращивания, максимально соответствующих их индивидуальным экологическим особенностям. Так, например, эпифитный по природе, а в условиях Южного Приморья – эпилитный папоротник *Pleopeltis ussuriensis* может быть отнесен к растениям, нуждающимся в стабильном режиме увлажнения. Встречается он обычно на влажных приречных скалах или скалах по склонам больших и малых речных долин, где выше влажность воздуха, чаще бывают ночные туманы и обильнее конденсат. *Polypodium sibiricum* также относится к видам, требующим стабильного увлажнения почв и высокой влажности воздуха. Для него подходят условия, описанные выше для *Dennstaedtia hirsuta*. Кроме этого, можно создавать специальные посадочные места, для чего используют трухлявые пни или врытые на 2/3 в землю трухлявые чурбаки. Их заполняют субстратом из рубленой коры (или древесной трухи), мха с добавлением перепревшего торфа и мелкого щебня. Снаружи пни и чурбаки можно присыпать землей и задекорировать камнями, среди которых высадить другие теневыносливые мезофиты.

В отличие от *Polypodium sibiricum* другой эпифитный папоротник – *Pyrrosia petiolosa* – хорошо приспособлен к перенесению режима переменного увлажнения, поэтому часто встречается по открытым прибрежно-морским скалам, где условия произрастания довольно жесткие, особенно в холодное время года. Низкий уровень влагообеспеченности субстрата, необходимый для культивирования этого папоротника, обеспечивается при посадке на приподнятую над землей горизонтальную или слабо наклонную поверхность камня. Наилучшие участки для его размещения – затененные пологом деревьев.

Примером крайней степени специализации к условиям с постоянно высокой влажностью субстрата и воздуха являются гименофилловые папорот-

ники – *Gonocormus minutus* и *Mecodium wrightii*. Неспособность к самостоятельной регуляции водообмена с внешней средой делает их зависимыми от содержания влаги в воздухе и субстрате и приводит к необходимости поддержания постоянства высокого значения названных факторов при культивировании. Такие условия можно обеспечить либо выращиванием *Gonocormus minutus* и *Mecodium wrightii* в климатронах, либо высаживая их в небольшие закрытые емкости, которые лучше размещать в закрытом грунте.

Таким образом, анализ результатов интродукции скальных папоротников Южного Приморья в условиях БСИ ДВО РАН показал, что изучаемые виды могут быть разделены на 4 группы:

1 – не вызывающие особого затруднения при выращивании. К ним относятся большая часть скальных папоротников, лесные реликтовые папоротники и некоторые реликтовые эпифитные папоротники. Виды этой группы могут быть рекомендованы для широкого использования в качестве растений для каменистых гор;

2 – виды средней сложности выращивания. Для более успешной их интродукции следует подбирать или создавать экониши с определенным уровнем и режимом увлажнения. Во вторую группу входит небольшое число скальных папоротников среднего пояса гор и некоторые другие. При создании оптимальных условий выращивания они могут быть использованы в культуре;

3 – стенотопные виды, неустойчивые при интродукции в условиях Южного Приморья. Их выращивание требует создания особых микроэко톱ов и может быть применено главным образом при создании коллекций и как метод сохранения редких видов растений. Сюда входят главным образом представители семейства *Polypodiaceae*;

4 – узкоспециализированные виды, требующие создания в закрытом грунте специфических условий для выращивания. В условия культуры они могут быть перенесены в особых случаях (угроза уничтожения природных ценопопуляций).

ЛИТЕРАТУРА

1. Колесников Б.П., В.Л. Комаров и ботанико-географическое районирование советского Дальнего Востока // Комаровские чтения. Владивосток: ДВФ СО АН СССР, 1957. Вып. 6. С. 3–26.
2. Цвелев Н.Н. Отдел Папоротниковидные – *Polypodiophyta* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб.: Наука, 1991. Т. 5. С. 14–93.
3. Храпко О.В. Скальные папоротники российского Дальнего Востока // Исследование растительного покрова российского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука, 1999. С. 135–145. (Тр. ботан. садов ДВО РАН; Т. 1).
4. Красная книга РСФСР: Растения. М.: Росагропромиздат, 1988. 590 с.
5. Харкевич С.С., Качура Н.Н. Редкие виды растений советского Дальнего Востока и их охрана. М.: Наука, 1981. 234 с.
6. Перечень объектов растительного и животного мира, занесенных в Красную книгу Приморского края. Владивосток: Апостроф, 2002. 48 с.
7. Храпко О.В. Папоротники юга Дальнего Востока России: (Биология, экология, вопросы охраны генофонда). Владивосток: Дальнаука, 1996. 200 с.
8. Iwatsuki K., Yamazaki T., Boufford D.E., Ohba H. Flora of Japan. Tokyo, 1995. Vol. 1. 302 p.

SUMMARY

Koldaeva M.N., Khrapko O.V. The ferns, growing at rocky sites in Southern Primorye, in nature and under cultivation

Twenty-eight fern species, attributed to 17 genera and 8 families, have been found at rocky sites in nature. There is a number of rare and deleted species among them (*Mecodium wrightii*, *Pyrrosia petiolosa* et al.). Some species (*Polystichum craspedosorum*, *Woodsia ilvensis* and others) proved to be perspective for cultivation, but such rare species as *Pleopeltis ussuriensis*, *Pyrrosia petiolosa* require particular conditions under cultivation.

УДК 581.378.4 (477.83)

ИТОГИ ИНТРОДУКЦИИ ЧУБУШНИКА (*PHILADELPHUS* L.) В БОТАНИЧЕСКОМ САДУ ОДЕССКОГО НАЦИОНАЛЬНОГО УНИВЕРСИТЕТА ИМ. И.И. МЕЧНИКОВА

А.Н.Слюсаренко, Л.П. Осадчая, С.А. Филатова, Л.В. Азарова

Род *Philadelphus* (сем. *Hydrangeaceae*) насчитывает около 50 видов, произрастающих, в основном, в умеренном поясе Северного полушария (Северная Америка, Южная Европа, Центральная и Восточная Азия).

Это многоствольные, раскидистые листопадные кустарники высотой до 4 м с густой яйцевидной кроной [1].

Чубушник – один из красивоцветущих кустарников, постоянно находится в центре внимания селекционеров, благодаря усилиям которых были получены формы с махровыми цветками, с бело-пестрыми и золотистыми листьями, с различным габитусом куста.

Много сортов было выведено в конце XIX–начале XX в. знаменитой фирмой “Лемуан” во Франции. Путем скрещивания чубушника обыкновенного с чубушником мелколистным (*P. coronarius* L. × *P. microphyllus* Gray.) был получен гибрид – чубушник Лемуана (*P. × lemoinei* Lemoine), ставший родоначальником непревзойденных по красоте сортов: *P. lemoinei* Manteau d’hermine, Mont Blanc и многие др. Однако не все сорта сохраняют декоративные свойства в условиях Одесской области.

В середине прошлого столетия (1939–1980 гг.) в ЛОСС (Липецкая обл.) профессором Н.К. Веховым, селекционером-дендрологом, и его коллегами были созданы 17 сортов, которые привлекли к себе внимание как интродукторов, так и практиков-озеленителей [2].

Первые сведения об их интродукции на Украине датируются началом XIX в. В настоящее время в ботанических садах и дендропарках Украины выращивается около 32 видов 344 форм и сортов чубушника [3].

По литературным данным, в арборетуме НБС–ННЦ (Крым, Ялта) произрастает 26 видов, гибридов и сортов; в ботаническом саду ДНУ (Днепро-

петровск) – 26 видов и 11 декоративных форм; в ботаническом саду ХНУ им. В.Н. Каразина (Харьков) – около 10 видов [4]; в ботаническом саду ЛНУ им. И. Франко (Львов) – 4 вида, 1 гибрид, 4 формы и 12 сортов [5].

Коллекция чубушника в ботаническом саду ОНУ (Одесса) в настоящее время состоит из 8 видов, 1 формы и 16 сортов, в их числе

P. coronarius L. – чубушник вечноный. Встречается на Кавказе, в Южной Европе и Малой Азии. В ботаническом саду ОНУ сохранились посадки с 1945 г. Происхождение образцов неизвестно. Высота 60-летних кустов составляет 2,5–3,2 м. Зимостойкий и засухоустойчивый вид. Цветки простые, 2,5–3,5 см в диаметре, очень ароматные. Цветение начинается в конце мая и продолжается в течение 25–30 дней. Наиболее декоративен в течение 12–15 дней. Плодоносит.

P. coronarius ‘Diantiflora’ – чубушник вечноный ‘Махровый’. Интродуцирован в ботанический сад саженцами из дендропарка ‘Тростянец’ НАН Украины (Черниговская область) в 1965 г. и укорененными черенками из РОПХ (Киев) в 1987 г.

В 18-летнем возрасте высота растения составляла 2,3 м; в 40-летнем – 3,2 м. Вид зимостойкий и засухоустойчивый. Цветки махровые, 2,5 см в диаметре, очень ароматные. Цветение начинается в первых числах июня и продолжается 21–23 дня. Массовое цветение наблюдается на протяжении 10 дней.

P. grandiflorus Willd. – чубушник крупноцветковый североамериканского происхождения. В ботанический сад ОНУ интродуцирован семенами из Ашхабада в 1955 г. В 50-летнем возрасте высота растений составляла 2,7–3,2 м. Вид зимостойкий и засухоустойчивый, переносит затенение. Цветки простые белые крупные, 4–5 см в диаметре, без аромата. Цветение начинается в третьей декаде мая, цветет 21–28 дней, обильно и ежегодно. Период массового цветения – 12 дней. Плодоносит.

P. pekinensis Rupr. – чубушник пекинский. Естественный ареал – Северный Китай, Корейский полуостров. Интродуцирован в Ботанический сад ОНУ семенами из дендропарка Веселые Боковеньки (Украина, Кировоградская область) в 1954 г. В возрасте 51 года высота растений составляла 2,2 м. Зимостойкий и засухоустойчивый вид. Цветки простые, 2,5 см в диаметре. Цветение начинается с конца мая – первых чисел июня и продолжается 24–27 дней. Массовое цветение отмечается на протяжении 10–12 дней. Плодоносит.

P. latifolius Schrad. – чубушник широколистный. Вид североамериканского происхождения. В ботанический сад ОНУ интродуцирован укорененными черенками из НБС–ННЦ (Крым, Ялта) в 1990 г. В 15-летнем возрасте высота растений составляла 2,6 м. Вид зимостойкий и засухоустойчивый. Цветки простые, 3,5–4 см в диаметре, с очень слабым ароматом. Цветение начинается в первых числах июня и продолжается 21–25 дней, а массовое цветение – 8–10 дней. Плодоносит.

P. lewisii Pursh. – чубушник Девиза. Естественный ареал: Северная Америка. В культуре с 1824 г. В ботанический сад ОНУ интродуцирован укорененными черенками из НБС–ННЦ (Крым, Ялта) в 1984 г. Цветет ежегодно. Зимостойкий и засухоустойчивый вид.

P. gordonianus Lindl. – чубушник Гордона из Северной Америки. Культивируют с 1890 г. В ботанический сад ОНУ интродуцирован семенами из

дендропарка Веселые Боковеньки в 1955 г. Зимостойкий и засухоустойчивый вид. Цветки белые простые, 3–4,5 см в диаметре, со слабым ароматом. Цветет ежегодно.

P. zeyheri Schrad. – чубушник Цейера. В культуре с 1820 г. В ботанический сад ОНУ введен укорененными черенками из НБС–ННЦ (Крым, Ялта) в 1984 г. Цветет ежегодно. Зимостойкий и засухоустойчивый вид. Цветки белые простые, 3,5–5 см в диаметре, почти без аромата. Плодоносит.

P. delavayi L. Henry – чубушник Делавея. Естественный ареал – Китай. В ботанический сад ОНУ введен укорененными черенками из НБС–ННЦ (Крым, Ялта) в 1984 г. Вид зимостойкий и засухоустойчивый. Цветет не ежегодно. Цветки кремовые 3–4 см в диаметре, очень душистые. Плодоносит.

В настоящее время около 900 экз. перечисленных выше видов из питомника ботанического сада ОНУ украшают скверы и парки, территории санаториев, детских учреждений Одессы и области.

Возрастающий спрос на красивоцветущие сорта чубушника в зеленом строительстве обусловил заинтересованность в пополнении коллекции и проведении дополнительных исследований для разработки рекомендаций по культивированию их в условиях Причерноморской степи Украины.

Об успешности интродукции сортов судили по результатам фенологических наблюдений [6]. Наибольшее внимание уделяли изучению фазы цветения как главному фактору декоративности. Наблюдение в этот период проводили ежедневно. Началом цветения считали день раскрытия первых цветков, окончание цветения – отцветание последних цветков.

Учитывали также возраст, высоту растений, а также некоторые декоративные характеристики, такие как размеры цветка, махровость, наличие аромата, габитус куста и крон.

В ходе наблюдений за ростом и развитием сортов чубушника в условиях ботанического сада ОНУ установлено, что начало вегетации растений в большой степени зависит от погодных условий в зимне-весенний период. С учетом этого начало распускания почек отмечается 19–27 марта (в отдельные годы с сильными морозами и холодной весной – 23–28 апреля); массовое распускание – 25 марта–7 апреля (в отдельные годы 5–10 мая); начало отрастания побегов 27 марта–9 апреля (в отдельные годы 8–12 мая); начало бутонизации у всех сортов наступает через 1,5–2 нед. после начала вегетации, а цветение начинается через месяц после начала бутонизации.

В первый год после посадки укорененных черенков начинают цвести сорта Лунный Свет, Монт Blanc, на 2-й год – Изобилие, Комсомолец, Ромашка, Салют, Снежная Буря. Цветение остальных изученных сортов наблюдается на 3-й год. Все сорта цветут ежегодно.

По итогам многолетних наблюдений, 12 сортов начинают цвести в III декаде мая, наибольшая продолжительность цветения (28 дней) отмечена у сортов Монблан и Ромашка, а при дополнительном поливе цветение сортов Балет Мотыльков и Комсомолец продолжается 38–40 дней. Наименьший период цветения отмечен у сортов Manteau d'hermine и Арктика, при этом высокая декоративность их сохраняется в течение всего периода цветения.

Во время цветения сильно выраженный аромат отмечен у сортов Снежная Буря и Комсомолец. Цветки у сортов Воздушный Десант и Необычный обладают ароматом земляники; сладковатый, пряный аромат у сорта Аркти-

*Биологические особенности сортов чубушиков Лемуана
в условиях ботанического сада ОНУ (2005 г).*

Сорт	Происхождение материала	Год поступления	Возраст, лет	Высота, м	Начало цветения	Период (дни)		Диаметр цветка, см	Махровость цветка
						цветения	декоративности		
Mont Blanc*	ЛОСС, Минск	1980	25	2,0	23 V	22–28	13	2–3	П/махр.
Manteau d'hermine*	ЛОСС	1980	25	1,8	23 V	13	13	3	Простые
Академик Комаров*		1980	25	1,6	27 V	17–18	12	3–4	
Арктика*	Минск	1989	16	3,2	3 VI	14–17	13	3–4	Махр.
Балет Мотыльков**	Полтавская обл.	1988	17	2,8	22 V	23–40	17	4–6	П/махр.
Воздушный Десант*	ЛОСС	1980	25	1,7	2 VI	16–22	13	2–3	
Жемчуг*		1980	25	2,6	28 V	17–22	14	4,5–5,5	Махр.
Комсомолец*	Минск	1982	23	3,5	29 V	16–18–38	12	4–5	
Изобилие**	Полтавская обл.	1988	17	2,6	20 V	22	13	2,5	П/махр.
Лунный Свет**	”	1988	17	2,1	2 VI	22–25	15–17	3,5	Простые
Необычный*	ЛОСС	1980	25	1,25	23 V	18–21	12	2,5–3	
Память о Вехове**	Полтавская обл.	1988	17	2,6	25 V	22	14	3–4	Махр.
Ромашка**	”	1988	17	0,75	2 VI	28	13	4,5–5	Простые
Салют**		1988	17	2,1	23 V	25	15	3–4	Махр.
Снежная Буря**		1988	17	2,3	24 V	20	14	3–4	”
Эльбрус*	Минск	1982	23	1,65	23 V	18–24	11	3–5	П/махр.

* Укорененными черенками, ** отводками.

ка, а с чуть уловимой горчинкой – у сорта Mont Blanc. Тонким и нежным ароматом обладают цветки сортов: Балет Мотыльков, Академик Комаров, Память о Вехове, Изобилие и Лунный Свет. Слабым и едва уловимым ароматом обладают цветки сортов Эльбрус, Жемчуг, Ромашка, Салют, Manteau d'hermine.

Продолжительность вегетационного периода изученных сортов в условиях ботанического сада в среднем составляет 245 дней, а продолжительность

периода роста линейных побегов – 123 дня. Все сорта плодоносят. Полное опадание листвы наблюдается в ноябре.

Перспективность всех 16 сортов оценена баллом I, за весь период изучения повреждаемости побегов не наблюдалось, что свидетельствует о достаточно высоком уровне их зимостойкости и засухоустойчивости.

Сортовые чубушники предпочитают хорошо освещенные солнечные места и плодородную почву, однако при этом неплохо чувствуют себя в полутени и на бедных почвах. Легко переносят пересадку в ноябре.

Обрезка отцветших веток производится ежегодно после цветения, что создает благоприятные условия для развития молодых побегов, обильно цветущих в следующем году.

В результате изучения вегетативного размножения было установлено, что 16 сортов чубушника способны размножаться одревесневшими черенками. Черенкование проводится ранней весной (в марте) после чего черенки помещаются в холодный парник.

Высокий процент укоренения (80–100%) отмечен у сортов Необычный, Память о Вехове, Лунный Свет, Комсомолец, Mont Blanc, от 50–68% – Снежная Буря, Жемчуг, Эльбрус, Балет Мотыльков, Воздушный Десант, от 35–42% – Ромашка, Салют, Арктика; от 11–26% – Manteau d'hermine, Академик Комаров, Изобилие.

Многолетнее (1980–2005 гг.) изучение 16 сортов чубушника Лемуана в ботаническом саду ОНУ им. И.И. Мечникова дает возможность рекомендовать их для широкого использования в озеленении различных объектов города. Наиболее декоративными из 16 перспективных сортов можно считать следующие: Память о Вехове, Балет Мотыльков, Жемчуг, Снежная Буря, Салют, Mont Blanc, Эльбрус, Воздушный Десант, Изобилие, Manteau d'hermine.

Сорта чубушника различаются по высоте. К высокорослым относятся Комсомолец, Арктика, Балет Мотыльков, Изобилие, Память о Вехове, Жемчуг; к среднерослым – Mont Blanc, Manteau d'hermine, Воздушный Десант, Салют, Снежная Буря, Лунный Свет, Академик Комаров; к низкорослым – Ромашка, Необычный.

Сорта Балет Мотыльков, Изобилие, Ромашка, Mont Blanc, Воздушный Десант обладают раскидистой кроной; Необычный и Салют – округлой; Академик Комаров, Комсомолец, Память о Вехове, Снежная Буря, Лунный Свет, Эльбрус, Жемчуг – прямостоячей.

По срокам цветения сорта Балет Мотыльков, Изобилие, Салют, Mont Blanc, Manteau и d'hermine относятся к раннецветущим; сорта Воздушный Десант, Лунный Свет, Ромашка, Арктика – к позднецветущим.

Использование испытанных малораспространенных декоративных сортов чубушника поможет обогатить и расширить ассортимент древесных кустарников степной зоны Северо-Западного Причерноморья.

ЛИТЕРАТУРА

1. Дендрофлора України: Дикорослі й культивовані дерева та кущі: Покритонасінні. Київ: Фітосоціоцентр, 2005. Ч. 2. 716 с.
2. Кузьмин М.К. Деревья и кустарники Лесостепной опытно-селекционной станции. Воронеж: Центр.-Чернозем. кн. изд-во, 1969. 114 с.

3. Сченицька Т.С. Наслідки інтродукції деяких видів роду *Philadelphus* L. в Національному ботанічному саду ім. М.М. Гришка НАН України // Інтродукція рослин. 1999. № 3/4. С. 30–32.
4. Гончаренко Я.В., Бенгус Ю.В. Використання видів роду *Philadelphus* L. в озелененні міста Харкова // Матеріали міжнар. конф. “Роль ботанічних садів в зеленому будівництві міст, курортних та рекреаційних зон”. Одеса, 2002. Ч. 1. С. 100–104.
5. Щерба О.Б. Перспективність використання у зеленому будівництві представників роду *Philadelphus* L. – Інтродукція рослинна початку XXI століття: Досягнення і перспективи розвитку досліджень // Матеріали міжнар. наук. конф. Київ: Фітосоціоцентр, 2005. С. 212–213.
6. Методика фенологических наблюдений в ботанических садах СССР. М.: ГБС АН СССР, 1975. 27 с.

Ботанический сад
Одесского национального университета
им. И.И. Мечникова

Поступила в редакцию 16.07.2006 г.

SUMMARY

Slyusarenko A.N., Osadchaya L.P., Filatova S.A., Azarova L.V. **The results of Mock-Orange (*Philadelphus* L.) introduction into the Botanical Garden of Odessa National University named after I.I. Mechnikov**

The results of long-term experiment on introduction of eight species and one form of mock-orange, and sixteen cultivars of *Ph. lemoinei* Lemoine are presented. The data on agrotechnics and propagation are also given.

УДК 58:630:272 (470.331)

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ В УСАДЕБНЫХ ПАРКАХ ТВЕРСКОЙ ОБЛАСТИ

А.А. Нотов, О.М. Волкова

Изучение флоры старинных усадебных парков позволило обнаружить некоторые редкие для парков Центральной России интродуценты. Несмотря на длительное сохранение в местах прежних посадок, у большинства видов семенное возобновление пока не зарегистрировано. Для выяснения возможности натурализации необходимы дальнейшие наблюдения. Ниже приводится список найденных интродуцентов (процитированы этикетки гербарных сборов). Виды расположены по системе Энглера. Номенклатура дана по С.К. Черепанову [1], Н.Н. Цвелёву [2] и некоторым современным обзорам [3, 4]. Для каждого местонахождения указаны индексы, используемые в выпусках “Atlas Florae Europaeae” [5]. Материал хранится в гербарии Ботанического сада Тверского госуниверситета (TVBG). Дубликаты переданы в гербарий МГУ им. Д.П. Сырейщикова (MW).

Abies balsamea (L.) Mill.: 1) Кувшиновский р-н, дер. Прямухино, старинный усадебный парк, 26.VII.1999, А. Нотов, Н. Шубинская, опр. А. Соро-

кин – XJ₂; 2) Торопецкий р-н, дер. Краснополец, старинный усадебный парк, 9.VII.2000, А. Нотов, Н. Шубинская, Н. Маркелова, опр. А. Сорокин – UJ₄; 3) Торопецкий р-н, дер. Шешурино, старинный усадебный парк, 6.VIII.2003, А. Нотов, О. Волкова, опр. С. Майоров – VJ₂. Североамериканский вид, который иногда культивировали в парках. Указан для двух парков Московской обл., в одном из которых отмечен самосев [6]. Обнаружен также в ботанических коллекциях в Ярославской обл. [6]. Есть сведения о посадках этого вида в усадебных парках Тверской губ. в начале XIX в. [7]. Однако позднее при исследовании флоры старинных парков его не отмечали [8].

Pinus koraiensis Siebold & Zucc.: Калининский р-н, окрестности дер. Мухино, усадебный парк Луганово, у родника, 11.IX.2005, А. Нотов, О. Волкова, опр. А. Сорокин – XJ₄. Восточноазиатский вид. В культуре крайне редок [3]. Указан для ботанических коллекций Ярославской и Орловской обл. [6].

Carex brizoides L.: Оленинский р-н, дер. Бобровка, старинный усадебный парк, куртина площадью около 20 кв. м, 20.VII.2005, А. Нотов, О. Волкова – WH₂ (MW). Центральноевропейский вид, который, по-видимому, иногда культивировали в парках. Есть старые указания Ф. Стефана для Московской губ. [9]. Отмечен в лесах и парках в Ленинградской и Новгородской обл. [2].

Populus sibirica G. Kryl.: 1) Зубцовский р-н, на территории бывшей усадьбы Суховарово, на заросших участках старинного парка, 2 старых экземпляра, 23.VII.2004, А. Нотов, опр. А. Скворцов – XH₂; 2) Торжокский р-н, окрестности дер. Сахариха, усадебный парк Цвыли, 3 старых экземпляра с диаметром стволов 0,9–1,2 м, 10.IX.2005, А. Нотов, О. Волкова – XJ₂. Встречающийся в культуре гибрид между черными и бальзамическими тополями. Редкое для усадебных парков растение [6]. В Ивановской обл. отмечен в качестве адвентивного вида [10].

P. tristis Fisch.: Кувшиновский р-н, бывшая дер. Ильятино, остатки декоративных посадок, 8.X.2005, А. Нотов, В. Нотов, опр. А. Скворцов – WJ₄ (MHA). В 1990 г. собран в этом пункте К. Савовым (MHA). В настоящее время эти старые посадки сильно пострадали от пожара. Сохранилось 2 дерева высотой около 15 м. Редкий вид, описанный по культурным образцам. Найден также в Латвии [11].

Salix fragilis L. var. *sphaerica* Hryniw: Торжокский р-н, дер. Щербово, старинный усадебный парк, дерево с диаметром ствола 1,4 м, отмечено также более 10 экз. разного возраста, выросших из укоренившихся сломанных ветвей, 22.VIII.2005, А. Нотов, О. Волкова – XJ₂. В парке Щербово была предпринята, по-видимому, самая первая на территории Тверской губ. попытка интродукции этой разновидности. Позднее ее стали использовать в озеленении в разных районах Тверской обл.

Hepatica transsilvanica Fuss: Калининский р-н, окрестности дер. Мухино, усадебный парк Луганово, у родника, вместе с *Epimedium alpinum* L., *Aruncus vulgaris* Rafin., *Rubacer odoratum* (L.) Rydb., *Euonymus nana* Biev., *Rodgersia podophylla* A. Gray, *Petasites hybridus* (L.) Gaertn., 11.IX.2005, А. Нотов, О. Волкова – XJ₄ (MW). Вид, который очень редко использовали в парках.

Menispermum dahuricum DC.: Торжокский р-н, дер. Митино, усадебный парк, вблизи дороги, V.2000, Т.С. Палкова, В.Н. Комарова, Т.Н. Бельшева (гербарий ТГОМ), наскальный сад около главного дома усадьбы, 14.VI.2005,

22.VIII.2005, О. Волкова, А. Нотов – XJ₂ (MW). Дальневосточный вид, который отмечали в парках Московской, Калужской, Псковской обл. [6, 12].

Aizoopsis aizoon (L.) Grulich (*Sedum aizoon* L.): Торжокский р-н, усадьба Митино, старинный парк, на своде кирпичного погребца, 14.VI.2005, О. Волкова – XJ₂. Сибирский вид. Широко используется в озеленении в Западной Европе, где местами натурализуется [4]. Отмечен в парках Московской обл. В Тверской губ. впервые собран К.В. Пупаревым в 1859 г. [13]. В парке Митино этот вид в 2001 г. наблюдала Г.А. Полякова [14].

Crataegus faxonii Sarg.: Старицкий р-н, дер. Чукавино, старинный усадебный парк, один экземпляр высотой 1,8 м, 22.VII.2004, А. Нотов, О. Волкова, опр. Ю. Беляева – ХН₁ (MW). Североамериканский вид. В культуре очень редок [3]. Отмечен в посадках в Санкт-Петербурге и Орловской обл. [15].

C. grayana Eggl. × *C. submollis* Sarg.: Торопецкий р-н, дер. Шешурино, старинный усадебный парк, 6.VIII.2003, А. Нотов, О. Волкова, опр. Н.Н. Цвелев – VJ₂. В культуре редок [3]. В парках Тверской обл. известны единичные находки [16]. Отмеченный гибрид приводится впервые.

C. pentagyna Waldst. & Kit. Старицкий р-н, дер. Малинники, заброшенный усадебный парк, 1 дерево высотой 10 м, 21.VIII.2005, А. Нотов, О. Волкова – ХН₁. Южноевропейский вид, который иногда используют как декоративное растение. В Московской обл. отмечен в качестве адвентивного вида [17].

Rosa acicularis Lindl.: Торжокский р-н, дер. Митино, остатки бывшего парка, вблизи дороги, V.2000, Т. Палкова, В. Комарова, Т. Бельшева, опр. И. Шанцер – XJ₂ (гербарий ТГОМ). Вид, распространенный на Средней Волге и юге России. В Тверской обл. встречается, по-видимому, только в культуре.

R. alba R. (?*R. gallica* L. × *R. corymbifera* Borkh.): Торжокский р-н, усадьба Митино, старинный парк, 14.VI.2005, О. Волкова, опр. И. Бузунова – XJ₂. Европейско-средиземноморский вид. Культивируется в садах и парках [4, 12]. В парках Московской и смежных областей вид не зарегистрирован [6].

R. × kamtschatica Vent. (*R. rugosa* Thunb. × *R. amblyotis* C.A. Mey): Торжокский р-н, усадьба Митино, старинный парк, 14.VI.2005, О. Волкова, опр. И. Бузунова – XJ₂. Дальневосточный вид. Изредка культивируется в садах и парках [3, 4, 12]. Отмечен только в одном парке Московской обл. [6].

R. × malyi Kerner (*R. pendulina* L. × *R. majalis*): Торжокский р-н, усадьба Митино, старинный парк, 14.VI.2005, О. Волкова, опр. И. Бузунова – XJ₂. Гибрид средневропейского вида с широко распространенной *R. majalis*. Сведения о его нахождении в парках смежных с Тверской областях нами не обнаружены.

R. pendulina L.: Торжокский р-н, усадьба Митино, старинный парк, 28.VIII.2005, А. Нотов, О. Волкова, опр. И. Бузунова – XJ₂. Европейский вид. В культуре встречается редко [6].

R. × spaethiana Graebn. (*R. rugosa* × *R. palustris* Marshall): Торжокский р-н, дер. Щербово, старинный усадебный парк, 1.VI.2005, О. Волкова, опр. И. Бузунова – XJ₂. Иногда встречается в культуре в Центральной и Северо-Западной России [12].

R. virginiana Herrm.: Торжокский р-н, усадьба Митино, старинный парк, 28.VIII.2005, А. Нотов, О. Волкова, опр. И. Бузунова – XJ₂. Североамериканский вид, изредка культивируемый в садах и парках. В качестве адвентивного вида зарегистрирован в Московской обл. [17].

Spiraea nipponica Maxim.: Торжокский р-н, усадьба Митино, старинный парк, 14.VI.2005, О. Волкова, опр. Л. Плотникова – XJ₂. Редко культивируемый восточноазиатский вид [3]. Известен из парков Московской и Ярославской обл. [6, 17].

Aesculus glabra Wild.: Зубцовский р-н, бывшая дер. Суховарово, остатки старинного усадебного парка, 1 экземпляр высотой 7 м, 23.VII.2004, А. Нотов, О. Волкова, Н. Маркелова, Е. Пушай – ХН₂ (MW). Североамериканский вид. В культуре известен с 1809 г., но использовался в качестве декоративного растения редко. Известны посадки в Ленинградской обл. и Эстонии, где *A. glabra* обмерзает, но иногда цветет и плодоносит [18]. В Московском регионе встречается крайне редко [14], отмечен только в 5 парках области [6].

Tilia americana L. f. *macrophylla* (Bayer) V. Engl.: 1) Старицкий р-н, дер. Малинники, заброшенный усадебный парк, 1 дерево высотой 10 м, 21.VIII.2005, А. Нотов, О. Волкова – ХН₁; 2) Торжокский р-н, дер. Селихово, старинный усадебный парк, 1.VI.2005, 22.VIII.2005, О. Волкова, А. Нотов – XJ₂. Североамериканский вид, который в России выращивается с начала XIX в. [14]. В усадебных парках встречается крайне редко [6]. В Тверской обл. крупнолистная форма ранее была известна только из парка Селихово Торжокского р-на [8].

T. euchlora C. Koch (*T. caucasica* Rupr. f. *euchlora* (C. Koch) Ig. Vassil.): Торжокский р-н, усадьба Митино, старинный парк, 14.VI.2005, О. Волкова – XJ₂. (MW). Интродуцирован в 1860 г. [18]. В культуре встречается редко [4]. Сведения о находках этого вида в парках смежных с Тверской областями нами не обнаружены.

T. europaea L. f. *laciniata* (Court.) Ig. Vassil.: Старицкий р-н, дер. Чукавино, старинный парк, в 5 м к востоку от церкви, 15.VI.1985, Е.П. Корнишина, опр. А. Нотов (гербарий кафедры ботаники ТвГУ), 23.VII.2004, А. Нотов, Н. Маркелова (ТвВО, Mw) – ХН₁. Очень редкая декоративная форма. Сведения о находках ее в парках смежных с Тверской областями нами не обнаружены.

Acanthopanax sessiliflorus (Rupr. & Maxim.) Seem.: Торжокский р-н, дер. Прямухино, старинный усадебный парк, 26.VII.2003, А. Нотов, О. Волкова – XJ₂. Редкий в культуре вид. Известны единичные посадки в некоторых областях Центральной России [6]. Сведений о встречаемости этого вида в усадебных парках нам найти не удалось.

Авторы глубоко признательны Ю.Е. Беляевой, И.О. Бузуновой, Н.Н. Цвелеву, С.Р. Майорову, А.И. Сорокину, А.К. Скворцову, И.А. Шанцеру, Л.С. Плотниковой за помощь в определении материала.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант 05-04-48392).

ЛИТЕРАТУРА

1. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: Мир и семья, 1995. 992 с.
2. Цвелев Н.Н. Определитель сосудистых растений северо-запада России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). СПб., 2000. 781 с.
3. Древесные растения Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН: 60 лет интродукции. М.: Наука, 2005. 586 с.

4. Флора Восточной Европы. СПб.: Мир и семья; Изд-во СПХФА, 2001. Т. 10. 490 с.
5. Atlas Florae Europaeae: Distribution of vascular plants in Europe. On the basis of teamwork of European botanists. Helsinki, 2004. Vol. 13. 320 p.
6. Макридин А.И. Древесные растения усадебных парков и населенных мест центра России: Дис. ... канд. биол. наук. М.: ГБС РАН, 1996.
7. Покровский В.И. Историко-статистическое описание Тверской губернии: (Ист. очерк губернии, ее территория и народонаселение. Отд. 1–2.) Тверь: Муравьев, 1879. Т. 1, 3, 240; 146 с.
8. Дементьева С.М., Поташкин С.П. Старинные парки Тверской области: Монография. Тверь: Твер. гос. ун-т, 2005. 276 с.
9. Новиков В.С. Осоки Московской обл.: (Крит. обзор) // Флора и растительность европейской части СССР. М.: Изд-во МГУ, 1971. С. 69–113.
10. Голубева М.А., Сорокин А.И. О новых адвентивных видах флоры Ивановской и Костромской областей // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флоры в регионах СНГ: Материалы науч. конф. (Ботан. сад МГУ). Тула: Гриф и К, 2003. С. 36–37.
11. Скворцов А.К. Сем. 70. Salicaceae Mirbel – Ивовые // Флора европейской части СССР. Л.: Наука, 1981. Т. 5. С. 10–36.
12. Соколова И.Г. Анализ дендрофлоры города Пскова как показатель ее синантропизации // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флоры в регионах СНГ: Материалы науч. конф. (Ботан. сад МГУ). Тула: Гриф и К, 2003. С. 93–94.
13. Бакунин А.А. Синсок цветковых растений Тверской флоры // Тр. СПб. о-ва естествоиспытателей. 1879. Т. 10. С. 195–368.
14. Полякова Г.А. Основы ведения зеленого хозяйства в парках – памятниках садово-паркового искусства. М.: Прима-М, 2003. 115 с.
15. Полетико О.М. Род 26. Боярышник – *Crataegus* L. // Деревья и кустарники СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. Т. 3. С. 514–578.
16. Нотов А.А., Маркелова Н.Р. Новые дополнения к адвентивной флоре Тверской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2005. Т. 110, вып. 2. С. 67–72.
17. Бочкин В.Д., Насимович Ю.А. Беляева Ю.Е. Дикорастущие и культивируемые виды сем. *Rosaceae* Juss. в Москве // Бюл. Гл. ботан. сада. 2000. Вып. 181. С. 72–86.
18. Деревья и кустарники СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958. Т.4. 973 с.

Ботанический сад
Тверского гос. университета

Поступила в редакцию 3.02.2007 г.

SUMMARY

Notov A.A., Volkova O.M. Floristic finds in the old estate parks of Tver Province

The rare exotic plant species have been found in the old estate parks within the area of Tver Province. The locations of these species have been described. The status of floristic finds has been discussed.

ПЕРЕЗИМОВКА АБРИКОСОВ В МОСКВЕ (2005/06 и 2006/07 гг.)

Л.А. Крамаренко

Две последующих зимы 2005/06 и 2006/07 г. были экстремальными по своим температурам и при этом прямо противоположными: первая зима слишком холодная, вторая – чересчур теплая. Обе зимы оказались неблагоприятными для деревьев абрикоса.

Такой холодной зимней погоды, как в январе и феврале 2006 г., не случилось уже 27 лет после необычайно суровой зимы 1978/79 г. За этот период температура опускалась иногда до -30° , но не держалась долго.

Во второй декаде января 2006 г. температура -31° держалась три ночи (а дневная составляла -25° – -28°). Затем после постепенного «потепления» до -10° – -5° в первой декаде февраля была вторая волна морозов с ночными температурами -27° (в течение трех ночей) и с дневными -22° – -26° (данные метеостанции РГАУ МСХА им. К.А. Тимирязева) (рис. 1).

Такие температуры являются экстремально низкими для абрикоса в условиях Москвы, что не могло не сказаться в первую очередь на цветочных почках. Генеративные почки погибли повсеместно у всех сортов и отборных форм абрикоса нашей селекции: в Москве и Подмосковье, а также в Калужской и Владимирской областях. Даже в монастырях в центре Москвы, где микроклимат гораздо теплее и благоприятнее.

В Московской области сами деревья и их вегетативные части практически не пострадали. На территории Москвы гибели деревьев и даже отдельных ветвей и побегов не отмечено. На хорошую сохранность однолетних побегов указывает тот факт, что черенки, срезанные для прививки в марте, оказались вполне полноценными. Процент приживаемости прививок, сделанных этими черенками весной 2006 г., оказался даже выше, чем в другие годы (табл. 1).

На приживаемость прививок оказывает влияние совокупность множества факторов, в том числе немаловажную роль играют погодные условия, складывающиеся после проведения прививочной операции. Но все же качество черенков привоя имеет первостепенное значение. То, что однолетние побеги абрикоса в Москве не пострадали после такой суровой зимы, показывает их высокую морозостойкость. Данный факт может лечь в основу следующего предложения: нет необходимости срезать черенки для прививки осенью, опасаясь их повреждения морозами, целесообразнее это сделать в марте. Длительное хранение черенков, пусть даже и в хороших условиях, сильно снижает их качество и ухудшает процент приживаемости.

Абрикос морозостоек по своей природе, так абрикос сибирский (*Armeniaca sibirica* L.) является аборигенным для районов Сибири и Дальнего Востока и переносит там суровые зимы с температурами до -40° . В горных районах Средней Азии также нередки зимы с экстремальными понижениями

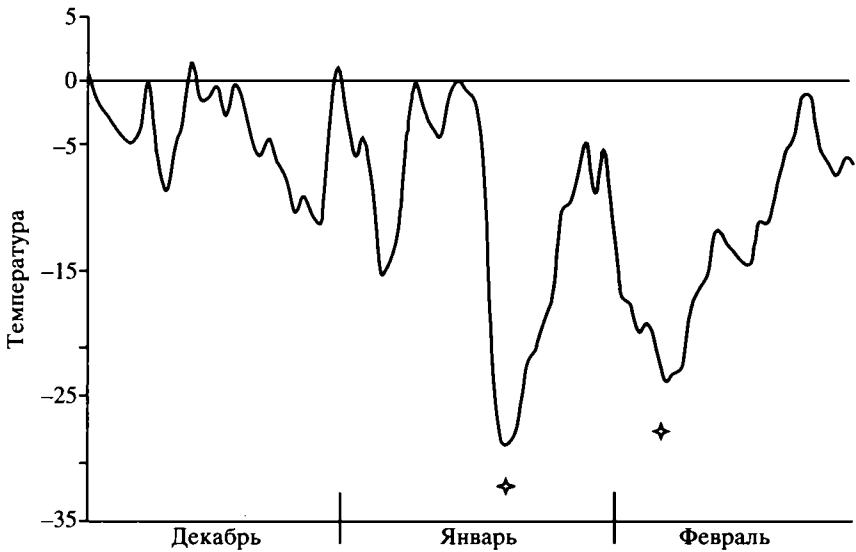


Рис. 1. Ход среднесуточных температур зимы 2005/06 г.

температур, и абрикос обыкновенный благополучно их переносит. При промерзании почвы на глубину 20 см до -16° , а на глубину 40 см до -13° корни абрикоса не повреждались [1].

Хорошо известна засухоустойчивость абрикоса, а в основе свойств засухоустойчивости и морозостойкости лежат одни и те же физиологические приспособления. И в том, и в другом случае проявляется способность протоплазмы клеток противостоять денатурирующему действию прямого или косвенного изъятия воды [2].

Пример экстремально холодной зимы 2006 г. показывает, что наши сорта обладают повышенной морозостойкостью, так как деревья на территории ГБС РАН не имели повреждений. В одном из монастырей Калужской области близ г. Кондрово в селе Барятине микроклимат крайне неблагоприятный. Абрикосы там посажены на северном склоне, открытом всем ветрам. В этом месте из наших 18 пятилетних сеянцев абрикоса погибли и сильно пострадали 13 шт. Однако три дерева, привитые сортами Лель, Графиня и Айсберг, выжили почти без повреждений.

В этом же году в Белгородской области автору пришлось наблюдать большое число местных погибших или очень сильно пострадавших абрикосовых деревьев, у которых отрастали, в основном, макушки.

Зимостойкость подразумевает устойчивость ко всем повреждающим факторам зимнего времени, их сочетанию. К таким факторам в первую очередь следует отнести резкие колебания температур, длительные оттепели с последующими сильными морозами. Зимостойкость абрикоса, и в первую очередь его генеративных почек, конечно, ниже чем у яблони, вишни, сливы, черешни.

Зима 2006/07 г. была необычайно теплой, такое явление наблюдается автором этих строк впервые за 24 года работы с абрикосами. С ноября 2006 г. и до третьей декады января 2007 г. в течение 69 дней положительные днев-

Таблица 1

Приживаемость черенков абрикоса при весенней прививке в ГБС РАН

Год проведения весенней прививки	Приживаемость черенков, % (через месяц)	Год проведения весенней прививки	Приживаемость черенков, % (через месяц)
1991	41	2000	26
1992	51	2001	42
1994	33	2002	71
1995	36	2003	55
1996	55	2004	50
1997	27	2005	44
1998	60	2006	72
1999	59	2007	67

ные температуры колебались от 2 до 9°. Самыми теплыми были 2 первые декады декабря и 2 первые декады января. В III декаде января началось похолодание, и февраль был достаточно холодным: отмечались ночные понижения температуры до $-21 \div -23^\circ$ (рис. 2).

Дифференциация генеративных почек абрикоса в Москве завершается в октябре–ноябре, цветок при этом полностью сформирован, в полости завязи наблюдается появление бугорков семязпочек, в пыльниках образована спорогенная ткань. Длина пестиков зачаточных цветков всех сортов составляет обычно к началу зимы 0,6–0,7 мм. В отдельные годы с особенно теплыми летом и осенью длина пестиков может достигать длины 0,7–0,8 мм [3, 4]. В конце октября 2006 г. длина пестиков цветков большинства сортов абрикоса была обычной – 0,6–0,7 мм. При положительной среднесуточной температуре длина пестиков некоторых сортов достигла к началу декабря 0,7–0,8 и даже 0,9 мм. В конце декабря эти цифры увеличились (в среднем) до 0,8–0,9 мм, а у некоторых сортов до 1,0 мм. Длина пыльников в это время возросла более, чем в 2 раза: вместо обычных размеров микроспорангий (0,23–0,25 мм) длина их увеличилась до 0,5–0,6 мм. Кроме того, в пыльниках цветков ‘Леля’ и ‘Водолея’ 20 декабря 2006 г. зафиксирована начальная стадия редуccionного деления – микроспороциты, покрытые каллозной оболочкой.

Рост и развитие органов зачаточных цветков продолжались в генеративных почках абрикоса вплоть до начала похолодания 21 января. Длина пестиков достигла к III декаде января 1,3 мм, пыльников – 0,75 мм, на завязи пестиков появились волоски опушения. Редуccionное деление (многочисленные тетрады в препаратах пыльников) отмечено уже 10 января, а еще через 10 дней у некоторых сортов мейоз закончился и начался рост одноклеточной пыльцы. Обычно редуccionное деление в пыльниках цветков абрикоса в Москве проходит во II декаде апреля, и лишь однажды, необычайно ранней весной 1995 г., отмечено в середине марта. На территории бывшего СССР мейоз в цветках абрикоса в январе не отмечен ни на Украине, ни в Молдавии, а только лишь в Крыму и Средней Азии [5–10].

Такое преждевременное развитие генеративных почек (на 3 мес раньше обычного) не могло не сказаться на их дальнейшей судьбе. Февральские мо-

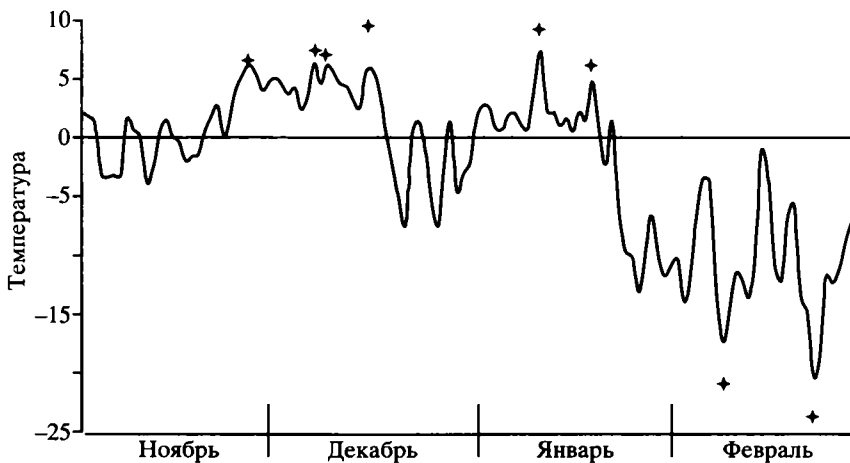


Рис. 2. Ход среднесуточных температур зимы 2006/07 г.

розы, обычные для этого сезона, не могли не повредить необычные, слишком «продвинутые» почки, которым уже совсем немного оставалось до цветения.

Большая часть генеративных почек погибла, но не повсеместно и у разных сортов в разной степени. В основном, в большинстве посадок Подмосковья и близлежащих областей на деревьях наблюдались лишь единичные цветки. И только в трех монастырях в самом центре Москвы было не слишком пышное цветение и даже небольшой урожай.

Среди сортов наблюдали такую картину: гораздо лучше перезимовали генеративные почки у поздноспевающих сортов и отборных форм абрикоса, чем у ранних, несмотря на то что цветут они в одни и те же сроки. Ранние сорта (Алеша, Царский и Айсберг) пострадали в наибольшей степени. Однако в самом теплом из московских монастырей – Зачатьевском (станция метро «Кропоткинская») – дали совсем небольшой урожай даже ранние сорта Алеша и Лель. Среди поздних сортов лучше всего перезимовали цветки у 'Монастырского' (рис. 3), у отборных форм: Иноходец, Добеле, Зевс, Новоспасский, Гвиани. Форма Иноходец, единственная, дала несколько плодов даже в ботаническом саду, где микроклимат гораздо хуже, чем в центре Москвы. Небольшой урожай был у этой отборной формы в Калужской области в г. Малоярославец и очень хороший урожай в Ново-Спасском монастыре в Москве (рис. 4).

Персик лучше пережил эту необычную зиму. В Крутицком подворье в центре Москвы персик сорта Днепровский и наша отборная форма персика Пижон хорошо цвели и плодоносили (рис. 5). Персик цветет на 2 нед позже абрикоса, а плоды его созревают у нас немного позже наших поздних сортов абрикоса.

Вегетативные части деревьев абрикоса, в частности однолетние побеги, сильно пострадали в отличие от предыдущего года, местами наблюдалось кольцевое отмирание камбия, в результате чего многие побеги и ветви усохли. Погибло несколько деревьев. В Калужской области в селе Барятине из пяти оставшихся шестилетних сеянцев погибли три.

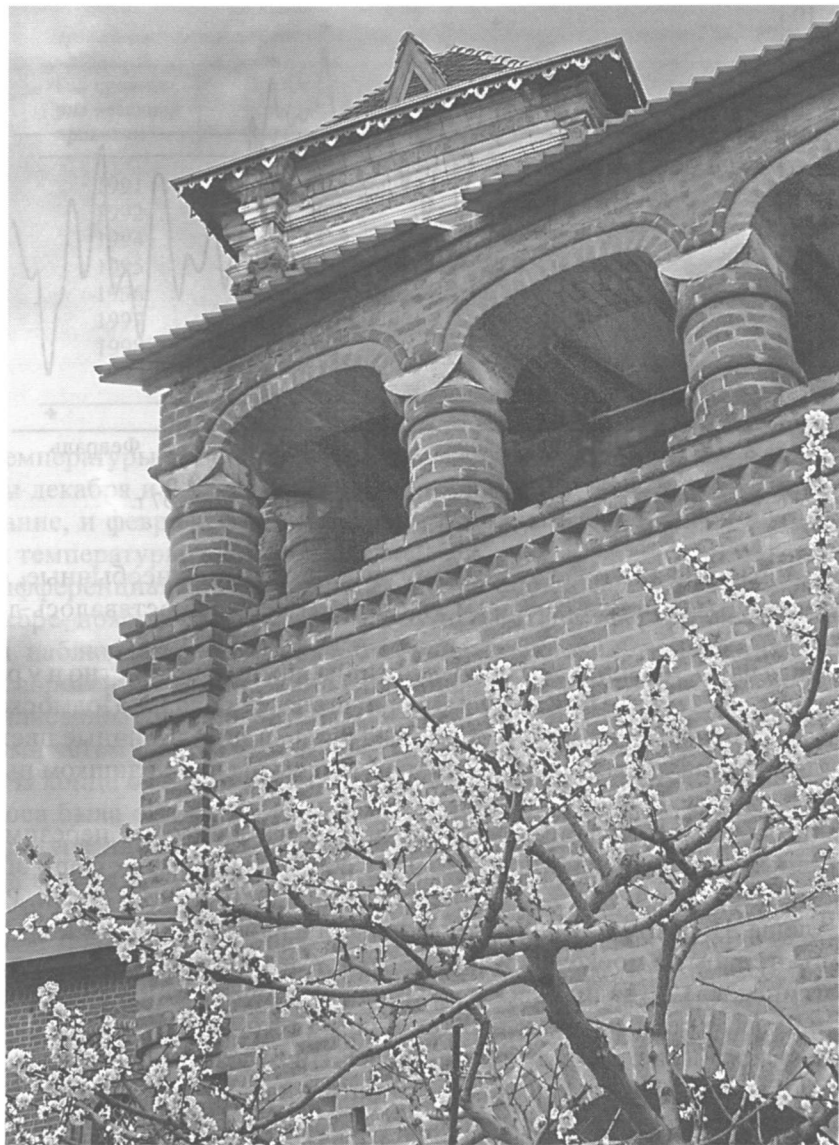


Рис. 3. Цветение абрикоса сорта Монастырский в Крутицком подворье (Москва) в 2007 г.

Гибель вегетативных частей растений обусловлена теми же причинами, что и генеративных почек. В течение лета в тканях растений происходит накопление запасных веществ в виде крахмала, который в фазе глубокого покоя достигает своего максимума [9]. У абрикоса в октябре–ноябре понижение температуры до $-3 \div -5^\circ$ приводит к гидролизу крахмала; при этом получают растворимые сахара, идущие в свою очередь на образование жиров, гемицеллюлозы, глюкозидов, смол, сложных спиртов, веществ фенольной природы, пектиновых веществ и др., повышающих морозоустойчивость [1, 11]. В частности высокомолекулярные сахара повышают морозостойкость

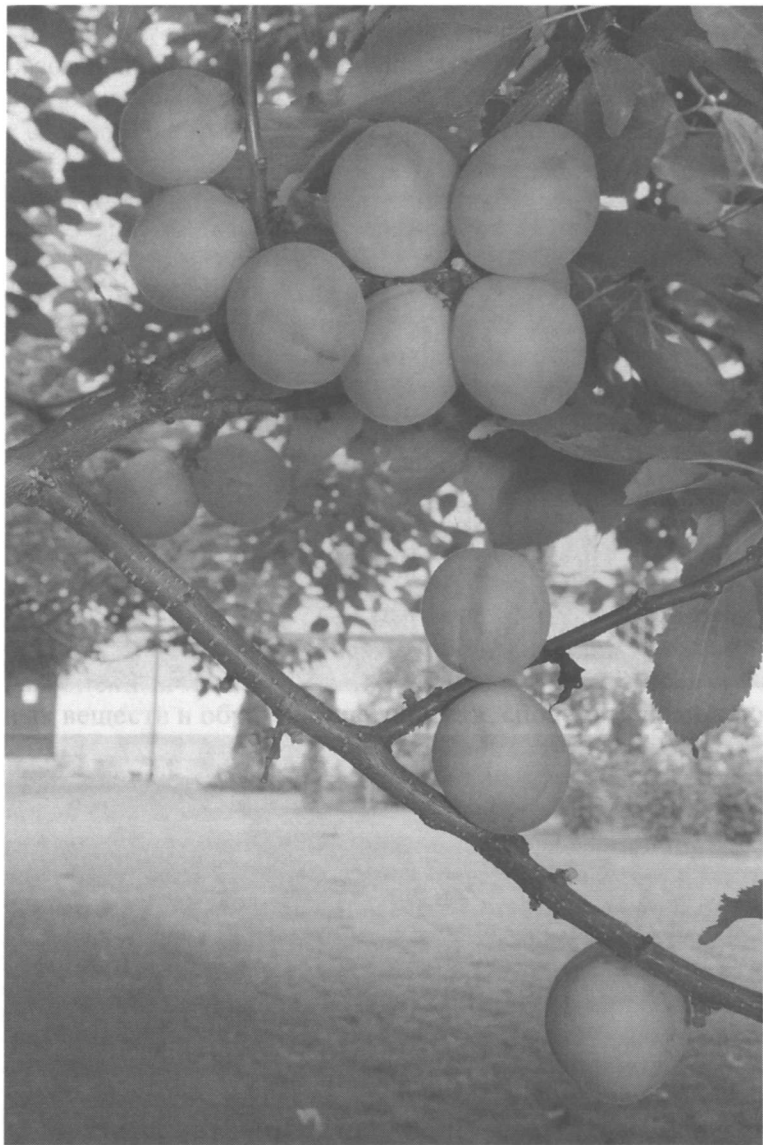


Рис. 4. Плодоношение отборной флоры абрикоса Иноходец в московском Ново-Спасском монастыре в 2007 г.

благодаря понижению точки замерзания клеточного сока. Кроме того, олигосахара соединяются с белками, образуя белково-углеводные комплексы (мукопротеины), обладающие огромной способностью связывать воду. Чем больше растение накапливает за лето углеводов, чем раньше и полнее гидролизуется крахмал, тем больше у растения будет накоплено продуктов его гидролиза, обеспечивающих зимостойкость [12].

При зимних оттепелях активизируются физиологические процессы, в почках происходит гидролиз олигосахаров, накапливаются моносахара,



Рис. 5. Плодоношение персика сорта Днепровский в Крутицком подворье в 2007 г. (а), плоды персика сорта Днепровский (б)

углеводы расходуются на дыхание, интенсивность которого повышается; таким образом, запас питательных веществ, необходимых для защиты тканей от морозов, уменьшается [9, 11, 13–16]. При такой длительной оттепели, как в 2006/07 г. растениями был потрачен слишком большой запас питательных веществ. При последующем февральском понижении температуры оставшегося запаса уже не хватило на защиту ни цветочных почек, ни вегетативных частей деревьев. В центре Москвы гораздо теплее, там абрикосы имеют возможность накопить больше углеводов, что и сказалось на их лучшей перезимовке. Самый неблагоприятный период для абрикоса – нежаркое московское лето, когда при дефиците положительных температур деревья не накапливают достаточного количества питательных веществ. Это основная причина, снижающая зимостойкость генеративных почек и деревьев в целом. На юге Воронежской области, где лето более теплое, в зимы с ровным ходом температур генеративные почки абрикоса выносят морозы до $-30 \div -35^\circ$, а после длительных оттепелей погибают лишь при -26° [17].

Разница в повреждениях сортов связана, на наш взгляд, с тем, что у каждого генотипа свой температурный порог – порог чувствительности к положительным температурам. При наступлении тепла сорта с низким температурным порогом (в данном случае ранние сорта) быстро реагируют, начиная биохимические реакции, приводящие к гидролизу запасных питательных веществ и образованию веществ, способствующих росту. Сортам позднего срока созревания с высоким температурным порогом требуется большее количество тепла для начала аналогичных реакций. У других косточковых – сливы, алычи, черешни, вишни, персика, генеративные почки которых зимуют на одинаковой стадии дифференциации зачаточных цветков, но которые цветут позже абрикоса, – температурный порог еще выше. Не удивительно, что в 2007 г. все эти культуры цвели и дали хороший урожай. Самый высокий температурный порог у яблони. Из наших плодовых розоцветных она цветет позже всех, не тратит свой запас питательных веществ во время оттепелей. Всем известно, какой необычайно обильный урожай принесли яблони в 2007 г. по всему Подмосквью и другим областям.

Если после оттепели происходит постепенное понижение температуры, то необходимые для образования защитных веществ биохимические реакции успевают произойти, и почки благополучно переносят морозы. Медленное охлаждение способствует также миграции воды из зачатков цветка в чешуи, которые выдерживают замерзание [10]. При резком падении температуры почки оказываются неподготовленными, застигнутыми врасплох, поэтому они повреждаются или гибнут. Те же самые процессы происходят в тканях вегетативных органов. Наиболее уязвим при этом камбий, который более всего повреждается при колебаниях температур.

Такие же биохимические процессы происходят в тканях коры и древесины штамба и скелетных ветвей. Резкое изменение температур даже в течение суток может приводить к повреждениям – выпреванию коры. В этом случае спасающую роль играет побелка штамба и скелетных ветвей. Побелка отражает солнечные лучи и предохраняет ткани дерева от дневного перегрева.

Таким образом, морозные зимы с ровным ходом температур не представляют опасности для абрикосов в Москве. Причиной повреждений является недостаточный запас питательных веществ, который растения накапливают в течение нашего холодного для них лета.

ЛИТЕРАТУРА

1. Соловьева М.А., Резниченко Л.С. Морозоустойчивость абрикоса, ее диагностика и выбор участка под насаждения // Садоводство и виноградарство. 1991. № 12. С. 10–13.
2. Максимов Н.А. Внутренние факторы устойчивости растений к морозу и засухе // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1929. Т. 22, № 1, вып. 1. С. 3–41.
3. Крамаренко Л.А. Морфогенез генеративных почек абрикоса в Москве // Бюл. Гл. ботан. сада, 1997. Вып. 174. С. 80–93.
4. Крамаренко Л.А. Особенности биологии и методы размножения абрикоса в Москве: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1998. 24 с.
5. Хлопцева И.М. Продолжительность периода покоя и прохождение фенологических фаз абрикоса в предгорном Крыму // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1977. Т. 59, вып. 2. С. 44–54.
6. Загородная Н.Г. Изучение биологии развития почек абрикоса в связи с селекцией на зимостойкость: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Махачкала, 1969. 23 с.
7. Тупицын Д.И. Зимостойкость и биология развития плодовых почек сливы в Узбекистане // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1957. Т. 30, вып. 3. С. 224–247.
8. Пащенко З.М. Особенности развития генеративных почек некоторых плодовых пород в условиях Ташкента // Науч. тр. Биология. 1962. Вып. 210. С. 109–132.
9. Елманов С.И. Зимнее развитие цветочных почек персика и абрикоса // Тр. Гос. Никитского ботан. сада. 1959. Т. 29. С. 251–268.
10. Шолохов А.М., Саввина Т.М. Морфогенез генеративных почек // Абрикос. М.: Агропромиздат, 1989. С. 35–41.
11. Долматова Л.А. Биохимическая характеристика генеративных почек абрикоса в связи с их зимостойкостью // Вопросы интенсификации садоводства в центрально-черноземной зоне. Воронеж, 1985. С. 152–158.
12. Сергеев Л.И., Сергеева К.А., Мельников В.К. Морфофизиологическая периодичность и зимостойкость древесных растений. Уфа: АН СССР, 1961. 223 с.
13. Глушков А.И. Некоторые особенности биологии сортов абрикоса, выращиваемых в горных и долинных условиях // Мировые растительные ресурсы в Средней Азии. Ташкент: Фан, 1968. С. 129–150.
14. Ломакин Э.Н. Особенности биологии абрикоса в Юго-Западной Туркмении: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: ВИР, 1970. 25 с.
15. Яблонский Е.А. Темпы роста плодовых почек и зимостойкость сортов абрикоса, персика и миндаля // Тр. Гос. Никитского ботан. сада. 1970. Т. 46. С. 50–61.
16. Витковский В.Л. Изучение динамики роста побегов, формирования почек и цветков у плодовых растений. Л.: ВИР, 1979. 60 с.
17. Веньяминов А.Н. Селекция абрикоса в ЦЧЗ РСФСР // Генетические основы и методы селекции растений. Воронеж: ВГУ, 1979. С. 112–117.

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

Поступила в редакцию 14.01.2008 г.

SUMMARY

Kramarenko L.A. Wintering of apricot within the area of Moscow (2005/06 and 2006/07)

The winter 2005/06 was severe enough: there were three successive days with temperature -30° and seven successive days with temperature -27° in January 2006. The frost killed all the flower buds but spared annual apricots shoots, whereas all the peach trees were killed, except small ones, buried under snow. The mild winter 2006/07 proved to be more unfavourable for apricots: till the end of January 2007 there were 69 successive days with temperature $2-9^{\circ}$, but then there were 11 successive days with temperature -17° – -23° . As a result of such weather conditions not only flower buds but also apricot trees were severely damaged, and many shoots and branches withered. The most resistant were the late-ripening cultivar 'Monastyrsky' and variety 'Inokhodets', the latter one even bloomed and fruited. The precocious cultivars 'Alyosha' 'Tsarsky', 'Iceberg' suffered especially badly. The peach trees bloomed and fruited well in 2007. The differences in frost hardiness between apricot cultivars and between apricots and peaches are discussed on the basis of phenology and nutrition supply.

ФЛОРИСТИКА И СИСТЕМАТИКА

УДК 582.623

СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ КОНСПЕКТ РОДА *POPULUS* В ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЕ, СЕВЕРНОЙ И СРЕДНЕЙ АЗИИ

А.К. Скворцов

Систематика тополей меня привлекает давно. В течение второй половины XX в. мне удалось побывать во многих частях бывшего СССР и познакомиться с природными популяциями всех видов тополей, обитающих в этом регионе. Всюду были сделаны и гербарные сборы. В той или иной степени были изучены и материалы основных гербариев тогдашнего СССР. Однако разные другие обязанности не давали возможности довести работу до завершения.

Такую возможность предоставил трехлетний грант РФФИ № 05-04-48569, за который я приношу мою искреннюю благодарность.

В разные годы мне оказали то или иное содействие многие учреждения и отдельные коллеги; всех вспоминаю с глубокой благодарностью.

При завершении работы мне особенно помогли Н.Б. Белянина, Р.В. Трохинская, И.А. Шанцер, И.А. Беляева, И.А. Савинов. Им моя сердечная признательность.

Основой систематики я считаю уровень природного вида. Категория подвида у тополей выявляется плохо, а разновидности и культивары из сферы систематики уходят в области морфологии, генетики и хозяйства.

Для таксономической номенклатуры тополей определенную трудность создает обычай, практиковавшийся особенно на рубеже XIX–XX вв., – давать видовые названия индивидуальным генотипам. Так, запущенные в литературу Р. Шредером [1] названия: *Populus catherinae*, *P. moskoviensis*, *P. odorata*, *P. petrowskoënsis*, *P. razumovskoënsis*, *P. wobstii*, – все первоначально относились к индивидуальным деревьям, чем-то особенно понравившимся Р. Шредеру. Они могли быть вегетативно размножены – но это, конечно, не делало их видами. Все подобные клоны следует считать культиварами и соответственно обозначать.

Я принимаю подразделение рода *Populus* на 2 подрода: *Populus* и *Turanga*. В подрode *Populus* хорошо различимы 4 секции, из которых одна

(sect. *Leucoides* Spach) в природной флоре нашего региона не представлена. В подроде *Turanga* у нас 2 местных вида.

Категория нотовида, не очень четкая в биологическом отношении, полагаю, должна рассматриваться отдельно, тем более, что в ней преобладают межсекционные гибриды.

Populus L. 1753 Sp. Pl.: 1034.

Typus generis: *Populus alba* L. (Britton, Brown, 1913, propositus.) подрод *Populus*.

Рост моноподиальный: на побегах образуются верхушечные почки. У листьев верхняя и нижняя стороны выглядят более или менее различно. Околоцветник к созреванию коробочек не опадает.

Sect. 1. *Populus*

Sect. *Leuce* Duby 1828. Bot. Gall. 2 ed. 1 : 427; subgenus *Leuce* (Duby) Dode 1905 Monogr. inéd.: 13; Комаров 1936 Фл. СССР 5 : 223.

Почки сухие, почти не смолистые; смола светлая. Листья на верхней стороне без устьиц. В сережках прицветные чешуи более или менее волосистые, опадают после цветения.

1. *Populus alba* L. 1753 Sp. Pl.: 1034; Ledeb. 1850 Fl. Ross. 3, 2 : 626; Комаров 1936 Фл. СССР 5 : 225; Гроссгейм, 1945. Фл. Кавказа 3 : 32; Дерев. и куст. СССР 1951, 2 : 187; Bugała 1960 Arbor. Kórnik 5 : 5 seq.; Скворцов, 1972 и Определ. Ср. Аз. 3 : 10; Ареалы дерев. и куст. СССР 1977, 1 : 77, к. 61А; Скворцов, 1981. Фл. Европ. ч. СССР 5 : 34; Большаков, 1992. Фл. Сиб. 5 : 9; Franco 1993 Fl. Europ. ed. 2, 1 : 64; Коропачинский, Встовская, 2002. Древ. раст. Азиат. Рос.: 79.

P. nivea (Ait.) Willd. 1796. Berlin. Baumz.: 227; Dode 1905 Monogr. inéd.: 21; Комаров, 1936. Фл. СССР 5 : 224; Дерев. и куст. СССР 1951, 2 : 189.

P. hybrida Vieb. 1808 Fl. taur.-cauc. 2 : 422 (pro max. parte saltem); Гроссгейм 1945 Фл. Кавк. 3 : 32.

P. bachofenii Wierzb. ex Rochel, 1838. Batat. Reise: 77 et ex Rchb. 1849 Ic. fl. germ. 11 : 29, tab. 616; Дробов 1953. Фл. Узбек. 2 : 57; Поляков 1960. Фл. Казах. 3 : 40; Поляков, Камелин, 1968. Фл. Таджики. 3 : 99.

P. bolleana Lauche 1878. Hüftig deutsch. Gart. 1878 : 500 et 1880 Deutsche Dendol.: 315; Dode 1905 Monogr. inéd.: 23; Комаров, 1936. Фл. СССР 5 : 224; Махатадзе, 1961 Дендрофл. Кавк. 2 : 61.

P. hircana Grossh. 1939 Изв. Азерб. фил. АН СССР 5 : 73; id. 1945. Фл. Кавк. 3 : 32; Дерев. куст. СССР, 1951, 2 : 190; Ареалы дерев. и куст. СССР, 1977, 1 : 79.

P. caspica Bornm. 1939. Feddes Repert. 47 : 70; Neumann, 1969. Fl. Iran. 65 : 10.

P. pseudonivea Grossh. 1941. Изв. Азерб. фил. АН СССР 6 : 66; id. 1945. Фл. Кавк. 3 : 31; Махатадзе, 1961. Дендрофл. Кавк. 2 : 58.

P. berkarensis Poljakov, 1950 Not. syst. Inst. bot. Acad. Sci. URSS 12 : 9; id. 1960. Фл. Казах. 3 : 41; Дерев. и куст. СССР, 1951, 2 : 58.

Typus: "In Europa temperatori". Herbarium Burser XXIII. 19 (UPS, n. v.) – lectotypus a B. Jonsell selectus, Regnum Vegetabile 127 : 78 (1993).

Средняя и Южная Европа, южная половина Восточной Европы и Западной Сибири, преимущественно по заливным долинам рек. Кроме того, широчайшим образом успешно культивируется и в других условиях и далеко за пределами естественного ареала: в Европейской России до Вологодской

области; в Средней Азии – преимущественно (или даже целиком?) в культуре. Часто гибридизирует в природе с *P. tremula*, но плохо поддается другим скрещиваниям.

2. *Populus tremula* L. 1753 Sp. Pl.: 1034; Ledeb. 1850. Fl. Ross. 3,2 : 627; Gombocz, 1908. Monogr.: 123; Комаров, 1936. Фл. СССР 5 : 226; Гроссгейм, 1945. Фл. Кавк. 3 : 22; Дерев. и куст. СССР, 1951, 2 : 190; Поляков, 1960. Фл. Казах. 3 : 42; Ареалы дерев. и куст. СССР, 1977 : 84, карта 65; Скворцов, 1981. Фл. Европ. ч. СССР, 5 : 35; Большаков, 1992. Фл. Сиб. 5 : 11; Franco, 1993. Fl. Europ. ed. 2, 1 : 65; Недолужко, 1995. Сосуд. раст. сов. Д. Вост. 7 : 149; Коропачинский, Встовская, 2002. Древ. раст. Азиат. Рос.: 86.

P. villosa Láng, 1824, Sylloge Soc. Ratisb. 1 : 185; Dode, 1905. Monogr. inéd.: 29; Гроссгейм, 1945. Фл. Кавк. 3 : 33; Дерев. и куст. СССР, 1951, 2 : 195.

P. sieboldii Miq. 1867. Ann. mus. Lugd.-Bat, 3 : 29; Дерев. и куст. СССР 1951; 2 : 195; Недолужко, 1995. Сосуд. раст. сов. Д. Вост. 7 : 147.

P. davidiana Dode, 1905 Monogr. inéd.: 31; Ворошилов, 1966. Фл. сов. Д. Вост.: 137.

P. jesoënsis Nakai, 1919. Bot. Mag. Токуо 33 : 197; Ворошилов, 1984. Бюл. Гл. ботан. сада 133 : 25; Недолужко, 1995. Сосуд. раст. сов. Д. Вост. 7 : 149.

P. pseudotremula Rubtsov, 1946. Сов. бот. 14, N 5 : 333.

Typus: “In Europa frigidioribus”. Herbarium Clifford 460, *Populus* 2 (BM, n. v.) – lectotypus a Jonsell et Jarvis selectus Nord. J. Bot. 14 : 150 (1994).

Индивидуальная изменчивость осины кажется беспредельной. Но представить убедительные географические подразделения ее колоссального ареала пока не удалось.

Sect. 2. *Aigeiros* Duby, 1828 in DC Bot. gall. ed. 2, 1 : 427; sect. *Intermedia* Drob. 1941 Ботан. матер, ин-та бот. Узбек. фил. АН СССР, 6 : 11.

Почки смолистые, смола коричневая. Настоящих розеточных побегов нет. Черешки листьев сплюснутые с боков, сверху без выраженной бороздки. Пластинки листьев дельтоидные или ромбовидные, их ширина нередко больше длины. Прицветные чешуи голые, опадают при распускании почек.

Тип секции: *Populus nigra* L.

3. *Populus nigra* L. 1753 Sp. Pl.: 1034; Ledebour, 1850. Fl. Ross. 3, 2 : 628; Комаров, 1936. Фл. СССР : 228; Гроссгейм, 1945. Фл. Кавк. 3 : 33; Дерев. и куст. СССР, 1951, 2 : 197; Поляков, 1960. Фл. Казахст. 3 : 43; Bugała, 1967 Arb. Kornik 12 : 45 seq.; Ареалы дерев. и куст. СССР, 1977, 1 : 80, карта 63; Скворцов, 1981. Фл. Европ. ч. СССР 5 : 35; Большаков, 1992. Фл. Сиб. 5 : 3; Franco, 1993. Pl. Europ. ed. 2, 1 : 65; Коропачинский, Встовская, 2002. Древ. раст. Азиат. Рос.: 83.

P. Italica (Du Roi) Moench, 1785. Verz. Bäume Weissenstein: 179.

P. pyramidalis Rozier, 1786. Cours d’agric. 7 : 619.

P. dilatata Aiton, 1789. Hort. Kew. 3 : 406.

P. pannonica Kit. ex Bess. 1822. Enum.. Fl. Volhyn.: 33.

P. croatica Kit. ex Bess. 1832. Flora 15, II, Beiblatt: 14.

P. charkoviensis Schröder, 1902. Müllers Gärtner – Ztg. 17, N 33 : 393.

P. thevestina Dode, 1905. Monogr. inéd.: 52; Озолин, 1965. Узбек. биол. журн. 1965, N 1 : 41 seq.

P. bethmontiana Dode, 1905. Monogr. inéd. 52 id. 1921. Bull. Soc. dendr. France N 38 : 26.

? *P. kanjilaliana* Dode, 1905 Monogr. inéd.: id. 1921 Bull. Soc dendr. France N 38 : 26; Комаров, 1936. Фл. СССР 5 : 233; Поляков, 1960. Фл. Казах. 3 : 44; Поляков, Камелин, 1968. Фл. Таджики. 3 : 104.

P. afghanica (Aitch. et Hemsley) Schneider, 1916. Pl. Wilson. 3, 1 : 36.

P. gracilis Grossh. 1940. Изв. Азерб. фил. АН СССР, N 6 : 66; Дерев. и куст. СССР, 1951, 2 : 198.

P. sosnowskyi Grossh. 1941. Nov. Syst. Inst. bot. Tbilisi 10 : 2; Дерев. и куст. СССР, 1951, 2 : 197.

Typus: "In Europa temperatori". Herbarium Linnaei 1183/3 (LINN, n. v.).

В юго-западной части своего ареала – в Южной Европе, Северной Африке, на Кавказе и, вероятно, в Иране *P. nigra* породил плеяду культурных форм, в основном пирамидальных. К числу этих форм принадлежит и кавказский *P. gracilis* А.А. Гроссгейма; к ним же следует отнести и *P. afghanica* Schneider. В свое время Neumann [2] объединил его с описанными В.Л. Комаровым *P. cataracti*, *P. usbekistanica*, *P. tadshikistanica*. Neumann ссылаясь на типы всех этих четырех видов. Я этому тогда последовал [3]. Однако позже мне удалось повидать типовой экземпляр *P. afghanica* Schneid. ("Kurtam Valley, 1879, J.E.T. Aitchison N 161", A!), который, по моему мнению, должен быть отнесен к упомянутому циклу форм *P. nigra*. С отнесением *P. afghanica* в состав *P. usbekistanica* на правах разновидности [4] согласиться, конечно, нельзя.

4. *Populus usbekistanica* Kom. 1934. Ботан. журн. 19, N 5 : 509; id 1936. Фл. СССР 5 : 234; Дерев. и куст. СССР, 1951, 2 : 200; Дробов, 1953. Фл. Узбек. 2 : 59; Bugała, 1967 Arbor. Kórnik; 12 : 158 (pro parte: excl. var. afghanica).

P. kanjilaliana auctt. (haud Dode, 1905): Поляков, 1960. Фл. Казах. 3 : 44 (partim?).

P. cataracti Kom. 1934. Ботан. журн., 19, N 5 : 509; id. 1936. Фл. СССР 5 : 235; Дерев. и куст. СССР, 1951 2 : 200.

P. tadshikistanica Kom. 1934. Ботан. журн. 19, N 5 : 509, id. 1936. Фл. СССР 5 : 235; Дерев. и куст. СССР, 1951, 2 : 200; Дробов, 1953. Фл. Узбек. 2 : 59; Поляков, Камелин, 1968, Фл. Таджики. 3 : 103.

P. iliensis Drob. 1941. Ботан. матер. ин-та бот. Узбек. фил. АН СССР 6 : 12.

P. tianschanica Tkaczenko, 1962. Бюл. Гл. ботан. сада 45 : 56.

P. afghanica auctt. non Schneider, 1916 : Neumann, 1969. Fl. Iran. 65 : 6; Скворцов, 1972 Опред. раст. Ср. Аз. 3 : 9.

P. nigra auctt. non L.: Протопопов, 1953. Фл. Киргиз. 4 : 6.

Typus: "Prov. Ferghana, decliv. lapidosae loco dicto Jordan ad. Fl. Schachimardan. 26.V.1913.I.J. Dolenko N 505. ♀" (LE!).

Прекрасный, вполне четко очерченный вид, к сожалению, еще почти незнакомый дендрологам. Попытки вырастить его в Польше не удалось: растения не перенесли зиму [4]. Насколько я знаю, он отсутствует и в Москве.

5. *Populus deltoides* Bartram ex Marshall 1785 Arbustrum Amer.: 103; Комаров, 1936. Фл. СССР 5 : 234; Дерев. и куст. СССР, 1951 2 : 201; Скворцов, 1981. Фл. Европ. ч. СССР 5 : 35.

P. canadensis auctt. non Moench.

Typus: "Carolina et Florida" (BM? – n. v.).

Природный ареал вида – восточная часть Соединенных Штатов. В Европу интродуцирован в XVIII в., а в Россию попал, видимо, только в XIX в., в конце которого – начале XX в. стал энергично антропохорно распространяться, особенно по южным районам европейской части, по Кавказу и Средней Азии. Однако широко распространены, видимо, только 2–3 клона (♂ и ♀).

Sect. 3. *Tacamahaca* Spach 1841 Ann. Sci. Natur. ser. 2, 15 : 32.

Почки сильно смолистые, смола коричневая. Есть истинные розеточные побеги с листьями наиболее широкими для данного дерева, у побегов порослевых листья узкие, ланцетные. Черешки с отчетливо выраженным желобком. Ни дельтоидности, ни ромбовидности в очертании пластинок листьев нет, их ширина не превышает длины. Прицветные чешуи голые, опадают при распускании почек.

Тип секции – *P. balsamifera* L.

6. *Populus balsamifera* L. 1753 Sp. pl.: 1034; Rouleau, 1946 Rhodora 48 : 105; Комаров, 1936. Фл. СССР 5 : 241; Дерев. и куст. СССР, 1951, 2 : 210.

P. tacamahaca Mill. 1768 Gard. Dict. ed 8, N 6.

Typus: “In America septentrionali”. – Lectotypus, a Rouleau selectus (Rhodora, 1. c.): Linnaean herbarium, 1185, 6 (LINN., n. v.).

В России, видимо, с конца XVIII в. Широко распространился по именным главным образом северной половины Европейской России, но ныне стал редок. В Сибири за него часто принимали *P. × sibirica*.

В недавнее время [5] два природных местообитания вида обнаружены на Чукотском полуострове.

7. *Populus suaveolens* Fisch. 1841 Bull. Acad. Sci. Petersb. 9, 22 : 347 et 1841 Allgem. Garten-Zrg. 9 : 404; Ledeb. 1850. Fl. Ross. 3, 2 : 629; Turcz. 1856. Fl. Baic.-Dahur. 2, 2 : 125; Maxim., 1879, Bull. Soc. Natur. Moscou 54 : 51; Комаров, 1936. Фл. СССР 5 : 238; Дерев. и куст. СССР, 1951, 2 : 208; Большаков, 1992. Фл. Сиб. 5 : 11; Недолужко, 1995 Сосуд. раст. сов. Д. Вост. 7 : 152. – Ohasi 2001 Sci. Rep. Tohoku univ. ser. 4, 40, N 4 : 282; Скворцов, Беянина 2006. Ботан. журн. 91, N 8 : 1244 seq.

P. pseudobalsamifera Turcz. 1838 Bull. Soc. Nat. Moscou 11, 1 : 101, nom. nud.; nec *P. pseudobalsamifera* Fisch. 1841, Bull. Acad. Sci. Petersb. 9, 22 : 346.

P. maximowiczii A. Henry, 1913, Gard. Chron., ser. 3, 53 : 198; Комаров, 1936. Фл. СССР 5 : 238; Дерев. и куст. СССР, 1951, 2 : 210; Недолужко, 1995 Сосуд. раст. сов. Д. Вост. 7 : 152.

P. koreana Rehd. 1922. J. Arnold Arb. 3 : 226; Комаров, 1936. Фл. СССР 5 : 239; Соколов и др. Дерев. и куст. СССР, 1951, 2 : 210; Недолужко, 1995. Сосуд. раст. сов. Д. Вост. 7 : 153.

P. ussuriensis Kom. 1934. Ботан. журн. 19, N 5 : 510; id. 1936. Фл. СССР : 239; Дерев. и куст. СССР, 1951, 2 : 212.

P. baicalensis Kom. 1934. Ботан. журн. 19, 5, 511; id. 1936. Фл. СССР 5 : 240; Дерев. и куст. СССР, 1951, 2 : 209.

P. komarovii Ja. Vassil. ex Worosch. 1965. Бюл. Гл. ботан. сада 60 : 36.

Typus: planta a P.S. Pallas in Dahuria collecta, Herb. Fischer (LE!).

Основной ареал вида: Якутия, Забайкалье, Дальний Восток. В культуре или одичалым изредка (вряд ли чаще, чем *P. balsamifera*) встречается в Восточной Европе.

Культивар “*Moskoviensis*” представляет собой гибрид неизвестного тополя с *P. suaveolens*, с явным доминированием признаков последнего; изредка в культуре в Московской и соседних областях.

8. *Populus laurifolia* Ledeb. 1833. Fl. Alt. 4: 297; id. 1850. Fl. Ross. 3: 629; Комаров, 1936. Фл. СССР 5: 236; Соколов и др. Дерев. и куст. СССР, 1951. 2: 203; Большаков, 1992. Фл. Сиб. 5: 9; Коропачинский, Встовская, 2002. Древ. раст. Азиат. Рос.: 81.

P. pseudobalsamifera (non Fischer!) Kar. et Kir. 1841. Bull. Soc. Moscou 14: 747 (p. p. saltem), nomen tantum.

P. pilosa Rehd., 1927 Amer. Mus. Novit. N 292: 1; Комаров, 1936. Фл. СССР 5: 240; Поляков, 1960. Фл. Казах. 3: 43; Большаков, 1992. Фл. Сиб. 5; Коропачинский, Встовская, 2002. Древ. раст. Азиат. Рос.: 84.

P. amurensis Kom. 1934. Ботан. журн. 19, N 5: 510; Id. 1936. Фл. СССР 5: 210; Недолужко, 1995 Сосуд. раст. сов. Д. Вост. 7: 151; Скворцов, Беянина, 2006. Ботан. журн. 91, N 8: 1250.

Typus (lectotypus, hic designatus): “Herg. Ledebour. 188. – 11. Maj, ad Ulbam.” (= Западный Алтай, у р. Ульбы, LE!). Образец вначале был определен как *P. balsamifera*, но затем это определение было зачеркнуто и надписано “*laurifolia*”.

У деревьев, растущих в аридных районах (в частности, в Монголии), очень обычны старые, многолетние розетки и у них листья бывают особенно широкими, иногда почти сердцевидными. В аридных же районах светло-желтый цвет ветвей сохраняется долго, и опушение (особенно черешков и иногда коробочек) бывает хорошо развито. Так выглядит и тип *P. pilosa* Rehd., происходящий из весьма засушливых районов Монголии. (“Mongolia, Altai, Baga Bogdo, alt. 1600–2300 m. R.W. Chaney N 215 (in, 1925”, A!).

9. *Populus macrocarpa* (Schrenk) N. Pavl. et Lipsch. 1934 Сов. бот. 1934, N 1: 21; Протопопов, 1953. Фл. Киргиз. 4: 46; Скворцов, 2008. Бюл. Гл. ботан. сада, 195.

P. suaveolens в *macrocarpa* Schrenk 1842 Enumer. pl. nov. 2: 16; Ledebour 1850. Fl. Ross. 3, 2: 629.

P. latalassica Kom. 1934. Ботан. журн. 19, N 5: 509; Комаров, 1936. Фл. СССР 5: 237; Поляков, 1960. Фл. Казах. 3: 49; Поляков, Камелин, 1968. Фл. Таджики. 3: 109; Скворцов, 1972. Опред. раст. Ср. Аз. 3: 9.

P. densa Kom. 1934. Ботан. журн. 19, N 5: 510; Комаров, 1936. Фл. СССР 5: 237; Дробов, 1953. Фл. Узбек. 2: 60.

P. pamirica Kom. 1934. Ботан. журн. 19, N 5: 510; id. 1936. Фл. СССР 5: 236; Поляков, Камелин, 1968. Фл. Таджики. 3: 109; Neumann, 1969. Fl. Iran. 65: 10 (pro parte?).

P. pilosa auctt. non Rehd.: Поляков, 1960. Фл. Казах. 3: 45.

P. cathayana auctt. non Rehd.: Поляков, 1960. Фл. Казах. 3: 49.

Typus: “Montes Tarbagatai, in tractu Tschagarak-Aksu, 15.VI.1841 A. Schrenk” (LE!).

Переисследование старых гербарных и литературных материалов показало, что законным названием вида должно быть *P. macrocarpa*. Вид, несомненно, самостоятельный, хотя и близко родственный *P. laurifolia* Ledeb. За пределами бывшего СССР, видимо, встречается только в прилежащих частях Синьцзяна и Афганистана.

Гибридизирует в природе с *P. laurifolia* и *P. usbekistanica*.

10. *Populus tristis* Fisch. 1841 Bull. Acad. sci. S.-Petersb. 9, N 22 : 344 et Allgem. Garten-Ztg. 9, N 51 : 402; Schneider, 1904 Ill. Handb. Laubholz. 1 : 13; Циновскис, 1977. Ботан. сады Прибалт.: охрана растений: 175; Скворцов, 2007. Бюлл. Гл. ботан. сада, 193.

P. longifolia Fisch. 1841 Bull. Sci. Acad. Sci. S. Petersb. 9, N 22 : 345 et Allgem. Garten Ztg. 9, N 51 : 403; Скворцов, 1964 в Маевск. Фл. Ср. Рос. изд. 9 : 199; Циновскис, 1977. Ботан. сады Прибалт.: охрана раст.: 179; Скворцов, 2007. Бюл. Гл. ботан. сада, 193.

? *P. candicans* var. *elongata* Dippel, 1892. Handb. Laubholz. 2 : 204.

? *P. balsamifera* var. *elongata* (Dipp.) Hylander, 1945 Lustgarden 25–26 : 99; Karhu 2000. Fl. Nordica 1 : 1933.

P. trichocarpa Torr. et Gray ex Hook 1852 Icones pl. 9, tab. 878. Et auctt. mult. poster.

P. balsamifera subsp. *trichocarpa* Brayshaw, 1965. Canad. Field.-Natur. 79 : 95; Viereck and Foote, 1970. Canad. Field.-Nat. 84 : 73. – Et auctt. poster.

Typus (lectotypus, Skvortsov 2007 Бюл. Гл. ботан. сада) “Cult. in horto botanico Petropol. a. 1833 sub nom. *P. candicans*” (LE!).

Кроме одичалых клонов – очень обычного в западных областях “*Longifolia*” и теперь почти исчезнувшего “*Tristis*”, – у нас встречаются в посадках еще 1–2 клона под названием *P. trichocarpa*; в Прибалтике распространен клон “*Lettland*” (Циновскис, op. cit.).

11. *Populus simonii* Carrière 1867. Revue horticole 39, 360; Dippel 1892 Handb. Laubgeh. 2 : 211; Schneider, 1916 in Sarg. Pl. Wilson. 3, 1 : 21; Комаров. Фл. СССР 5 : 241; Дерев. и куст. СССР, 1951, 2 : 206; Franco, 1993. Fl. Europ. 2. ed., 1 : 65; Недолужко, 1995. Сосуд. раст. сов. Д. Вост. 7 : 151.

P. laurifolia γ *Simonii* Rgl 1889. Рус. дендрол. 2, изд.: 152.

Typus: “*Hopeh, Siwantze, G.E. Simon N 151*” (P., n.v.).

Родом из Китая. Появился в Европе и был описан только во 2-й половине XIX в., но уже к началу XX в. широко распространился. В нашем регионе и сейчас преобладают те 2 мужских клона, которые отметил уже Schneider [6] как *forma subpendula* и *f. fastigiata*. Вторая растет много медленнее и более капризна, но если деревья достигают больших размеров, то выглядят очень эффектно. Есть и по крайней мере один женский клон; его крона ничем не примечательна.

Встречается почти по всей Восточной Европе, в основном в парковых или уличных насаждениях. В Азиатской России и Средней Азии реже, а на Кавказе как будто только в рамках ботанических садов.

Регель относил этот вид к числу разновидностей *P. laurifolia*, но скорее *P. simonii* занимает в секции *Tacamahaca* несколько обособленное положение.

Подрод *Turanga* (Bunge) Dode, 1905 Monogr. inéd: 13; Комаров, 1936. Фл. СССР 5 : 221; Поляков, Камелин, 1968. Фл. Таджики. 3 : 112.

Sect. *Turanga* Bunge 1851 Mém Sav. Etrang. Acad. Sci. SPb 7 : 498.

Genus *Turanga* Kimura, 1938. Sci. Rep. Tohoku Univ. Ser. 4, 13, 3 : 383.

Genus *Balsamiflua* Griffiths, 1848. Itinerary notes: 211, id. 1854 Not. ad pl. Asiat. 4 : 382; Kimura, 1939, Sci. Rep. Tohoku Univ. ser. 4, 14, 2 : 191.

Genus *Tsavo* Jarmolenko, 1948. Ботан. матер. герб. БИН 11 : 70.

Рост симподиальный, верхушечные почки не образуются, все почки только пазушные, тупые, прикрытые 2 чешуями, малосмолистые; смола светлая. Листья и по внешнему виду, и по анатомии пластинки с обеих сторон одинаковые (унифациальные). Околоцветник при созревании коробочек опадающий.

Тип подрода: *P. euphratica* Oliver.

12. *Populus euphratica* Olivier 1807. Voy. Empir Othoman. ed. min. 6 : 319; Dode, 1905 Monogr. inéd.: 16; Комаров, 1936. Фл. СССР 5 : 222; Скворцов, 1972. Определ. раст. Сред. Аз. 3 : 8; Browicz, 1977. Arbor. Kórnik 22 : 5.

P. diversifolia Schrenk 1842. Bull. Acad. Sci. SPb: 53; id. 1842 in Fisch. et Mey. Enum. pl. nov. 2 : 15; Комаров, 1936. Фл. СССР 5 : 221; Дерев. и куст. СССР, 1951, 2 : 182.

P. ariana Dode, 1905 Monogr. inéd.: 16; Комаров, 1936. Фл. СССР 5 : 222; Дерев. и куст. СССР, 1951, 2 : 184.

P. litwinowiana Dode, 1905 Monogr. inéd.: 17; Комаров, 1936. Фл. СССР 5 : 22; Дерев. и куст. СССР, 1951, 2 : 184.

P. transcaucasica A. Jarmol. ex Grossh. 1946. Докл. АН Азерб. 2, N 9 : 379; Гроссгейм, 1945. Фл. Кавк. 3 : 31; Дерев. и куст. СССР, 1951, 2 : 186.

Balsamiflua deltoids Griffith 1854. Icon. pl. Asiat. 4 : tab. 526.

Balsamiflua euphratica (Olive) Kimura, 1939. Sci. Rep. Tohoku Univ. sect. 4, 14, N 2 : 191.

Turanga euphratica (Olivier) Kimura, 1938 Sci. Rep. Tohoku Univ. sect. 4, 13, N 3 : 387.

Typus: "Ad fluv. Euphrat m. Oliver" (P., n. v.).

Ареал *P. euphratica* растянут по широте на 115°: от Марокко до Ордоса в Китае. Естественно, что пока гербарных сборов было мало и они происходили из разных районов существовал соблазн выделить из *P. euphratica* еще другие родственные виды. Но по мере того, как материалы накапливались, оправданность такого выделения сокращалась.

13. *Populus pruinosa* Schrenk 1845 Bull. Acad. Sci. SPb 3 : 210; Dode, 1905. Monogr. inéd.: 18; Комаров, 1936. Фл. СССР 5 : 223; Дерев. и куст. СССР, 1951, 2 : 186; Скворцов, 1972. Определ. раст. Ср. Аз. 3 : 8; Browicz, 1982 Chorology... SW Asia 1, N 89.

P. glaucicomans Dode, 1905. Monogr. inéd.: 18; Комаров, 1936. Фл. СССР 5 : 223.

P. euphratica f. *pruinosa* (Schrenk) 1937. Фл. Туркм. 2, 1 : 13.

Turanga pruinosa (Schrenk) Kimura, 1938. Sci. Rep. Tohoku Univ., ser. 4, 13, N 3 : 389.

Balsamiflua pruinosa (Schrenk) Kimura, 1939. Sci. Rep. Tohoku Univ., ser. 4, N 2 : 193.

Typus (lectotypus selegit R. Kamelin in schedis, s. d.): "Songaria, ad. Fl. Ili. Exped. Schrenk 1840–1843" (LE!).

Nothospecies

1. *Populus* × *canescens* (Ait.) Smith 1804. Fl. Brit. 3 : 1080; Willd. 1806 Sp. pl. 4, 2 : 802; Шмальгаузен, 1897. Фл. Ср. Южн. Рос. 2 : 439; Schneider, 1904. III. Handb. Laubholz. 1 : 23; Комаров, 1936. Фл. СССР 5 : 226; Krüssman, 1977. Handb. Laubgeh. 2 : 453; Franco, 1993. Fl. Europ. 2 ed., 1 : 65; Скворцов, 2007.

Новости сист. высш. раст.; Коропачинский, Встовская, 2002. Древ. раст. Азиат. Рос.: 80.

P. alba α *canescens* Ait. 1789 Hort. Kew. 3 : 405; Loudon 1838 Arb. frut. Brit. 3 1639.

P. alba-tremula Krause 1849 Jahrb. schles. Gesellsch. 1848 : 130.

P. hybrida auctt. non Bieb.: Regel 1889 Рус. дендр. 2 изд. 2 : 148; Dippel 1892 Handb. Laubgeh. 2 : 194; Комаров, 1936. Фл. СССР 5 : 226; Черепанов, 1995 Сосуд. раст. России: 897.

P. schischkinii Grossh. 1944. Ботан. журн. 29, N 4 : 124; id. 1945. Фл. Кавк. 3 : 299; Дерев. и куст. СССР, 1951, 2 : 190.

Typus: "Europa".

Первоначально этот тополь описал Aiton как разновидность *P. alba*, Smith считал его самостоятельным видом; авторитетный английский дендролог Loudon снова вернулся к рангу разновидности. Но эти авторы еще не считали *P. canescens* гибридом. Понимание гибридной природы (*P. alba* L. \times *P. tremula* L.) впервые высказал Е. Krause (l. c.), в России его окончательно закрепил И.Ф. Шмальгаузен (l. c.).

Поскольку в Европе гибриды белого тополя с осиной нередки, а на Кавказе тоже есть и белый тополь, и осина, естественно было предположить, что и *P. hybridca* Bleib. – это тот же *P. canescens* Sm. Такая синонимизация и проведена в ряде авторитетных трудов. Но ни сам Биберштейн, ни А.А. Гроссгейм, ни ряд последующих кавказских авторов *P. hybrida* межвидовым гибридом не считали и к синонимам *P. canescens* Sm. не относили.

2. *P. \times canadensis* Moench. 1785. Verz. ausländ. Bäume. Weissenstein: 81; Rehder, 1940 Manual: 80; Boom, 1957. Acta bot. Neerl. 6 : 54; Krüssman, 1977. Handb. Laubgeh. 2 : 451; Федорук, 1983. Бюл. Гл. ботан. сада 129 : 39; Царев, 1985. Сортоведение тополя: 54 et seq.; Franco, 1993. Fl. Europ. 2. ed; 1 : 65; Karhu, 2000. Fl. Nordica 1 : 191.

Тип: Описан по живым экземплярам в культуре у замка Вейсенштейн близ Касселя (Германия).

Считается гибридом *P. nigra* \times *P. deltoids*. От *P. deltoids* отличается главным образом более мелкими листьями, их более округлым контуром и краями скорее типа *P. nigra*. Заключает в себе серию гибридных клонов, появившихся в Европе, начиная с 1750 г. Одно время у лесоводов преобладало название *P. euramericana* Guinier, однако, с точки зрения ботанического кодекса номенклатуры, оно недействительно (Boom, l. c.).

Клоны-культувары из состава *P. canadensis* трудно различимы; они сосредоточены главным образом в интродукционных или селекционных учреждениях, но спорадически встречаются и вне их, преимущественно в западных и южных частях Восточной Европы.

3. *Populus \times sibirica* G. Kryl. et Grig. ex Skvortsov 2007 Бюл. Гл. ботан. сада 193 ; Крылов 1957 Тр. лесн. хоз. Зап. Сиб. 3 : 123 (descr. rossice).

P. balsamifera auctt. mult., non L.

? *P. pseudobalsamifera* Fisch. 1841 Bull. Scient. Acad. Sci Petrop. 9, N 22 : 346.

? *P. balsamifera* var. *hortensis* Hylander 1945 Lustgården 25–26: 110; Karhu 2000 Fl. Nordica 1 : 193.

Typus: “Новосибирск, ул. Лермонтова, сад курсов счетоводов 9, VI.1955 Г.В. и Э.Г. Крыловы” (ТК!). Isotypus: МНА.

Судя по признакам, это гибрид *P. balsamifera* × *P. nigra*. Известны 2–3 женские и 1 мужской клон. Широко распространен во всевозможных посадках: вдоль улиц, бульваров, дорог, в полезащитных полосах и т. д. по всей средней климатической полосе России, также в Северном Казахстане. Обычно принимается за *P. balsamifera*, и только Г.В. Крылов громко сказал (хотя был мало услышан), что это нечто совсем другое.

4. *Populus* × *berlinensis* K. Koch 1865 Wochenschr. Beförd. Gartenb. 29 : 226; Dippel 1892 Handb. Laubholz. 2 : 210; Комаров 1936 Фл. СССР 5 : 234; Rehder 1940 Manual: 80; Дерев. и куст. СССР 1951, 2 : 215; Borsdorf 1965 Züchter 35, N 7 : 327; Krüssmann 1977 Handb. Laubgeh. 2 : 451; Цвелев 2001 Ботан. журн. 86, N 2 : 75.

Тип: Описан по живым деревьям. Гербарный тип неизвестен.

Считается за *P. laurifolia* × *P. nigra* var. *italica*. Сейчас представлен по крайней мере тремя мужскими клонами и одним – женским (Borsdorf, l. c.).

Этот тополь появился в ботаническом саду в Берлине из семян росшего там *P. laurifolia*, представленного в саду только женским экземпляром. Опыление этого дерева могло произойти только от мужских растений *P. nigra* v. *italica* или *P. canadensis*, росших на соседней улице. При определении отцовства Koch основное значение придавал форме кроны: стройной, широкопирамидальной. Но если посмотреть повнимательнее на облик ветвей и листьев *P. berolinensis*, то, пожалуй, отцом следовало бы считать “*P. canadensis*”, под каковым названием, вероятно, разумелся *P. deltoids* Marsh.

В нашем регионе распространен спорадически, обычно небольшими группами. Особенно част в Петербурге. Известны по крайней мере 3 клона, ♂ и ♀.

Borsdorf (op. cit.) близкими к *P. × berolinensis* считает и описанные P. Шредером [1] культивары 'Petrowskiana' и 'Razumovskiana'.

5. *Populus* × *jackii* Sarg. 1913 Trees and Shrubs 2 : 212; Render 1940 Manual: 77; Krüssmann 1977 Handb. Laubgeh. 2 : 455; Eckenwalder 1984 Canad. J. Bot. 62, N 2: 333.

P. candicans auctt. non Aiton 1789 nec Willdenow 1806: Michaux jun. 1813 Hist. arb. forest. Amer. Sept. 3 : 308; Spach 1841 Ann. Sci. Natur. ser. 2, 15 : 33; Fischer 1841 Bull. Scient. Acad. Petrop. 9 : 346; Комаров 1936 Фл. СССР 5 : 242; Скворцов 1981 Фл. Европ. ч. СССР 5 : 36; Franco 1993 Fl. Europ. ed. 2, 1 : 65.

P. balsamifera var. *candicans* A. Gray 1856 Manual bot. ed. 2 : 419.

P. gileadensis Rouleau 1948 Rhodora 50, N 597 : 135; Krüssmann 1977 Handb. Laubgeh. 2: 451.

P. balsamifera cv. 'gileadensis' Karhu 2000 Fl. Nordica 1 : 193.

P. ontariensis Hort. Paris.

P. krauseana (an Dode 1905 : 46?) Комаров 1936 Фл. СССР 5 : 234.

Typus (fide Eckenwalder, op. cit.): “Nuns’ Island at the mouth of Chateaugay River, province of Quebec, Canada – 11 Aug. 1909 J.G. Jack” (A.n.v.).

Считается и, вероятно, правильно за гибрид *P. balsamifera* × *P. deltoids*. В природе такие гибриды известны в районах налегания родительских видов [7]; однако широкое распространение и в самой Америке, и в Европе

получил только один женский клон очень характерного, легко узнаваемого облика, регулярно цветущий, но не дающий семян, – cv. 'gileadensis'.

Представление, что cv. 'gileadensis' – межсекционный гибрид *P. balsamifera* × *P. deltoids*, а не форма *P. balsamifera*, достаточно хорошо подтверждается исследованием растений.

I. Побеги толще, листья крупнее и край их более грубо зубчат, чем можно видеть у *P. balsamifera*. Это, очевидно, проявление гибридного гетерозиса. Аналогичный гетерозис наблюдается и у другого гибрида между секциями *Tacamahaca* и *Aigeiros* – у *P.* × *berolinensis*. И во многом остальном между *P.* × *berolinensis* и *P.* × *jackii* есть черты определенного сходства.

II. У *P.* × *jackii* нет розеточных побегов (т.е. без междоузлий и развитых пазушных почек). Это признак секции *Aigeiros*; для секции *Tacamahaca* характерно наличие таких побегов.

III. Сходство, почти одинаковость формы листьев на разных типах побегов – свойство секции *Aigeiros*.

IV. На ростовых побегах проявляется определенная дельтоидность формы листьев.

V. Черешок в своей дистальной части явственно сплюснут (признак секции *Aigeiros*), но с отчетливо выраженной бороздкой (свойство секции *Tacamahaca*).

VI. На нижней поверхности листьев гербарных образцов *P.* × *jackii* вся сеть жилок выдается: нет крайне характерного для *P. balsamifera* (и для *P. trichocarpa*) положения самых мелких жилок заподлицо с поверхностью листа. Это, конечно, влияние секции *Aigeiros*.

VII. Однако анатомия пластинки листа *P.* × *jackii* целиком типа *Tacamahaca*; хорошо развитая гиподерма и отсутствие нижнего (абаксиального) слоя столбчатой паренхимы.

6. *Populus* × *timiriazevii* Jourbin 1961 Ботан. журн. 46, N 5 : 714.

Тип: искусственно полученный гибрид “*P. pyramidalis* Roz. ♀ × *P. lasiocarpa* ♂”. Гербарные образцы неизвестны.

P. lasiocarpa Oliver обычно относится к секции *Leucoides*, которая первоначально была предложена [8] в составе только одного вида – американского *P. heterophylla* L. Сейчас к ней следует относить еще 3 вида из Азии: *P. glauca* Haines 1906 (= *P. wilsonii* Schneid. 1916), *P. lasiocarpa* Oliver 1890 и *P. ciliata* Wall. ex Royle 1839. Последнюю пару некоторые авторы относят к секции *Tacamahaca*.

P. lasiocarpa принадлежит к V зоне зимостойкости [9] и существует в ряде садов на Украине, в Польше и Южной Скандинавии. Довольно легко скрещивается с представителями секции *Aigeiros*. Таким гибридом является и полученный во Львове А.И. Журбиным *P.* × *timiriazevii* (в оригинале у Журбина окончание “-zjivii” – но это явная опечатка). Подобные гибриды были получены также в Польше [10] и опять же на Украине [11]. Мужской клон гибрида *P. deltoides* × *P. lasiocarpa* был предложен Н.В. Старовой и С.В. Эфрос в качестве сорта Удивительный.

В Главном ботаническом саду в Москве мы получили в 1980 г. черенки от Н.В. Старовой. Из них выросло 2 дерева – мужское и женское, по вегетативным частям очень похожие одно на другое. В согласии с описанием Журбина по общему облику они напоминают *P. lasiocarpa*. У них медленный

рост в высоту, большие листья обычно с красными черешками, сравнительно толстые побеги и ветви, наличие опушения на завязях и т.д. Но важные биологические качества они унаследовали от второго родителя: в отличие от *P. lasiocarpa* они хорошо черенкуются и в Москве совершенно зимостойки. А.И. Журбин говорит о некотором распространении его гибридов. Наши московские деревья еще не имеют своего вегетативного потомства, но они этого бесспорно заслуживают. Их внешний облик экзотичен; фенофазы несколько сдвинуты: распускаются довольно поздно, но зато по осени долго сохраняют крупные красивые листья. Благодаря замедленному росту, отсутствию корневой поросли, регулярному веткопаду и малой восприимчивости к обычным болячкам они нуждаются лишь в минимальном уходе.

ЛИТЕРАТУРА

1. Шредер Р. Указатель растений Дендрологического сада Московского сельскохозяйственного института. М.: Кушнерев, 1899.
2. Neumann A. *Populus* // Flora Iran. 1969. N 75. S. 1–12.
3. Скворцов А.К. Тополь // Определитель растений Средней Азии. 1972. Т. 3. С. 6–11.
4. Bugala W. Systematyka eurazjatyckich topoli z grupy *Populus nigra* L. // Arbor. kór. 1967. Rok 12. S. 45–219.
5. Катенин А.Е. Вторая находка *Populus balsamifera* на востоке Чукотского полуострова // Ботан. журн. 1993. Т. 78, № 4. С. 104–112.
6. Schneider C.K. *Populus* // Sargent Ch.S. Plantae Wilsonianae. 1916. Vol. 3, N 1. P. 16–39.
7. Eckenwalder J.E. Natural intersectional hybridization between N. American species of *Populus*. II // Canad. J. Bot. 1984. Vol. 62, N 2. P. 325–335.
8. Spach. Sect. Focamahaca Spach. // Ann. sci natur. 1841. Ser. 2. T. 15. P. 32.
9. Rehder A. Manual of cultivated trees and shrubs hardy in North America. N.Y.: MacMillan, 1949. 996 p.
10. Werner A., Siwecki R. Embryogenesis and characteristics of hybrids between resistant to poplar rust *P. lasiocarpa* and the susceptible *P. nigra* / Arbor. kór. 1994. rok 39. S. 145–154.
11. Старова Н.В. Селекция ивовых. М.: Лесная пром-сть, 1980.

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

Поступила в редакцию
27.12.2007 г.

SUMMARY

*Skvortsov A.K. Taxonomical synopsis of the genus *Populus* L. in East Europe, North and Central Asia*

The author determined ten native poplar species (*P. alba*, *P. tremula*, *P. nigra*, *P. uzbekistanica*, *P. balsamifera*, *P. suaveolens*, *P. laurifolia*, *P. macrocarpa*, *P. euphratica*, *P. pruinosa*); three wide spread exotic species (*P. deltoides*, *P. tristis*, *P. simonii*) that have not naturalized yet; six notospecies (*P. × canescens*, *P. × canadensis*, *P. × berlinensis*, *P. × sibirica*, *P. × jackii*, *P. × timiriachevii*) in the region. Special attention is paid on nomenclature and synonyms. The brief comments are given on nearly all the species.

КОНСПЕКТ ФЛОРЫ ХРЕБТА УЗУНСЫРТ И БАРАКОЛЬСКОЙ КОТЛОВИНЫ В ВОСТОЧНОМ КРЫМУ

Л.П. Миронова, В.Г. Шатко

Исследуемый район включает хребет Узунсырт, гору Коклюк и Баракольскую котловину, которые являются фрагментом Феодосийского мелкогогорья, приуроченного к восточной оконечности Крымских гор. Район занимает территорию общей площадью около 25 км² между городами Феодосия, Старый Крым и пгт. Коктебель (рис. 1).

Плосковершинный хребет Узунсырт (г. Клементьева, Планерная гора), расположен в 5 км к северо-востоку от пгт. Коктебель. Он образует слабовыпуклую дугу длиной около 5,5 км (что отразилось в его названии, в переводе с тюркского – “длинная спина”, или “длинный хребет”) и высотой 180 м (рис. 2). Хребет выделен в рельефе в результате молодых поднятий тектонического блока моноклиналиного строения [1, 2]. Основание хребта сложено меловыми мергелями и глинами, а вершинная часть – налеогенными мергелями и известняками. Вершина хребта представляет собой денудационное плато шириной от 0,1 до 0,6 км. В северо-западной части хребта обнаружены древние галечники, свидетельствующие, что 1–2 млн лет назад здесь протекала древняя река, долина которой до настоящего времени не сохранилась [2]. Южный склон хребта довольно крутой и имеет абразионно-оползневой тип рельефа, северный – более пологий и менее расчленен. Особенности рельефа и местоположения хребта способствуют образованию мощных восходящих потоков воздуха в результате прогревания крутого южного склона. Благодаря этому факту с 1923 г. хребет Узунсырт стал постоянным местом тренировок и соревнований планеристов и дельтапланеристов. В 1929 г. на вершине Узунсырта (в северо-западной части) была создана Высшая летно-планерная школа, а позже размещалась Научно-исследовательская база Центрального аэрогидродинамического института им. Н.Е. Жуковского, которая в настоящее время преобразована в парашютно-планерную юношескую школу.

Гора Коклюк (345 м), орографически как бы являющаяся продолжением хр. Узунсырт, по геологическому строению отлична от него и отделена Баракольским разломом, отображенным в рельефе в виде уступа высотой до 100 м. Коклюкский тектонический блок сложен осадочными породами юрской, меловой и палеогенной систем. Верхняя часть горы представлена меловыми и палеогеновыми мергелями и известняками [2], которые выходят на дневную поверхность на южном склоне в виде причудливых скал (рис. 3). Единая когда-то поверхность г. Коклюк и хр. Узунсырт около 1 млн лет назад была разорвана и поднята на разную высоту. Склоны г. Коклюк, спускающиеся к Баракольской котловине и балке Янтык, срезаны крупными древними оползнями, изрезаны оврагами. Там, где они сложены рыхлыми и

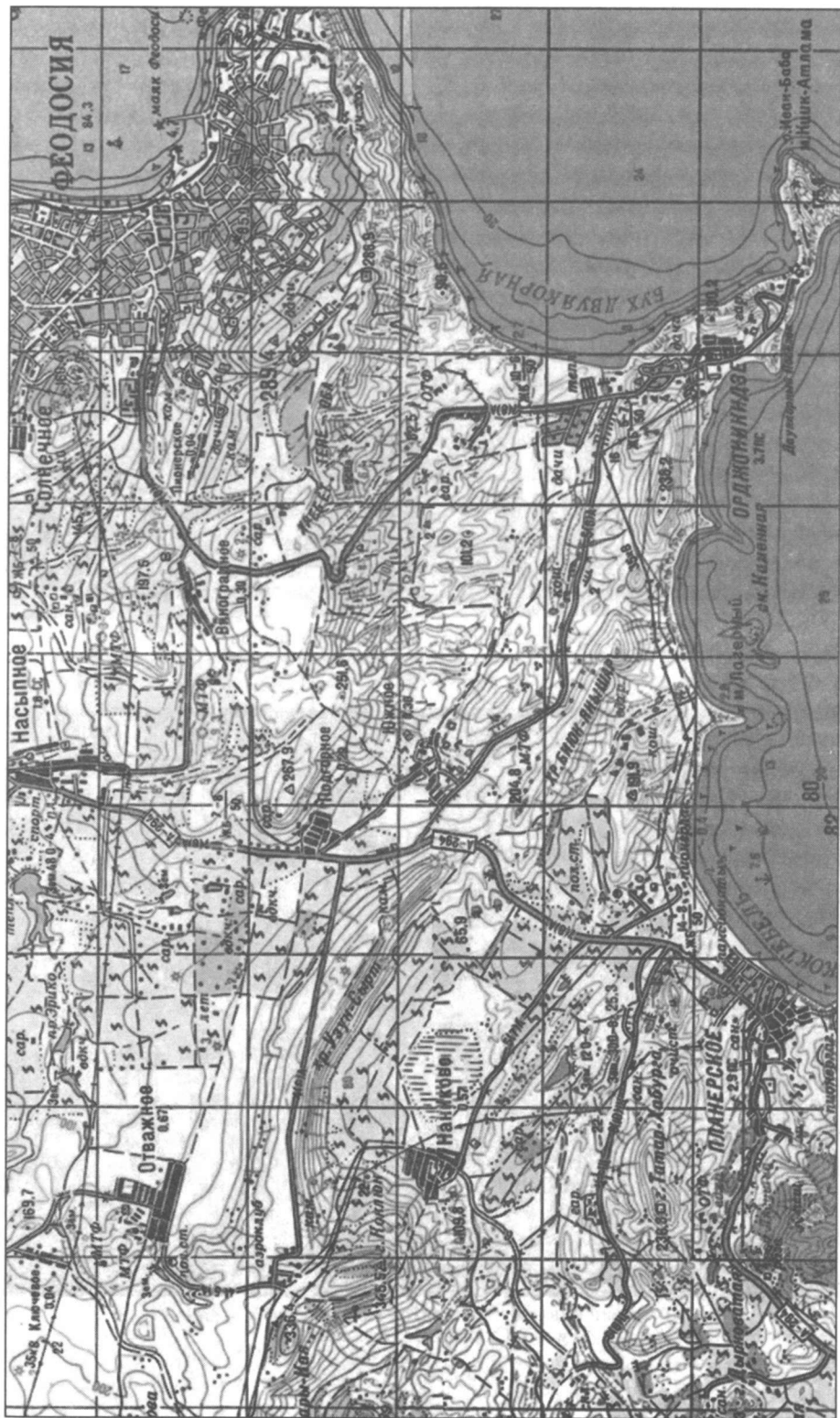


Рис. 1. Карта восточной части Крыма



Рис. 2. Хребет Узунсырт, вид с северо-запада



Рис. 3. Скалы горы Коклюк

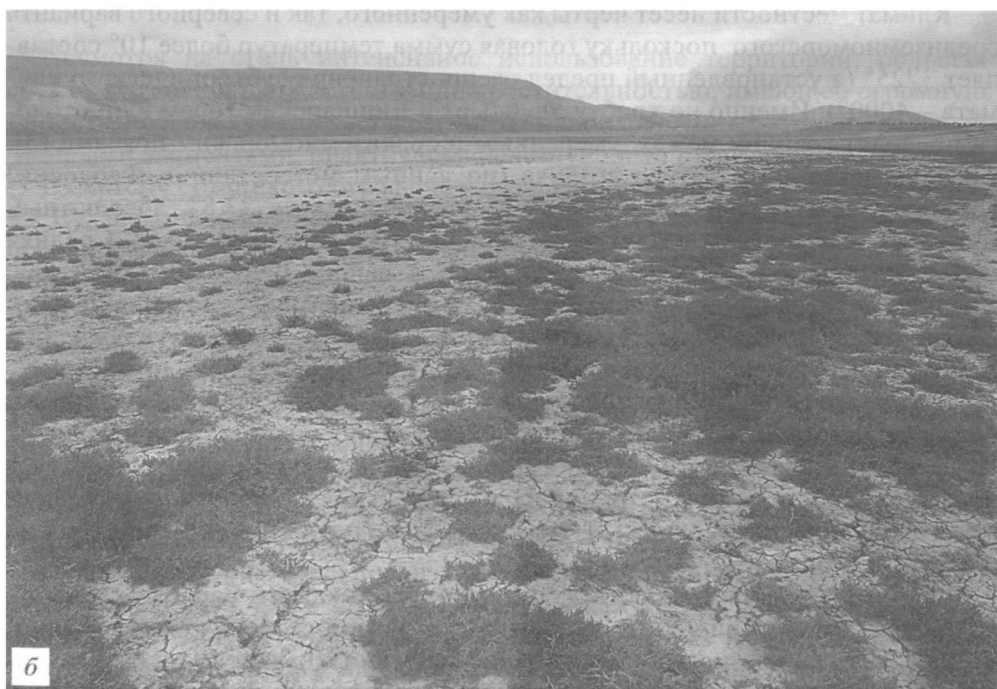


Рис. 4. Баракольская котловина и озеро Бараколь (а, б)

слабо сцементированными породами, сильно и глубоко расчленены, сформировались бедленды.

Особой достопримечательностью этого природного комплекса является Баракольская котловина – уникальное геологическое и геоморфологическое образование, в центре которого находится пересыхающее соленое озеро Бараколь, представляющее собой редчайшую для Юго-Восточного Крыма динамичную экосистему со свеобразным растительным покровом и животным миром (рис. 4). Баракольская котловина с запада, севера и северо-востока обрамлена крутыми склонами хр. Узунсырт и г. Коклюк, а с юга ограничена уступом четвертой речной террасы Арматлукской долины высотой до 45 м. Котловина имеет форму эллипса длиной 5 км и шириной 2 км, с плоским дном, со слабым наклоном к западу, приподнята на 50 м выше уровня моря.

Дно молодой тектонической впадины-котловины образовано в нижнемеловых глинах около 1 млн лет назад и заполнено верхнечетвертичными и современными пролювиальными, делювиальными и озерно-болотными отложениями мощностью около 20 м [2].

Почвенный покров на изучаемой территории развит слабо, преобладают коричневые почвы и их разновидности, все они маломощные, сильнощелочные и каменистые, разной степени солонцеватости и карбонатности. В Баракольской впадине распространены маломощные коричневые суглинисто-хрящеватые солонцеватые, местами тяжелосуглинистые почвы; по днищу котловины, на засоленных глинах – солончаковые и солонцеватые.

Климат местности несет черты как умеренного, так и северного варианта средиземноморского, поскольку годовая сумма температур более 10° составляет 3725° (а установленный предел распространения субтропического климата – 4000°). Именно по хребту Узунсырт и Енишарским горам климатологи проводят границу между умеренным и средиземноморским поясами [3]. Среднегодовая температура воздуха (по данным метеостанции Феодосии) составляет $11,7^{\circ}$, среднеянварская 2° , среднеиюльская $23,8^{\circ}$, абсолютный минимум температуры воздуха -25° , абсолютный максимум $39,5^{\circ}$. Средняя продолжительность безморозного периода в районе Феодосии – 194 дня. Среднегодовое количество осадков – 350 мм; среднегодовое испарение с поверхности суши составляет 310 мм, что и вызывает недостаток увлажнения. В зимний период число дней со снежным покровом бывает около 20.

По обеспеченности пресной водой территория относится к маловодным. Малочисленные, обычно временно действующие родники приурочены к ложбинам в нижней части хребта. На западном склоне г. Коклюк существует постоянно действующий источник. Примечательно, что вблизи него обнаружена неолитическая стоянка [2]. Несколько небольших источников есть и на склонах хребта близ с. Наниково.

Значительную часть хребта Узунсырт, горы Коклюк и Баракольской котловины занимают природные ландшафты, в разной степени трансформированные, так как хозяйственное освоение местности началось здесь с глубокой древности [2]. Склоны Баракольской котловины со стороны Узунсырта заняты виноградниками, садами и пашнями. В северо-западной ее части находится пос. Наниково. На хребте Узунсырт в 30–40 годах прошлого века добывали известняк для производства извести, у восточной оконечности хребта более 40 лет существует свалка мусора.



Рис. 5. Фрагмент настоящей степи на склонах хр. Узунсырт

Несмотря на столь интенсивное использование территории, большая часть ее все же покрыта естественной растительностью, имеющей огромную ценность, поскольку включает фрагменты малонарушенных степей с редкими и ценными элементами, практически исчезнувшими в других местах Крыма.

В системе ботанико-географического районирования местность относится к Судакско-Феодосийскому району Горнокрымского округа Крымско-Новороссийской провинции Эвксинской подобласти Средиземноморья [4–6] и занимает пограничное положение между субсредиземноморскими гемиксерофитными лесами, ксерофильными редколесьями и степями.

Растительный покров региона несколько беднее соседних лесных и лесостепных территорий и представлен обедненным вариантом пушистодубового леса и редколесьями (на горе Коклюк), а также кустарниковыми сообществами, различными вариантами степей, нагорно-ксерофитными, или фриганоидными, и галофитными сообществами в Баракольской долине. Дифференциация растительности на территории определяется экспозицией и крутизной склонов, а также подстилающими породами.

Степной тип растительности занимает господствующее положение на территории (более 80%). Фрагменты настоящей степи (с проективным покрытием от 40 до 80%) на маломощных остепненных коричневых щебнистых почвах сохранились на относительно пологих, умеренно выпасаемых склонах (рис. 5). Они представлены типчаково-ковыльными, ковыльно-злаковыми, бородочево-бедно-разнотравными и дерновинно-злаковыми богато-разнотравными сообществами с каменистым вариантом [7].

Наиболее широко распространены типчаковые степи с доминированием *Festuca valesiaca*, *F. rupicola* и участием *Agropyron pectinatum*, *A. ponticum*,

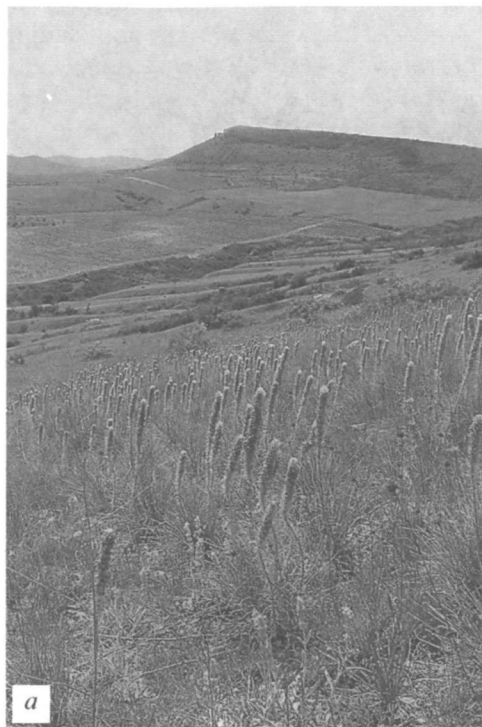


Рис. 6. Фрагмент петрофитной степи с участком *Asphodeline taurica* (а) и *Sideritis catillaris* (б) на хр. Узунсырт

Stipa lessingiana, *S. capillata*, *Koeleria lobata*, *K. cristata*, *Bromopsis riparia*, *B. cappadocica*, *Elytrigia maeotica*, *E. nodosa*. Среди разнотравья чаще всего встречаются *Salvia tesquicola*, *S. nutans*, *Teucrium chamaedrys*, *T. polium*, *Medicago falcata*, *Onobrychis miniata*, *Linum austriacum*, *L. corymbulosum*, *Allium firmotunicatum*. Ранней весной в период достаточного увлажнения вегетируют многочисленные эфемеры и эфемероиды. Флорценокомплекс настоящих степей включает около 270 видов, но ядро его представлено 110 видами.

Петрофитный вариант степной растительности также занимает значительные площади (рис. 6). Эти степи приурочены к щебнистым склонам со смытыми или слаборазвитыми почвами на хр. Узунсырт и г. Коклюк. Довольно разреженный (от 30 до 50% проективного покрытия) травостой этих сообществ включает наряду со злаками характерные полукустарнички *Thymus roegneri*, *T. tauricus*, *Paronychia cephalotes* и разнотравье *Asphodeline taurica*, *Veronica multifida*, *Helianthemum canum*, *Hedysarum candidum*, *Euphorbia petrophila*, *Allium paczoskianum*, *Minuartia glomerata*. Наиболее распространены здесь типчаково-чабрецовые и чабрецово-асфеделиновые сообщества с участием *Asphodeline taurica*, *Festuca valesiaca*, видов *Thymus*. Флорценокомплекс петрофитных степей включает около 103 вида, ядро состоит из 57.

Различные варианты луговой степи встречаются на северном и северо-западном склоне Узунсырта и г. Коклюк, а также в балках и ложбинах (рис. 7). Эти сообщества, как правило, имеют довольно густой травостой (с проек-

тивным покрытием 60–90%), состоящий из злаков – *Alopecurus myosuroides*, *A. vaginatus*, *Festuca pratensis*, *Dactylis glomerata*, *Phleum paniculatum*, осок *Carex distans*, *C. hallerana*, *C. melanostachya* и многолетних трав – *Dianthus capitatus*, *Anthyllis taurica*, *Filipendula vulgaris*, *Salvia nutans*, *Adonis vernalis*, *Bupleurum woronowii*, *Teucrium chamaedrys*, *Inula ensifolia*. Флороцено-комплекс лугово-степной растительности включает 50 видов, ядро же образуют 28.

Вторичные степные сообщества сформировались на существенно нарушенных участках и имеют черты, свойственные пастбищной или залежной степной растительности, где главными компонентами являются ксерофильные дерновинные злаки: *Agropyron pectinatum*, *Festuca valesiaca*, *Koeleria cristata* и степное разнотравье: *Salvia aethiopis*, *S. tesquicola*, *Medicago falcata*, *M. romanica*, *Marrubium peregrinum*, *M. vulgare*, *Linaria pontica*, *Artemisia absinthium*, *A. lerchiana*, *A. taurica*, *A. vulgaris*. В весенне-раннелетний период здесь многочисленны однолетние эфемеры и эфемероиды.

Нагорно-ксерофитные, или фриганоидные, сообщества распространены на крутых, каменистых южных склонах, а также встречаются в виде отдельных фрагментов среди степных, шибляковых, саванноидных фитоценозов на особо каменистых участках. Растительный покров в сообществах этого типа сильно разрежен (проективное покрытие не превышает 30–40%, а чаще 10–15%). В их сложении наряду с нагорными ксерофитами принимают участие поликарпические травы: *Artemisia caucasica*, *Crambe tataria*, *Cephalaria coriacea*, *C. uralensis*, *Jurinea sordida*, *J. stoechadifolia*, *Linum pallasianum*, *Scrophularia bicolor*, *Scutellaria orientalis*, *Sideritis catillaris*, *Veronica multifida* и злаки: *Bromopsis cappadocica*, *B. riparia*, *Festuca rupicola*, *Melica taurica*. Наиболее типичны формации *Thymus roegneri*, *T. tauricus*, *Fumana procumbens*, *Onosma polyphylla*, *Hedysarum candidum*, *Alyssum tortuosum*, *Paronychia cephalotes*.

В верхних частях склонов южных экспозиций (юго-западных и юго-восточных) г. Коклюк и хр. Узунсырт на каменисто-глинистых участках при активном процессе денудации развиваются сообщества, занимающие промежуточное положение между фриганоидами и петрофитными степями. Проективное покрытие травостоя в ценозах этого типа колеблется от 20 до 50%. Растительные группировки весьма разнообразны по структуре, составу и обычно включают *Astragalus albidus*, *A. taurica*, *Oxytropis pallasii*, *Stipa capillata*, *S. lithophila*, *Astracantha arnacantha*, *Sideritis catillaris*, *Crambe aspera*, *Allium saxatile*. В состав флороценокомплекса фриганоидных сообществ и их производных входит 120 видов, ядро состоит из 47.

Типичные саванноидные сообщества почти не встречаются, в основном отмечены переходные саванноидно-степные группировки, приуроченные к относительно пологим склонам и вершине хребта, нарушенных интенсивным выпасом. В этих ценозах наряду с доминирующими весной эфемерами встречаются *Aegilops cylindrica*, *A. triuncialis*, *Anisantha sterilis*, *A. tectorum*, *Bromus mollis*, *B. squarrosus*, *Hordeum bulbosum*, *H. leporinum*, *H. murinum*, *Milium vernale*, *Taeniatherum asperum*, *T. crinitum*, *Anthemis cotula*, *Cirsium incanum*, *Senecio vulgaris*, присутствуют и многолетние злаки: *Bothriochloa ischaetum*, *Cynodon dactylon*, *Elytrigia repens*, *Festuca valesiaca*, и разнотравье – *Acrotylon repens*, *Anchusa italica*, *Beta trigyna*, *Galatella linosyris*,

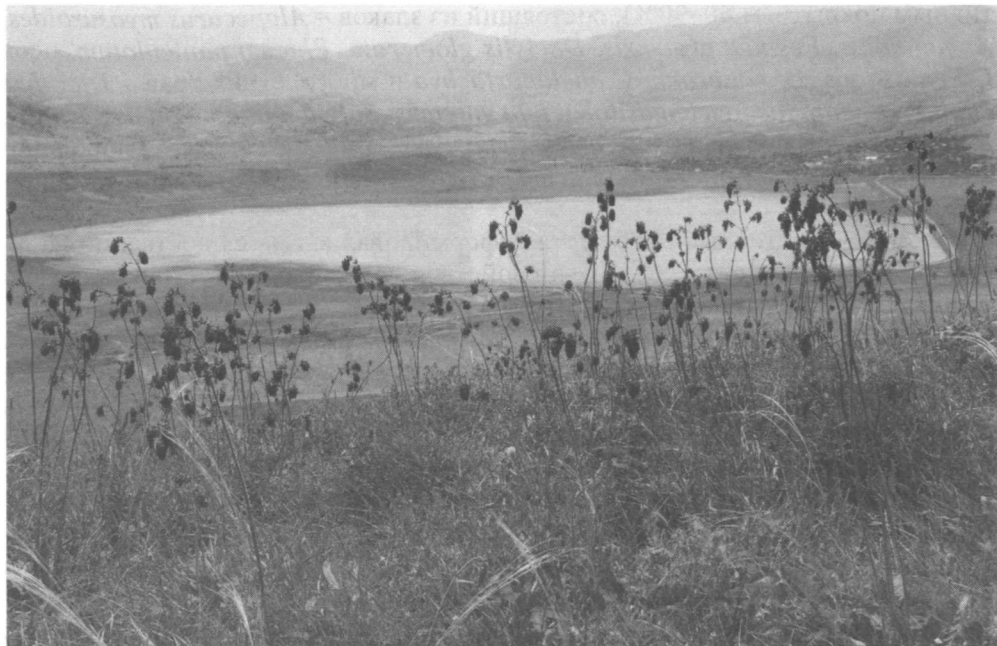


Рис. 7. Фрагмент луговой степи с участием *Salvia nutans* на южном склоне Узунсырта

G. villosa, *Cynanchum acutum*, *Lactuca tatarica*, *Senecio grandidentatus*, *S. jacobaea*.

Отдельные растения, встречающиеся на обнажениях конгломератов и известняков, образуют скально-осыпной флороценокомплекс, включающий около 30 видов (*Astrodaucus orientalis*, *Capparis herbacea*, *Camphorosma monspeliaca*, *Kochia prostrata*, *Scrophularia bicolor* и др.).

Не имеют сплошного растительного покрова глубоко расчлененные эрозией щебнисто-каменистые юго-западные склоны г. Коклюк. На подвижном субстрате этих склонов закрепляется лишь небольшое число специализированных видов: *Capparis herbacea*, *Camphorosma monspeliaca*, *Kochia prostrata* и т.д. Видовой состав флороценокомплекса бедлендов ограничен всего 20 видами.

Лесная растительность встречается только на западном склоне г. Коклюк и в балках северного склона Узунсырта и занимает менее 5% всей территории (рис. 8). Основные лесообразующие породы *Quercus pubescens* и *Carpinus orientalis*, изредка встречаются *Fraxinus excelsior*, *Acer campestre*. Подлесок состоит из *Rosa canina*, *Prunus spinosa*, *Paliurus spina-christi*, реже – *Cornus mas*, *Euonymus verrucosa*, *Frangula alnus* и *Ligustrum vulgare*. Под пологом леса весной цветут *Scilla bifolia*, *Ficaria verna*, *Corydalis paczoskii*, *Arum elongatum*, местами *Galanthus plicatus*. В травяном покрове произрастают и такие растения, как *Dictamnus gymnostylis*, *Orchis purpurea*, *O. simia*, *Geranium purpureum*, *G. robertianum*, *Polygonatum odoratum*, *Viola alba*, *Mercurialis perennis*, *Physospermum cornubiense* и другие виды, характерные для горных лесов. Флороценокомплекс леса включает 73 вида, но основное ядро составляют 27.

Кустарниковые заросли занимают ложбины и балки на плато и по склонам разной экспозиции (рис. 9). На открытых участках произрастают единичные деревья *Pyrus elaeagnifolia*, *Crataegus curvisepala*, *C. orientalis*, *C. sphaenophylla*, *C. monogyna*, *C. taurica*, *Celtis glabrata*, *Ulmus minor* и кустарники – *Paliurus spina-christi*, *Rosa gallica*, *R. canina*, *R. pygmaea*, *Cotinus coggygria*, *Cotoneaster tauricus*, *Prunus spinosa*, *Jasminum fruticans*. На каменистых участках встречаются *Chamaecytisus ruthenicus*, *Amygdalus nana* и *Genista albida*. В северной части Узунсырта местами на склонах стелется *Clematis vitalba*. На западном склоне Коклюка среди зарослей кустарников найдены *Corylus avellana* и *Sambucus nigra*, на южном склоне Узунсырта – *Rhus coriaria*, а *Colutea arborescens* – на северном. В нижней части склонов развиты кустарниковые заросли из *Rosa canina*, *R. pygmaea*, *Cotinus coggygria*, *Prunus spinosa*, *Crataegus monogyna*, *C. orientalis*, *C. taurica* и др. На крутых известняковых и меловых обнажениях хребта Узунсырт и горы Коклюк обширные площади занимает *Cotinus coggygria*. Флорценокомплекс кустарниковых сообществ включает 27 видов, ядро же состоит из 17.

Особое место в регионе занимает растительный покров Баракольской котловины, имеющий ярко выраженный галофитный характер. В центре котловины находится постоянно меняющее площадь и периодически пересыхающее соленое озеро, которое с прилегающими к нему склонами создает уникальную динамичную экосистему, со специфическим набором растительных компонентов, в том числе и редких. В период пересыхания озера на участках, освободившихся от воды, формируется солончак (рис. 10). На нем разрастаются галофиты, формирующие временные сообщества с проективным покрытием до 30% и преобладанием солянок – *Salsola australis*, *S. laricina*, *S. soda*, *S. tragus*. Обычны *Salicornia europaea* (рис. 11), *Spergularia maritima*, *Suaeda altissima*, *S. confusa*, *S. prostrata*. Большая часть видов – представители семейства *Chenopodiaceae*: *Atriplex hastata*, *Camphorosma monspeliaca*, *Halimione verrucifera*, *Petrosimonia brachiata*, *P. oppositifolia*, *P. trindra*. Встречаются также *Bolboschoenus maritimus*, *Juncus gerardii*, *Dichodon viscidum*, *Spergularia maritima*. На отдельных участках днища Баракольской котловины, в местах повышенного увлажнения и засоления, развиваются комплексы гало-гидроморфного ряда. На солонцеватых почвах, кроме *Artemisia austriaca*, *A. lerchiana*, *A. taurica*, встречаются злаки, выносящие засоление: *Apera maritima*, *Elytrigia elongata*, *Hordeum geniculatum*, *Digitaria sanguinalis*, *Lolium perenne*, *Puccinella distans*, *P. fominii*, *P. gigantea* и др. На солонцово-солончаковых почвах с сильным хлоридно-сульфатным засолением произрастают *Artemisia taurica*, *Limonium gmelinii*, *L. meyeri* и разнообразные солянки, на солончаках – только солянки – *Halocnemum strobilaceum*, *Salicornia europaea*, *Salsola australis*, *S. soda*, *Spergularia maritima*, *Suaeda confusa*, *S. prostrata*. Этот флорценокомплекс включает 73 вида, а основное ядро – 38.

На заболоченных местах по берегу озера растительность не отличается большим видовым разнообразием и представлена зарослями трав, состоящими из *Phragmites australis*, *Bolboschoenus maritimus*, встречаются также *Carex distans*, *C. otrubae*, *Ranunculus sceleratus*, *Eleocharis palustris*, *Myosurus minimus*.



Рис. 8. Балка на северном склоне Узунсырта, поросшая лесом

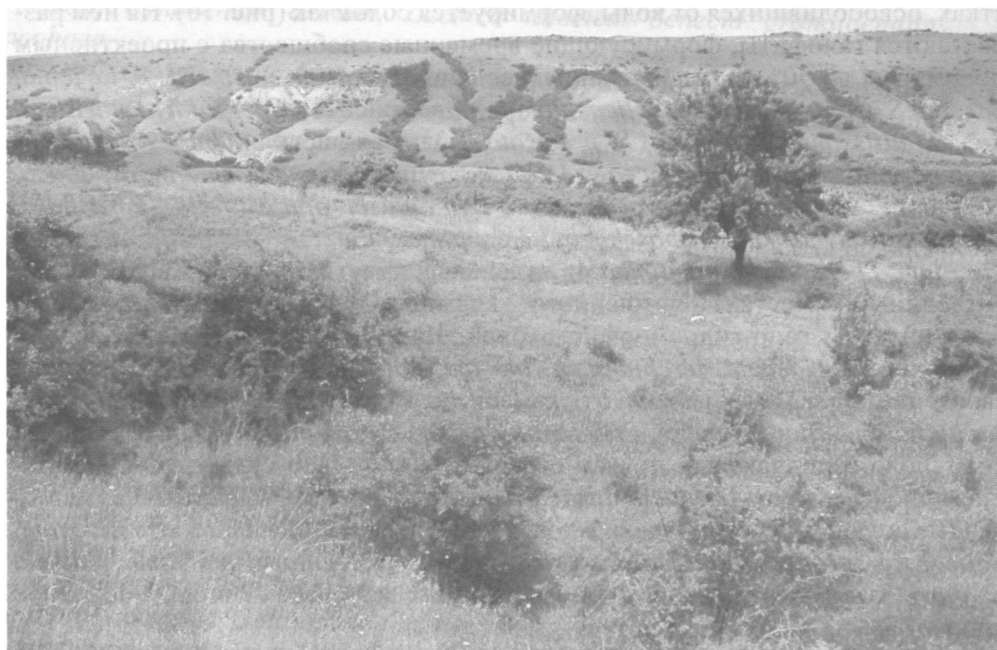


Рис. 9. Заросли кустарников на южном склоне хр. Узунсырт



Рис. 10. Озеро Бараколь, солончак

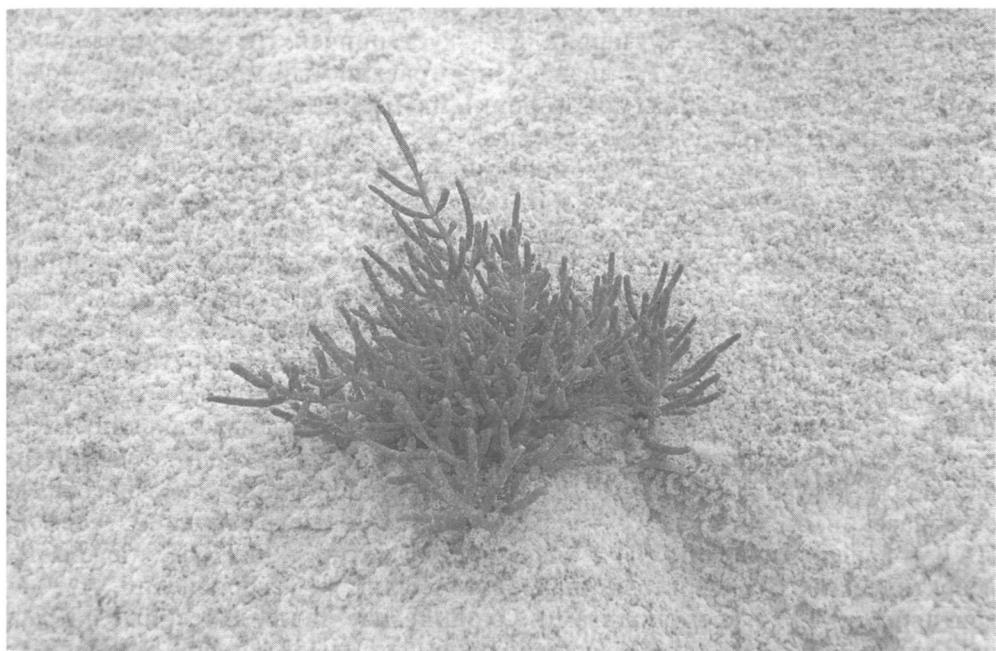


Рис. 11. *Salicornia europaea* на солончаке оз. Бараколь

По днищу Баракольской котловины и на участках перевыпаса скота встречаются фрагменты пустынных степей, отличающиеся изреженным травостоем. Наряду со степными злаками, такими как *Elytrigia eleongata*, *E. scythica*, *Poa bulbosa*, в травостое этих ценозов широко распространены *Artemisia austriaca*, *A. lerchiana*, *A. maritima*, *A. santonica*, *A. scoparia*, *A. taurica*, *A. vulgaris*, *Rumia crithmifolia*, *Euphorbia falcata*, *E. rigida*, *E. seguierana*, *E. stricta*, а также немало сорных и полусорных видов – *Carduus acanthoides*, *C. cinereus*, *C. uncinatus*, *Cichorium intybus*. Более приподнятые склоны котловины (выше 1 м) заняты степной полынно-разнотравной растительностью, где присутствуют и редкие виды: *Apera maritima*, *Pholiurus pannonicus* и др.

В понижениях по периметру Баракольской котловины изредка встречаются отдельные деревца *Elaeagnus angustifolia* и кусты *Tamarix ramosissima*, *T. tetrandra*.

Полевое обследование района с целью изучения его флоры и растительности проводили в течение 1996–2007 гг. традиционным маршрутным методом [8]. Конспект флоры составлен нами на основе собранного гербарного материала, который хранится в ГБС РАН (МНА) и Карадагском природном заповеднике НАН Украины. Учтены также данные В.Н. Сарандинаки [9] – единственной опубликованной работы, где имеются фрагментарные данные по флоре этого района.

Материалы в конспекте расположены в алфавитном порядке, названия растений даны по С.К. Черепанову [10]. После видового названия растения приведены синонимы, жизненная форма, тип ареала и категория редкости для Крыма (по [11]). Условные обозначения, принятые в конспекте: **Жизненная форма:** Д – дерево, К – кустарник, Кч – кустарничек, Пк – полукустарник, Пкч – полукустарничек, Л – лиана, Мн – травянистый многолетник (поликарпик), Мал – малолетник (монокарпик), Дв – двулетник, Одн – однолетник. **Тип ареала** (географический элемент): СР – собственно средиземноморский, ВС – восточносредиземноморский, ККМ – крымско-кавказско-малоазиатский, КБМ – крымско-балкано-малоазиатский, ККБ – крымско-кавказско-балканский, КБ – крымско-балканский, КМ – крымско-малоазиатский, КК – крымско-кавказский, Э – эндемичный крымский (СЭ – эндемичный статус под вопросом), ПА – переднеазиатский, СП – средиземноморско-переднеазиатский, ВСП – восточно-средиземноморско-переднеазиатский, ЕС – европейско-средиземноморский, ЕВС – европейско-восточно-средиземноморский, ЕСП – европейско-средиземноморско-переднеазиатский, ЕАС – евразийский степной, П – понтический, К – казахстанский, ПК – понтическо-казахстанский, СЕС – средиземноморский и евразийский степной, ГОЛ – голарктический, СПЕ – средиземноморско-переднеазиатский и евразийский степной, ПЕС – переднеазиатский и евразийский степной, ПАЛ – палеарктический, ЗП – западно-палеарктический, ЮП – южно-палеарктический, ВП – восточно-палеарктический, Е – европейский, А – адвентивный, КСМ – космополитами. **Охраняемые виды**, внесенные в Красные книги Украины (**), Международную (*) [11–13], списки охраняемых растений Европы (*) и Крыма (***) [11, 13]: р – редкий, ор – очень редкий, др – довольно редкий, 1 – вид известен из одного местонахождения, 2 – из 2–5 местонахождений, Е – находится под угрозой исчезновения, число сократилось до критического уровня, V – уязвимый вид, в недалеком будущем

может перейти в категорию “Е”, популяции резко сокращают численность, R – редкий вид, представленный малочисленными популяциями.

Полужирным выделены культивируемые (одичавшие) виды.

Aceraceae

Acer campestre L. – Д, ЕСП

Alliaceae

Allium firmotunicatum Fomin. – Мн, СЭ

A. paczoskianum Tuzcz. (*A. pulchellum* G. Don fil.) – Мн, ЕС

A. rotundum L. – Мн, ЕС, Бараколь [9]

A. saxatile Bieb. (*A. ruprechtii* Boiss.) – Мн, ПК

A. marshallianum Vved. – Мн

Amaranthaceae

Amaranthus albus L. – Одн, А

A. retroflexus L. – Одн, А

Amaryllidaceae

Galanthus plicatus Bieb.* – Мн, Э** (***)

Anacardiaceae

Cotinus coggygria Scop. – К, ЮП

Rhus coriaria L. – К, СП

Apiaceae

Anthriscus cerefolium (L.) Hoffm. (*A. longirostris* Bertol.) – Одн, СПЕ, Р

Astrodaucus orientalis (L.) Drude – Мал, ПЕС

Bunium microcarpum (Boiss.) Freyn et Sint. ex Freyn (*B. ferulaceum* Smith., *B. bourgaei* (Boiss.) Freyn et Sint. ex Freyn) – Мн, ВС

Bupleurum affine Sadl. – Одн, П

B. asperuloides Heldr. ex Boiss. – Одн, ВС

B. brachiatum C. Koch – Одн, ККМ, Р

B. exaltatum Bieb. – Мн, ПА

B. pauciradiatum Fenzl ex Boiss.*** – Одн, ККМ, IpR

B. rotundifolium L. – Одн, ЕСП

B. tenuissimum L.*** – Одн, ЕС, IpR

B. woronowii Manden. (*B. exaltatum* Bieb. p.p.) – Мн–Мал, КК

Chaerophyllum bulbosum L. – Мал, Е

Conium maculatum L. – Одн, ЗП

Daucus carota L. – Мал, ЕСП

Eryngium campestre L. – Мал, ЕС

Falcaria vulgaris Bernh. – Мн, ЗП

Ferula caspica Bieb. – Мал–Мн, ПК [9]

Ferulago galbanifera (Mill.) Koch (*F. taurica* Schischk.) – Мн–Мал, ЕС

Heracleum sibiricum L. – Мн, ЗП [9]

Orlaya daucooides (L.) Greuter (*O. platycarpus* (L.) Koch., *O. kochii* Heywood) – Одн, СР

O. grandiflora (L.) Hoffm. – Одн, ЕС

Pastinaca clausii (Ledeb.) M. Pimen. (*Heracleum clausii* Ledeb., *Malabaja graveolens* (Bieb.) Hoffm. – Мн, ПК, сухие склоны

вблизи Бараколя [9]

P. umbrosa Stev. ex DC. – Мал, ПА

Physospermum cornubiense (L.) DC. (*P. danaa* (Bieb.) Schischk. ex N. Rubtz.) – Мн, СЕС

Pimpinella tragium Vill. (*P. lithophila* Schischk.) – Мн, СЭ

Rumia crithmifolia (Willd.) K.-Pol.* – Мал, Э, pR***

Scandix pecten-veneris L. – Одн, ЕСП

Seseli dichotomum Pall, ex Bieb. – Мал, КК

S. gummiferum Pall, ex Smith. – Мал, КМ

S. tortuosum L. (*S. arenarium* Bieb., *S. pauciradiatum* Schischk.) – Мн–Мал, КК, др

Torilis arvensis (Huds.) Link – Одн, ЕСП

Turgenia latifolia (L.) Hoffm. – Одн, СП

Aposynaceae

Vinca herbacea Waldst. et Kit. – Мн, СЕС, др

Araceae

Arum elongatum Stev. – Мн, СП

Asclepiadaceae

Cynanchum acutum L. – Мн, СЕС

Vincetoxicum tauricum Pobed.* – Мн,
Э, рR***

Asparagaceae

Asparagus officinalis L. – Мн, ЗП

A. verticillatus L. – Мн, ПЕС

Asteraceae

Achillea nobilis L. – Мн–Мал, ЗП

A. setacea Waldst. et Kit. – Мн, ЗП

Acroptylon repens (L.) DC. – Мн,
ПЕС

Anthemis altissima L.*** – Одн, СП,
рR

A. austriaca Jacq. – Одн, Е, др

A. cotula L. – Одн, Е, др

A. ruthenica Bieb. – Одн, П

A. tinctoria L. (*A. subtinctoria* Dob-
roc.) – Мн, ПЕС

Arctium lappa L. – Мал, ПАЛ

Artemisia absinthium L. – Мн, ЗП, др

A. austriaca Jacq. – Мн, ПК

A. caucasica Willd. (*A. alpina* Pall, ex
Willd.) – Пкч–Мн, ПЕС

A. lerchiana Web. ex Stechm. – Пкч,
ПК

A. maritima auct. non L. – Пкч, П, Ба-
раколь [9]

A. pontica L.*** – Мн, ПК, рR

A. santonica L. – Пк, П

A. scoparia Waldst. et Kit. – Мал– Одн,
ПАЛ, др

A. taurica Willd. – Пкч, П

A. vulgaris L. – Мн, ГОЛ

Bombycilaena erecta (L.) Smoljjan. –
Одн, ЕСП

Carduus acanthoides L. – Мн–Мал,
ЕС, р

C. arabicus Jacq. (*C. albidus* Bieb.) –
Одн, ПЕС, др

C. cinereus Bieb. (*C. arabicus* Jacq.
ssp. *cinereus* (Bieb.) Kazmi) – Одн,
ПЕС, др

C. hamulosus Ehrh. (*C. tyraicus*
Klok.) – Мн–Мал, СЕС

C. nutans L. – Мал, ЗП

C. uncinatus Bieb. – Мал, ПЕС

Carlina vulgaris L. (*C. taurica* Klok.)
Мал, ЗП, др

Carthamus lanatus L. – Мал–Одн,
СП, др

Centaurea adpressa Ledeb. – Мн,
ПК

C. caprina Stev. (*C. koktebelica* Klok.,
C. steveniana Klok.) – Мал, СЭ

C. depressa L. – Одн, ГОЛ, р

C. diffusa Lam. – Мал–Одн, СЕС

C. orientalis L. – Мн, П

C. salonitana Vis. – Мн, П

C. solstitialis L. – Одн, СПЕ

C. sterilis Stev. (*C. alba* auct.) –
Мн–Мал, Э

C. trinervia Steph.*** – Пкч–Мн, П,
орR

Cephalorrhynchus tuberosus (Stev.)
Schichan – Мн, ПА

Chondrilla juncea L. – Мн, СПЕ

C. latifolia Bieb. – Мн, СПЕ

Cichorium intybus L. – Мн, ЗП

Cirsium arvense (L.) Scop. – Мн,
ЕС, р

C. incanum (S.G.Gmel.) Fisch. – Мн,
ПЕС

C. laniflorum (Bieb.) Fisch. – Мн, Э

C. vulgare (Savi) Ten. – Мал, ЗП

Crepis rhoeadifolia Bieb. (*Barkhausia*
rhoeadifolia Bieb.) – Мал–Одн,
ЕВС

Crupina vulgaris Cass. – Одн, ЕСП

Echinops ruthenicus Bieb. (*E. ritro*
L.) – Мн, СПЕ

E. sphaerocephalus L. – Мн, ЕС

Filago arvensis L. – Одн, ЗП

Galatella linosyris (L.) Reichenb. fil.
(*Crinitaria linosyris* (L.) Less.,
Linosyris vulgaris Cass. ex Less.) –
Мн, ЕС

G. villosa (L.) Reichenb. fil (*Crinitaria*
villosa (L.) Grossh., *Linosyris*
villosa (L.) DC.) – Мн, ЕС

Helichrysum arenarium (L.) Moench. –
Мн, ЕАС, др

- Hieracium echioides* Lumn. (H. malacotrichum (Naeg. et Peter) Juxip.) – Мн, СПЕ
- H. glaucescens* Bess. – Мн, ЕС, др
- H. umbellatum* L. – Мн, ГОЛ, рР
- H. vagum* lord. – Мн, ЕС
- H. virgultorum* Jord. – Мн, ЕС
- Inula aspera* Poir. – Мн, ЕСП
- I. ensifolia* L. – Мн, СЕС
- I. germanica* L. – Мн, СПЕ
- I. oculus-christi* L. – Мн, СПЕ
- Jurinea sordida* Stev. – Мн–Мал, Э
- J. stoechadifolia* (Bieb.) DC. – Пкч–Мн, П
- Lactuca tatarica* (L.) С.А.Мей. – Мн, ЮП, др
- Lagoseris sancta* (L.) К.Малы – Одр, ПЕС
- Lamyra echinocephala* (Willd.) Тамансч. (*Ptilostemon echinocephalus* (Willd.) Greuter) – Мн, КК
- Lapsana intermedia* Bieb. – Мн, ВС
- Leontodon biscutellifolius* DC. (*L. crispus* Vill., *L. asper* (Waldst. et Kit.) Poir.) – Мн, ЕС
- Picris rigida* Ledeb.ex Spreng. – Мн, ПК
- Pyrethrum corymbosum* (L.) Scop. – Мн, ЗП
- Scariola viminea* (L.) F.W.Schmidt – Мн, ЕСП
- Scorzonera crispa* Bieb. – Мн, СЭ
- S. hispanica* L. – Мн, ПК
- S. mollis* Bieb. – Мн, П
- Senecio grandidentatus* Ledeb. – Мн, ПЕС
- S. jacobaea* L. – Мн, ПАЛ
- S. vernalis* Waldst. et Kit. – Одр, ЕС
- S. vulgaris* L. – Одр, ПАЛ
- Sonchus arvensis* L. – Мн, ГОЛ
- S. asper* (L.) Hill. – Одр, ГОЛ
- Tanacetum millefolium* (L.) Tzvel. – Мн–Пкч, ПК
- T. vulgare* L. – Мн, ПАЛ
- Taraxacum erythrospermum* Andrz. – Мн, ЗП
- T. officinale* Wigg. – Мн, ПАЛ
- T. serotinum* (Waldst. et Kit.) Poir. – Мн, СПЕ, др
- Tragopogon dasyrhynchus* Artemcz. – Мал, П
- T. dubius* Scop. – Мал, ЕСП
- Tripolium vulgare* Nees. – Мал–Одр, ГОЛ, др
- Xanthium albinum* (Widd.) H.Scholz – Одр, ЮП
- X. pensylvanicum* Wallr. – Одр, А, Iop
- Xeranthemum annuum* L. – Одр, СПЕ
- X. cylindraceum* Sibth.et Smith. – Одр, СР
- Boraginaceae**
- Aegonichon purpureo-caeruleum* (L.) Holub. – Мн, ЕС
- Anchusa azurea* Mill. (*A. italica* Retz.) – Мн, СПЕ
- A. thessala* Boiss et Spain. – Одр, П, р, Бараколь [9]
- Buglossoides arvensis* (L.) Johnst. (*Lithospermum arvense* L.) – Одр, ЮП
- Cerintho minor* L. – Мн, ЕСП
- Cynoglossum creticum* Mill. (*C. pictum* Soland.) – Мн–Мал, СП
- C. officinale* L. – Одр, ЗП, др
- Echium vulgare* L. – Мал, ПК
- Heliotropium suaveolens* Bieb.*** – Одр, СПЕ, рР
- Lappula squarrosa* (Retz.) Dumort. (*L. echinata* Gilib.; *L. myosotis* Moench) – Одр, ПАЛ
- Lycopsis arvensis* L. (*Anchusa arvensis* (L.) Bieb.) – Одр, Е
- Myosotis micrantha* Pall. ex Lehm. – Одр, ЗП
- Nonea pulla* (L.) DC. s.l. – Одр, ПК
- Onosma polyphylla* Ledeb.* – Мн–Пкч, КК** (***)
- O. rigida* Ledeb. – Мн–Пкч, КК, др
- O. taurica* Pall, ex Willd. – Мн–Пкч, ВС
- Rochelia retorta* (Pall.) Lipsky – Одр, ПЕС
- Brassicaceae**
- Alliaria petiolata* (Bieb.) Cavara et Grande – Одр, ЕСП
- Alyssum calycocarpum* Rupr.* – Пкч–Мн, Э***

- A. hirsutum* Bieb. – Одн, СПЕ
A. obtusifolium Stev. ex DC. – Пкч, КК
A. rostratum Stev. – Мал-Одн, СЕС
A. tortuosum Waldst. et Kit. ex Willd. – Пкч, СЕС
A. turkestanicum Regel et Schmalh. (*A. desertorum* Stapf.) – Одн, СПЕ
A. umbellatum Desv. – Одн, КБМ
Arabidopsis thaliana (L.) Heynh. – Одн, ЗП
Arabis recta Vill. (*A. auriculata* Lam.) – Одн, ЕСП
A. sagittata (Bertol.) DC. (*A. hirsuta* Scop.) – Мал-Одн, ПАЛ
A. turrita L. – Мал-Одн, ЕС
Berteroa incana (L.) DC. – Мал, ЗП, др
Calepina irregularis (Asso) Thell. – Мал-Одн, ЕСП
Camelina microcarpa Andrz. – Одн, ПАЛ, др
C. sativa (L.) Crantz. – Одн, ПАЛ
Capsella bursa-pastoris (L.) Medik. – Одн, ГОЛ
Cardamine hirsuta L. – Одн, ЕСП
Cardaria draba (L.) Desv. – Мн, СПЕ
Chorispora tenella (Pall.) DC. – Одн, ПЕС
Clypeola jonthlaspi L. – Одн, СП
Conringia clavata Boiss. (*C. perfoliata* С.А.Мей.)*** – Одн, ПА, IpR
C. orientalis (L.) Dumort. – Одн, ПЕС
Crambe aspera Bieb.* (*C. buschii* (О.Е. Schulz) Stank.)*** – Мн, П
C. tataria Sebeok – Мн, П
Descurainia sophia (L.) Webb, ex Prantl. – Одн, ПАЛ
Diplotaxis muralis (L.) DC. – Одн, Е, др
D. tenuifolia (L.) DC. – Пкч, ЕС
Draba muralis L. – Одн, ЕС
Erophila praecox (Stev.) DC. – Одн, СП
E. verna (L.) Bess. – Одн, ЕСП [9]
Erucastrum cretaceum Kotov – Мал, П, р, Бараколь
Erysimum cuspidatum (Bieb.) DC. (*Acachmena cuspidata* (Bieb.) H.P.Fuchs) – Мн, СПЕ
E. repandum L. – Одн, ЕСП, Бараколь
Euclidium syriacum (L.) R.Br. – Одн, СПЕ, др
Fibigia clypeata (L.) Medik. – Мн, ВС
Iberis taurica DC. – Мал, СП
Isatis littoralis Stev. ex DC.* – Мал, П, др***, Бараколь
I. tinctoria L. – Мал, СЕС
I. tomentella Boiss. et Bal. – Мал, КБМ, др
Lepidium. campestre (L.) R.Br. – Одн, ЕС
L. latifolium L. – Мн, ЗП, др, Бараколь
L. perfoliatum L. – Одн, СПЕ
Matthiola odoratissima (Bieb.) R.Br. *** – Мн, П, рR
Microthlaspi perfoliatum (L.) F.K.Mey. – Одн, ЕСП
Noccaea macrantha (Lipsky) F.K.Mey. – Мн, КК
N. praecox (Wulf) F.K.Mey. – Мн, СЕС
Rapistrum rugosum (L.) All. – Одн, ЕСП
Sisymbrium altissimum L. – Одн, ЕСП, Бараколь
S. loeselii L. – Одн, ЗП
S. orientale L. – Одн, ЕСП
Thlaspi arvense L. – Одн, ПАЛ
Campanulaceae
Campanula bononiensis L. – Мал, ПК
C. sibirica L. – Мн-Мал, ЗП, др
C. taurica Juz. (*C. sibirica* L. ssp. *taurica* (Juz.) An.Fed.) – Мал-Мн, КК
Legousia hybrida (L.) Delarb. – Одн, ЕС
Capparaceae
Capparis herbacea Willd. (*C. spinosa* L.) – Мн-ПК, СР

Caprifoliaceae

Sambucus ebulus L. – Мн, ЕСП

S. nigra L. – Д-К, ЕС

Caryophyllaceae

Arenaria serpyllifolia L. – Одн, ЗП

Bufonia parviflora Griseb. (*B. tenuifolia* L.) – Одн, СЕС

Ceractium crassiusculum Klok.* – Одн, СЭ***

C. glomeratum Thuill. – Одн, ГОЛ

C. glutinosum Fries. – Одн, ЕС

C. holosteoides Fries. – Мн-Мал, ГОЛ

C. perfoliatum L. – Одн, СП

Dianthus capitatus Balb. ex DC. – Мн, П

D. marschallii Schischk. – Мн, Э

D. pallens Sibth. et Smith (*D. lanceolatus* Stev. ex Reichenb.) – Мн-Пкч, П

D. pseudoarmeria Bieb. – Мал-Мн, П

Dichodon viscidum (Bieb.) Holub. (*Cerastium dubium* (Bast.) Gulpin) – Мн, ЕСП, рR, Бараколь

Gypsophila glomerata Pall, ex Adams. (*G. pallasii* Ikonn.) – Мн, КК

Herniaria besseri Fisch. ex Hornem. – Мн, ЕСП

Holosteum umbellatum L. – Одн, ЕСП

Melandrium album (Mill.) Garcke. – Мн, ГОЛ

M. dioicum (L.) Coss. et Germ.* – Мал, А

M. latifolium (Poir.) Maire (*M. divaricatum* (Reichenb.) Fenzl., *M. boissieri* Schischk.) – Мн, ПА

Minuartia glomerata (Bieb.) Degen – Мн-Мал, П

M. hybrida (Vill.) Schischk. – Одн, ЕСП

Oberna cserei (Baumg.) Ikonn. (*Silene czerei* Baumg.) – Мн-Мал, П

Paronychia cephalotes (Bieb.) Bess. – Пкч, П

Pleconax conica (L.) Sourkova (*Silene conica* L.) – Одн, ЕСП

Saponaria glutinosa Bieb. – Мн-Мал, СР

Silene densiflora D'Urv. – Мал, П

S. dichotoma Ehrh. – Мал, Е

S. italica (L.) Pers.*** – Мн, СП

S. bupleuroides L. (*S. longiflora* Ehrh.) – Пкч-Мн, П

Spergularia maritima (All.) Chiov. – Мн-Мал, ЕСП

Stellaria graminea L. – Мн, ПАЛ

S. media (L.) Vill. – Одн, ГОЛ

S. neglecta Weihe – Одн, ЕС

Velezia rigida L. – Одн, СП

Celastraceae

Euonymus verrucosa Scop. – К, Е

Celtidaceae

Celtis glabrata Stev. ex Planch. – Д-К, КК

Chenopodiaceae

Atriplex calotheca (Rafn) Fries (*A. hastata* L.) – Одн, ПАЛ, Бараколь

A. hortensis L. – Одн, А

A. sagittata Borkh. (*A. nitens* Schkuhr.) – Одн, ЗП

Beta trigyna Waldst. et Kit. – Мн, СЕС

Camphorosma monspeliaca L. – Пкч, СП

Ceratocarpus arenarius L. – Одн, ЕАС

Chenopodium album L. – Одн, ГОЛ

Halimione verrucifera (Bieb.) Aell. – Пк, ПЕС, Бараколь

Halocnemum strobilaceum (Pall.) Bieb. – Пкч, СП

Kochia prostrata (L.) Schrad. – Пк, ЮП

K. scoparia (L.) Schrad. – Одн, А

Petrosimonia brachiata (Pall.) Bunge. – Одн, СПЕ, Бараколь

P. oppositifolia (Pall.) Litv. (*P. crassifolia* (Pall.) Bunge.) – Одн, ПЕС

P. triandra (Pall.) Simonk. – Одн, ПК, Бараколь

Polycnemum majus A.Br. – ОДН, СЕС
Salicornia europaea L. – ОДН, ГОЛ
(*S. herbacea* (L.) L.) [9]
Salsola australis R.Br. (*S. iberica*
Sennen et Pall., *S. ruthenica* Iljin). –
ОДН, ЮП
S. laricina Pall. – Пкч, ПЕС
S. soda L. – ОДН, СП
S. tragus L. (*S. kali* L. ssp. *tragus* (L.)
Celak.) – ОДН, ЕС
Suaeda altissima (L.) Pall. – ОДН, СП
S. confusa Iljin (*S. setigera* Moq.) –
ОДН, ПЕС
S. prostrata Pall. (*S. maritima* (L.)
Dumort. ssp. *prostrata* (Pall.)
Soo) – ОДН, ЮП

Cistaceae

Fumana procumbens (Dun.) Gren.et
Godr. – Кч, ЕСП
Helianthemum canum (L.) Hornem.
(*H. canum* (L.) Baumg.) – Пкч, ЕС
H. grandiflorum (Scop.) DC. – МН-Пкч,
ЕС
H. lasiocarpum Jacques et He-
rincq.*** – ОДН, ВС
H. nummularium (L.) Mill. – Пкч, ЕС
H. salicifolium (L.) Mill. – ОДН, СП

Convolvulaceae

Convolvulus arvensis L. – МН, ГОЛ
C. cantabrica L. – МН, СПЕ
C. holosericeus Bieb. – Пкч-МН, СП
C. lineatus L. – Пкч-МН, СПЕ
C. sericocephalus Jus. (*C. tauricus*
(Bornm.) Juz. var. *sericocephalus*
(Juz.) Wissjul.)*** – МН, Э

Cornaceae

Cornus mas L. – К, ЕС
Swida australis (C.A.Mey.) Pojark. ex
Grossh. – К, ЕС

Corylaceae

Carpinus orientalis Mill. – К, СП
Corylus avellana L. – К, ЕС

Crassulaceae

Sedum acre L. – МН, ЕС

S. hispanicum L. – Мал-ОДН, СР
S. pallidum Bieb. – ОДН, ПА

Cuscutaceae

Cuscuta alba J. et C.Presl. – ОДН,
СЕС

Cyperaceae

Bolboschoenus maritimus (L.) Palla –
МН, К, Бараколь
Carex colchica J.Gay (*C. praecox*
Schreb.) – МН, ПАЛ
C. distans L. – МН, ЕС
C. hallerana Asso. – МН, СП
C. humilis Leyss. – МН, ПК
C. liparocarpos Gaudin (*C. nitida*
Host) – МН, ЕС
C. melanostachya Bieb. ex Willd. –
МН, ЕСП
C. otrubae Podp. – МН, ЕСП
C. vulpina L. (*C. compacta* Lam.) –
МН, ЗП
Eleocharis palustris (L.) Roem. et
Schult. – МН, ГОЛ
Scirpus maritimus L. – МН, К [9]

Dipsacaceae

Cephalaria coriacea (Willd.) Steud. –
МН, КК
C. transsylvanica (L.) Schrad. ex Roem.
et Schult. – ОДН, СЕС, р
C. uralensis (Murr.) Schrad. ex Roem.
et Schult. – МН, П, р
Scabiosa argentea L. – МН, СП
S. columbaria L. – Мал, ЕС
S. micrantha Desf. – ОДН, СП
S. ucrainica L. – Мал, П

Ephedraceae

Ephedra distachya L. – Кч, СЕС

Elaeagnaceae

Elaeagnus angustifolia L. – Д-К, А
E. argentea Pursh. – Д-К, А

Euphorbiaceae

Euphorbia agraria Bieb. – МН, П
E. chamaesyce L. – ОДН, СП
E. falcata L. – ОДН, ЕСП

- E. helioscopia* L. – Одн, ГОЛ
E. humifusa Schlecht. – Одн, А
E. ledebourii Boiss.*** – Одн, КК
E. petrophila С.А.Мей. – Мн-Пкч, КК
E. rigida Bieb. – Мн-Пкч, ВС, Коклюк
E. seguieriana Neck. – Мн, ПК
E. stricta L. – Одн, ЕС
E. virgata Waldst. et Kit. (*E. waldsteinii* (Sojak) Czer.) – Мн, ЗП
Mercurialis perennis L. – Мн, ЕСП
- Fabaceae**
- Amoria ambigua* Waldst. et Kit. (*Trifolium ambiguum* Bieb.) – Мн, ПЕС
A. bonannii (C.Presl.) Roskov (*Trifolium bonannii* C.Presl., *T. neglaectum* С.А.Мей.) – Мн, СПЕ
A. fragifera (L.) Rockov (*Trifolium fragiferum* L.) – Мн, ЕСП
A. hybrida (L.) C.Presl. (*Trifolium hybridum* L.) – Мн, ЕС
A. repens (L.) C.Presl. (*Trifolium repens* L.) – Мн, ПАЛ
Anthyllis taurica Juz. – Мн-Мал, Э
Astracantha arnacantha (Bieb.) Podlech* (*Astragalus arnacantha* Bieb.)*** – Кч, СЭ
Astragalus albidus Waldst. et Kit. (*A. vesicarius* auct.) – Пкч, ЕС
A. asper Jacq. – Мн, П
A. glycyphyllos L. – Мн, Е
A. hamosus L. (*A. brachyceras* Ledeb.) – Одн, СП
A. onobrychis L. – Мн, ПК, Бараколь
A. oxyglottis Stev. ex Bieb. – Одн, ПА
A. reduncus Pall.* – Пкч, П***
A. rupifragus Pall. – Пкч-Мн, ПК
A. suprapilosus Gontsch. – Пкч-Мн, Э
A. tauricus Pall. – Мн-Пкч, К
A. testiculatus Pall. – Пкч-Мн, ПК
A. utriger Pall. – Мн-Пкч, СЭ
Chamaecytisus ruthenicus (Fisch.ex Woloszcz.) Klaskova (*Cytisus ruthenicus* Fisch. ex Woloszcz.) – К, ПК
Colutea arborescens L. – К, ЕС
Coronilla coronata L. – Мн, ЕСП
Dorycnium herbaceum Vill. (*D. intermedium* Ledeb.) – Мн, ВС
Genista albida Willd. – Кч, Э
G. pilosa L.*** – Кч, ЕВС
G. scythica Pacz. – Кч, Э
Hedysarum candidum Bieb. – Мн-Пкч, КК
H. tauricum Pall, ex Willd. – Мн-Пкч, ККБ
Laburnum anagyroides Medik. – К, А
Lathyrus aphaca L. – Одн, ЕСП
L. cicera L. – Одн, СП
L. hirsutus L. – Одн, ЕСП
L. nissolia L. – Одн, ЕС
L. pallescens (Bieb.) C. Koch – Мн, ЕВС
L. rotundifolius Willd. – Мн, П
L. sphaericus Retz. – Одн, СП
L. tuberosus L. – Мн, ЗП
Lotus corniculatus L. – Мн, ЕСП
Medicago agrestis Ten. – Одн, СЕС
M. falcata L. s.l. – Мн, ПАЛ
M. glandulosa (Mert. et Koch) David (*M. falcata* L. var. *glandulosa* Mert. et Koch) – Мн, СР
M. lupulina L. – Одн, ПАЛ
M. minima (L.) Bartalini – Одн, ЕСП
M. orbicularis (L.) Bartalini – Одн, СР
M. romanica Prod. – Мн, ЕАС
M. sativa L. – Мн, А
Melilotus neapolitanus Ten. – Одн, СР
M. officinalis (L.) Pall. – Мал, ЗП
M. tauricus (Bieb.) Ser. – Одн, КМ
Onobrychis miniata Stev. – Мн, КК
O. pallasii (Willd.) Bieb.* – Мн, Э** (***)
Ononis pusilla L. – Пкч-Мн, СП
Oxytropis pallasii Pers. – Мн, ККМ
O. pilosa (L.) DC. – Мн, ЕАС
Securigera varia L. (*Coronilla varia* L.) – Мн, ЕСП
Spartium junceum L.* – К, А
Tetragonolobus maritimus (L.) Roth (*T. siliquosus* (L.) Roth) – Мн, ЕС, Бараколь
Trifolium angustifolium L. – Одн, СП

T. arvense L. – Одн, ЗП
T. borysthenicum Grun. (*T. campestre* Schreb.) – Одн, ЕСП
T. diffusion Ehrh. – Одн, СЕС
T. hirtum All. – Одн, СР
T. scabrum L. – Одн, ЕСП
Trigonella gladiata Stev. et Bieb. – Одн, СР
T. monspeliaca L. – Одн, ЕС
Vicia anatolica Turritt. – Одн, ПА
V. angustifolia Reichard – Одн, ЕСП
V. cordata Wulf ex Hoppe – Одн, ЕСП
V. cracca L. – Мн, ПАЛ
V. elegans Guss. (*V. dalmatica* A.Kerner, *V. heracleotica* Juz.) – Мн, СР
V. grandiflora Scop. – Одн, СЕС
V. hirsuta (L.) S.F.Gray – Одн, ПАЛ
V. hybrida L. – Одн, СР
V. lathyroides L. – Одн, ЕС
V. peregrina L. – Одн, СР
V. pilosa Bieb. – Одн, КК
V. sativa L. – Одн, ЕСП
V. striata Bieb. (*V. pannonica* Crantz ssp. *purpurascens* (DC.) Arcang.) – Одн, Е
V. tenuifolia Roth (*V. cracca* L. ssp. *tenuifolia* (Roth) Gaud.) – Мн, ПАЛ

Fagaceae

Quercus pubescens Willd. – Д, ЕС

Fumariaceae

Corydalis marschalliana Pers. – Мн, ПЕС
C. paczoskii N.Busch. – Мн, П
Fumaria vaillantii Loisel. – Одн, ЕСП

Geraniaceae

Erodium ciconium (L.) L'Her – Одн, ЕСП
E. cicutarium (L.) L'Her – Одн, ПАЛ
Geranium columbinum L. – Одн, ЕСП
G. dissectum L. – Одн, ЕСП
G. molle L. – Одн, ЕСП
G. purpureum Vill. – Одн, ЕСП
G. robertianum L. – Одн, ЕСП
G. sanguineum L. – Мн, ЕС
G. tuberosum L. – Мн, СР

Hypericaceae

Hypericum elongatum Ledeb.***
(H. *hyssopifolium* Chaix,
H. chrysot-hyrsum (Woronow)
Grossh.) – Мн, КК
H. perforatum L. – Мн, ЗП

Iridaceae

Crocus angustifolius Weston* – Мн, СЕС** (***)
C. pallasii Goldb.*** – Мн, ВС**
Iris pumila L. – Мн, П

Juncaceae

Juncus gerardii Loisel. – Мн, ПАЛ
Luzula forsteri (Smith) DC. – Мн, ПЕС, Бараколь

Lamiaceae

Acinus eglandulosus Klok. – Мал-Одн, ЕС
A. rotundifolius Pers. (*A. graveolens* (Bieb.) Link) – Одн, СР
Ajuga chia Schreb. – Мн-Мал, СПЕ
A. mollis Gladkova – Мн-Мал, КК
A. orientalis L. – Мн, СР
Ballota nigra L. – Мн, ЕСП
Clinopodium vulgare L. – Мн, ПАЛ
Lamium amplexicaule L. – Одн, ПАЛ
L. maculatum (L.) L. – Мн, ЕСП
L. purpureum L. – Одн, ЕСП
Marrubium peregrinum L. – Мн, СЕС
M. praecox Janka – Мн, П
M. vulgare L. – Мн, ЕСП
Mentha longifolia (L.) L. – Мн, ЕСП
M. pulegium L. – Мн, ЕС
Nepeta cataria L. – Мн, ЗП
N. parviflora Bieb. – Мн, П
Origanum vulgare L. – Мн, ПАЛ
Phlomis pungens Willd. – Мн, ПЕС
P. taurica Hartwiss ex Bunge. – Мн, ККМ
Phlomoides hybrida (Zelen.) R.Kam. (*Phlomis hybrida* Zelen.) – Мн, П
P. tuberosa (L.) Moench (*Phlomis tuberosa* L.) – Мн, ПАЛ
Prunella laciniata (L.) L. – Мн, ЕСП
P. vulgaris L. – Мн, ПАЛ
Salvia aethiopsis L. – Мал, ЕСП

S. nutans L. – МН, П
S. scabiosifolia Lam.s.l. (*S. hablitziana* Pall. ex Willd.)* – Пк, СЭ***
S. sclarea L. – МН-Мал, СП
S. tesquicola Klok. et Pobed.*** (*S. nemorosa* L. ssp. *tesquicola* (Klok. et Pobed.) Soo) – МН, Пк
S. tomentosa Mill. (*S. grandiflora* Etl.) – МН, Кк
S. verticillata L. – МН, ЕСП
S. virgata Jacq. – МН, СП
Scutellaria orientalis L.s.l. – Пкч, СР
Sideritis catillaris (*S. taurica* Steph.) – МН-Пк, Э
S. montana L.s.l. – Одр, СПЕ
Stachys angustifolia Bieb – МН, СЕС
S. atherocalyx C.Koch (*S. acanthodonta* Klok.; *S. recta* L. ssp. *atherocalyx* (C.Koch) Derv.-Sok.) – МН, СЭ
S. velata Klok. (*S. cretica* L.) – МН, ВС
Teucrium chamaedrys L. – Пкч-МН, ЕСП
T. polium L. – Пкч-МН, СПЕ
Thymus roegneri C.Koch (*T. callieri* Borb. ex Velen., *T. hirsutus* Bieb.) – Пкч, СЭ
T. marschallianus Willd. – Пкч, А
T. tauricus Klok. et Shost. (*T. pseudohumillimus* Klok. et Shost.) – Пкч, К
Ziziphora capitata L. – Одр, СП [9]
Z. tenuior L. – Одр, ПЕС

Liliaceae
Asphodeline taurica (Pall. ex Bieb.) Kunth – МН, ВС
Bellevalia sarmatica (Georgi) Woronow – МН, П
Colchicum triphyllum G.Kunze (*C. ancyrense* D.L.Burt)*** – МН, КБМ, оп V**
Gagea callieri Pasch.* – МН, Э***
G. taurica Stev. – МН, Кк
G. transversalis Stev. – МН, КМ
Leopoldia comosa (L.) Parl. – МН, СР
Muscari neglectum Guss. – МН, ЕС
Ornithogalum fimbriatum Willd. – МН, КБМ

O. flavescens Lam. – МН, ЕС
O. kochii Parl. *** – МН, СЕС
O. ponticum Zachar. – МН, Кк
Polygonatum odoratum (Mill.) Druce – МН, ПАЛ
Scilla autumnalis L. – МН, ЕС
S. bifolia L.*** – МН, ЕС
Tulipa gesneriana L.** (*T. schrenkii* Regel)*** – МН, ПЕС

Limoniaceae

Goniolimon tauricum Klok. – МН, Э
Limonium gmelinii (Willd.) O.Kuntze. – МН, ЕАС
L. meyeri (Boiss.) O.Kuntze – МН, ПЕС
L. platyphyllum Lincz. (*L. latifolium* (Smith) O.Kuntze) – МН, П

Linaceae

Linum austriacum L. – МН, СПЕ
L. corymbulosum Reichenb. – Одр, СП
L. euxinum Juz. (*L. austriacum* L. ssp. *euxinum* (Juz.) Ockendon) – МН, Кк
L. lanuginosum Juz. – МН, Кк
L. marschallianum Juz. (*L. austriacum* Bieb. p.p.) – МН, Э
L. nervosum Waldst. et Kit. – МН, П
L. pallasianum Schult. – МН, Э
L. tauricum Willd. – МН, Кк
L. tenuifolium L. – МН, ЕС

Lythraceae

Lythrum salicaria L. – МН, ГОЛ

Malvaceae

Alcea taurica Iljin (*A. rugosa* Alef.p.p.) – МН, Э
Althaea cannabina L. – МН, СП
A. hirsuta L. – МН-Мал, ЕСП
A. narbonensis Pourr. – МН, СЕС
Malva erecta J. et C.Presl. – МН, СР
Malvella sherardiana (L.) Jaub. et Spach (*Malva sherardiana* L.) – МН, СП

Moraceae

Morus alba L. – Д, А

Oleaceae

- Fraxinus angustifolia* Vahl – Д, ЕСП
F. excelsior L. – Д, ЕС
Jasminum fruticans L. – К, ЕСП
Ligustrum vulgare L. – К, ЕС

Onagraceae

- Epilobium tetragonum* L. (*E. adnatum* Griseb.) – Мн, ЕСП, Бараколь

Orchidaceae

- Anacamptis pyramidalis* (L.) Rich.** – Мн, ЕСП, *(***), др
Orchis picta Loisel.** – Мн, СР *(***)
O. punctulata Stev. ex Lindl.** – Мн, СР**(***), Коклюк
O. purpurea Lam.** – Мн, ЕС*(***)
O. simia Lam.** – Мн, ЕС*(***)
O. tridentata Scop.** – Мн, СР [9] (***)
Platanthera chlorantha (Cust.) Reichenb.** – Мн, ЕС*(***)

Orobanchaceae

- Orobanche alba* Steph. – Мн, ЕСП
O. elatior Sutt. (*O. major* L. p.p.) – Мн, ЗП
O. pubescens D'Urv (*O. versicolor* F.Schultz) – Мн, СР
Phelipanche dalmatica (G.Beck) Sojak (*Orobanche dalmatica* (G.Beck) Tzvel.) – Мн, ККБ

Paeoniaceae

- Paeonia daurica* Andr.** – Мн, КК***
Paeonia tenuifolia L.** – Мн, П*(***)

Papaveraceae

- Glaucium corniculatum* J.Rudolph – Одн, ЕСП
Papaver argemone L.*** – Одн, ЕСП
P. dubium L. – Одн, ЕСП
P. hybridum L. – Одн, ЕСП
P. rhoeas L. – Одн, ЕСП
P. strigosum (Boenn.) Schur. – Одн, СЕС [9]

Peganaceae

- Peganum harmala* L. – Мн, ЕСП

Plantaginaceae

- Plantago arenaria* ssp.*orientalis* (Soo) Tzvel. (*P. scabra* Moench.) – Одн, ЗП
P. lanceolata L. – Мн, ЕСП
P. major L. – Мн, ГОЛ
P. media L. – Мн, ПАЛ

Poaceae

- Aegilops biuncialis* Vis. – Одн, СП
A. cylindrica Host – Одн, СП
A. geniculata Roth (*A. ovata* L.) – Одн, СР
A. triuncialis L. – Одн, СП
Aeluropus littoralis (Gouan) Parl. – Мн, СПЕ
Agropyron desertorum (Fisch. ex Link) Schult.*** – Мн, К
A. pectinatum (Bieb.) Beauv. – Мн, СПЕ
A. ponticum Nevski – Мн, Э
Alopecurus myosuroides Huds. – Одн, ЕСП
A. vaginatus (Willd.) Pall. ex Kunth. – Мн, СП
Anisantha sterilis (L.) Nevski. – Одн, ЕСП
A. tectorum (L.) Nevski – Одн, ЕСП
Apera maritima Клок.*** – Одн, П
Bothriochloa ischaemum (L.) Keng – Мн, СПЕ
Brizochloa humilis (Bieb.) Chrtek et Hadac – Одн, ВС
Bromopsis benekenii (Lange) Holub. – Мн, ЗП
B. cappadocica (Boiss. et Bal.) Holub. – Мн, КМ
B. riparia (Rehm.) Holub. – Мн, П
Bromus arvensis L. – Одн, ПАЛ
B. commutatus Schrad. – Одн, Е
B. japonicus Thunb. – Одн, ЕСП, Бараколь
B. mollis L. – Одн, ЕС
B. squarrosus L. – Одн, СПЕ
Calamagrostis epigeios (L.) Roth. – Мн, ПАЛ

- Cynodon dactylon* (L.) Pers. – Мн, СПЕ
- Dactylis glomerata* L. – Мн, ПАЛ
- Dasypyrum villosum* (L.) Roth
(*Haynaldia villosa* (L.) Schur) –
Одн, СР
- Digitaria sanguinalis* (L.) Scop. – Одн,
ЕСП
- Elytrigia elongata* (Host) Nevski – Мн,
СЕС, Бараколь
- E. intermedia* (Host) Nevski – Мн,
СПЕ
- E. maeotica* (Procud.) Procud. – Мн,
П
- E. nodosa* (Nevski) Nevski – Мн, Э
- E. repens* (L.) Nevski – Мн, ПАЛ
- E. scythica* (Nevski) Nevski (*E.*
geniculata (Trin.) Nevski ssp.
scytica (Nevski) Tzvel.) – Мн, Э,
Коклюк, Бараколь
- Festuca callieri* (Hack.) Markgraf –
Мн, ВС
- F. pratensis* Huds. – Мн, ПАЛ, Бара-
коль
- F. rupicola* Heuff. (*F. sulcata* (Hack)) –
Мн, СЕС
- F. valesiaca* Gaudin. s.l. – Мн, СПЕ
- Gaudinopsis macra* (Bieb.) Eig. – Одн,
ПА
- Hordeum bulbosum* L. – Одн, СП
- H. geniculatum* All. – Одн, СП
- H. leporinum* Link. – Одн, СП
- H. murinum* L. – Одн, ЕС
- Koeleria brevis* Stev. (*K. degenii*
Domin) – Мн, П
- K. cristata* (L.) Pers. – Мн, ГОЛ, Ба-
раколь
- K. lobata* (Bieb.) Roem. et Schult. –
Мн, СР
- Lolium perenne* L. – Мн, ЗП, Бара-
коль
- Melica monticola* Prokud. – Мн, СЭ
- M. taurica* C.Koch – Мн, СП
- M. transsilvanica* Schur – Мн, ПК
- Milium effusum* L. – Мн, ГОЛ
- M. vernale* Bieb. – Одн, СП
- Nardurus krausei* (Regel) V.Krecz. et
Bohr. – Одн, СП
- Phleum paniculatum* Huds. – Одн, СП,
Бараколь
- P. phleoides* (L.) Karst. – Мн, ПАЛ
- P. pratense* L. – Мн, ПАЛ
- Pholiurus pannonicus* (Host) Trin. –
Одн, ПК
- Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex
Steud. – Мн, ГОЛ
- Piptatherum holciforme* (Bieb.) Roem.
et Schult. – Мн, СП
- P. virescens* (Trin.) Boiss. – Мн, СП
- Poa bulbosa* ssp. *vivipara* (Koel.)
Arcang – Мн, СПЕ
- P. compressa* L. – Мн, ЕС
- P. nemoralis* L. – Мн, ГОЛ
- P. pratensis* L. – Мн, ГОЛ
- P. sterilis* Bieb. – Мн, П
- Psilurus incurvus* (Gouan.) Schinz. et
Thell. – Одн, СР
- Puccinellia distans* (Jacq.) Parl. – Мн,
ЗП, Бараколь
- P. fominii* Bilyk. ПК. – Мн, ЗП, Бара-
коль
- P. gigantea* (Grossh.) Grossh. (*Atro-
pis convoluta* Griseb.) – Мн, ПК
[9]
- Stipa brauneri* (Pacz.) Klok.** – Мн,
КК***
- S. capillata* L.** – Мн, СПЕ***
- S. lessingiana* Trin. et Rupr.** – Мн,
ПК***
- S. lithophila* P.Smirn.** – Мн,
Э*(***)
- S. pontica* P.Smirn. – Мн, ВС
- S. pulcherrima* C.Koch. – Мн, СЕС
- S. syreistschikowii* P.Smirn.** – Мн,
ВС
- S. tirsia* Stev.** – Мн, ПК***
- S. ucrainica* P.Smirn.** – Мн, П***
- Taeniatherum asperum* (Simonk.)
Nevski – Одн, СЕС
- T. crinitum* (Schreb.) Nevski – Одн,
СП
- Polygalaceae**
- Polygala anatolica* Boiss. et Heldr. –
Мн, ВС
- P. major* Jacq. – Мн, Е

Polygonaceae

- Fallopia convolvulus* (L.) A.Love
(*Polygonum convolvulus* L.) – Одн,
ГОЛ
Persicaria lapathifolia (L.) S.F.Gray
(*Polygonum persicaria* L.) – Одн,
ПАЛ
P. maculata (Rafin.) A. et D.Love
(*Polygonum persicaria* L.) – Одн,
ПАЛ
Polygonum aviculare L. s.l. – Одн,
ГОЛ
Rumex confertus Willd. – Мн, ПАЛ
R. patientia L. – Мн, А

Primulaceae

- Anagallis arvensis* L. – Одн, ЕСП
A. foemina Mill. (*A. caerulea* Schreb.) –
Одн, ЕСП
Androsace elongata L. – Одн, ЕСП
A. maxima L. (*A. turczaninowii* Freyn) –
Одн, ПАЛ

Ranunculaceae

- Adonis flammea* Jacq. – Одн, СЕС
A. vernalis L. *** – Мн, ЕАС
Batrachium trichophyllum (Chaix)
Bosch – Мн, ПАЛ
Ceratocephala falcata (L.) Pers. – Одн
Clematis vitalba L. – К(Л), ЕС
Consolida divaricata (Ledeb.) Schro-
ding. – Одн, ПЕС
C. paniculata (Host) Schur – Одн
Delphinium fissum Waldst. et Kit.* –
Мн, КК** (***)
Ficaria verna Huds. – Мн, Е
Myosurus minimus L. – Одн, ЗП, Ба-
раколь
Nigella segetalis Bieb. – Одн, ПА, Ба-
раколь [9]
Pulsatilla taurica Juz.* – Мн, Э,
др** (***)
Ranunculus illyricus L. – Мн, ЕС
R. oxyspermus Willd. – Мн, СПЕ
R. sceleratus L. – Одн, ПА, Бараколь
Thalictrum minus L. – Мн, ПАЛ

Resedaceae

- Reseda lutea* L. – Мн, ЕСП
R. luteola L. – Мал-Мн, ЕСП

Rhamnaceae

- Frangula alnus* Mill. – К, ЗП
Paliurus spina-christi Mill. – К, СП
Rhamnus cathartica L. – Д-К, ЗП

Rosaceae

- Agrimonia eupatoria* L. – Мн, ЕС
Amygdalus communis L. – Д, А
A. nana L. – К, ПК
Cerasus avium (L.) Moench – Д-К,
ГОЛ
Cotoneaster tauricus Pojark.* – К,
Э***
Crataegus curvisepala Lindm. – К, Е
C. karadaghensis Pojark.* – К, Э***
C. monogyna Jacq. – Д-К, ЕС
C. orientalis Pall, ex Bieb. – Д-К, ВС
C. pojarkovae Kossyach.* – Д-К, Э**, I
из R (***) (1 экз. обнаружен Ле-
туховой)
C. sphaenophylla Pojark.* – Д-К,
Э***
C. taurica Pojark.* – К, Э***
Filipendula vulgaris Moench. – Мн,
ЗП
Fragaria campestris Slev. – Мн, П
Geum urbanum L. – Мн, ЗП
***Malus sylvestris* Mill.** – Д, А
Potentilla argentea L. – Мн, ПАЛ
P. astracanicum Jacq. – Мн, П
P. canescens Bess. – Мн, ПАЛ
P. obscura Willd. – Мн, ЕС
P. pilosa Willd. – Мн, ЕС
P. recta L.s.l.- Мн, СПЕ
P. reptans L. – Мн, ЗП
P. taurica Willd. ex Schlecht. – Мн,
КК
P. umbrosa Stev.*** – Мн, СЭ
Poterium polygamum Waldst. et Kit. –
Мн, ЕСП
Prunus spinosa L. – К, ПК
Pyrus communis L. – Д, ЕСП
P. elaeagnifolia Pall. – Д-К, КБМ
P. communis L. × *P. elaeagnifolia*
Pall. – Д, К
Rosa andegavensis Bast. (*R. litvinova*
Chrshan.) – К, П
R. canina L. – К, ЕСП

R. corymbifera Borkh. – К, ЕСП
R. diplodonta Dubovik – К, СЭ
R. gallica L. – К, ЕБС
R. pygmaea Bieb. – К, Э др
R. tomentosa Smith. – К, ЕСП
R. turcica Rouy (*R. horrida* Fisch. ex
Crep) – К, ВС
Rubus anatolicus (Focke) Focke ex
Hausskn. – К, СП
R. caesius L. – К, ЗП
R. tauricus Schlecht. ex Juz. – К, СЭ
Sorbus graeca (Spach) Lodd. ex
Schauer. – Д, ВС

Rubiaceae

Asperula kotovii Klok. (*A. vestita* V.
Krecz.) – Мн, СЭ
A. supina Bieb. – Мн, Э
A. taurica Pacz. – Мн, КК
Crucianella angustifolia L. – Одр, СР
Cryciata taurica (Pall. ex Willd.) Soo'
(*Galium tauricum* (Pall. ex Willd.)
Roem. et Schult.) – Мн, ПА
Galium aparine L. – Одр, ГОЛ
G. biebersteinii Ehrend. (*Asperula*
galioides Bieb.) – Мн, КК
G. humifusum Bieb. (*Asperula humifusa*
(Bieb.) Bess.) – Мн, ПЕС
G. mollugo L. – Мн, ЗП
G. odoratum (L.) Scop. (*Asperula*
odorata L.) – Мн, ПАЛ
G. pseudorivale Tzvel. (*Asperula*
aparine auct.)*** – Мн, ЕСП
G. ruthenicum Willd. – Мн, ЗП
G. tenuissimum Bieb. – Одр, ПЕС
G. verticillatum Danth. – Одр, СП
G. verum L. – Мн, ПАЛ
Sherardia arvensis L. – Одр, ЕСП

Rutaceae

Dictamnus gymnostylis Stev. – Мн,
СЕ
Haplophyllum suaveolens (DC.) G. Don
fil. (*H. ciliatum* Griseb.) – Мн,
ККМ

Salicaceae

Populus alba L. (*P. bolleana* Larcke) –
Д, ЗП

Populus italica (Du Roi) Moench – Д,
А

Salix alba L. – Д, ЗП

Salix purpurea L. – Д, ПАЛ

Santalaceae

Thesium arvense Horvatovsky – Мн,
СПЕ

Saxifragaceae

Saxifraga tridactylites L. – Одр, ЕС

Scrophulariaceae

Linaria genistifolia (L.) Mill. (*L.*
pontica Kuprian.) – Мн, КК
L. simplex (Willd.) DC. – Одр, СР
L. vulgaris Mill. – Мн, ЗП
Melampyrum argyrocotum (Fisch ex
Ledeb.) K.-Pol.* – Одр, ПК
M. arvense L. – Одр, Е
Odontites vulgaris Moench (*O. serotina*
(Lam.) Dumort) – Одр, ПАЛ
Orthanthella lutea (L.) Ranschert –
Одр, СЕС
Scrophularia bicolor Smith (*S. canina*
auct.) – Мн, ЕС
S. scopolii Hoppe ex Pers. – Мн, ЕСП
[8]
Verbascum densiflorum Bertol. (*V.*
thapsiforme Schrad.) – Мал, ЕС
V. lychnitis L. – Мал, ЕС
V. marschallianum Ianina (*V. austriacum*
Schott, *V. orientale* Bieb.) – Мн,
ПК
V. orientale (L.) All. (*Celsia orientalis*
L.)*** – Одр, СП
V. spectabile Bieb. – Мал-Мн, ККМ
Veronica arvensis L. – Одр, ЕСП
V. chamaedrys L. – Мн, ЗП
V. hederifolia L. – Одр, ЮП
V. multifida L. – Мн, ПЕС
V. officinalis L. – Мн, ЕСП
V. persica Poir. – Одр, ЕСП
V. polita Fries (*V. didyma* auct., non
Ten.) – Одр, ЮП
V. praecox All. – Одр, ЕС
V. spicata L. – Мн, ПАЛ
V. triphyllos L. – Одр, ЕСП
V. verna L. – Одр, ЗП

Solanaceae

- Hyoscyamus niger* L. – Мал, ПАЛ
Lycium barbarum L. – К, А
Solanum dulcamara L. – Мн, ЕС
S. zelenetzkyi Pojark.* – Оди, Э***

Tamaricaceae

- Tamarix ramosissima* Ledeb. – К,
ЮП
T. tetrandra Pall, ex Bieb. – К, ВС

Thymelaeaceae

- Thymelaea passerina* (L.) Coss. et
Germ. – Оди, ЕСП

Typhaceae

- Typha angustifolia* L. – Мн, ГОЛ
T. latifolia L. – Мн, ГОЛ

Ulmaceae

- Ulmus minor* Mill. (*U. carpinifolia*
Rupp. ex Suckow.) – Д, ЕСП

Urticaceae

- Urtica dioica* L. – Мн, ГОЛ

Valerianaceae

- Valeriana tuberosa* L. – Мн, СЕС
Valerianella carinata Loisel – Оди, ЕС
V. coronata (L.) DC. – Оди, ЕСП
V. costata (Stev.) Betcke – Оди, СР
V. locusta (L.) Laterrade – Оди, ЕС
V. pumila (L.) DC. – Оди, СП
V. turgida (Stev.) Betcke – Оди, ВС

Verbenaceae

- Verbena officinalis* L. – Мн, ГОЛ

Violaceae

- Viola alba* Bess** – Мн, ЕС***
V. arvensis Murr. – Оди, ГОЛ
V. kitaibeliana Schult. – Оди, СЕС
V. odorata L. – Мн, ЕС
V. suavis Bieb. – Мн, СР

Vitaceae

- Vitis vinifera* L. – Л, А

Zygophyllaceae

- Tribulus terrestris* L. – Оди, ЮП
Zygophyllum fabago L. – Мн-Пкч, СП

Флора высших сосудистых растений района Узунсырта насчитывает 769 видов из 363 родов и 78 семейств. Ведущие семейства – *Asteraceae* – 93 вида, *Poaceae* – 80, *Fabaceae* – 78, *Brassicaceae* – 52, *Lamiaceae* – 45, *Rosaceae* – 42, *Caryophyllaceae* – 33, *Apiaceae* – 32, *Scrophulariaceae* – 25, *Chenopodiaceae* – 23.

Количество растений со средиземноморским типом ареала составляет 46,5%. Характер распределения видов по географическим элементам указывает на близость флоры к странам Средиземноморья. В составе флоры отмечено 33 эндемичных вида Крыма (для 14 видов эндемичный статус сомнителен [14, 15]); 72 вида (10,6%) относятся к различным категориям охраняемых растений [10–12]. Древесные представлены 46 видами (6,5%) (в том числе 16 видов деревьев, 27 – кустарников).

Весь исследуемый район подвергается достаточно интенсивному антропогенному воздействию в виде рекреации, неконтролируемого выпаса скота, сбора лекарственных трав, распашки земли при расширении сельскохозяйственных угодий. Особая опасность угрожает уникальной экосистеме замкнутой Баракольской котловины, поскольку в нее поступают ядовитые химические соединения с сельхозугодий, сточные воды пос. Наниково и со свалки мусора, расположенной у восточного края котловины.

Природный комплекс, включающий хребет Узунсырт, гору Коклюк и Баракольскую котловину, согласно Постановлению Верховного Совета Автономной республики Крым 1998 г. “О резервировании ценных природных территорий для последующего заповедывания” отнесен к приоритетным

территориям по сохранению биоразнообразия в Крыму и включен в перспективную сеть территорий природно-заповедного фонда Крыма в качестве памятника природы [16]. Только реализация данного проекта может обеспечить сохранение уникальной природы этого уголка Восточного Крыма, в том числе растительного покрова с комплексом редких и исчезающих растений крымской флоры.

ЛИТЕРАТУРА

1. Муратов М.В. Геологический очерк восточной оконечности Крымских гор // Тр. Моск. геол.-развед. ин-та. 1937. Т. 7. С. 21–121.
2. Клюкин А.А. Геолого-географические объекты // Курорт Коктебель. Киев: Наук. думка, 1997.
3. Захаржевский Я.В. О восточной границе субтропиков Крыма // Метеорология, климатология и гидрология. Киев: Вища шк., 1975. Вып. 11. С. 67–70.
4. Малеев В.П. Растительность причерноморских стран (Эвксинской провинции Средиземноморья), ее происхождение и связи // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. 1938. Т. 4. С. 135–251.
5. Федоров А.А. Фитохории европейской части СССР // Флора европейской части СССР. Л.: Наука, 1979. С. 10–27.
6. Дидух Я.П. Растительный покров Горного Крыма. Киев: Наук. думка, 1992.
7. Дзенс-Литовская Н.Н. Почвы и растительность Степного Крыма. Л.: Наука, 1970. 156 с.
8. Голубев В.Н., Корженевский В.В. Методические рекомендации по геоботаническому изучению и классификации растительности Крыма. Ялта: ГНБС, 1985. 37 с.
9. Сарандинаки В.Н. К флоре Восточного Крыма: Систематический список дикорастущих растений Карадага и прилегающих районов // Тр. Карадаг. биол. станции. 1930. Вып. 3. С. 13–38; 1931. Вып. 4. С. 145–227.
10. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: Мир и семья-95, 1995. 990 с.
11. Голубев В.Н. Биологическая флора Крыма. Ялта: Гос. Никит. ботан. сад. 1984. 217 с. Деп. в ВИНТИ 07.08.84, № 5770-84 Деп.
12. Красная книга Украины. Киев: Укр. энциклопедия, 1996. 602 с.
13. Материалы к Красной книге Крыма. Симферополь: Таврия-Плюс, 1999. 164 с. (Вопр. развития Крыма; Вып. 11).
14. Ена А.В. Эндемики во флоре Крыма // Биологическое и ландшафтное разнообразие Крыма: Проблемы и перспективы. Симферополь: Таврия-Плюс, 1999. С. 62–66. (Вопр. развития Крыма; Вып. 11).
15. Ена А.В. Аннотированный чеклист эндемиков флоры Крыма // Укр. ботан. журн. 2001. Т. 58, № 6. С. 667–677.
16. Выработка приоритетов: Новый подход к сохранению биоразнообразия в Крыму. Вашингтон: BSP, 1999. 258 с.

Карадагский природный заповедник
НАН Украины, Крым, Феодосия,
Учреждение Российской академии наук
Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН,
Москва

Поступила в редакцию 6.02.2007 г.

SUMMARY

Mironova L.P., Shatko V.G. Synopsis of flora within the area of Uzunsyrt Ridge and Barakol Hollow in the Eastern Crimea

The region under study is a peculiar natural formation in the Eastern Crimean Mountains. The synopsis, compiled as a result of long-term survey, includes 769 species belonged to 363 genera and 78 families. Among them there are 33 species, endemic for the Crimea, and 72 species, attributed to the different categories of rarity.

УДК 502.75+632.51+925.17/19

ОСНОВНЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ УРБАНОФЛОРЫ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ

С.Д. Шлотгауэр

Южная половина российской части Дальнего Востока является уникальным регионом. Специфика видового разнообразия этой территории заключается в том, что здесь проходит крупнейший на континенте рубеж между Циркумбореальной и Восточноазиатской хвойно-широколиственной ботанико-географическими областями, что в сочетании со сложным рельефом определяет мозаичность растительного и животного мира.

Это сфера контакта шести различных по генезису формаций растительного мира: берингийской, маньчжурской, ангаридской, урало-сибирской, монголо-даурской и горно-тундровой, представленных на сравнительно небольшом пространстве в бассейне Амура [1]. Большая часть из них находится на пределах своего распространения и характеризуется неустойчивостью биотического потенциала. Между тем, обладая богатыми природными ресурсами, Приморье и Приамурье с середины XIX в. явились ареной активного освоения. В начале XX в. были заложены основные транспортные коммуникации, появились сотни селений, выросли первые города на Уссури и Амуре и порты на тихоокеанском побережье. В середине XX в. на их базе возникли крупные промышленные комплексы (Комсомольск-на-Амуре, Амурск, Арсеньев, Находка, Рудная Пристань и др.).

Промышленные комплексы на Дальнем Востоке являются не только примером коренного изменения природных экосистем, но и источником постоянной трансформации растительного покрова. Чужеродные естественным экосистемам города становятся стрессогенным фактором для коренной растительности, которая для существования в измененных условиях требует воспроизводства природной среды. Из всех видов воздействий наиболее кардинальным по степени нарушения природной среды является урбанизация. Урбаносистемы представляют собой особый тип экосистем, характеризующийся низкой устойчивостью и неспособностью к саморегуляции.

Важнейшим фактором стабилизации городской среды и зон интенсивного освоения является растительный покров. В связи с этим изучению флоры и растительности городов посвящается большое число работ. Центральное место среди них занимают исследования по урбанофлористике, особенно по адвентивным растениям [2–5].

Растительный покров российской части Дальнего Востока в связи с ростом объемов грузоперевозок из стран бассейна Тихого океана, претерпевает в настоящее время интенсивное пополнение заносными видами. Этому благоприятствует сведение лесов из-за лесопромышленных рубок, принявших в последнее время бесконтрольный характер [6].

В связи с экстремально засушливыми сезонами последнего десятилетия около половины лесных формаций (45%) этого региона характеризуется пожароопасным состоянием. С ростом городов и поселков, уничтожением коренных формаций и развитием на их месте вторичных лугов и пустошей масштабы возгораний участились. Если в 1921 г. площадь пожаров в 10 тыс. га считалась значительной, то в начале XXI в. ежегодные размеры возгораний оценивают от 100 тыс. га до 1,5–5 млн га. Если раньше катастрофические пожары наблюдались только в засушливые годы (1921, 1949, 1956, 1976 и т.д.), сейчас почти ежегодно (1998, 2001) и даже 2 раза в год – весной и осенью, как это случилось в 1998 и 2001 г. [7]. Если в XIX в. лесные пожары способствовали освоению территории (подсечное земледелие, прожигание покосов), а ущерб от палов выражался в нежелательной смене растительности на ограниченных территориях, то сегодня речь идет об угрозе существования формаций неморального типа растительного покрова, сокращении уникального биоразнообразия, исчезновении отдельных ключевых видов растений и животных [8].

Обезлесивание территории, создание крупных промышленных комплексов, расширение сети шоссейных и железных дорог, где еще 50 лет назад была вековая тайга, способствовали активному проникновению в Приамурье в течение последних 15 лет более 100 видов заносных растений, ранее не приводимых в современных сводках, в том числе: *Hieracium aurantiacum*, *Saussurea amara*, *Cameliana microcarpa*, *Pimpinella saxifraga*, *Vicia sativa*, *Galium spurium*, *Verbascum nigrum*, *V. thapsus*, *Nicotiana rustica*, *Madia glacialis* и др. [8].

Наиболее активным “поставщиком” адвентивных видов являются крупные железнодорожные узлы транссибирской магистрали (Хабаровск, Усурийск, Биробиджан), морские и речные порты (Владивосток, Находка, Николаевск-на-Амуре и Советская Гавань). Обычно эти зоны являются центрами наибольшей концентрации новых видов и источниками их дальнейшего расселения. В транспортных узлах обычно создаются особые условия для натурализации чужеродных компонентов флоры. Прежде всего, к ним относятся дренирующие свойства субстрата, позволяющие “сбрасывать” излишнюю влагу в период муссонных дождей, и глубокое прогревание гравийно-галечного материала железнодорожного полотна и откосов, легкость заноса диаспор подвижным транспортом, отсутствие конкуренции со стороны эдификаторных видов бореального происхождения. Это определяет активное продвижение к тихоокеанскому побережью видов, широко распространенных в континентальных районах Европы и

Азии: *Anisantha diantra*, *Avena pesica*, *Bromus commutatus*, *Achillea nobilis* и др.

В последние годы резко изменилась картина расселения видов урбанофлоры в окрестностях крупных городов – Владивостока, Хабаровска, Благовещенска-на-Амуре, Свободного. Роль последнего как очага формирования урбанофлоры на Среднем Амуре продолжает уверенно увеличиваться в связи с созданием космодрома. Во флоре Хабаровска насчитывается 671 вид сосудистых растений, из них адвентивные виды составляют 260 (38,7%), апофиты – 245 (36,3%), индигенные – 256 (22,6%) [4]. В начале 1960-х годов в Комсомольске-на-Амуре сформировался крупнейший в Приамурье центр синантропной флоры. Степень адвентизации его составляла 34% от всей урбанофлоры [5]. В настоящее время адвентивная флора Комсомольска-на-Амуре представлена 123 видами растений, что составляет 24,3% от всей флоры города. Экономический спад производства в техноэкополисе способствовал снижению адвентизации урбанофлоры [9].

Большой интерес представляет адвентизация флоры островных экосистем российской части Дальнего Востока. Во флоре Южно-Сахалинска и окрестностей ранее отмечалось свыше 12% заносных видов от всей флоры города [2]. Для о-ва Кунашир приводилось 146 адвентивных видов растений, что составило 7% индигенной флоры. Юг Камчатского полуострова содержал 12,8% адвентивного элемента от общего числа видов. Флора адвентивных растений прихотских районов выглядит несколько богаче, чем приколымских и чукотских, но и она составляет только 1,5% от состава всей флоры [2,10].

Адвентивные растения на Дальнем Востоке разнообразны по своему происхождению. Явное преобладание получили общие с Европой виды, которые составляют 60% от всех заносных растений. На долю североамериканских видов приходится 12,1%. Примерно одинаково число средиземноморских (7,8%) и азиатских (8,1%) видов, один вид зафиксирован из Африки [4, 5]. По данным Т.Н. Нечаевой [3], в Приморском крае обнаружено около 500 видов адвентивных растений, что составляло 12% видового состава от всей флоры. После детальной инвентаризации Уссурийского очага адвентивной флоры общее число представителей возросло до 20% флоры [2, 11]. Это произошло в результате слияния двух крупнейших урбанофлор – Уссурийской и Владивостокской. Постоянное пополнение адвентивными видами урбаносистемы Владивостока происходило и происходит через морской порт и железнодорожный узел с ввозимыми из-за рубежа грузами.

Поступающие в сельское хозяйство Уссурийского района соя и зерновые для переработки на масложирокомбинате содержали значительное число семян инорайонных видов растений, которые постепенно внедрялись в растительные группировки города. Некоторые из заносных видов растений являлись однолетниками субтропического или тропического происхождения (*Melo dudaim*, *Citrullus colocynthis*, *Sesbania exaltata*, *Sorghum sudanense* и др.). Из-за поздней холодной весны и осенних ранних заморозков большинство этих видов растений не успевает образовывать семена. Это в значительной степени снижает угрозу адвентизации флоры Приморья и, особенно, Приамурья [11].

В результате хозяйственной деятельности в городах и окрестностях создаются совершенно новые субстраты, которых ранее не было в природе: извлеченные на поверхность глубинные горные породы, отвалы золы, отходы, образующиеся при дроблении, обогащении руды (пос. Солнечный) и выплавке металла из руды – шламы и шлаки (Комсомольск-на-Амуре); отходы промышленных предприятий, нередко с высокой концентрацией тяжелых металлов или повышенной радиоактивностью. Эти новые субстраты заселяются растениями и становятся ареной их микроэволюции. Уже давно выявлено, что на субстратах, содержащих высокие концентрации мышьяка, кадмия, меди, свинца, естественный отбор направлен на возникновение рас, толерантных по отношению к этим соединениям. В местах, где естественная радиация превышает фоновый уровень, возникает генетическое разнообразие, которое может привести к появлению в результате естественного отбора местных эдафических рас растений. При этом возникает богатое разнообразие мутантных клонов. Близкое залегание оловорудных тел в Солнечном районе явилось причиной появления разновидностей в родах *Potentilla*, *Sedum*, *Aquilegia* и *Taraxacum* [5, 9].

Способность того или иного вида давать начало экотипам, а затем и эдафическим эндемам определяется его генетической системой. Полиплоидия, нередко имеющая место у некоторых таксонов при поселении их на необычных субстратах, вероятно, ускоряет появление эдафических эндемиков. Можно уже сегодня предвидеть возникновение многочисленных рас у видов растений, обитающих на техногенных субстратах и очень загрязненных местообитаниях в Амуро-Комсомольском техноэкополисе.

Узколокальное микровидообразование и спонтанная гибридизация свойственны не только техногенным субстратам, но и вообще территориям, освободившимся от коренной флоры. Примером является образование микровидов после окончания последнего оледенения в Европе. Образовавшийся флористический “вакуум” колонизовали представители родов, способные к быстрому микровидообразованию на основе явлений апомиксиса [12].

Урбаносистемы предоставляют огромную возможность и для интрогрессивной гибридизации, которая обычно имеет место в поясе контакта ареалов викарирующих видов и особенно распространена при катаклизмах, приводящих к частичному налеганию ареалов родственных видов. Занос адвентивных видов облегчает контакты родственных туземных и антропохорных представителей флоры, способствуя спонтанной гибридизации.

Анализ видовых списков урбанофлор крупных городов Дальневосточного региона показал аномалии в головных частях их спектров. По сравнению с индигенными флорами в них резко уменьшилась численность семейства *Cyperaceae*, обычно входящего в тройку ведущих семейств. Резкое усиление веса *Fabaceae*, *Brassicaceae*, *Polygonaceae*, *Caryophyllaceae* и *Apiaceae* происходит за счет адвентивного компонента, который составляет в указанных семействах 50, 52, 44,4, 40, 30,9% соответственно. Большинство представителей, относящихся к этим семействам, по своей экологии являются преимущественно термофильными видами [12]. Они хорошо осваивают аридизированные местообитания городов, особенно промышленные и селитебные зоны.

Для них характерны устойчивость к засухе, перепадам температур и уплотнению субстрата. Эти экологические приспособления позволяют легко

осваивать урбанизированные зоны региона, который существенно отличается по своим природным условиям от территорий-поставщиков адвентивной флоры.

Доминирование в урбанофлорах видов семейств *Asteraceae* и *Poaceae* объясняется их высокой семенной продуктивностью, различной жизненной стратегией и приспособлениями к экстремальным условиям обитания [12, 13].

Таким образом, под влиянием факторов, постоянно действующих в дальневосточных городах, идет процесс сближения урбанофлор различных природных зон за счет утраты региональной специфики, замещения автохтонных форм аллохтонными, реликтовых – космополитными. Унификация флор городов и их окрестностей неизбежно сопровождается снижением видового разнообразия и устойчивости по отношению ко всякого рода внешним воздействиям. При разрушении пожарами коренных сообществ происходят исчезновение слагающих фитоценоз реликтовых неморальных компонентов и замена их видами с широкими ареалами.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Сочава В.Б.* Географические аспекты сибирской тайги. Новосибирск: Наука, 1980. 254 с.
2. *Харкевич С.С.* Основные черты становления дальневосточного очага адвентизации флоры и синантропизации растительности // Проблемы изучения адвентивной флоры СССР: Материалы совещ., 1-3 февраля 1989 г. М.: Наука, 1989. С. 89–91.
3. *Нечаева Т.И.* Динамика адвентивного элемента во флоре Приморского края // Там же. С. 108–109.
4. *Антонова Я.А.* Особенности формирования адвентивной флоры в Приамурье // Там же. С. 98–99.
5. *Шлотгауэр С.Д.* Антропогенная динамика растительности Хабаровского края // Вестн. ДВО РАН. 1993. № 6 (52). С. 84–90.
6. *Выводцев Н.В.* Анализ основ управления лесами // Охрана лесов от пожаров в современных условиях. Хабаровск, 2002. С. 27–31.
7. *Грек В.С.* Пожароопасная напряженность и состояние окружающей среды на юге Хабаровского края // Охрана лесов от пожаров в современных условиях. Хабаровск, 2002. С. 191–194.
8. *Шлотгауэр С.Д., Крюкова М.В., Антонова Л.А.* Сосудистые растения Хабаровского края и их охрана. Хабаровск; Владивосток: Дальнаука, 2001. С. 195.
9. *Бабкина С.В.* Таксонометрический анализ сосудистых растений города Комсомольска-на-Амуре // Науч. альманах: Естеств.-геогр. исслед. Комсомольск-на-Амуре, 2001. С. 47–51.
10. *Ворошилов В.Н.* Определитель растений советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. С. 672.
11. *Буч Т.Г.* Итоги изучения адвентивной флоры Приморского края (1973–1988) // Проблемы изучения адвентивной флоры СССР: Материалы совещ., 1–3 февраля 1989 г. М.: Наука, 1989. С. 109–111.
12. *Мальшев Л.И.* Изменение флор земного шара под влиянием антропогенного давления // Биол. науки. № 3. С. 15–20.
13. *Березуцкий М.А.* Антропогенная трансформация флоры // Ботан. журн. 1999. Т. 84, № 6. С. 8–15.

Институт водных
и экологических проблем ДВО РАН,
Хабаровск

Поступила в редакцию 12.04.2007 г.

Shlotgauer S.D. The main appropriateness of urban flora establishment in the Far East of Russia

The main characteristics of the Far Eastern urban flora are described. The tendency of indigenous species substitution by strange plants has been revealed as a consequence of management and fires.

УДК 581.526

**НЕКОТОРЫЕ ИТОГИ
ИЗУЧЕНИЯ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ АДОНИСА
ВЕСЕННЕГО И ВОЛЖСКОГО
(*ADONIS VERNALIS* L. И *A. WOLGENSIS* STEV.)
В БАССЕЙНЕ СРЕДНЕЙ ВОЛГИ**

В.Н. Ильина, С.В. Саксонов

Ценопопуляционные исследования в совокупности с мониторингом растительных сообществ составляют информативную базу для познания и сохранения фиторазнообразия на территории бассейна Средней Волги. В ходе работ по выяснению особенностей развития ценопопуляций растений особое место занимает определение адаптационных механизмов редких представителей местной флоры к изменяющимся условиям окружающей среды, особенно при неуклонно возрастающей сельскохозяйственной эксплуатации территории [1–3].

Одним из объектов наших исследований был избран род Адонис (*Adonis* L.). Представители этого таксона интересны в научном и практическом отношении. Род *Adonis* объединяет 20 видов однолетних и многолетних травянистых растений [4].

На территории России и стран СНГ произрастает 16 видов – 10 многолетних и 6 однолетних; в Самарской и сопредельных областях (только три из них: *Adonis vernalis* L., *A. wolgensis* Stev. и *A. aestivalis* L. [5, 6].

Адонис весенний в Самарской обл. чаще встречается в центральных и северных районах. Вид заметно сокращает ареал и общую численность, в связи с чем занесен в региональную Красную книгу.

Адонис волжский произрастает в лесостепных и степных районах Самарской обл., предпочитая черноземные почвы и светлые открытые места. В Больше-Черниговском и Больше-Глушицком районах отмечены многочисленные популяции адониса волжского, сохранившиеся на нераспаханных плакорных участках степей. Под влиянием антропогенной нагрузки число его местообитаний сильно сократилось. Этот вид, как и первый, предложен к внесению в Красную книгу области.

Исследования *A. vernalis* в бассейне Средней Волги уже проводились в 1960–1970-е гг. и были посвящены изучению урожайности, онтоморфогенеза

и семенного размножения вида [7–9]. Таким образом, изучение адониса осуществляется нами после долговременного перерыва, что без сомнения важно для определения динамических тенденций популяций в данном фрагменте ареала. При этом используют стационарные, полустационарные и маршрутные методы. Мониторинг местообитаний вида осуществляют в центральных и северо-восточных административных районах Самарской и западных районах Оренбургской областей. Основными стационарными участками являются ООПТ “Дубовая роща” (Самара), “Гора Копейка” (Похвистневский р-он Самарской обл.), “Лысая гора” и “Красная гора” (Красноярский р-он Самарской обл.) и “Гора Зеленая” (Елховский р-он Самарской обл.).

Природные ценопопуляции адониса волжского исследуются нами впервые. Мониторинг популяций *A. wolgensis* проводится в центральных, восточных и южных районах Самарской и юго-западных районах Оренбургской областей. Стационарные участки находятся на территории памятников природы “Каменный овраг” (Кинельский р-он Самарской обл.), в Коптевом овраге (Красноглинский р-он г. Самара), урочище Грызлы (Больше-Черниговский р-он Самарской обл.) и в окрестностях с. Курманаевка (Курманаевский р-он Оренбургской обл.).

Уточняются ареалы двух видов рода *Adonis* в бассейне Средней Волги, подробно рассматриваются вопросы экологии, фитоценотической приуроченности, закономерности морфогенеза и ритма сезонного и погодичного развития особей. В ходе работ нами использовались известные методики исследования ценопопуляций растений [10–12].

Для определения в природе стадий большого жизненного цикла адониса весеннего нами использованы разработанные ранее диагнозы онтогенетических состояний [4, 13]. По некоторым данным, длительность онтогенеза *A. vernalis* превышает 100–150 лет [4, 8, 14]. Онтоморфогенез адониса волжского, по нашим данным, сходен с таковым у первого вида. К тому же, другие ценопопуляционные характеристики двух модельных видов имеют общие закономерности. Из обследованных ценопопуляций видов рода *Adonis* более 70% являются неполночленными (табл. 1). Онтогенетические спектры характеризуются преобладанием в них зрелых и стареющих генеративных особей (до 70–85% растений). Число ювенильных и сенильных растений невелико. В онтогенетических спектрах изученных ценопопуляций процент виргинильных особей выше в местообитаниях на открытых светлых, хорошо прогреваемых участках. Большинство особей в составе исследованных нами в 2003–2005 гг. ценопопуляции *A. vernalis* и *A. wolgensis* отнесены нами ко второму уровню жизненности. Они имеют средние показатели всех линейных признаков, на побегах отмечены механические повреждения и погрызы.

В природных ценопопуляциях проростки адонисов появляются из семян в год их созревания. Отсутствие в почве жизнеспособного семенного материала различного возраста (прошлого сезона и старше) неоднократно указывалось различными исследователями [7, 15].

В целом редкость *A. vernalis* и *A. wolgensis* может быть объяснена следующими причинами. Во-первых, местообитания испытывают интенсивную сельскохозяйственную нагрузку (распашка, перевыпас, палы, сенокошение). Многие участки также подвержены значительной рекреационной нагрузке

Таблица 1

Соотношение особей адонисов разных онтогенетических групп
в некоторых изученных ценопопуляциях

Вид	Местообитание и год исследования	Онтогенетическая группа, %				
		p	j	im	v	g ₁
Адонис весенний	Дубовая роща (Самара) 2004	3,4	–	3,4	12,3	9,3
	2005	–	–	–	0,5	22,4
	Гора Зеленая (Елховский р-он, Самарская обл.), 2005	–	0,9	6,0	14,5	15,4
	Серноводский шихан (Сергиевский р-он, Самарская обл.), 2005	2,4	–	5,7	8,6	14,3
Адонис волжский	Каменный овраг (Кинельский р-н, Самарская обл.) 2003	–	2,4	3,5	16,6	20,1
	2004	3,2	–	–	8,3	28,5
	2005	1,2	–	2,4	24,0	26,4

Вид	Местообитание и год исследования	Онтогенетическая группа, %			
		g ₂	g ₃	ss	s
Адонис весенний	Дубовая роща (Самара) 2004	23,5	48,1	–	–
	2005	43,5	32,1	1,5	–
	Гора Зеленая (Елховский р-он, Самарская обл.), 2005	32,4	28,6	2,2	–
	Серноводский шихан (Сергиевский р-он, Самарская обл.), 2005	33,6	24,8	5,4	5,4
Адонис волжский	Каменный овраг (Кинельский р-н, Самарская обл.) 2003	22,7	32,8	0,4	1,5
	2004	42,6	12,3	–	5,1
	2005	30,4	13,2	2,4	–

(вытаптывание и сбор цветков на букеты). Число местообитаний видов и их площадь сокращаются вследствие отчуждения земель при строительстве. Во-вторых, в связи с особенностями онтоморфогенеза – растения достигают генеративного состояния только через 3–10 лет и более. Это не позволяет видам быстро восстанавливать свою численность [1]. Несмотря на это, некоторые изученные ценопопуляции адониса способны эффективно поддерживать и даже несколько увеличивать свою численность, при этом удерживать

занимаемую площадь и успешно конкурировать с соседствующими видами. Эти тенденции отмечены нами в последние годы по всему региону (в оптимальных эколого-фитоценологических условиях местообитаний при низком уровне выпаса).

Зрелые нормальные ценопопуляции адониса весеннего, состоящие из достаточно большого числа жизнеспособных генеративных особей, зарегистрированы нами на Серноводском Шихане (Сергиевский р-он Самарской обл.) и горе Зеленой (Елховский р-он Самарской обл.). Как зрелые регрессивные характеризуются ценопопуляции *A. vernalis* в Дубовой роще (Самара), на Могутовой горе (Самарская Лука), на Успенской Шишке (Сергиевский р-он Самарской обл.). Между Студеным и Коптевым оврагами (Красноглинский р-н г. Самара), в Верховом овраге (Кинельский р-он Самарской обл.) они переходят в разряд малочисленных стареющих.

Ценопопуляции адониса волжского в урочище Грызлы, Старцевом долу (Больше-Черниговский район Самарской обл.) отнесены нами к группе зрелых нормальных. На территории Каменного оврага и Чубовской каменной степи (Кинельский р-он Самарской обл.) они являются зрелыми регрессивными. При обследовании коренного берега Волги между Студеным и Коптевым оврагами, гор Тип-Тяв и Серной (Жигулевские ворота), Могутовой горы отмечены малочисленные стареющие ценопопуляции *A. wolgensis*.

Важным критерием состояния ценопопуляции является семенная продуктивность растений, в связи с чем нами произведен подсчет числа цветков и завязавшихся плодов, числа образовавшихся простых орешков в расчете на один генеративный побег (табл. 2). Сбор плодов адониса осуществлялся на территории Кинельского, Красноярского, Сергиевского, Похвистневского, Елховского районов Самарской обл.

A. vernalis – ценное лекарственное растение, которое ранее широко заготавливалось фармацевтами. Ныне в исследуемом регионе его сбор официально запрещен, но растение часто уничтожается частными лицами, что также сказывается на состоянии и восстановлении популяций.

Подробные исследования полисахаридов в надземных частях растений показали, что галактуроногликаны *A. vernalis* и *A. wolgensis* сходны по качественному и количественному составу [6, 16–19].

Неоднократно предпринимались попытки введения адониса в культуру. Отмечается, что они не требуют особого ухода при выращивании [4]. Считается, что крупные плантации могут обеспечить нужды промышленности и должны эксплуатироваться (скашиваться) один раз в 3–4 года. За это время может начаться естественное возобновление агропопуляции семенным и вегетативным способами. При интродукции необходимо учитывать сложность выращивания адонисов из семян. Более эффективно использовать перенесенные из природы корни с несколькими почками возобновления [4]. Наши опыты по проращиванию семян, проведенные в лабораториях кафедры ботаники СГПУ, подтверждают данные о быстрой потере ими всхожести.

При изучении ценопопуляций адониса проводили геоботанические описания фитоценозов с их участием. Наиболее благоприятные условия для развития особей и нормального функционирования ценопопуляций *A. vernalis*

Таблица 2

Репродуктивная активность *A. vernalis* и *A. wolgensis*

Вид	Местообитание, год исследований	Число		
		цветков на одном растении	плодов на одном растении	простых орешков в плоде
Адонис	Дубовая роща (Самара), 2005	6±0,4	5±0,1	32,6±2,1
	Гора Зеленая (Елховский р-он, Самарская обл.), 2005	14±0,2	12±1,1	41,5±2,4
	Серноводский шихан (Сергиевский р-он, Самарская обл.), 2005	12±0,9	9±0,4	52,4±4,2
Адонис волжский	Каменный овраг (Кинельский р-он, Самарская обл.), 2004	8±0,5	5±0,2	27,6±1,1
	Чубовская степь (Кинельский р-он, Самарская обл.), 2004	4±0,2	3±0,1	25,4±1,5
	Серноводский шихан, 2005	13±0,7	11±0,6	31,4±1,2

складываются на плакорах, а также на юго-восточных и юго-западных склонах, для *A. wolgensis* – на западных и юго-западных. Растительный покров на склонах южной экспозиции обследованных водоразделов, увалов и сыртов обычно изрежен, почвы смытые, эродированные. На северных склонах адонис встречаются редко, но в то же время выдерживает значительное затенение со стороны древесного яруса лесных сообществ.

Проведенный анализ влияния экспозиции на приход суммарной радиации показал, что освещенность южных склонов с крутизной 10° по сравнению с выровненными участками увеличивается на 9%. В то же время приток солнечной радиации на склоны восточной и западной экспозиций уменьшается на 2%. Северные участки освещены меньше примерно на 13% [20].

Разнотравно-перистоковыльные сообщества (*Stipa pennata* – разнотравье) являются основным типом степных фитоценозов, в которых зарегистрированы виды адониса. Участки данных сообществ занимают вогнутые и пологие склоны юго-западной и западной экспозиций. Они имеют высокую степень задернения (до 70%), удовлетворительное развитие степного войлока. Проективное покрытие составляет 70–80%. Средняя высота травостоя 40 см. Доминантом сообществ является *Stipa pennata* L., субдоминирующая роль принадлежит различным видам разнотравья. Верхний ярус образует *Stipa pennata*, *Scorzonera hispanica* L., *Salvia nutans* L., *Verbascum lychnitis* L. Константные виды представлены *Filipendula vulgaris* Moench, *Astragalus testiculatus* Pall. Злаковую основу, помимо доминанта, составляет *Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub. Совокупная флора насчитывает 51 вид. Во многих

случаях сообщества испытывают пастбищную нагрузку, весьма заметны скотовойные дорожки, исчерчивающие склоны.

Типчаково-перистоковыльные сообщества (*Stipa pennata* – *Festuca valesiaca*) приурочены к пологим участкам водораздельных склонов. Задернение хорошее. Общее проективное покрытие достигает 90–95%. В травостое отмечено три яруса. Первый ярус имеет высоту 50–70 см, представлен *Stipa pennata*, *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth. Во второй ярус входят *Festuca valesiaca* Gaud., виды *Artemisia*, *Koeleria cristata* (L.) Pers.; высота 30–40 см. Третий ярус представлен *Fragaria viridis* Duch., *Astragalus austriacus* Jacq., *A. testiculatus* Pall. и другими растениями. Константные виды представлены *Filipendula vulgaris* Moench, *Astragalus testiculatus*. Многочисленное разнотравье включает *Veronica incana* L., *Salvia tesquicola* Klok. et Pobed., *Centaurea sumensis* Kalen. и др. Флора сообществ насчитывает 73 вида. Фитоценозы обычно используют в качестве сенокосов и редко как пастбищные угодья.

Основным лесным типом растительных сообществ с участием адониса весеннего является дубрава бересклетово-ландышевая (*Quercus robur* – *Euonymus verrucosa* – *Convallaria majalis*). Распространена на темно-серых лесных почвах повсеместно в районе исследования. Древесный ярус составляют *Quercus robur* L. и *Tilia cordata* L. Деревья достигают высоты 15–22 м. Сомкнутость крон 0,3–0,5. Подлесок развит слабо, преобладает *Euonymus verrucosa* L. Травянистый покров изрежен, обилие видов растений незначительное. Доминирует *Convallaria majalis* L., отмечены *Fragaria vesca* L., *Filipendula vulgaris* Moench, *Agrostis tenuis* Sibth., *Brachipodium pinnaem* (L.) Beauv. Растительные сообщества испытывают рекреационную нагрузку, высока тропиочная сеть. *A. vernalis* встречается на границе между лесными и степными фитоценозами, а также в травостое лесных сообществах с малой сомкнутостью крон, где выше освещение.

Изучение особенностей развития *A. vernalis* и *A. wolgensis*, структуры и динамических тенденций их ценопопуляции позволило определить тип жизненной стратегии этих видов. Она зависит от комплекса различных факторов – от продолжительности жизненного цикла, поливариантности онтогенеза, онтогенетического состояния конкретной особи, а также наземной и подземной биомассы, общей площади популяции и размеров изучаемой ценотической популяции, семенной продуктивности, способа самоподдержания и других видовых и популяционных особенностей.

Для выяснения закономерностей стратегии жизни адониса за базовую нами принята “синтетическая” система эколого-ценологических стратегий (ЭЦС) Д. Грайма [21]. Использована таблица сравнения видов по характеру местообитаний, фитоценотической приуроченности, ценопопуляционных, морфологических и физиологических особенностей [22]. Результаты подробной сравнительной характеристики жизненной стратегии *A. vernalis* и *A. wolgensis* представлены в табл. 3. Выявлено совпадение жизненных стратегий этих представителей, что обусловлено сходством их онтоморфогенеза. Полученные нами данные свидетельствуют, что виды рода *Adonis* в растительных сообществах проявляют в большей степени черты экотопических (S_K) и фитоценологических (S_L) пациентов.

Таблица 3

Характеристика эколого-ценотической стратегии *A. vernalis*
и *A. wolgensis* по Д. Грайму с дополнениями [16]

Признак	Тип ЭТЦ				
	S _L	S _K	K	R _L	R
А. Условия среды					
1. Характер местообитания биотический стресс		+			
Б. Ценотическая характеристика					
2. Степень дифференцированности ниш слабая	+			+	+
3. Объем гиперпространства ниши малый	+	+			
4. Стадия сукцессии более или менее стабильные	+	+	+	+	
В. Популяционные характеристики					
5. Способ регуляции численности смертность зависит от плотности	+	+	+		
6. Онтогенетический состав нормальная популяция	+	+	+		
Г. Общая характеристика морфологии					
7. Жизненная форма травы	+	+	+	+	+
8. Габитус растения небольших размеров	+			+	
9. Характер листьев мезоморфные	+	+	+	+	+
Д. Характеристика жизненного цикла					
10. Время жизни варьирует	+	+	+	+	
11. Продолжительность жизни листьев средняя	+	+	+	+	
12. Продолжительность жизни корней долгая	+	+	+		
13. Ритмика листообразования пик нарастания листьев выражен четко		+	+	+	+
14. Особенности цветения зацветание после листовой продукции		+	+		

Таблица 3

(окончание)

Признак	Тип ЭТЦ				
	S _L	S _K	K	R _L	R
15. Частота цветения					
ежегодное		+	+	+	+
16. Переннирующие органы					
почки	+	+	+		
17. Стратегия размножения					
банк проростков	+	+	+		
19. Доля семян в годичной продукции					
низкая	+	+	+		
Е. Физиологические особенности					
20. Реакция на стресс					
физиологическая	+	+			
21. Фотосинтез и вынос веществ из почвы					
не связанный с периодом роста	+	+			
22. Способность к быстрому реагированию на изменения температуры и влажности					
сильная	+				
23. Локализация запасных веществ					
корни	+	+	+	+	
Итого	18	19	15	10	5

Полученные данные совпадают с мнением Л.Б. Заугольной и др. [10], считающих, что фитоценотические пациенты чаще всего представляются собой долгоживущие поликарпики с выраженным периодом старения, низкой и средней семенной продуктивностью или слабой реализацией семян во всходы при их высокой продукции.

Одним из лимитирующих факторов развития особей адониса и их популяций в целом является развитие злаковой дернины. Угнетающее действие выпаса на конкурентные виды, в том числе дерновинные злаки, нередко положительно сказывается на состоянии ценопопуляций. В первую очередь увеличивается процент виргинильных растений. Однако в случае перевыпаса адонисы почти полностью исчезают из фитоценозов на плакорных участках и значительно сокращают свою численность на склонах. Мы согласны с мнением Т.И. Васильченко [23], рекомендующей в качестве наиболее рационального режима для сохранения высокопродуктивных популяций ограниченный регулируемый выпас. Кроме того, адонисы обладают низкой регенерационной способностью. Особи этих видов плохо переносят частое отчуждение побегов. По-видимому, *A. vernalis* и *A. wolgensis* следует отнести к слабо отрастающим видам.

Несомненно, чтобы сохранить редкий вид, важно установить степень его толерантности к среде обитания, выявить фитоценотический оптимум и до-

пустимые антропогенные нагрузки на местообитания. Наблюдения за популяциями в различных экологических условиях позволяют судить об их современном состоянии, степени приспособленности к окружающей среде и адаптивных возможностях отдельных особей вида к различным воздействиям.

Факт катастрофического уменьшения численности *A. vernalis* и *A. wolgensis* в первую очередь объясняется сокращением числа их местообитаний. Большая их часть уничтожена в XX столетии. К тому же на сохранившихся до настоящего времени участках (даже имеющих статус ООПТ) не регламентируются выпас и сенокосение. В связи с особенностями онтомоρφогенеза и жизненной стратегии видов эти факторы приводят к уменьшению банка семян и появляющихся проростков. Низкий уровень самоподдержания ценопопуляций и гибель особей при механических повреждениях в условиях возрастающей хозяйственной эксплуатации приводят к выпадению раритетных видов адониса из фитоценозов.

Проведенные ценопопуляционные исследования указывают на редкость модельных видов рода *Adonis* во флоре Средневолжского региона. Дальнейшая работа позволит точнее определить статус их редкости, динамические тенденции развития ценопопуляций, а также уточнить распространение видов на исследуемой территории.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант № р-05-04-96500).

ЛИТЕРАТУРА

1. Ильина В., Фролова К., Спиридонова Л. Мониторинг популяций редких в Самарской области адонисов волжского и весеннего (*Adonis wolgensis* Stev., *Adonis vernalis* L.) // Сб. науч. работ молодых ученых, аспирантов, соискателей и студентов. Самара: НТЦ, 2005. Вып. 6. С. 108–112.
2. Родионова Г.Н., Ильина В.Н. Значение ценопопуляционных исследований редких степных растений сем. *Fabaceae* // Биоразнообразие и биоресурсы Урала и сопредельных территорий: Материалы II междунар. конф., Оренбург, 17–18 декабря 2002 г. Оренбург: Изд-во ОГПУ, 2002. С. 71–72.
3. Саксонов С.В., Кузнецова М.Н., Лобанова А.В., Конева Н.В. Жизненная стратегия и онтогенез шаровницы крапчатой (*Globularia punctata*, *Globulariaceae*) в условиях реликтового фрагмента ареала // Теоретические проблемы экологии и эволюции (IV Люблинские чтения). Тольятти: ИЭВБ РАН, 2005. С. 191–202.
4. Пошкурлат А.П. Род Горлицет – *Adonis* L.: Систематика, распространение, биология. М.: Наука, 2000. 218 с.
5. Кучеров Е.В., Мулдашев А.А., Галеева А.Х. Охрана редких видов растений на Южном Урале. М.: Наука, 1987. 203 с.
6. Плакшина Т.И. Конспект флоры Волго-Уральского региона. Самара: Самар. ун-т, 2001. 388 с.
7. Пошкурлат А.П. Семенное размножение весеннего горлицета (*Adonis vernalis* L.) // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1969. № 2. С. 54–59.
8. Пошкурлат А.П. Большой жизненный цикл горлицета весеннего // Раст. ресурсы. 1975. Т. 11, вып. 4. С. 483–492.
9. Пошкурлат А.П. Урожайность семян *Adonis vernalis* L. в географическом и возрастном аспекте // Ботан. журн. 1975. Т. 60, № 4. С. 578–582.
10. Заугольнова Л.Б., Никитина С.В., Денисова Л.В. Типы функционирования популяций редких видов растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1992. Т. 97, вып. 3. С. 80–91.
11. Работнов Т.А. К методике наблюдения над травянистыми растениями на постоянных площадках // Ботан. журн. 1951. Т. 36, № 6. С. 643–646.
12. Уранов А.А. Большой жизненный цикл и возрастной спектр ценопопуляций цветковых растений // V делегат. съезд ВБО. Киев, 1973. С. 74–76.

13. Пошкурлат А.П., Губанов И.А. Горлицет весенний // Биологическая флора Московской области. М: Изд-во МГУ, 197. Вып. 2. С. 36–47.
14. Фардеева М.Б., Бирючесская Н.В., Махмутова Л.И. Изучение организации популяций адониса весеннего (*Adonis vernalis* L.) в различных зональных условиях РТ // Материалы науч. конф. “Экологические, морфофизиологические особенности и современные методы исследования живых систем”. Казань, 2003. С. 73–79.
15. Голубева И.В. Некоторые данные о запасе живых семян в почвах под луговостепной растительностью // Тр. Центр.-Чернозем. заповедника. Воронеж, 1965. Вып. 8. С. 76–89.
16. Плаксина Т.И. Редкие, исчезающие растения Самарской области: Самара: Изд-во СГУ, 1998. 272 с.
17. Строкова Н.П. Изменение содержания гликозидов в надземных побегах горлицета весеннего (*Adonis vernalis* L.) в течение большого цикла развития и по фенофазам // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1971. № 12. С. 70–73.
18. Чушенко В.Н., Яцюк В.Я., Комисаренко Н.Ф., Карамова О.Б. Полисахариды *Adonis vernalis* L. и *Adonis wolgensis* Steven // Раст. ресурсы. 1995. Вып. 3. С. 97–99.
19. Яцюк В.Я., Комисаренко Н.Ф., Гелла Э.В. Химический состав надземной части *Adonis wolgensis* Steven // Там же. 1975. Т. 11, вып. 3. С. 515–517.
20. Шайхулов А.Р. Анализ экологических функций рельефа с позиции перераспределения солнечной радиации // Современные аспекты экологии и экологического образования: Материалы Всерос. конф., 19–23 сент. 2005 г. Казань, 2005. С. 392–393.
21. Grime J.P. Plant strategies and vegetation processes. Chichester: Wiley, 1979. 222 p.
22. Миркин Б.М. Теоретические основы современной фитоценологии. М.: Наука, 1985. 136 с.
23. Васильченко Т.И. Влияние выпаса на ценопопуляции горлицета весеннего на степных меловых склонах в Курской области // Раст. ресурсы. 1979. Т. 15, вып. 2. С. 210–213.

Самарский государственный
педагогический университет,
Институт экологии
Волжского бассейна РАН, Тольятти

Поступила в редакцию 12.08.2007 г.

SUMMARY

Ilyina N.V., Saksonov S.V. The results of study on *Adonis vernalis* L. and *A. wolgensis* Stev. coenopopulations within the basin of Central Reaches of the Volga River

The ontogenesis of two rare *Adonis* species, the coenopopulation structure and dynamics have been studied, and the life strategy has been determined.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ КРИТЕРИЕВ СЕМЯН В СИСТЕМАТИКЕ РОДА *Gymnocalycium* Pfeiff. (СЕМ. САСТАСЕАЕ)

Панкин В.Х.

Потенциальная таксономическая ценность морфологических особенностей семян в семействе *Cactaceae* была отмечена более 150 лет назад Zuccarini (1837), и позднее развита в работе Вухбаум, опубликованной в 1953 г. (цит. по [1]). Появление электронной микроскопии (SEM) в значительной степени увеличило возможности наблюдения, интерпретации и иллюстрации разнообразия ультраструктур семян, нечетких или невидимых под оптическим микроскопом. Разнообразие ценных тахеометрических особенностей при оценке микроморфологии семени было настолько очевидно, что они стали широко использоваться при составлении систематических обзоров отдельных групп таксонов и специфических родов.

В числе наиболее значимых работ в этой области следует отметить монографию В. Бартлотта и Д. Ханта "Seed-diversity in the Cactaceae", в свою очередь основанную на материалах докторской работы сотрудницы Университета Гейдельберга Г. Воит, исследовавшей семена приблизительно 900 таксонов семейства *Cactaceae*. [1]

Морфологические характеристики семени кактусовых – важный систематический признак. Именно на основании этого критерия род *Gymnocalycium* разделен на 5 подродов: *Macrosemineum*, *Gymnocalycium*, *Muscosemineum*, *Trichomosemineum*, *Microsemineum* [1].

Цель нашей работы заключалась в оценке значимости различий по морфологическим признакам семян представителей 10 таксонов рода *Gymnocalycium* Pfeiff. подрода *Gymnocalycium* W. Barthlott, D. Hunt (в том числе образцов одного таксона из различных мест произрастания и времени сбора). Материал для исследований собран в местах естественного произрастания растений и был нам любезно предоставлен известным австрийским исследователем рода *Gymnocalycium* Г. Нойхубером.

В роде *Gymnocalycium* различия по морфологическим признакам семени среди представителей одного подрода значительно менее выраженные, чем у таксонов, принадлежащих к разным подкладам. Тем не менее нами была поставлена задача оценить значимость различий по признакам семени именно у представителей одного подклада. В монографии W. Barthlott, D. Hunt приводится обобщенное описание структуры семени представителей подклада *Gymnocalycium* рода *Gymnocalycium*: семя округлое до широкоовального, средней величины до мелких (в пределах 1,5–1,0 мм длиной), матовое, коричневое. Бортик несколько возвышается над хилум-микропилярной областью. Клетки тесты заметно уменьшаются в размере в направлении к рубчику, изодиаметрически-гексагональные, границы каналовидные, по углам

*Морфологические признаки семян представителей 10 таксонов
рода Gynnocalycium подрода Gynnocalycium*

Таксон, полевой №	Семя, мкм			Площадь хилум-мик- ропилярной области (НМВ), мкм ²	Масса 1000 семян, г.
	длина (L)	высота (H)	ширина (B)		
<i>G. parvulum</i> GN96-848/2777	1024,3	1020,46	880,43	5455,17	0,61±0,02
<i>G. parvulum</i> GN01-851/4199	1427,11	1241,69	1140,67	3663,19	0,845±0,03
<i>G. parvulum</i> var. <i>amoenum</i> GN91-380/1271	1199,49	1187,34	1079,28	3443,1	0,825±0,01
<i>G. gibbosum</i> GN90-279/918	1226,34	1220,59	995,52	3069,78	0,715±0,01
<i>G. gaponii</i> GN96-959/3194	1085,04	1087,5	948,85	2652,43	0,525±0,05
<i>G. gaponii</i> GN01-851a/4203	1321,61	1315,22	1251,28	4947,83	1,115±0,01
<i>G. gaponii</i> GN96-850/2782	1406,65	1373,40	1213,56	3293,12	1,125±0,03
<i>G. gaponii</i> GN96-850/2785	1418,8	1343,99	1181,59	3584,94	1,105±0,01
<i>G. gaponii</i> GN91-383/1281	1237,21	1204,6	1035,17	3337,14	0,64±0,04
<i>G. tanningaense</i> GN01-1130/4218	1276,22	1402,81	1276,22	4300,62	0,955±0,03
<i>G. tanningaense</i> GN01-1075/4163	1375,96	1450,77	1297,95	4096,84	1,205±0,01
<i>G. tanningaense</i> GN01-969a/4190	1464,83	1232,74	1147,7	3322,46	0,915±0,03
<i>G. tanningaense</i> GN96-854/3249	1506,39	1528,13	1286,45	2652,43	1,215±0,01
<i>G. tanningaense</i> GN96-379a/3198	1225,06	1328,01	1192,46	3997,39	0,835±0,05
<i>G. neuhuberi</i> GN89-77/356	1230,18	1084,4	1005,12	2477,99	0,615±0,01
<i>G. borthii</i> GN-141/4223	1191,18	1163,04	974,46	2645,91	0,57±0,04
<i>G. borthii</i> GN-149/1914	1223,79	1014,07	1070,97	2680,14	0,64±0,02
<i>G. borthii</i> GN-157/3256	1249,36	1349,11	1109,97	3803,39	0,815±0,05
<i>G. borthii</i> GN-18/4243	1409,85	1256,39	1238,49	2614,93	1,035±0,01
<i>G. baldianum</i> GN-738/3476	1214,19	1246,8	1134,27	4422,89	0,845±0,05
<i>G. baldianum</i> GN-916/3010a	1132,99	1133,63	996,8	2587,22	0,685±0,11
<i>G. aff. baldianum</i> GN-920/3019	1218,67	1187,98	1071,61	2743,72	0,758±0,01
<i>G. aff. baldianum</i> GN-1010/3524	1290,28	1257,67	1115,09	3345,29	0,79±0,02
<i>G. × heidae</i> GN-714/2081	1368,29	1228,9	1132,35	2373,66	0,84±0,04
<i>G. × heidae</i> GN-922/3022	1223,79	1189,26	1062,66	2784,48	0,81±0,04
<i>G. × heidae</i> GN-925/3028	1318,41	1276,85	1185,42	3319,2	0,865±0,07

имеющие воронковидные впадины. Хилум-микропилярная область большая, базальная, погруженная, овальная. Микропиле и хилум совместные [1].

Результаты исследований мы представили в таблице и рис. 1, 2.

Ниже мы приводим морфологическую характеристику семян различных образцов исследованных таксонов:

G. parvulum Speg. с полевым номером GN96-848/2777 имеет значимое отличие по форме и размеру семян от образца GN01-851/4199. Его семя мельче и имеет значительно более широкую хилум-микропилярную область (рис. 1, a).

G. parvulum Speg. var *amoenum* H. Till с полевым номером GN91-380/1271 по морфологическим признакам семян более близок к типу *G. parvulum* GN01-851/4199 (рис. 1, b).

G. gibbosum (Haw.) Pfeiff. Строение семени этого образца *G. gibbosum* соответствует общей характеристике структуры семени подрода *Gymnocalycium* (рода *Gymnocalycium*), и приближается по своим характеристикам к исследованным здесь *G. aff. baldianum* Speg. и *G. × heidae* Neuhuber (рис. 1, c).

G. gaponii Neuhuber. По строению семян исследованные образцы *G. gaponii* можно разделить на две группы. Так, семена номеров GN96-959/3194 и GN91-383/1281 существенно мельче и легче, чем другие образцы. По данным автора, исходя из изолированности ареала (Аргентина, провинция Кордова, севернее Амбула 1350 м. над ур. моря) и морфологическим отличиям от типовых растений, образцы GN91 – 384 GN91 – 385, происходящие из тех же мест, были выделены в качестве подвида *G. gaponii* ssp. *geyeri* Neuhuber et. Gapon. (рис. 1, d).

G. tanningaense Piltz. Семена всех исследованных образцов *G. tanningaense* имеют достаточно близкие морфологические характеристики. Хотя семена образцов с полевыми номерами GN01-1075/4163 и GN96-854/3249 немного крупнее (рис. 1, e).

G. neuhuberi H. Till & W. Till. Строение семян этого образца *G. neuhuberi* соответствует общей характеристике структуры семени подрода (рис. 1, f).

G. borthii H. Koop ex H. Till. Строение семян всех исследованных образцов *G. borthii* достаточно выровненное, но по размеру и массе семени незначительно выделяется лишь номер GN-18/4243 (рис. 1, g).

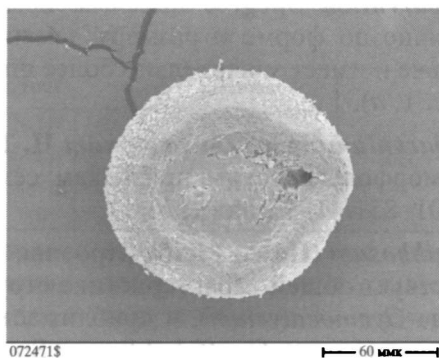
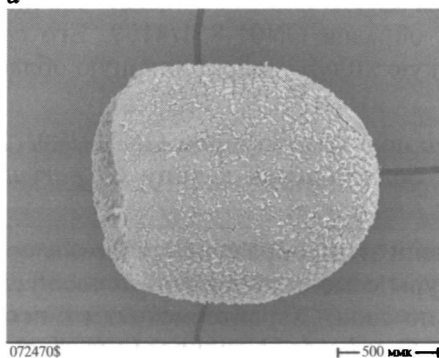
G. baldianum Speg. Семена исследованных образцов *G. baldianum* хотя и принадлежат одному виду, но значительно различаются между собой как по форме, так и по массе (рис. 1, h).

G. aff. baldianum Speg. Семена двух исследованных образцов таксона, предположительно относящегося к *G. baldianum*, значительно различаются по форме (рис. 1, i).

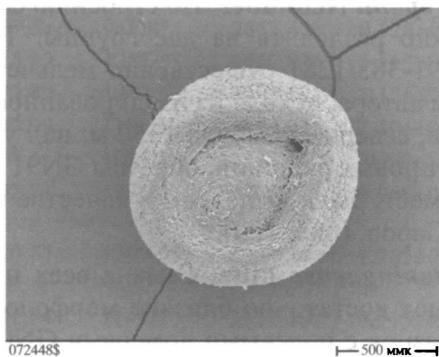
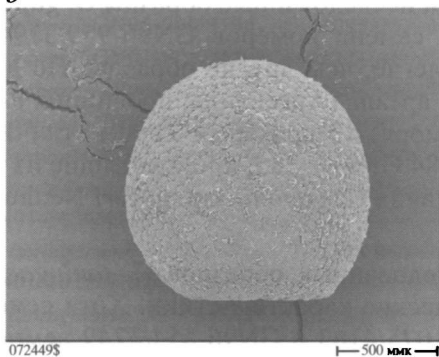
G. × heidae Neuhuber. Этот вид, известный под коммерческим названием *G. × heidae*, был найден и распространен Г. Нойхубером. По его мнению, этот таксон является природным гибридом с участием *G. baldianum*. Семена исследованных образцов достаточно выровненные, но номер GN-925/3028 немного отличается по форме и размеру НМВ (рис. 1, j).

Для определения генетических расстояний у исследуемых образцов нами использовался многомерный статистический анализ количественных признаков, в частности метод максимальных корреляций между евклидовыми расстояниями. Кластерный анализ проводили с помощью иерархического агломеративного алгоритма [2]. Для многомерного статистического анализа использовали пакет программ AGROS 2.07, позволяющий также

a



b



c

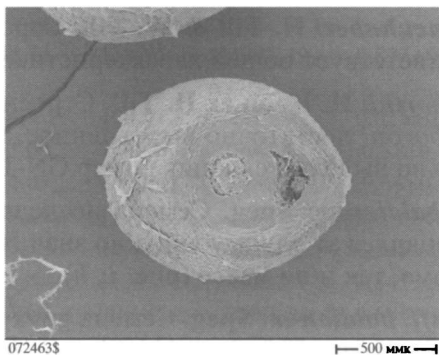
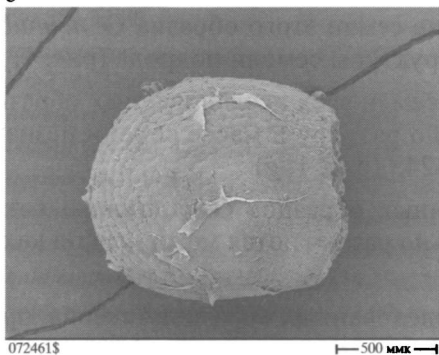
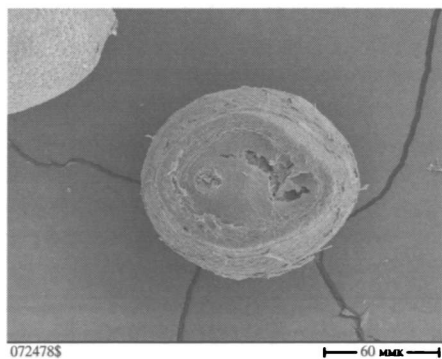
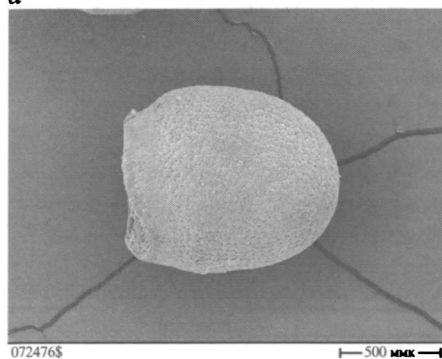


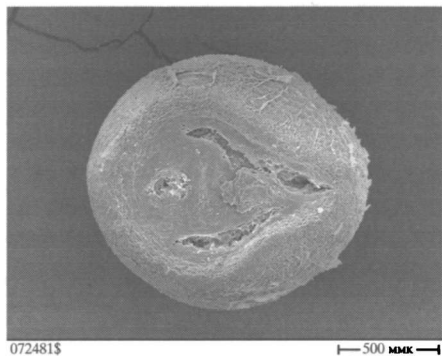
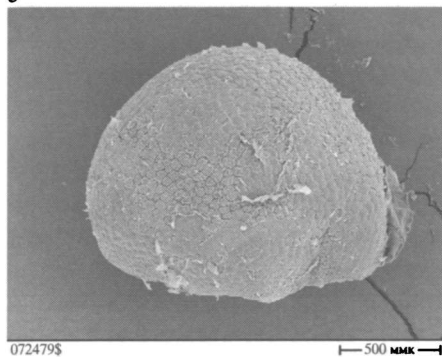
Рис. 1. Семена изученных видов *Gymnocalycium* под растровым электронным микроскопом
a – *G. parvulum*, b – *G. parvulum* var. *amoenum*, c – *G. gaponii*, d – *G. gaponii* ssp. *geyeri*, e – *G. tangingaense*,
f – *G. neuhuberi*, g – *G. borthii*, h – *G. baldianum*, i – *G. aff. baldianum*, j – *G. × heidae*

проводить отбор признаков на основе кластерного анализа. Для выявления групп тесно связанных признаков использовали иерархический агломерационный алгоритм средней связи, основанный на последовательном объединении признаков с максимальными коэффициентами корреляции [2]. При этом вначале каждый признак рассматривается как отдельный кластер. На каждой последующей итерации (шаге) объединяются два наиболее коррелирующих признака. Критерий оптимальности кластеризации состоит в том,

d



e



f

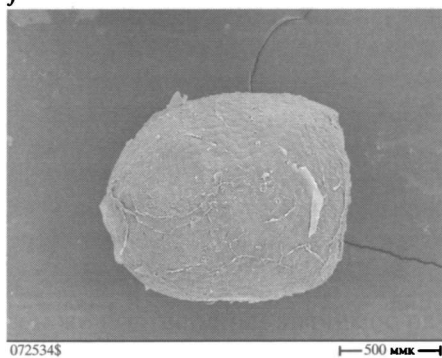


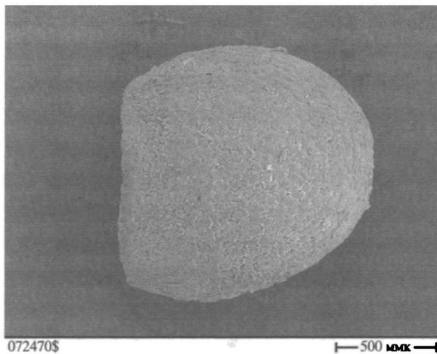
Рис. 1 (продолжение)

что усредненный коэффициент корреляции в кластере примерно вдвое больше межкластерного [3].

У каждого образца анализировали такие признаки, как длина, ширина, высота семени, а также длина, ширина, площадь хилум-микрорпиллярного региона, масса 1000 семян.

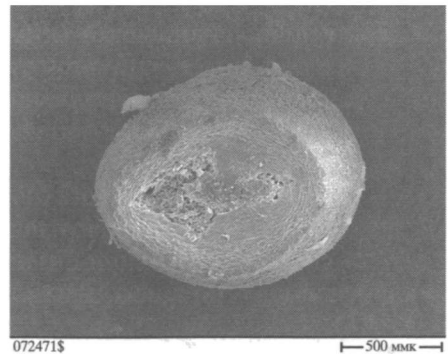
Результаты кластерного анализа представлены на рис. 2.

Мы видим четкое разделение образцов на две группы (разделение по коэффициенту корреляции $r = -1$). Причем в обеих группах встречаются представители одного вида, но из различных популяций, например *G. gaponii*,



072470S

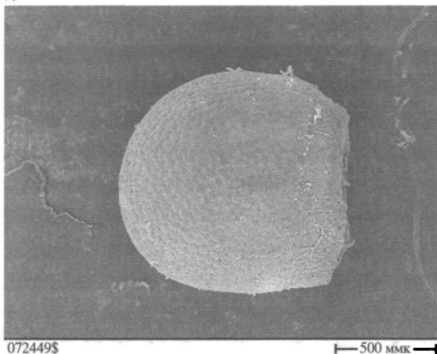
500 μm



072471S

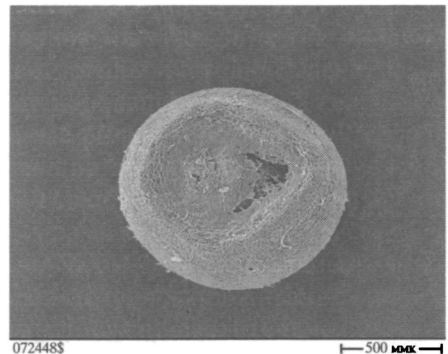
500 μm

h



072449S

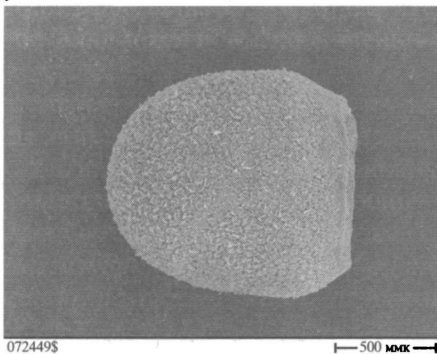
500 μm



072448S

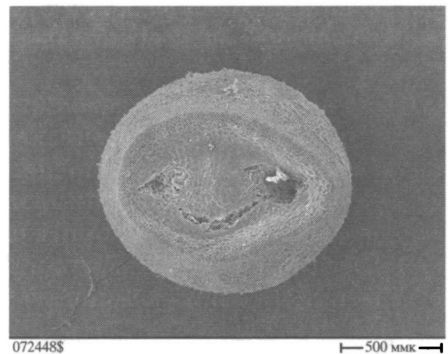
500 μm

i



072449S

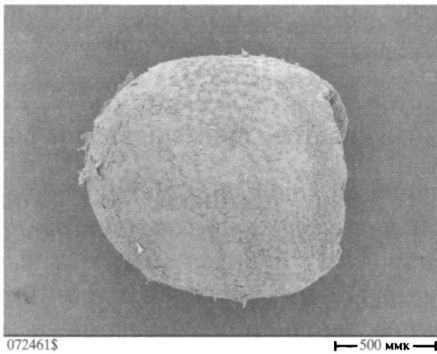
500 μm



072448S

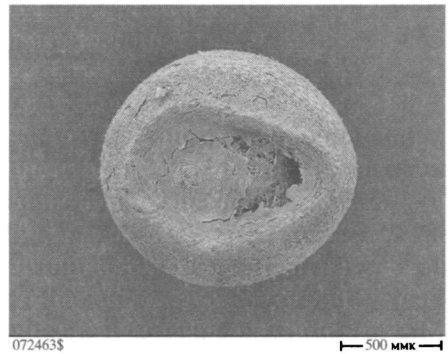
500 μm

j



072461S

500 μm



072463S

500 μm

Рис. 1 (окончание)

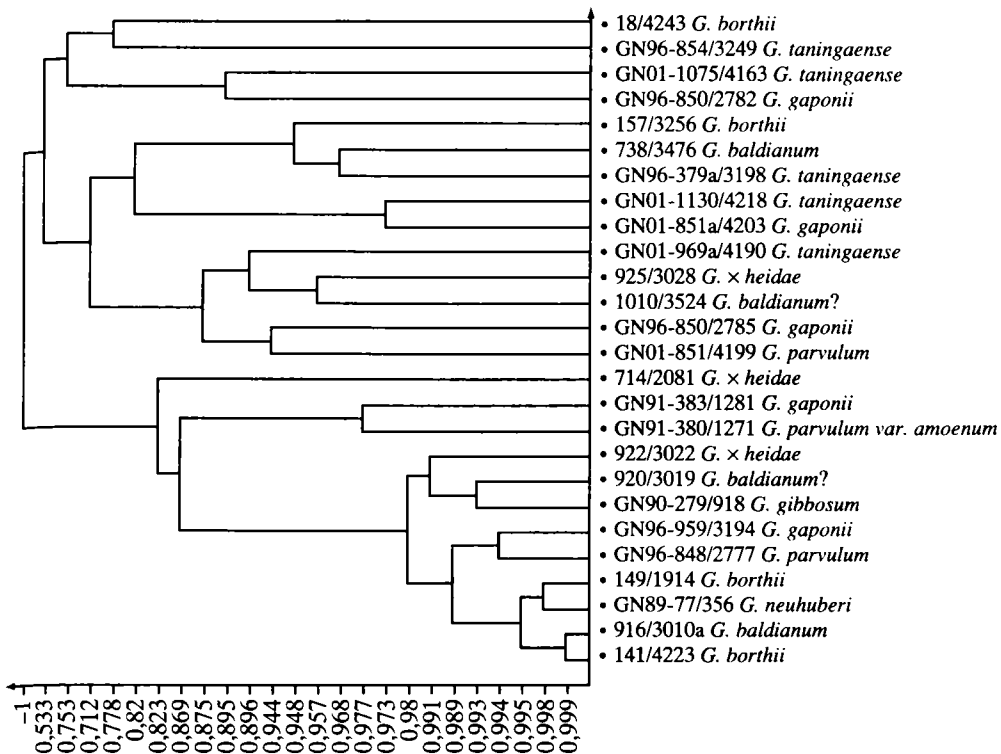


Рис. 2. Кластерный анализ количественных признаков семени по методу максимальной корреляции между евклидовыми расстояниями

G. borthii, *G. baldianum*, *G. parvulum*. Значимость различий, предположительно, обуславливается изолированностью популяций исследуемых таксонов. Для работы мы старались отбирать образцы, имеющие также и морфологические отличия от типовых растений. Здесь следует упомянуть и тот факт, что в 2008 г. представители одной из популяций *G. gaponii* близ Амбула (провинция Кордова), исходя из их морфологических отличий от типовых растений, были выделены в качестве подвида [4]. Наши исследования также подтвердили значимое различие по морфологическим признакам семян у представителей этих двух обособленных популяций *G. gaponii*. Но не следует забывать о влиянии на размер и массу семян таких факторов, как особенности микроклимата в местах произрастания, физиологическое состояние растений, их возраст, число одновременно созревающих плодов и т.д.

Таким образом, проведенное исследование морфологических признаков семян (с применением кластерного анализа) показало целесообразность использования этих критериев для уточнения систематического положения групп таксонов рода *Gynnocalycium*, в том числе и рангом ниже подрода. Нами определена цель дальнейшего направления исследования как поиск наиболее консервативных, систематически значимых признаков в семействе *Cactaceae* Juss., таких как рассмотренные здесь морфологические особенности семени или морфологические признаки проростков. Эти данные

позволят правильное определить систематическую принадлежность таксонов как в природных условиях, так и в коллекциях ботанических садов, играющих немаловажную роль в деле сохранения генофонда семейства кактусовых.

ЛИТЕРАТУРА

1. Barthlott W., Hunt D. Seed-diversity in the *Cactaceae* subfam. *Cactoideae*. Sherborne: David Hunt, 2000. (Succulent Plant Res.; Vol. 5) 173 p.
2. Айвазян С.А., Бежаева З.И., Староверов О.В. Классификация многомерных наблюдений. М.: Статистика, 1974. 240 с.
3. Смиряев А.В. и др. Биометрия в селекции и генетике растений. М.: МСХА, 1992. 268 с.
4. Neuhuber G. *Gymnocalycium gaponii* Neuhuber subspec. *geyeri* Neuhuber et Gapon // *Gymnocalycium*. 2008. Vol. 21 (1). P. 751–754.

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

Поступила в редакцию 15.05.2007 г.

SUMMARY

*Pankin V.Kh. Morphological traits of seeds in the taxonomy of the genus *Gymnocalycium* Pfeiff. (Cactaceae)*

Seven morphological traits (seed length; seed width; seed height; length, width and area of micropylar hilum region; weight of 1000 seeds) were measured in ten taxa within the genus. These traits proved to be useful for more accurate taxonomical definitions in the genus *Gymnocalycium*.

УДК 581.44:582.912

РАЗНООБРАЗИЕ СТРУКТУРЫ ПОБЕГОВЫХ СИСТЕМ СУБТРОПИЧЕСКИХ ВЕРЕСКОВЫХ

О.Б. Михалевская, Т.П. Белоусова, С.С. Исаев

Морфология древесных растений характеризуется очень сложной, разветвленной и многоуровневой побеговой системой, состоящей из разных модулей, и привлекает к себе внимание широкого круга исследователей в течение нескольких десятилетий конца XX – начала XXI столетия [1–7]. Большое удивление вызывают те факты, что структура побеговых систем у родственных видов из одного семейства может сильно различаться. Особенно большие различия наблюдаются у представителей семейства *Ericaceae*, которое является одним из наиболее полиморфных таксонов класса двудольных, характеризуется большим разнообразием жизненных форм [8–14].

С целью выявления закономерностей, определяющих эти различия, мы провели исследование структуры побеговых систем у некоторых видов этого семейства, ареалы которых находятся в областях субтропической климатической зоны. Были выбраны следующие виды, сильно различающиеся внешним обликом: *Erica arborea* L. и *E. canaliculata* Andr. из подсемейства *Ericoideae*, *Rhododendron arboreum* Sm., *Rh. ponticum* L. и *Kalmia latifolia* L. из подсемейства *Rhododendroideae*; *Arbutus andrachne* L., *Pieris japonica* (Thunb.) D. Don, *Leucothoe catesbaei* (Walt.) Gray, *Agapetes serpens* (Wight) Sleumer из подсемейства *Vaccinioideae*. Все выбранные для исследования растения выращивали в одинаковых условиях в одной оранжерее Главного ботанического сада РАН.

В побеговой системе каждого из исследуемых растений выделяли модуль, представляющий собой двух-трехлетний побег, и анализировали его структуру, измеряя длину междоузлий и листьев у всех последовательных метамеров, расположенных вдоль оси побега, и отмечая наличие у них пазушных побегов и почек. Всего у каждого вида было проанализировано по 5–10 модулей и по 20–50 побегов, входящих в состав этих модулей. На основании проведенных измерений междоузлий и листьев вычерчивались графики, отражающие структуру побегов.

Побеги видов рода *Erica* характеризуются мелколистностью. У *Erica arborea* длина листьев 4–8 мм и в каждом узле побега находится по 4 ли-

ста. Иногда эти 4 листа бывают немного раздвинуты вдоль оси побега и тогда выделить четкую мутовку листьев не удастся. Это обычно наблюдают в самых нижних частях боковых побегов. Боковые побеги развиваются одновременно с осевым родительским побегом, т.е. формируются как силлептические. Нарастание оси побега происходит из верхушечной почки, т.е. моноподиально. Четкой периодичности в нарастании оси побега у *Erica arborea* не наблюдается, что, по нашим наблюдениям, имеет место и у растущих в оранжерее других видов этого рода (*E. canaliculata*, *E. versicolor*). Однако у *E. arborea* на некоторых побегах можно обнаружить границы между отдельными приростами побега. Эта граница проявляется в виде участка оси с особенно короткими междоузлиями и мелкими часто засохшими листьями (рис. 1).

Верхушечные почки у *E. arborea* мелкие, высотой 1–2 мм и емкостью не более 3 зачатков метамеров. Пазушные почки формируются не у всех метамеров побега, а когда формируются, то сразу же силлептически вырастают в боковые побеги на метамерах, расположенных близко от апекса осевого родительского побега.

Генеративные побеги у видов эрики всегда занимают боковое положение и формируются в пазушных почках. Из пазушной почки вырастает 1 цветок, цветоножка которого состоит из 2 междоузлий с очень маленькой чешуйкой между ними. У *E. canaliculata* в узлах побега образуется по 3 цветка, т.е. столько же, сколько и листьев в мутовках у этого вида. И эти тройки цветков располагаются вдоль всей оси бокового побега, хотя и не в каждом узле.

Структура побеговых систем рододендрона разительно отличается от таковой у эрики, хотя многолетние оси их побегов нарастают моноподиально, как и у видов эрики. У рододендронов цветки собраны в верхушечное соцветие, а не вдоль оси всего побега, как у видов эрики. Формирование верхушечного соцветия у рододендрона приводит к прекращению роста оси материнского побега. Поэтому моноподиальное нарастание наблюдается только у вегетативных побегов, у которых формируется верхушечная почка. Верхушечные почки у рододендронов очень крупные. Их высота достигает 20 мм, а емкость 50 зачатков метамеров и более. Боковые побеги у рододендрона вырастают обычно из пазушных почек верхних метамеров на отцветших побегах. Эти почки располагаются ниже соцветия. Они также формируются очень крупными и с большой емкостью, но немного меньшего размера по сравнению с верхушечными. Пазушные почки у ниже расположенных метамеров менее крупные, а у метамеров нижней половины побега, несущих вместо листьев чешуи, они вообще не образуются.

Структура побеговых систем у видов *Rhododendron* и *Erica* сильно различается по положению цветков и по форме листьев. У рододендронов соцветия всегда располагаются на верхушке побегов, а листья срединной формации с крупными зелеными пластинками сильно отличаются от самых верхних листьев и брактей. У бракте зеленые пластинки вообще не формируются. У эрики соцветия всегда занимают боковое положение и апекс побега всегда вегетативный, а все листья одинаковой формы, с небольшими зелеными пластинками. Такая структура побеговой системы у видов *Erica* дает основание некоторым ботаникам считать структуру всего растения в целом как большое и в значительной степени стерильное соцветие [14].

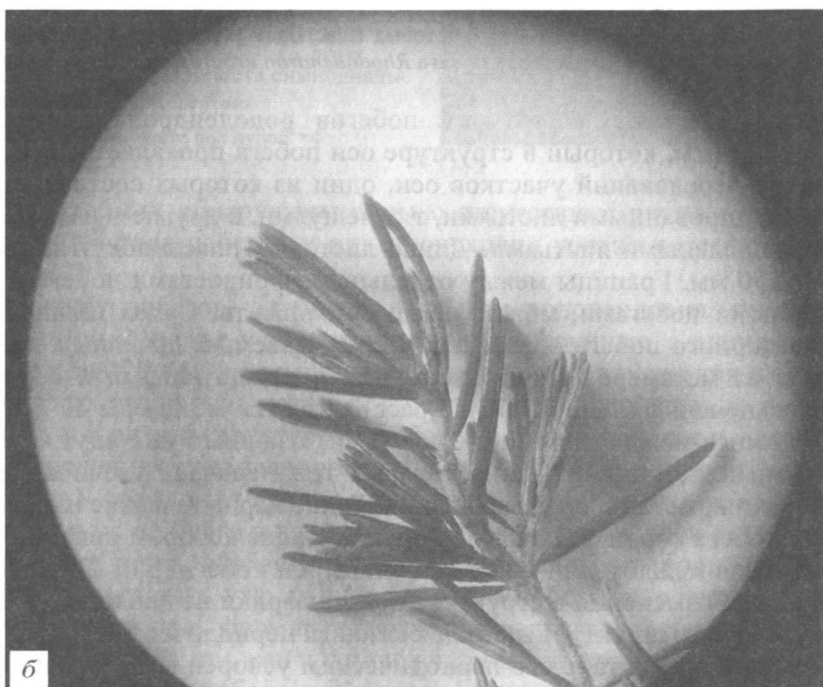
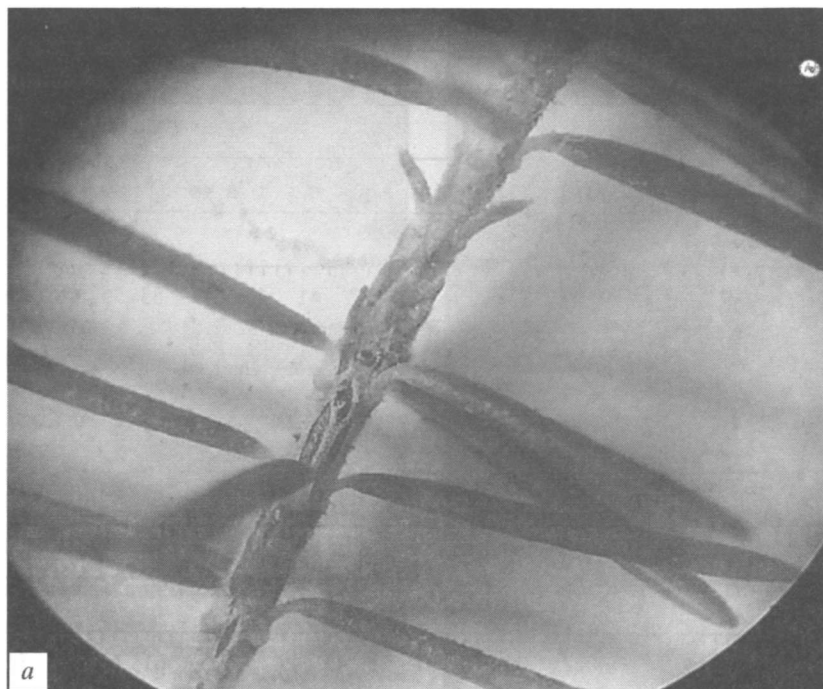


Рис. 1. *Erica arborea*

Граница между соседними приростами оси побега (а), силлептическое ветвление побегов (б)

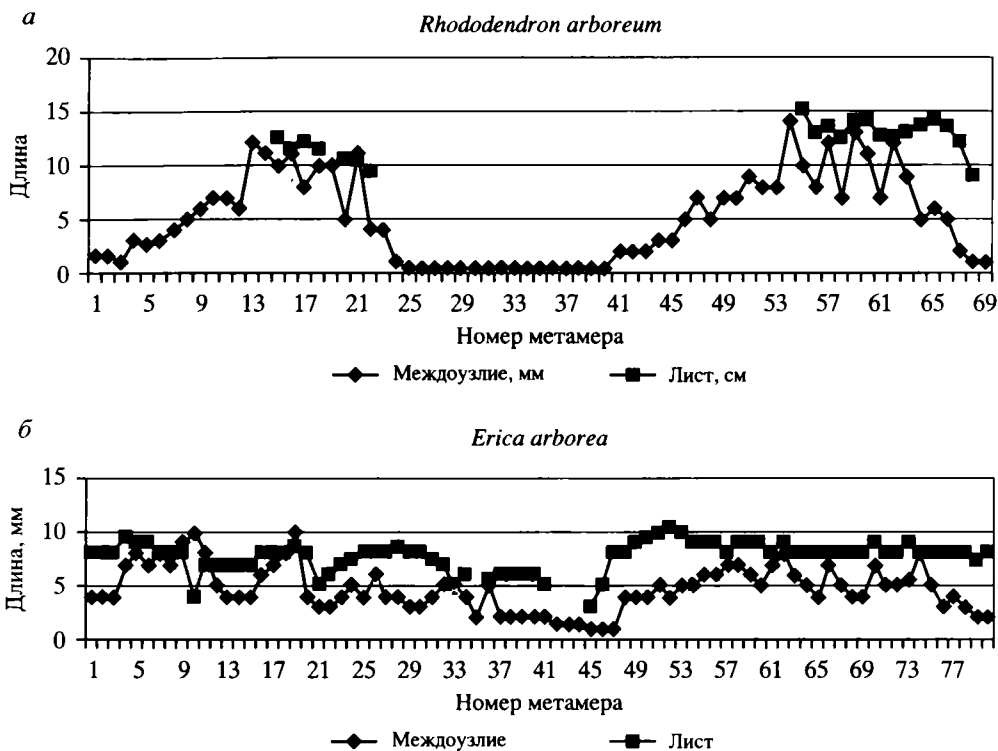


Рис. 2. Изменение длины междоузлий и листовых пластинок у метамеров, расположенных вдоль моноподиально нарастающей оси побега *Rhododendron arboreum* (а), *Erica arborea* (б)

В моноподиальном нарастании побегов рододендрона наблюдается очень четкий ритм, который в структуре оси побега проявляется в виде периодических чередований участков оси, одни из которых состоят из метамеров с редуцированными листьями, т.е. чешуями, а другие – из метамеров с крупными зелеными листьями. Длина листовых пластинок этих листьев достигает 150 мм. Границы между отдельными приростами побега, т.е. его элементарными побегами, можно легко обнаружить. Самая нижняя часть оси элементарного побега образована так называемым почечным кольцом, состоящим из метамеров с очень короткими междоузлиями и с рубцами от опавших почечных чешуй. Выше располагаются метамеры со все более удлиняющимися междоузлиями и с чешуями, а за ними уже идут метамеры с листовыми пластинками, длина которых тоже сначала увеличивается, а потом у верхних метамеров уменьшается. Такие периодические изменения в структуре побега хорошо иллюстрирует график, на котором показано изменение размеров междоузлий и листьев вдоль оси побега (рис. 2). Подобных периодических изменений в структуре побегов эрики не наблюдается.

Такой ритм в структуре побега связан с периодическим изменением интенсивности его роста, с его периодическим ускорением и последующей остановкой. Это впервые было обнаружено у некоторых видов тропических деревьев. У этих деревьев растущие побеги можно было видеть на протяжении всего года. Поэтому их называли постоянно растущими – evergrowing [15]. Позже и среди древесных растений в субтропической и умеренной

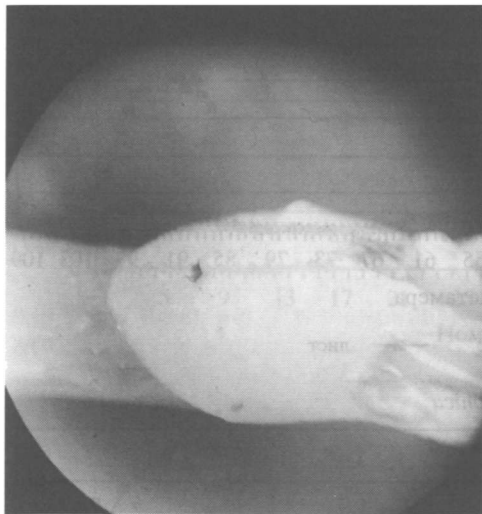


Рис. 3. Верхушка побега *Kalmia latifolia* с отмершей апикальной меристемой

Снято под лупой $\times 15$, видно основание черешка верхнего листа, два других листа у верхушки побега удалены. В пазухах верхних листьев имеются почки

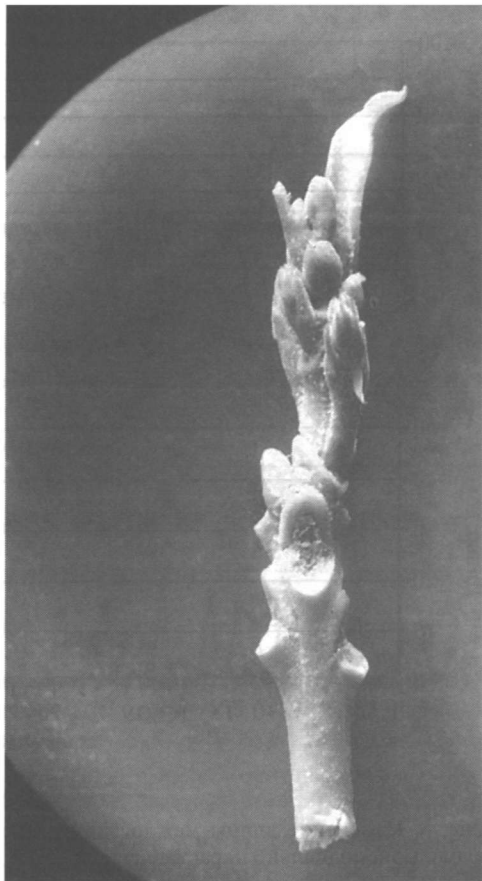


Рис. 4. Два последних прироста симподиальной оси побега *Kalmia latifolia*

Листья удалены, снято под лупой $\times 4$

зонах также были обнаружены виды с отсутствием ритма в структуре их побегов, хотя рост побегов у них происходил только в летнюю половину года [16, 17].

Структуру побегов, близкую к побегам рододендрона, имеют побеги *Kalmia latifolia*. Листья у этого вида такие же крупные, с длиной листовых пластинок до 120 мм, и элементарные побеги выделяются так же четко. Их нижняя часть состоит из метамеров с чешуями, а верхняя – из метамеров с листьями, т.е. ритм в структуре их побегов проявляется, как и у рододендронов. Но в отличие от рододендрона у *Kalmia latifolia* не образуется верхушечных почек. У этого вида при завершении роста побега отмирает апикальная меристема и на ее месте у выросшего побега остается едва различимая под лупой черная точка, образованная отмершим апексом (рис. 3). Ось побега продолжает нарастать уже за счет бокового побега, выросшего из верхней пазушной почки, т.е. формируется симподиальная ось (рис. 4). Соцветие формируется у кальмии, как и у рододендрона, на верхушке побега.

Ритм в структуре побега наблюдается еще у двух исследованных видов – у *Arbutus andrachne* и *Pieris japonica* (рис. 5). У *Arbutus andrachne* формируются большие листья, длина пластинок которых достигает 100 мм. Многолетняя ось его вегетативных побегов нарастает моноподиально и отдельные

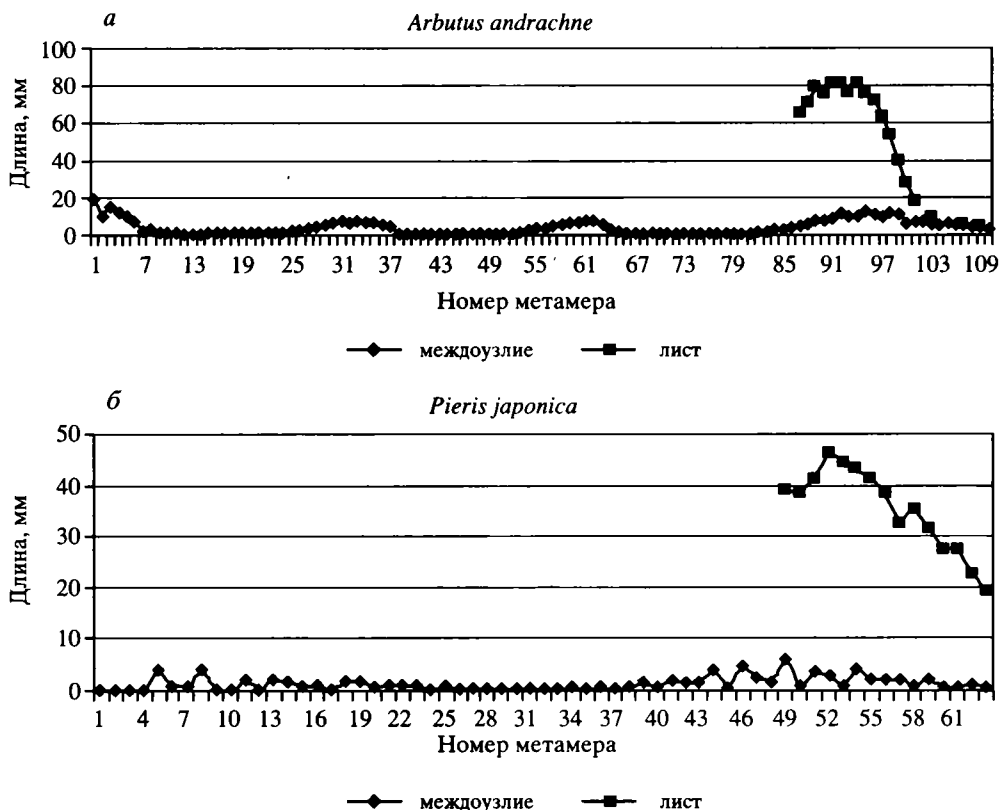


Рис. 5. Изменение длины междоузлий и листовых пластинок у метамеров, расположенных вдоль моноподиально нарастающей оси побега *Arbutus andrachne* (а), *Pieris japonica* (б)

приросты на ней четко видны. Метамеры в нижней части элементарных побегов несут почечные чешуи, метамеры в средней и в верхней частях – листья. Верхушечные почки на побегах высотой 5–6 мм имеют емкость в 12–20 зачатков метамеров. Из пазушных почек верхних метамеров формируется разветвленное верхушечное соцветие.

У *Pieris japonica* нарастание многолетней оси побега происходит симподиально, так как все побеги у этого вида начинают свое развитие из пазушных почек, потому что апекс побега отмирает (абортируется). Многие побеги состоят из 30–40 метамеров. Метамеры в нижней половине побега несут чешуи, а метамеры верхней половины побега формируют листья. Длина пластинок самых крупных листьев достигает 80 мм. Генеративные побеги *Pieris japonica* развиваются из пазушных почек верхних листьев побега, образуя сложное соцветие.

У следующих двух исследованных видов *Leucothoe catesbaei* и *Agapetes serpens* в структуре побегов не наблюдается четко выраженного ритма. На их оси нельзя выявить отдельных приростов, на них нет чередования зон с чешуями и листьями (рис. 6). Они не формируют вегетативных верхушечных почек, так как апексы их вегетативных побегов отмирают. Поэтому многолетние оси побегов у них формируются как симподиальные.

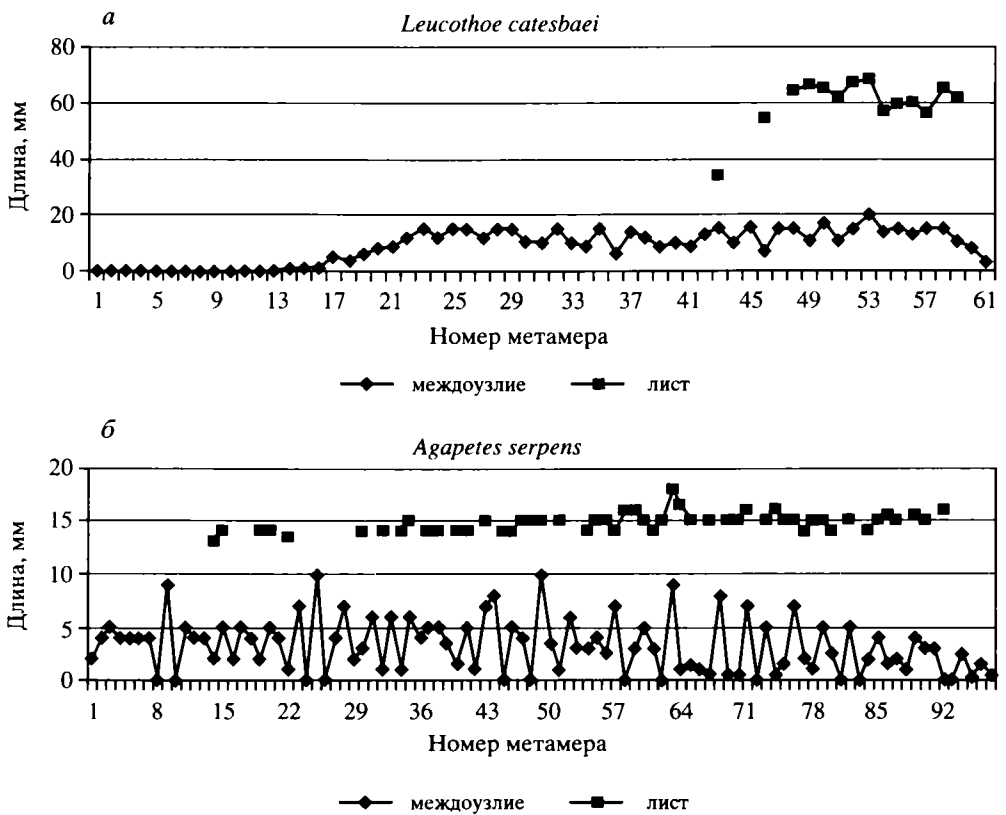


Рис. 6. Изменение длины междуузлий и листовых пластинок у метамеров, расположенных вдоль оси побега *Leucothoe catesbaei* (а), *Agapetes serpens* (б)

У *Leucothoe catesbaei* в более крупных побегах насчитывают по 40–60 метамеров, из которых не менее половины несут чешуи. Верхние метамеры с листьями имеют длинные междуузлия (до 20 мм) и образуют $\frac{3}{4}$ длины всего побега. Листья довольно большие, длина их пластинок достигает 100–120 мм. Почки в пазухах листьев очень мелкие, высотой не более 1 мм, но с большой емкостью. В них насчитывают до 20–30 зачатков метамеров. Из таких почек развиваются генеративные побеги в виде сережек, длина которой составляет 50–60 мм.

Побеги *Agapetes serpens* состоят из большого числа метамеров (до 87), но длина их междуузлий небольшая, не более 6 мм, и листья тоже мелкие, с длиной пластинок не более 17–19 мм.

Апексы побегов у *Agapetes serpens* всегда отмирают перед прекращением их роста, и покоящиеся верхушечные почки не образуются. Пазушные почки формируются обычно у всех метамеров побега. Их высота 2–3 мм, а емкость не превышает 6–8 зачатков. Во многих пазушных почках формируются зачатки цветков, обычно по одному, реже по два цветка в почке. Иногда в пазухе листа формируются 3 цветка. Во время цветения *Agapetes serpens* вдоль всей оси его длинного побега распускаются цветки.

Подводя итог проведенному исследованию, можно подтвердить вывод, сделанный другими исследователями, о большом разнообразии структуры побеговых систем в семействе *Ericaceae*. На фоне этого разнообразия побеговые системы всех исследованных видов можно разделить на две группы. У одной из них (*Rhododendron arboreum*, *R. ponticum*, *Kalmia latifolia*, *Arbutus andrachne*, *Pieris japonica*) в структуре их побегов проявляется четкий ритм, у другой группы (*Erica arborea*, *E. canaliculata*, *Leucothoe catesbaei*, *Agapetes serpens*) такого ритма нет. У первой группы соцветия занимают в побеговой системе верхушечное положение, у второй – боковое. Однако в обеих группах наблюдается как формирование верхушечной почки, так и альтернатива этому признаку – абортация верхушки побега при окончании его роста, что определяет моноподиальное или симподиальное нарастание оси. На основании сравнения особенностей структуры побеговых систем у исследованных видов можно сделать вывод, что ритм в росте и структуре их побегов не связан с активностью их апикальных меристем, но каким-то образом связан с верхушечным положением сложного соцветия в системе их побегов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Halle F., Oldeman R.A.A., Tomlinson P.B. Tropical trees and forests – An architectural analysis. B. etc.: Springer, 1978. 441 p.
2. Гатцук Л.Е. Геммаксилярные растения и система соподчиненных единиц их побегового тела // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79, вып. 1. С. 100–112.
3. Гатцук Л.Е. Геммаксилярные растения и система соподчиненных единиц их побегового тела // Там же. С. 100–112.
4. Гатцук Л.Е. Иерархическая система структурно-биологических единиц растительного организма, выделенных на макроморфологическом уровне // Успехи экологической морфологии растений. М., 1994. С. 18–19.
5. Мазуренко М.Т., Хохряков А.П. Структура и морфогенез кустарников. М.: Наука, 1977. 160 с.
6. Мазуренко М.Т., Хохряков А.П. Классы метамеров деревьев // Журн. общ. биологии. 1991. Т. 52, № 3. С. 409–421.
7. Антонова И.С., Азова О.В. Архитектурные модели кроны древесных растений // Ботан. журн. 1999. Т. 84, № 3. С. 10–32.
8. Антонова И.С., Николаева Н.В. Элементарная побеговая система как единица структуры кроны древесных растений умеренной зоны // Конструкционные единицы в морфологии растений. Киров, 2004. С. 10–12.
9. Пояркова А.И. Сем. *Ericaceae*, *Vacciniaceae* // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. Т. 18. С. 22–107.
10. Полетико О.М. Вересковые // Деревья и кустарники СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. С. 239–367.
11. Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. С. 439.
12. Rehder A. Manual of cultivated trees and shrubs. N.Y.: Macmillan, 1949. 996 p.
13. Temple A. Polymorphisme architectural d'une famille des regions temperees et tropicales d'altitude // С. г. Acad. sci. Paris. 1977. Vol. 284. P. 163–166.
14. Ирхина Т.В. Структура побеговой системы субтропических вересковых // Интродукция тропических и субтропических растений. М.: Наука, 1980. С. 103–107.
15. Heads M. *Ericaceae* in Malesia: Vicariance biogeography, terrane tectonics and ecology // Telopea. 2003. V. 10, N 1. P. 311–449.
16. Koriba K. On the periodicity of tree-growth in the tropics, with reference to the mode of branching, the leaf-fall, and the formation of the resting bud // Gardens Bull. Singapore. 1958. Vol. 17, pt 1. P. 11–81.
17. Михалевская О.Б. Ритм роста и структура побегов у тропических и субтропических древесных растений // Бюл. Гл. ботан. сада. 2004. Вып. 188. С. 119–129.

18. Михалеvская О.Б. Отражение в структуре побегов динамики их роста у древесных растений из разных климатических зон // Конструкционные единицы в морфологии растений. Киров. 2004. С. 199–203.

Московский государственный
педагогический университет
Учреждение Российской академии наук
Главный ботанический сад
им. Н.В. Цицина РАН, Москва

Поступила в редакцию 20.11.2007 г.

SUMMARY

Mikhalevskaya O.B., Belousova T.P., Isaev S.S. Structural variability of shoot systems in subtropical Ericaceae

The shoot structure was studied in nine subtropical species from different subfamilies of *Ericaceae*. Clear periodical changes of internode's length and leaf length on metameris along shoot axis, growing both in monopodial and sympodial ways, are characteristics of several species, but these periodical changes are absent in other ones. An inflorescence develops on a shoot top in species with periodical changes, but fertile shoots develop only as adventitious ones in species without periodical changes. Both development of terminal bud and apical meristem abortion are observed in all the species before shoot growth cessation.

УДК 581.144+581.815

ВЛИЯНИЕ СПОСОБА ОБРАБОТКИ РАНЕВОЙ ПОВЕРХНОСТИ ПОБЕГОВ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИ АКТИВНЫМИ ВЕЩЕСТВАМИ НА РЕГЕНЕРАЦИОННЫЙ ПРОЦЕСС

М.Т. Кръстев, И.А. Бондорина

В научных исследованиях существует несколько способов воздействия физиологически активных веществ (ФАВ) на растение в целом или его части и органы. К ним можно отнести замачивание, опрыскивание, обработку порошками, полив и другие приемы. Так, например, при помощи опрыскивания маточных растений ФАВ можно добиться существенного увеличения коэффициента размножения зелеными черенками и *in vitro* [1, 2]. Погружение нижних концов черенков в слабый раствор вещества на 24 ч или в концентрированный спиртовой раствор на 5 с стимулирует корнеобразовательные процессы [3].

Из возможных способов обработки, применяемых для выявления наличия или отсутствия стимулирующего эффекта у изучаемых ФАВ, предпочтение в наших исследованиях было отдано двум – смачиванию раневой поверхности побега тампоном с ФАВ и введению в зону между обвязочной пленкой и раневой поверхностью раствора ФАВ при помощи шприца. Эти способы обработки дают возможность прямого контакта изучаемого вещества с жи-

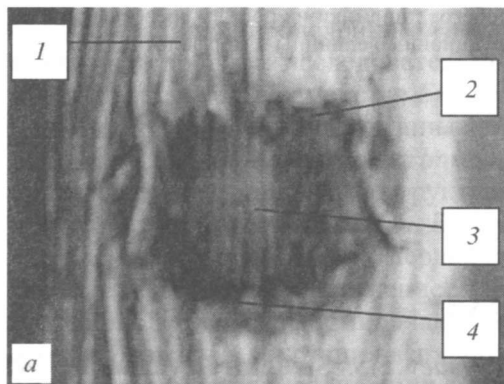
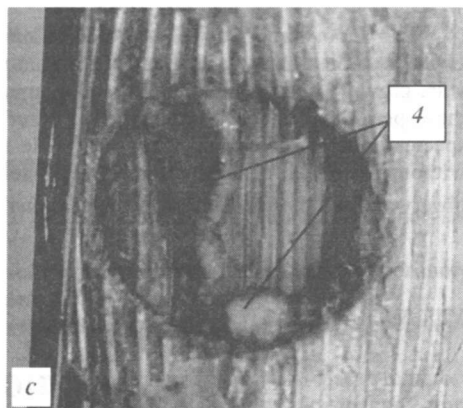
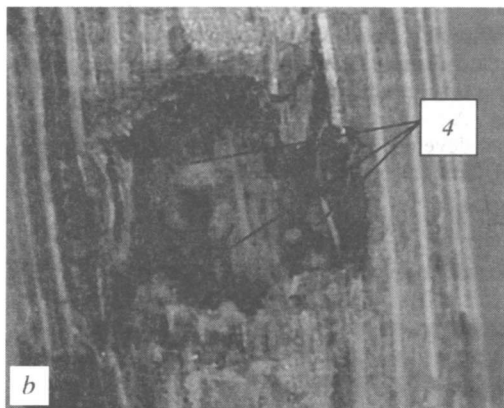


Рис. 1. Особенности образования каллуса на поверхности раневых вырезов побегов *Vitis amurensis* при обработке раствором ФАВ способом смачивания ватным тампоном ($\times 6$)

a – контроль, *b* – вырез, обработанный эпином, *c* – цирконом; 1 – годичный побег, 2 – разрез перидермы, 3 – вскрытая ксилема, 4 – каллус



выми тканями растений. Они становятся доступными в результате вырезов периферийных тканей. Таким образом возможна сравнительная оценка действия ФАВ на особенности протекания регенерационно-восстановительного процесса.

В настоящем исследовании в качестве стимулирующих веществ были испытаны широко известные препараты – эпин, рибав-экстра и циркон, а объектами воздействия служили *Vitis amurensis* Rupr. и *Rosa canina* L. Для испытания каждого из трех ФАВ было сделано по 48 раневых вырезов на годичных побегах (по 24 – для каждого из двух способов обработки). Общее число вырезов в эксперименте составило 144.

Основной признак для оценки действия ФАВ – это способность растений к образованию каллусной ткани при ранении. Образование каллуса наиболее точно характеризует весь регенерационный процесс от начала образования первых очагов до окончательной дифференциации раневого каллуса в специализированные периферийные ткани перидермы. Весь этот сложный процесс напрямую зависит, с одной стороны, от биологических особенностей растений, с другой – от наличия стимулирующих свойств у ФАВ и эффективности выбранного способа обработки зоны повреждения. Кроме того, за каллусообразованием можно наблюдать просто визуально, фиксируя его особенности, скорость протекания отдель-

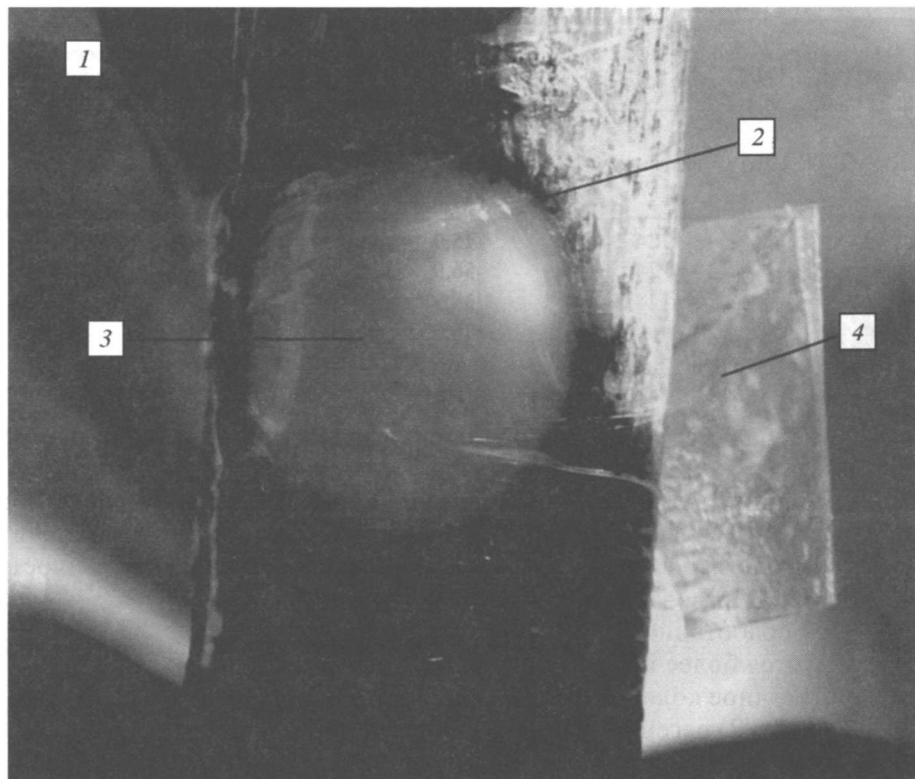


Рис. 2. Подготовка раневой поверхности (*Acer negundo*) для введения раствора ФАВ способом шприцевания ($\times 10$)

1 – годичный побег, 2 – разрез перидермы, 3 – вскрытая ксилема, 4 – прозрачная самоклеющаяся пленка

ных этапов, измеряя площадь раневой поверхности, занятой образовавшимся каллусом.

На рис. 1 представлены различные типы каллусообразования при обработке раневой поверхности ФАВ. Видно, что на объекте, не обработанном ФАВ, каллус появляется в основном по периферии выреза. При обработке раневых вырезов ФАВ (с помощью тампона) раствор попадает на поверхность выреза неравномерно и соответственно стимулирующее действие вещества появляется на поверхности тоже неравномерно. На образце, представленном на рис. 1, раствор попал в центральную и правую части выреза, где спустя 7 дней сформировались первые очаги каллуса, а на другом образце (рис. 1, с) каллус образуется в основном в нижней части, а также продольно, по середине выреза.

Для сохранения естественной регенерационно-восстановительной реакции у травмированных тканей растений необходимо не только равномерно распределить ФАВ на раневой поверхности, но и выявить продолжительность их воздействия. Наиболее соответствующим этим условиям способом является введение раствора в зону между обвязочной пленкой и поверхностью выреза до полного его заполнения (рис. 2). Этот способ, разработанный

Таблица 1

Площадь образованного каллуса (в %) на поверхности раневых вырезов у *Rosa canina* в зависимости от способа обработки ФАВ через 20 дней

ФАВ	Число вырезов	Способ обработки		Среднее
		Смачивание ватным тампоном	Шприцевание	
Эпин	24	45,9	58,8	52,35
Рибав-экстра	24	56,9	94,5	75,7
Циркон	24	35,3	47,3	41,3
Среднее		46,03	66,87	

Средняя арифметическая опыта $\mu = 56,45$.

ный нами специально для изучения и оценки эффективности ФАВ, не имеет аналогов.

При введении ФАВ с помощью шприца наблюдают равномерное образование каллуса по всей периферии выреза. Процесс протекает интенсивно, и к 21 дню после начала эксперимента вся поверхность выреза полностью покрыта вновь образованной каллусной тканью (рис. 3). К этому моменту на образце, обработанном ФАВ (при помощи ватного тампона), каллусная ткань образуется более интенсивно только в тех частях, куда, по-видимому, попало достаточное количество стимулирующего вещества. У контрольного образца (см. рис. 2) регенерационный процесс протекает достаточно медленно, и к 21 дню каллусная ткань сформировалась как сплошное кольцо только по периферии раневого выреза.

Анализ полученных данных показал, что во всех вариантах опыта на обработанных растворами ФАВ раневых поверхностях при помощи шприцевания каллусная ткань образуется в большем количестве, чем при смачивании ватным тампоном (табл. 1). Эта разница при применении эпина составляет 12,9%, рибав-экстра – 37,6%, циркона – 12%.

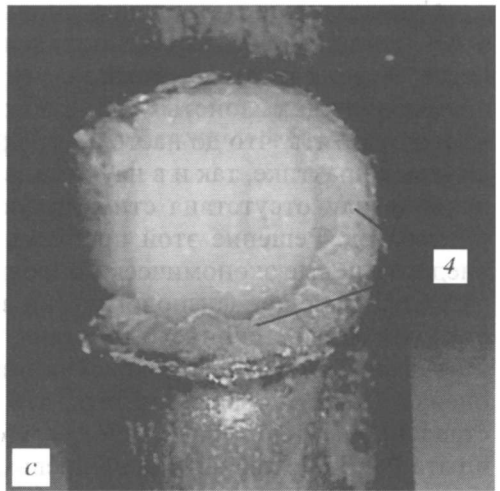
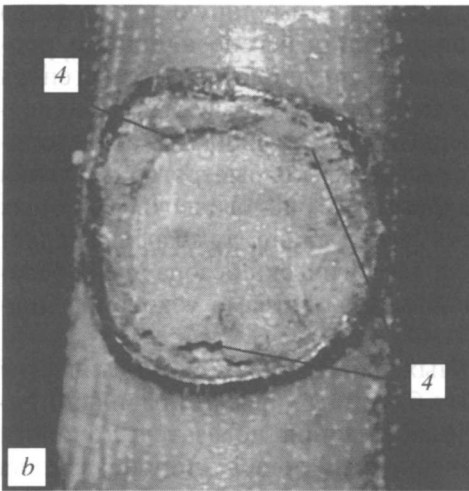
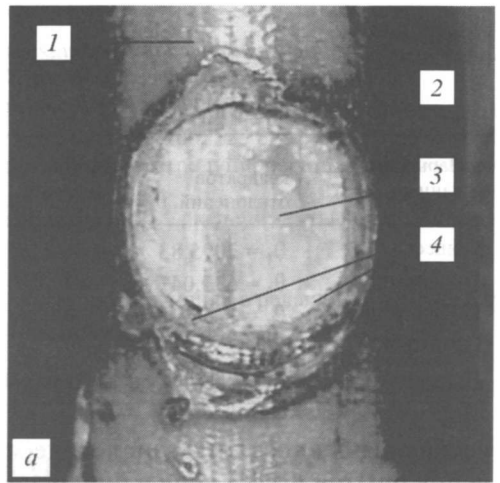
Сопоставление данных образования каллусной ткани при этих способах обработки свидетельствует о более эффективном влиянии ФАВ при обработке способом шприцевания по сравнению со способом смачивания ватным тампоном.

Наблюдения за динамикой образования каллуса при воздействии различных ФАВ показало, что регенерационные процессы усиливаются не одинаково. В данном эксперименте более высокая регенерационная активность у *R. canina* наблюдается при воздействии препарата рибав-экстра. В среднем для двух способов обработки площадь раневой поверхности, занятая каллусом к 20 дню, составляет 75,7%. Самая низкая регенерационная активность отмечается у образцов, обработанных цирконом, – 41,3%. Умеренное, но достаточно активное образование каллуса наблюдается и в варианте обработки эпином, где в среднем занятая площадь составляет 52,35%.

Оценивая данные площади образовавшегося каллуса, следует подчеркнуть разницу в его образовании при двух способах применения препаратов в среднем на 20,84%. Хотя эта разница достаточно существенна, тем не менее нельзя с полной уверенностью утверждать, что она является только результатом воздействия одного фактора – способа применения препарата,

Рис. 3. Образование каллуса на поверхности раневых вырезов у *Rosa canina* при различных способах обработки препаратом Рибавэкстра, спустя 20 дней после проведения операции ($\times 6$)

a – контроль, *b* – вырез, обработанный ФАВ способом шприцевания, *c* – при помощи ватного тампона; 1 – годичный побег, 2 – разрез перидермы, 3 – вскрытая ксилема, 4 – каллусная ткань



исключая из этого процесса влияние неучтенных факторов. Определение доли влияния интересующих нас факторов (стимулирующие свойства ФАВ и эффективность способа обработки) решали при помощи дисперсионного анализа, разработанного Р.А. Фишером для математической обработки данных полевых опытов [4].

В результате двухфакторного дисперсионного анализа (табл. 2) было установлено, что оба учтенных фактора в отдельности оказывают достоверное действие на регенерацию, так как вычисленные значения для фактора 1 ($F_1 = 46,46$) и фактора 2 ($F_2 = 18,16$) намного меньше, чем величина табличных значений (для фактора 1 $F_{\text{таб}} = 4,45$ и для фактора 2 соответственно $F_{\text{таб}} = 2,81$). Доля достоверного влияния на образование каллуса для каждого из факторов в процентном соотношении от общей совокупности факторов, влияющих на регенерационный процесс, составляет: по первому фактору (эффективность способа обработки ФАВ) – 30,1%; по второму фактору (стимулирующая способность использованных в эксперименте препаратов) – 58,9%; и для неучтенной в данном опыте совокупности факторов (биологи-

Таблица 2

*Дисперсионный анализ влияния способа обработки (фактор 1)
и стимулирующей эффективности ФАВ (фактор 2) на образование каллуса
на поверхности раневого выреза у Rosa canina*

Варьирование данных	Сумма квадратов отклонений, θ	Степень свободы, γ	Дисперсия, σ	Критерий Фишера		Доля участия, %
				P	F' p = 95%	
Общее	$\theta_1 = 2095,83$	23	93,12	6,85	2,19	100
По фактору 1	$\theta_2 = 631,04$	1	631,4	46,46	4,45	30,1
По фактору 2	$\theta_3 = 1233,75$	5	246,75	18,16	2,81	58,9
Остаточное	$\theta_4 = 231,04$	17	13,59	1,00	–	11,0

Примечание: Ошибка средней арифметической $m_m = 1,79$. Показатель точности опыта P = 3,17.

ческие особенности и физиологическое состояние растений, условия проведения опытов и т.д.) доля влияния составляет всего 11%.

Судя по результатам дисперсионного анализа, стимулирующие свойства ФАВ, по-видимому, играют определяющую роль в регенерационном процессе. Исходя из этого, можно с уверенностью предположить, что степень стимулирующих свойств ФАВ можно оценить и измерить. Необходимо особенно отметить, что до настоящего времени нет какой-либо единой методики (как в практике, так и в научных исследованиях) для быстрого выявления наличия или отсутствия стимулирующих свойств биологически активных препаратов. Решение этой проблемы весьма актуально, так как позволяет внедрить новые экономически выгодные и экологически безопасные препараты, обладающие физиологически активными свойствами узконаправленного или многостороннего действия.

Анализ полученных экспериментальных данных и их математическая оценка дают основание считать, что опыт был методически правильно поставлен, о чем свидетельствует вычисленная величина показателя точности опыта P = 3,17, так как она не превышает допустимую величину показателя точности 5%. Достоверность выявленных закономерностей влияния ФАВ и способа обработки объектов на регенерационно-восстановительный процесс в зоне ранения косвенно подтверждается и достаточно низкой ошибкой общей средней арифметической $m_m = 1,79$, а также вычисленным значением критерия Фишера для общей суммы (F = 6,85), который превышает величину табличного значения ($F_{\text{таб}} = 2,19$), при доверительном уровне точности 95%.

ВЫВОДЫ

При обработке раневой поверхности раствором ФАВ двумя способами – смачиванием ватным тампоном и введением в зону между обвязочной пленкой и раневой поверхностью при помощи шприца – последний предпочтительнее. В этом случае каллус образуется более интенсивно и в большем количестве, если используемое вещество или препарат обладает стимулирующим свойством. Основным критерием для оценки степени стимулирующей эффективности ФАВ является образование каллусной ткани.

ЛИТЕРАТУРА

1. Аладдина О.Н., Лесничева А.Н. и др. Применение регуляторов роста в технологии размножения крыжовника // Изв. ТСХА. 1998. Вып 4. С.107–113.
2. Акимова С.В. Разработка новых элементов технологии зеленого черенкования ягодных кустарников: Автореф. ... дис. канд. с.-х. наук. М.: МСХА, 2005. 23 с.
3. Хромова Т.В. Методические указания по размножению интродуцированных растений черенками. М.: ГБС АН СССР, 1980. 45 с.
4. Зайцев Г.Н. Методы математической статистики в экспериментальных ботанических исследованиях. М.: Наука, 1984. 422 с.

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

Поступила в редакцию 14.10.2007 г.

SUMMARY

Krstev M.T., Bondorina I.A. Effects of hormone treatment on wound surface regeneration

The wounds on shoots of *Vitis amurensis* and *Rosa canina* were treated with physiological active substances (the preparations). Injections with a syringe proved to be more effective than superficial moistening with a wadded tampon.

УДК 582.594.2+577.152

ИЗОФЕРМЕНТНЫЙ АНАЛИЗ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ ВИДОВ РОДА *CYPRIPEDIUM* L.

А.В. Салохин, С.С. Кирикович, П.Г. Горовой

Род *Cyripedium* Juss. на российском Дальнем Востоке представлен несколькими видами. В литературе по флоре Восточной Азии и о *Cyripedium* нет единого мнения о видовом составе этого таксона.

Система рода *Cyripedium* базируется в основном на морфологических признаках и ценологической приуроченности, которых не всегда достаточно для решения таксономических вопросов. Для Дальневосточного региона приводятся также виды гибридогенного происхождения: *C. × alaskanum* P.M. Br. (*C. guttatum* Sw. × *C. yatabeanum* Makino), *C. × catherinae* Aver (*C. macranthon* Sw. × *C. shanxiense* S.C. Chen), *C. × microsaccocus* Kraenzl. (*C. calceolus* L. × *C. shanxiense* S.C. Chen), которые были описаны при анализе морфологических признаков [1, 2]. В ряде работ [3–6] приводятся результаты стоматографических, цитологических и химических исследований видов *Cyripedium*, которые нужно учитывать при изучении таксономии рода.

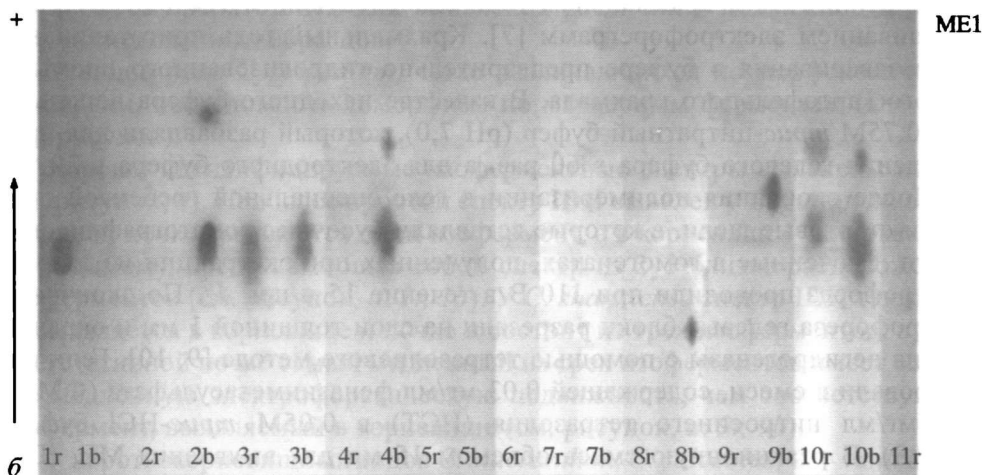
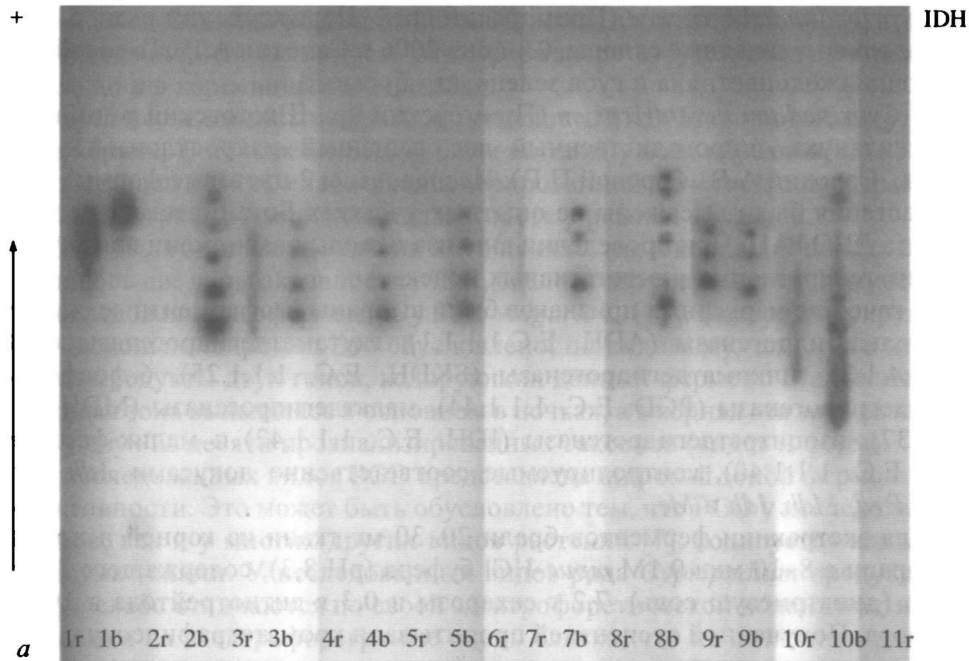
Целью данной работы было использование метода изоферментного анализа для выявления родственных связей между *C. macranthon*, *C. calceolus*, *C. shanxiense*, *C. × ventricosum* и определение различий между секциями *Cyripedium* и *Bifolia*.

При проведении изоферментного анализа использовали образцы видов, собранные в Приморском крае.

Образцы *Cyripedium guttatum* (см. рисунок) взяты из одной популяции (Приморский край, Надежденский р-он, 5 км от п. Раздольное, западные склоны, 03 июня 2006 г., Салохин А.В., Горовой П.Г.). Этот вид не проявляет изменчивости морфологических признаков.

Cyripedium macranthon (Приморский край, Шкотовский р-он, в окр. с. Стеглянуха, широколиственный лес, западный макросклон, 15 июня 2006 г., Салохин А.В., Горовой П.Г.). Представлен 4 цветовыми формами.

Cyripedium calceolus (Приморский край, Шкотовский р-он, в окр. с. Стеглянуха, широколиственный лес, западный макросклон, 15 июня 2006 г., Салохин А.В., Горовой П.Г.) Исследованы 3 цветковые формы.



Типы изоферментных спектров изоцетратдегидрогеназы (*a*) и малик-фермента (*б*) дальневосточных видов рода *Cypripedium*

1 – *C. guttatum*, 2 – *C. macranthon* белоцветковая форма, 3 – *C. macranthon* форма с цветком, у которого сепалии и лепестки у основания с розовыми прожилками, 4 – *C. macranthon* форма с розовыми цветками, 5 – *C. macranthon* пурпурноцветковая форма, 6 – *C. calceolus*, цветки с листочками околоцветника светло-зеленовато-бурого цвета, губа зеленовато-желтая, 7 – *C. calceolus*, листочки околоцветника каштанового цвета с желтой губой, 8 – *C. calceolus* цветки с темно-красно-коричневыми листочками околоцветника и бронзовой губой, 9 – *C. chanxiense*, 10 – *C. ×ventricosum* с цветками, губа у которых бело-кремовая, а листочки околоцветника розовые, у основания желтые, 11 – *C. ×ventricosum* с желтыми цветками; r – корни, b – генеративные почки

Cyripedium shanxiense (Приморский край, Надежденский р-он, 5 км от п. Раздольное, западные склоны, 03 июня 2006 г. Салохин А.В., Горовой П.Г.) Листочки околоцветника и губа зеленовато-бурые.

У *Cyripedium* × *ventricosum* (Приморский кр., Шкотовский р-он, в окр. с. Стеглянуха. широколиственный лес, западный макросклон, 15 июня 2006 г., Салохин А.В., Горовой П.Г.). Исследованы 2 цветковые формы.

Растения были высажены на опытных участках Ботанического сада-института ДВО РАН. При проведении анализа использовали ткани из кончиков корней, генеративных и вегетативных почек.

В качестве маркерных признаков были выбраны изоферментные спектры алкогольдегидрогеназы (ADH, Е.С.1.1.1.1), глутаматдегидрогеназы (GDH Е.С.1.4.1.2), шикиматдегидрогеназы (SKDH, Е.С. 1.1.1.25), 6-фосфоглюконатдегидрогеназы (PGD; Е.С. 1.1.1.44), малатдегидрогеназы (MDH, Е.С. 1.1.1.37), изоцитратдегидрогеназы (IDH, Е.С. 1.1.1.42) и малик-фермента (ME, Е.С. 1.1.1.40), контролируемые соответственно локусами *Adh*, *Gdh*, *Skdh*, *Pgd*, *Mdh*, *Idh* и *Me*.

Для экстракции ферментов брали 20–30 мг ткани из корней и почек и растирали в 8–10 мкл 0,1М *трис*-HCl буфера (рН 8,3), содержащего 292 мг ЭДТА (динатриевую соль), 7,2 г сахарозы и 0,3 г дитиотрейтола в 100 мл раствора. Полученной суспензией пропитывали хроматографическую бумагу. Экстракты из анализируемых тканей подвергали горизонтальному электрофорезу в 14%-м крахмальном геле с последующим гистохимическим окрашиванием электрофореграмм [7]. Крахмальный гель приготавливали путем заваривания в буфере предварительно гидролизованного промышленного картофельного крахмала. В качестве исходного буфера использовали 0,75М *трис*-цитратный буфер (рН 7,0), который разбавляли для приготовления гелевого буфера в 60 раз, а для электродного буфера в 20 раз [8]. После окончания полимеризации в геле специальной гребенкой прорезали стартовые щели, в которые вставляли кусочки хроматографической бумаги, смоченные в гомогенатах, полученных при экстракции из тканей. Электрофорез проводили при 110 В в течение 15 ч при 4°. По окончании электрофореза гелевые блоки разрезали на слои толщиной 1 мм и окрашивали на дегидрогеназы с помощью тетразолиевого метода [9, 10]. Гели инкубировали в смеси, содержащей 0,03 мг/мл феназинметасульфата (ФМС); 0,15 мг/мл нитросинего тетразолия (НСТ) в 0,05М *трис*-HCl буфере (рН 8,3). В реакционную смесь объемом 15 мл для выявления ME, IDH, SKDH и PGD добавляли по 1 мг НАДФ, 0,2 мл 1М раствора MgCl₂ и субстраты: 0,4 мл 1М раствора малата натрия, 1–2 мг изоцитрата натрия, 2 мг шикимовой кислоты и 3 мг 6-фосфоглюконовой кислоты, трициколгексил аммониевую соль соответственно. Для выявления ADH, GDH и MDH в реакционную смесь объемом 15 мл добавляли по 1 мг НАД и субстраты: 3 капли этилового спирта, 0,2 мл 1М раствора глутамата натрия и 0,2 мл 1М раствора малата натрия, соответственно [7]. Окрашивание проводили в термостате при 30° в течение 1–3 ч. Электрофореграммы сканировали с помощью прибора BioDoc и фотографировали фотоаппаратом Canon IXY 55.

У видов рода *Cyripedium* исследовали ферменты: ADH, GDH, MDH, PGD, SKDH, IDH и ME.

В исследованных образцах не выявились изоферменты ADH и GDH. Примечательно, что активность этих ферментов отсутствовала не только в почках, но и в корневищах и корешках.

У всех исследованных образцов активность SKDH полностью отсутствовала в корнях. В почках же SKDH была активна у всех образцов, но изофермент выглядел в виде слабо сконцентрированной нечеткой зоны, имевшей разную электрофоретическую подвижность у разных образцов.

MDH была одинаково активна как в почках, так и корнях. В почках всегда выявлялось две зоны активности MBH, аналогично результатам, полученным при исследовании изоферментов у *Beta vulgaris* L. [11]. Быстро мигрирующая зона – довольно широкая. Это обусловлено, по-видимому, тем, что в ней находятся продукты двух генов, кодирующих данный фермент. Медленно мигрирующая зона выявлялась в основном в почках, а в корнях эта зона выявлена лишь у двух из десяти проанализированных таксонов (видов и форм).

У исследованных видов PGD представлена широкой зоной ферментативной активности. Это может быть обусловлено тем, что PGD у исследованных объектов, как и у многих других видов растений [7], кодируется как минимум двумя генами. У исследованных видов рода *Cypripedium* продукты генов *Pgd* слабо отличаются по своей электрофоретической подвижности, располагаются на электрофореграмме очень близко, что не позволило выявить отдельные изоферменты в пределах одного спектра. По-видимому, именно это явилось препятствием для выявления различий в подвижности POB у всех исследованных образцов.

У видов рода *Cypripedium*, четко различающихся по морфологическим признакам, исследован полиморфизм по маркерным ферментам IDH и ME (см. рисунок).

Хорошо идентифицируемые изоферментные спектры выявлены по IDH (см. рисунок, а). Наиболее простой спектр IDH выявлен у *C. guttatum*: в генеративной почке выявляется один изофермент, а в корневище – широкая зона, по-видимому, представляющая собой спектр из 2–3 близко расположенных изоферментов (см. рисунок, а: 1r, 1b). У *C. shanxiense* спектр IDH также четко выявляется в корневище и почке и состоит из трех изоферментов, причем в вегетативной почке самый медленный из трех изоферментов имеет еще более медленную электрофоретическую подвижность, чем соответствующий изофермент, выявляемый в корневище (см. рисунок, а: 9r, 9b).

У короткорневищных видов *C. macranthon*, *C. calceolus*, *C. × ventricosum* изоферментные спектры IDH в корнях выявляются очень слабо и нечетко или не выявляются совсем (см. рисунок, а: 2r, 3r, 4r, 5r, 6r, 7r, 8r, 10r). В генеративных же и вегетативных почках спектры изоферментов IDH у этих видов проявились достаточно четко, что позволило выявить следующее. Одинаковые четырехполосные изоферментные спектры IDH выявлены у трех образцов *C. macranthon*, имеющих розовый оттенок в окраске цветка (см. рисунок, а: 3b, 4b, 5b). Форма же этого вида с чисто-белыми цветками имела пятиполосный тип спектра, значительно отличающийся от первых трех форм (рис. 1; 2r, 2b).

Различия в спектрах IDH выявлены также у двух форм *C. calceolus*, различающихся по окраске цветка. Спектры у этих форм различаются не только положением на электрофореграмме отдельных изоферментов, но и их коли-

чеством. IDH представлена трех- и пятиполосными изоферментными спектрами (см. рисунок, а: 7b, 8b). У формы (8b) с необычной окраской цветков (с губой бронзового цвета) в спектре выявляется изофермент с наиболее быстрой среди всех исследуемых видов электрофоретической подвижностью.

Наиболее резко отличается от всех остальных спектр IDH, выявляемый у *C. × ventricosum* (см. рисунок, а: 10b). Он характеризуется бóльшим по сравнению с другими числом изоферментов и их расположением на электрофореграмме. У данного вида выявляются дополнительные изоферменты IDH, которых нет ни у одного исследованного нами вида. Необходимо иметь в виду, что при гибридизации происходит суммирование изоферментов, имеющихся у родительских форм.

Продукты неаллельных генов *Me1* и *Me2*, взаимодействуя друг с другом, могут образовывать гетеротетрамеры, различающиеся по своей электрофоретической подвижности [12]. Выявляемая в исследуемых образцах наиболее яркая зона ферментативной активности, вероятно, является продуктом локуса *Me1* (см. рисунок, б). Второй изофермент, проявляющийся несколько слабее и имеющий более быструю электрофоретическую подвижность, представляет собой, по всей видимости, гетеротетрамер, состоящий из субъединиц, кодируемых локусами *Me1* и *Me2*. В соответствии с этим, гомотетрамерные продукты локуса *Me2* должны располагаться на электрофореграмме далеко впереди, поскольку движутся сразу за фронтом. Эти гомотетрамеры можно выявить лишь в том случае, когда активность локуса *Me2* достаточно высока (см. рисунок, б: 2b, 4b, 10r, 10b). В тех случаях, когда активность локуса *Me2* очень низка, не выявляются даже гетеротетрамеры (см. рисунок, б: 1r, 3r, 3b, 8b, 9b). Сравнивая спектры ME у этих таксонов, можно видеть, что они отличаются по расположению быстромигрирующей гетеротетрамерной зоны при сходстве в подвижности высокоактивных изоферментов; у *C. × ventricosum* эта зона отстает от соответствующей зоны *C. macranthon*. Это означает, что гомотетрамеры, кодируемые локусом *Me2*, довольно сильно различаются у *C. macranthon* и *C. × ventricosum*, что обусловлено, в свою очередь, значительными различиями локуса *Me2* у этих таксонов. *C. × ventricosum* отличается от других исследованных образцов по двум из семи исследованных ферментов.

ВЫВОДЫ

Исследование изоферментных спектров семи ферментов (ADH, GDH, MDH, PGD, SKDH, IDH и ME) у 11 таксонов, принадлежащих 5 видам рода *Cypripedium* (*C. macranthon*, *C. calceolus*, *C. × ventricosum*, *C. shanxiense* и *C. guttatum*) показало различие по IDH между белоцветковой и типичной формами *C. macranthon*. Изоферментный спектр IDH у *C. × ventricosum* отличается от всех исследованных форм числом и расположением изоферментов на электрофореграмме. *C. guttatum* (секции *Bifolia*) резко отличается по спектру IDH от видов *C. macranthon*, *C. calceolus*, *C. × ventricosum*, *C. shanxiense* секции *Cypripedium*.

Авторы выражают благодарность Е.В. Левитесу (Институт цитологии и генетики СО РАН) за предоставленную возможность проведения эксперимента и консультации при выполнении работы, а также С.А. Волковой

(Тихоокеанский институт биоорганической химии ДВО РАН) за помощь в оформлении статьи.

Работа выполнена при поддержке грантов ДВО РАН/СО РАН № 06-II-CO-05-021, РФФИ-ДВО РАН № 06-04-96020.

ЛИТЕРАТУРА

1. Lang K., Chen S., Luo Y., Zhu G. Orchidaceae (1) // Flora Reipublicae Popularis Sinicae. Beijing: Sci. Press, 1999. Vol. 17. P. 19–35.
2. Atwood J.T. The relationships of the slipper orchids (Subfamily *Cypripodiodeae*, *Orchidaceae*) // Selbyana. 1984. Vol. 7, N 2. P. 129–247.
3. Barkman T.J. Character coding of secondary chemical variation for use in phylogenetic analyses // Biochem. Syst. and Ecol. 2001. Vol. 29, N 1. P. 1–20.
4. Brzosko E., Ratkiewicz, Wroblewska A. Allozyme differentiation and genetic structure of the Lady's slipper (*Cypripedium calceolus*) island population in north – east Poland // Bot. J. Linn. Soc. 2002. Vol. 138. P. 433–440.
5. Волкова С.А., Горовой П.Г., Ткаченко К.Г. Числа хромосом представителей некоторых семейств флоры Командорских островов // Ботан. журн. 2003. Т. 88, № 8. С. 115–116.
6. Салохин А.В., Волкова С.А., Горовой П.Г. Стоматография короткокорневищных видов *Cypripedium* (Orchidaceae) Восточной Сибири и Дальнего Востока // Turczaninowia. 2005. Вып. 8(2). С. 69–74.
7. Левитес Е.В. Генетика изоферментов растений. Новосибирск: Наука, 1986. 144 с.
8. Meizel S., Markert C.L. Malate dehydrogenase isozymes of the marine snail *Ilyanassa obsoleta* // Arch. Biochem. and Biophys. 1967. Vol. 122, N 3. P. 753–765.
9. Schwartz D. The genetic control of alcohol dehydrogenase in maize: Gene duplication and repression // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1966. Vol. 56, N 5. P. 1431–1436.
10. Scandalios J.G. Genetic control of multiple forms of enzymes in plants: A review // Biochem. Genet. 1969. Vol. 3, N 1. P. 37–79.
11. Левитес Е.В., Юдина П.С., Малецкий С.И. Генетический контроль НАД-зависимой малат-дегидрогеназы у сахарной свеклы (*Beta vulgaris* L.) // Докл. АН СССР. 1980. Т. 255, № 4. С. 989–991.
12. Левитес Е.В. Генетический контроль НАДФ-зависимого малик-фермента у сахарной свеклы (*Beta vulgaris* L.) // Там же. 1979. Т. 249, № 1. С. 215–217.

Тихоокеанский институт
биоорганической химии
Дальневосточного отделения РАН,
Владивосток
Институт цитологии и генетики
Сибирского отделения РАН, Новосибирск

Поступила в редакцию 28.11.2007 г.

SUMMARY

Salokhin A.V., Kirikovich S.S., Gorovoy P.G. Isoenzyme analysis of the Far Eastern species in the genus *Cypripedium* L.

The relationship between four *Cypripedium* species was analyzed. Five out of seven isoenzymes under study (IDH, ME, SKDH, MDH, PGD) were active in roots and, especially, in flower buds. Two isoenzymes (ADH and GDH) were not active in these tissues. The taxa were found to differ in IDH and ME. The identical IDH isoenzyme spectrum was typical for *C. macranthon* forms with rose-coloured flowers (irrespective of colour intensity). It was clearly distinguished from IDH spectrum in the forms with white-coloured flowers. The section *Cypripedium* and the section *Bifolia* had different IDH spectra. *C. macranthon* and *C. × ventricosum* differed in the locus, coding ME.

ЗАЩИТА РАСТЕНИЙ

УДК 632:582.734.3

РЕЗУЛЬТАТЫ ЭНТОМО-ФИТОПАТОЛОГИЧЕСКОГО ОБСЛЕДОВАНИЯ ИРГИ (*Amelanchier* Medik.) В ГБС РАН

А.Г. Куклина, Л.Н. Мухина

Комплексное изучение видового состава энтомофауны и патогенной микрофлоры необходимо для успешного культивирования декоративных и плодово-ягодных кустарников. К малораспространенным плодовым культурам относятся представители рода ирга (*Amelanchier* Medik., *Rosaceae*), среди которых в России наиболее часто встречается ирга колосистая (*A. spicata* (Lam.) K. Koch.), имеющая гибридное происхождение [1, 2]. Ирга ольхолистная (*A. alnifolia* (Nutt.) Nutt), происходящая из Северной Америки, локализована только в отдельных российских регионах [3]. Оба вида декоративны, урожайны, имеют съедобные плоды, отличаются устойчивостью и склонны к натурализации. Остальные виды ирги встречаются значительно реже и выращиваются, в основном, в ботанических садах.

Коллекция ирги Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН (Москва) в настоящее время представлена 7 видами: *A. alnifolia*, *A. spicata*, *A. canadensis* (L.) Medik (= *A. oblongifolia* (Torr. & Gray) M. Roemer), *A. arborea* (Michx. f) Fern. (= *A. laevis* Wiegand), *A. sanguinea* (Pursh) DC. (= *A. amabilis* Wieg.), *A. bartramiana* (Tausch) M. Roem, *A. pumila* Nutt. и *A. × neglecta* Eggl. [4]. Возраст растений – около 30 лет. Все они вполне зимостойки, за исключением *A. arborea*, у которой обильное цветение и плодоношение наблюдаются не каждый год из-за того, что цветочные почки подвержены зимним повреждениям. Ирга почти не поражается вредителями и болезнями [5].

В ГБС РАН в период 2005–2007 гг. целенаправленно проводилось энтомо-фитопатологическое исследование коллекции ирги. При этом были зарегистрированы симптомы и динамика развития болезней, выделена и идентифицирована патогенная микрофлора, собраны насекомые и образцы поврежденных растений. В результате трехлетнего мониторинга представители энтомофауны зафиксированы на *A. alnifolia*, *A. spicata*, *A. canadensis* и *A. arborea* (табл. 1), но они были отмечены единично, причиняя незначительный урон.

Таблица 1

Представители энтомофауны, обнаруженные на ирге

Вид	<i>A. alnifolia</i>	<i>A. spicata</i>	<i>A. canadensis</i>	<i>A. arborea</i>
Пяденица-обдирало (<i>Erannis defoliaria</i>)	+	+		+
Зимняя пяденица (<i>Operophtera brumata</i>)	+	+		+
Розанная листовертка (<i>Archips rosana</i>)	+		+	
Смородинная кривоусая листовертка (<i>Pandemis ribeana</i>)		+		+
Боярышница (<i>Aporia crataegi</i>)	+	+		
Зеленая яблонная тля (<i>Aphis pomi</i>)			+	
Яблонная горностаевая моль (<i>Yponomeuta malinellus</i>)	+	+	+	
Яблонева запятювидная щитовка (<i>Lepidosaphys ulmi</i>)				+
Ирговый семяед (<i>Megastigmus amelanchieris</i>)		+		
Морщинистый заболонник (<i>Scolytus rugulosus</i>)			+	

В 2006 г. довольно часто встречалась **пяденица-обдирало** (*Erannis defoliaria* Cl.). Многоядная красно-бурая гусеница длиной до 3,5 см, снизу желтая, вдоль спины с двойной черной полоской (рис. 1), появляется в апреле–мае. Генерация одногодная. Она активно питается на молодых листьях, выгрызая отверстия различной формы. Полифаг. При соприкосновении замирает и маскируется под веточку. В сентябре–октябре происходит лет буро-желтой бабочки с размахом крыльев в 3 см. Насекомое зимует в фазе яйца.

Обнаружена **зимняя пяденица** (*Operophtera brumata* L.), которая тоже является полифагом, повреждает более 100 видов растений. Ее светло-зеленая гусеница (длиной до 2,5 см) с тремя белыми линиями по бокам тела выедает мелкие отверстия на листьях (рис. 2) и в бутонах [2]. Осенью вылетает буровато-серая бабочка с темными волнистыми линиями на крыльях.

Розанная листовертка (*Archips rosana* L.) обгрызает листья и верхушки молодых побегов. Серо-зеленая гусеница с бурой блестящей головой и светлыми волосками повреждает точку роста и заворачивает листья в комок (рис. 3). Яйца откладывает на стволе и толстых ветках, размещая их группами в виде серого щитка. Весной в период цветения ирги из перезимовавших яиц выходят гусеницы, которые питаются в течение 40 дней.

Смородинная кривоусая листовертка (*Pandemis ribeana* Нб.) питается листьями ирги и объедает бутоны, при этом она аккуратно свертывает листья вдоль средней жилки в виде трубочки. Широкий полифаг. Зеленая гусеница третьего возраста зимует в плотном паутинном коконе, прячась в щелях



Рис. 1. Гусеница пяденицы-обдирало и повреждения на листе ирги ольхолистной



Рис. 2. Гусеница зимней пяденицы и повреждения листьев ирги колосистой

коры. Бабочка мелкая, желто-коричневая, лет продолжается с конца мая весь июнь.

Боярышница (*Aporia crataegi* L.) была отмечена на ирге уже в 1950–1960 гг. в Кудымкарском плодово-ягодном питомнике и производственных садах Пермской области [5], в ГБС РАН случаи ее появления на ирге единичны (см. табл. 1). В начале мая буроватая гусеница боярышницы повреждает почки, в июне–июле она выгрызает молодую ткань листьев (рис. 4). В маленьких коконах зимует до 40 гусениц. Весной с распусканием почек они вылетают и приступают к питанию.

Яблонная горностаевая моль (*Yponomeuta malinellus* Zell.) ранней весной из почки проникают внутрь листа, выедая его внутреннее содержимое. Гусеницы располагаются в гнезде целыми колониями. В паутинных гнездах они окукливаются, а в июне вылетают бабочки, которые откладывают яйца. Гусеницы зимуют под щитком.

На листьях ирги ольхолистной и колосистой были зафиксированы мины различной формы и окраски (рис. 5, а, б), образованные молями родов *Stigmella*, *Lithocolletis*, *Cemiostoma*. Согласно В.И. Гусеву [6], на ирге отмечаются ирговая моль-пестрянка (*Lithocolletis* sp.), ирговая моль-молютка (*Stigmella* sp.), обыкновенная боярышниковая моль-молютка (*Stigmella oxyacanthella* Stt.), мушмуловая моль-молютка (*S. mespilicola* Frey.), а также боярышниковая кружковая моль (*Cemiostoma scitella* Z.).

Зеленая яблонная тля (*Aphis pomi* Deg.) повреждает листья и бутоны. В результате листья сморщиваются, побеги искривляются и отстают в росте. Личинки темно-зеленого цвета (длиной 0,5 мм) с тремя парами черных ног и черными усиками сосут сок из молодых листочков. За лето образуется до 10–15 генераций. В сентябре самки откладывают яйца и погибают. Темно-зеленые яйца удлинённой формы зимуют на молодом приросте и порослевых побегах. В ГБС РАН на ирге отмечается крайне редко [7], чаще встречается на этой культуре в приусадебных садах Подмосковья.

Яблонева запятовидная щитовка (*Lepidosaphes ulmi* L.) вызывает усыхание отдельных ветвей либо растения целиком, покрывая их сплошной коростой. Обнаруживаются личинки и самки на стволе и ветвях. Широкий полифаг.

Ирговый семяед (*Megastigmus amelanchieris* Cushm.) поселяется в плодах. Самка откладывает яйца в зеленых плодах ирги, затем в них окукливаются белые толстые безногие личинки, которые выедают семена и остаются на растении до цветения в следующем году. Однако более ощутимый урон плодам наносят не насекомые, а питающиеся плодами птицы (дрозды, воробы и пр.), уничтожающие значительную часть урожая.

Морщинистый заболонник (*Scolytus rugulosus* Ratz.) был выявлен на старых и ослабленных кустах ирги. Черный жук длиной около 2,5 мм с продольными морщинками, на надкрыльях имеются бороздки с точками. Жук питается в основании почек и в развилках мелких ветвей ирги, которые потом усыхают. Лет начинается в середине мая и продолжается все лето. Личинки проделывают извилистые ходы длиной до 3 см, весной они окукливаются глубоко в заболони.

В.И. Гусев также отмечает [6], что почки этой культуры повреждаются



Рис. 3. Розанная листовертка на ирге канадской



Рис. 4. Боярышница на ирге ольхолистной

Рис. 5. Мины моли на листе ирги (а), минирующие ходы моли на листе ирги ольхолистной (б)

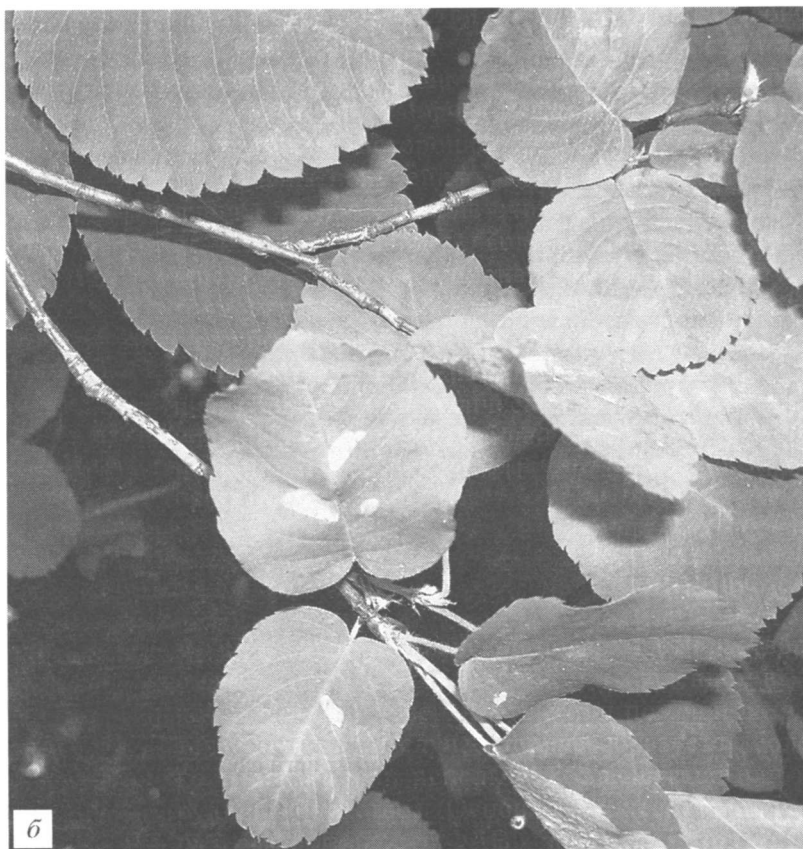
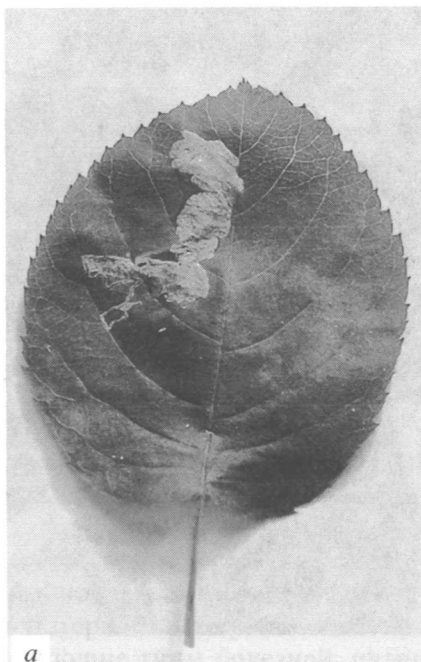




Рис. 6. Аскохитозная пятнистость на листьях ирги колосистой



Рис. 7. Мучнистая роса на листьях ирги ольхолистной

Таблица 2

Встречаемость патогенной микрофлоры на ирге

Заболевание	<i>A. alnifolia</i>	<i>A. spicata</i>	<i>A. canadensis</i>
Аскохитозная пятнистость ирги (<i>Ascochyta amelanchieris</i>)	+	+	
Мучнистая роса (<i>Podosphaera leucotricha</i>)	+		
Серая гниль (<i>Botrytis cinerea</i>)	+		
Монилиниоз ирги (<i>Monilinia amelanchieris</i>)		+	+
Нектриевый некроз коры (<i>Nectria cinnabarina</i>)		+	
Цитоспороз (<i>Cytospora chrysosperma</i> , <i>C. leucostoma</i>)			+
Трутовик серый (<i>Bjercandera adusta</i>)	+		

ирговой почковой молью (*Argyresthia submontana* Frey.) и ирговым почковым клещом (*Eriophyes piri amelanchaea* Nal.), но нами они не были обнаружены.

Ирга редко поражается микозами и потери от них практически не ощутимы. На трех видах ирги выявлены следующие типы болезней: пятнистости листьев, налеты, некрозы коры и гнили. Всего идентифицировано 8 видов возбудителей болезней (табл. 2).

Аскохитозная пятнистость ирги (*Ascochyta amelanchieris* Melnik, syn. *Phyllosticta* sp.) проявляется в виде крупных коричнево-бурых пятен с тонкой желтой каймой или без нее (рис. 6). В области некрозной ткани формируются черные плодовые тела. Патогенный микромицет паразитирует не только на листьях, но также проникает в плоды и ветви, вызывая усыхание и раннее опадение листьев. Болезнь значительно снижает декоративность растения.

Мучнистая роса (*Podosphaera leucotricha* Salm.) поражает листья, на которых в июне–июле образуется беловатый мучнистый налет грибницы, образованный бесцветными гифами (рис. 7). Болезнь наиболее сильно развивается в нижней затененной части кроны кустарника.

От **серой гнили** (*Botrytis cinerea* Pers.) плоды буреют и преждевременно опадают, на листьях появляются бурые разрастающиеся пятна без окаймления. Пораженные ткани гниют и при влажной погоде покрываются серым плесневидным налетом (дерновинками), который состоит из древовидно-разветвленных конидиеносцев с одноклеточными овальными или яйцевидными конидиями, сидящими гроздьями. Гриб сохраняется на опавших листьях и в коре побегов, встречается повсеместно.

При **монилиниозе ирги** (*Monilinia amelanchieris* (J.M. Reade) Honey, syn. *Monilia amelanchieris* Reade) обнаруживается коричневая гниль на плодах. Дерновинки беловато-серые (рис. 8), порошашие, разбросанные; конидии лимоновидные, одноклеточные, бесцветные, в цепочках. В литературе указывается, что область распространения этого гриба – Западная Европа [8], но в 2007 г. он был обнаружен нами в ГБС РАН.

Нектриевый некроз коры (*Nectria cinnabarina* Fr.) приводит к усыханию побегов и ветвей. Плодоношение развивается на пятнах отмершей



Рис. 8. Монилиниоз на плодах ирги колосистой

коры в виде сидящих на коре подушечек диаметром около 2 мм, вначале кирпично-красного цвета (рис. 9), затем темнеющих. Поражаются многие лиственные породы через трещины и механические повреждения. Гриб развивается в сосудах, вызывая отмирание ветвей или растения целиком, спороносит в течение всего года. Часто встречается как сапротроф на отмерших ветвях [9].

Усыхание ветвей ирги также связано с **цитоспорозом** (*Cytospora chrysosperma* Fr., *C. leucostoma* Fr.). На отмершей коре развиваются черные пикниды, в результате чего поверхность побега становится шероховатой.

Трутовик серый (*Bjercandera adusta* Karst.) встречается, как правило, в основании ствола и вызывает белую волокнистую стволовую гниль на старых кустах ирги (рис. 10).

В коллекционных посадках ЦСБС СО РАН (Новосибирск) на ирге ольхолистной были зафиксированы следующие возбудители болезней: *Coryneum foliicola* Fuck. и *Cladosporium* sp., последний из которых также встречался на ирге колосистой [10].

Таким образом, в результате обследования коллекции ирги в ГБС РАН следует заключить, что все растения находятся в хорошем состоянии. Выявленные болезни и вредители не причиняют ирге заметного вреда, так как не имеют широкого распространения. Многие из отмеченных вредных организмов часто встречаются на других растениях семейства *Rosaceae*, где их вред более ощутим [7, 9]. Проведенное исследование представляет

Рис. 9. Пикниды *Nectria cinnabarina* на ветке ирги



Рис. 10. Трутовик серый в основании ствола ирги

научный интерес и имеет практическую значимость для культивирования видов ирги.

Авторы статьи выражают благодарность сотрудникам ГБС РАН Е.М. Немовой и А.В. Дымовичу за оказанную помощь в процессе сбора и обработки материалов к данной публикации.

ЛИТЕРАТУРА

1. Куклина А.Г. Изменчивость вегетативных признаков ирги колосистой (*Amelanchier spicata* (Lam.) K. Koch) в европейских инвазионных популяциях // Бюл. Гл. ботан. сада. 2006. Вып. 191. С. 6–11.
2. Куклина А.Г. Жимолость, ирга. М: Ниола-пресс, 2007. 204 с.
3. Куклина А.Г. Инвазионные популяции ирги ольхолистной (*Amelanchier alnifolia* (Nutt.) Nutt.) в России // Бюл. Гл. ботан. сада. 2007. Вып. 194. С. 47–56.
4. Немова Е.М., Куклина А.Г. Перспективы интродукции видов рода *Amelanchier* Medik. в средней полосе России // Материалы VII Междунар. симпоз. “Новые и нетрадиционные растения и перспективы их использования”. М: РУДН, 2007. Т. 1. С. 162–165.
5. Овчинников И.Ф. Ирга. Кудымкар: Коми-Перм. кн. изд-во, 1963. 32 с.
6. Гусев В.И. Определитель повреждений деревьев и кустарников в зеленом строительстве. М: Агропромиздат, 1989. 208 с.
7. Болезни и вредители растений-интродуцентов. М.: Наука, 1990. 272 с.
8. Семенов А.Я., Абрамова Л.П., Хохлаков М.К. Определитель паразитных грибов на плодах и семенах культурных растений. Л.: Колос, 1980. 303 с.
9. Мухина Л.Н., Егорова А.В., Серая Л.Г. и др. Диагностические признаки основных видов вредителей и болезней древесных и кустарниковых видов растений, контроль их развития с использованием материалов мониторинга состояния зеленых насаждений города Москвы. М.: НИА-Природа, 2006. 356с.
10. Томашевич М.А. Патогенные микромицеты древесных интродуцентов сем. Rosaceae в лесостепной зоне Приобья (на примере коллекции ЦСБС СО РАН): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 2003. 16 с.

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

Поступила в редакцию 17.03.2007 г.

SUMMARY

Kuklina A.G., Mukhina L.N. The results of entomological and phytopathological survey of shadbush (*Amelanchier* Medik.) in the MBG RAS

Faint damage and single defects were detected in *Amelanchier alnifolia*, *A. spicata*, *A. canadensis* and *A. arborea*. The most of the pests under study were common for the family *Rosaceae*: *Erranis defoliaria*, *Operophtera brumata*, *Archips rosana*, *Pandemis ribeana*, *Aporia crataegi*, *Aphis pomi*, *Yponomeuta malinellus*, *Lepidosaphes ulmi*, *Megastigmus amelanchieris*, *Scolytus rugulosus*. The pathogenes *Ascochyta melananchieris*, *Podospaera leucotricha*, *Monilinia amelanchieris*, *Botrytis cinera*, *Cytospora chryosperma*, *C. leucostoma*, *Nectria cinnabarina*, *Bjercandera adusta* were found to be typical for shadbush.

РОЛЬ ОКИСЛИТЕЛЬНОГО СТРЕССА В ПАТОГЕНЕЗЕ ВОЗБУДИТЕЛЯ МУЧНИСТОЙ РОСЫ ПШЕНИЦЫ

Аветисян Г.А., Бабоша А.В.

Окислительный стресс – наиболее яркая составляющая инфекционного процесса [1]. Активные формы кислорода (АФК) играют важную роль в регуляции взаимодействия растения и патогена [2, 3]. АФК образуются при фотосинтезе, дыхании, их содержание увеличивается при действии биотических и абиотических стрессов. В нормально функционирующей растительной клетке существует баланс между активацией и дезактивацией кислорода, поэтому количество его активных форм остается на безопасном уровне [1]. Однако существующий в норме баланс может нарушаться при патологических состояниях растений. Во время патогенеза АФК играют значимую роль в подавлении развития патогенов. Процесс сверхчувствительности (СВЧ) сопровождается генерацией активированного кислорода в токсических концентрациях и, таким образом, может служить одной из причин ингибирования развития патогена [4]. При патогенезе АФК играют также роль сигнальных молекул, принимая участие в индукции локальной и системной приобретенной устойчивости [1, 4, 5]. Активация кислорода является одним из самых ранних ответов растительной клетки на инфицирование или обработку элиситорами. Так, увеличение синтеза перекиси водорода клеточными культурами *Taxus chinensis* происходит уже через 2 ч после обработки грибным элиситором, полученным из *Aspergillus niger* [6].

Особый интерес представляет исследование роли АФК в регуляции развития биотрофных патогенов, примером которых может служить возбудитель мучнистой росы злаков. Процесс инфицирования клетки растения-хозяина состоит из ряда этапов. Конидии мучнисторосяного патогена, попадая на поверхность листа растения, прорастают первичной ростковой трубкой и аппрессориальной ростковой трубкой, формирующей аппрессорий, таким образом, вступая в контакт с эпидермальными клетками растения по крайней мере в двух точках [7]. При совместимом взаимодействии аппрессорий образует инфекционный вырост внутри эпидермальной клетки растения-хозяина. К концу первых суток внутри эпидермальной клетки растения-хозяина образуется гаустория, которая служит для поглощения питательных веществ и их транспорта в растущие гифы мицелия. Гифы мицелия распространяются по поверхности листа и формируют гаустории второго порядка.

Другим ранним проявлением взаимодействия растения и патогена в патосистеме растения пшеницы – возбудитель мучнистой росы является образование гало – специфических концентрических структур в месте контакта, выявляемых при цитохимической окраске [8]. В месте контакта с эпидермисом первичной ростковой трубки образуется малое гало, в месте контакта лопасти аппрессория – большое гало. Одиночные вторичные гало образуются в

местах контакта с эпидермисом гиф мицелия. Гало заметны на 2–4-е сутки после инокуляции.

Существуют различные предположения о природе гало. Р.Т. Шервуд и К.П. Вэнс [9] описывают гало как биохимически измененную часть клеточной стенки. В целлюлозном слое в области гало обнаружено повышенное содержание кремния [10]. При использовании сканирующей электронной микроскопии гало иногда заметно в виде более светлого ореола на поверхности эпидермальной клетки вокруг места проникновения паразита. С точки зрения Г.Н. Мишиной и соавторов [8], гало представляют собой физиологически активную зону, локализованную на уровне плазмалеммы клетки растения. Окрашивание зоны гало происходит при использовании кислых, но не основных красителей [8]. На ранних стадиях патогенеза в клетках эпидермиса ячменя обнаружена концентрическая реорганизация элементов цитоскелета вокруг сайта проникновения мучнисторосяного патогена, по форме и размерам соответствующая гало, выявляемым красителями на белки, и пространственно совпадающая с зоной автофлуоресценции в клеточной стенке [11, 12]. Данную цитоскелетную структуру наблюдали преимущественно в клетках устойчивых к проникновению патогена растений.

Характер взаимодействия растения и патогена проявляется уже на начальных этапах развития патосистемы. На листьях устойчивых растений инфекционные структуры мучнисторосяного гриба имеют признаки израстания, т.е. прорастание конидии патогена идет с образованием аномальных аппрессориев сильно удлиненной формы [7, 8].

В работе Мишиной с соавторами [8] отмечено, что в устойчивых растениях морфология гало имеет отличия и на листьях устойчивых растений гало отличаются кольцевой зональностью, тогда как на листьях восприимчивых растений гало имеет равномерное окрашивание. Мы предположили, что изменение параметров гало отражает защитные реакции, протекающие в растении. В предварительных опытах было показано, что размеры гало изменяются под действием фитогормонов цитокининового типа, оказывающих влияние также на устойчивость растений.

Целью работы явилось исследование влияния окислительного стресса на размеры гало и процессы дифференциации инфекционных структур возбудителя мучнистой росы на листьях восприимчивой пшеницы. Большинство видов АФК – нестабильные вещества, достаточно высокой стабильностью обладает перекись водорода [5]. В данной работе окислительный стресс был смоделирован добавлением экзогенной перекиси водорода, а также при обработке 3-амино-1,2,4-триазолом (3-АТА), который является ингибитором пероксидазы и каталазы и способствует увеличению уровня эндогенной перекиси водорода. Показано, что обработка 3-АТА повышает содержание эндогенной перекиси водорода [13].

Объектами исследования служили растения мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L. сорта Заря, обладающего средней восприимчивостью, а также возбудитель мучнистой росы пшеницы *Erysiphe graminis* DC. f. sp. *tritici* Marchal. Растения выращивали при температуре 20–22° на 16-часовом фотопериоде на растворе Кнопа в рулонах из фильтровальной бумаги. При заражении использовали популяцию возбудителя мучнистой росы, поддерживаемую на восприимчивой пшенице. Инфицированные отделенные листья (первые

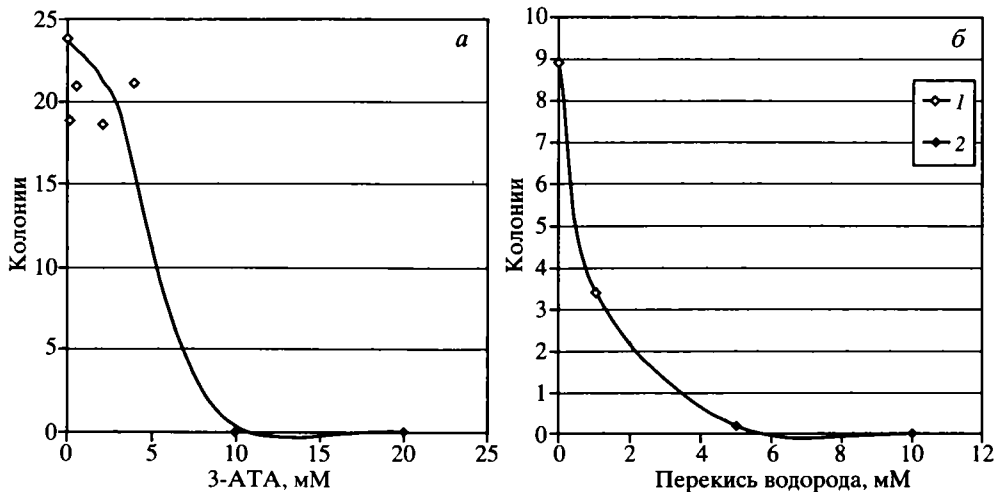


Рис. 1. Влияние 3-АТА (а) и перекиси водорода (б) на поверхностную плотность колоний возбудителя мучнистой росы на листьях пшеницы

1 – значения, достоверно отличающиеся от контроля ($p < 0,05$)

или вторые настоящие листья) пшеницы обрабатывали водными растворами исследуемых соединений в чашках Петри на плаву или путем погружения в раствор нижней части листа. В контроле использовали дистиллированную воду. После появления колоний патогена подсчитывали их число с помощью бинокулярной лупы на абаксиальной и адаксиальной стороне 8–15 листьев для каждого варианта.

Для цитохимического выявления галоинфицированные участки эпидермиса снимали с абаксиальной стороны листа через 2 сут после инокуляции патогена и окрашивали на общие белки с использованием амидочерного. Размеры большого и малого гало, а также расстояние между ними определяли с использованием цифровых фотографий и программы Image J. Средние значения вычисляли с использованием 15–30 измерений.

Растительный материал для сканирующей электронной микроскопии (СЭМ) отбирали на 3–9-е сутки после инфицирования. Не фиксированные отделенные листья исследовали в условиях низкого вакуума (VP режим) с помощью сканирующего электронного микроскопа LEO-1430 VP.

Вероятность ошибки (p) для различий с контролем рассчитывали с использованием t -теста. Оценку достоверности различия долей проводили с использованием преобразования долей в радианы по методу Фишера. На графиках приведены средние значения типичного опыта. Значения, достоверно отличающиеся от контроля ($p = 0,05$), отмечены более крупным заполненным маркером.

Как показали наши опыты (рис. 1), обработка как 3-АТА, так и перекисью водорода ингибировала развитие колоний патогена. С увеличением концентрации данных веществ ингибирующая активность также возрастала, а высокие концентрации (10 мМ и более для 3-АТА и 5 мМ и более для перекиси водорода) полностью предотвращали развитие колоний патогена.

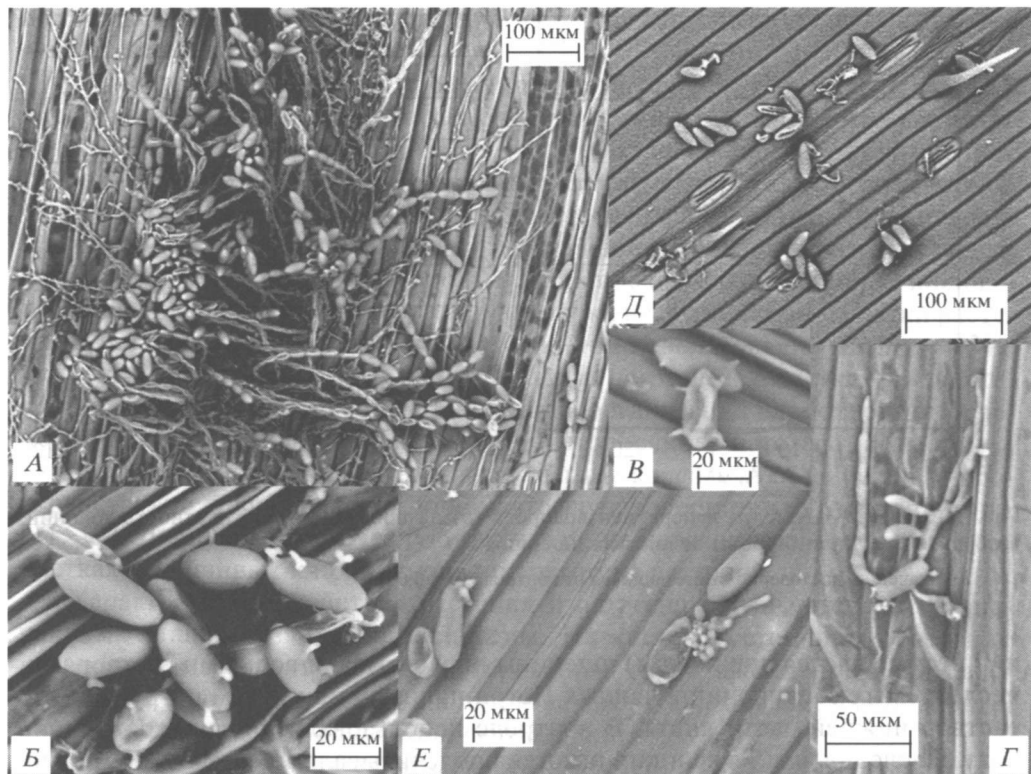


Рис. 2. Влияние 3-АТА на дифференциацию инфекционных структур и развитие колоний возбудителя мучнистой росы на листьях пшеницы сорта Заря (СЭМ, низкий вакуум, нефиксированные образцы, 8–9 сут после инфицирования)

А – контроль, Б – 1 мМ 3-АТА, В – 4 мМ 3-АТА, Г–Д – 10 мМ 3-АТА, Е – 20 мМ 3-АТА

При традиционных методах подготовки препаратов для СЭМ используется длительная процедура фиксации, поэтому возможны потери части инфекционных структур патогена, слабо связанных с поверхностью клетки растения. Наблюдение практически интактных образцов в условиях низкого вакуума лишено данного недостатка и позволяет получать изображения инфекционных структур патогена удовлетворительного качества, достаточного для определения стадии развития патогена (рис. 2).

При попадании на поверхность листа конидии патогена прорастали с образованием первичной ростковой трубки и аппрессория. На 2–3-и сутки после инфицирования примерно в 10–20% случаев в контроле происходило нормальное развитие колоний, на 6–9-е сутки эти колонии были видны невооруженным глазом (рис. 2, А). При обработке 3-АТА в концентрации 10–20 мМ конидии не прорастали или развитие патогена останавливалось на стадии формирования аппрессория (рис. 2, Д), редко наблюдали образование небольшого числа нежизнеспособных микроколоний (рис. 2, Г), дальнейшего развития и формирования видимых невооруженным глазом колоний не происходило. В вариантах с применением 3-АТА отмечено многочисленное образование не функционирующих ростковых трубок (рис. 2, Б, В), аномаль-

Рис. 3. Ингибирование прорастания конидий возбудителя мучнистой росы на листьях пшеницы сорта Заря под действием 3-АТА (доля проросших конидий, 72 ч после инфицирования, по данным СЭМ)

Усл. обозн. см. рис 1

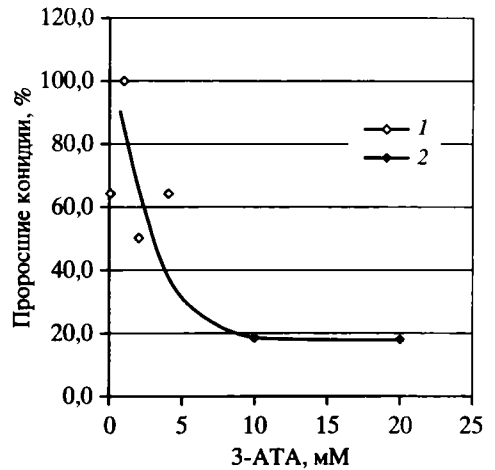
ное развитие колоний с образованием множества зачатков гиф, не развивающихся в дальнейшем (рис. 2, E).

Цифровые фотографии, полученные при исследовании методом СЭМ нефиксированных препаратов, использованы для количественного учета прорастания конидий патогена. Как видно из рис. 3, при увеличении концентрации 3-АТА происходило существенное уменьшение доли прорастающих конидий. При этом, как следует из сопоставления с данными рис. 1 и 2, прорастающие при высоких концентрациях ингибитора (10 мМ и более) конидии или имели аномальное развитие инфекционных структур, или в случае внешне нормальных аппрессориев дальнейшего их развития не происходило.

Как показали наши опыты, при добавлении 3-АТА и перекиси водорода происходит изменение структуры и размеров гало. В контроле гало представляли собой окрашенную зону округлой или эллиптической формы синего и красного цвета вокруг места проникновения патогена диаметром 50–120 мкм. При обработке 3-АТА происходило увеличение размеров гало и появление неравномерности окрашивания (рис. 4). Концентрационная кривая для большого гало имеет выраженный максимум при 10 мМ ингибитора (рис. 5). Изменения диаметра малого гало имели тенденцию к уменьшению при низких концентрациях. Повышение концентрации 3-АТА приводило к достоверному увеличению диаметра малого гало с максимумом при 6 мМ.

Во многом сходные процессы увеличения размера большого и малого гало наблюдали в листьях пшеницы, обработанных перекисью водорода (рис. 6). При этом наблюдали также обесцвечивание гало, возникновение зональности или дополнительного внутреннего кольца (см. рис. 4). Изменение размеров и структуры гало в растительных тканях при действии АФК установлено нами впервые.

Как уже было отмечено, израстание аппрессория и изменение структуры гало – характерная черта развития мучнисторосяного патогена на листьях устойчивых растений [7, 8]. Обработка веществами, моделирующими окислительный стресс, также способствует изменениям структуры гало, снижению степени прорастания конидий патогена, появлению аномальных инфекционных структур патогена и развитию аномальных нежизнеспособных колоний. Полученные нами данные позволяют предположить, что причиной аномального развития патогена на устойчивых растениях может быть воздействие активных форм кислорода, возникающих в устойчивом растении при прохождении защитных реакций.



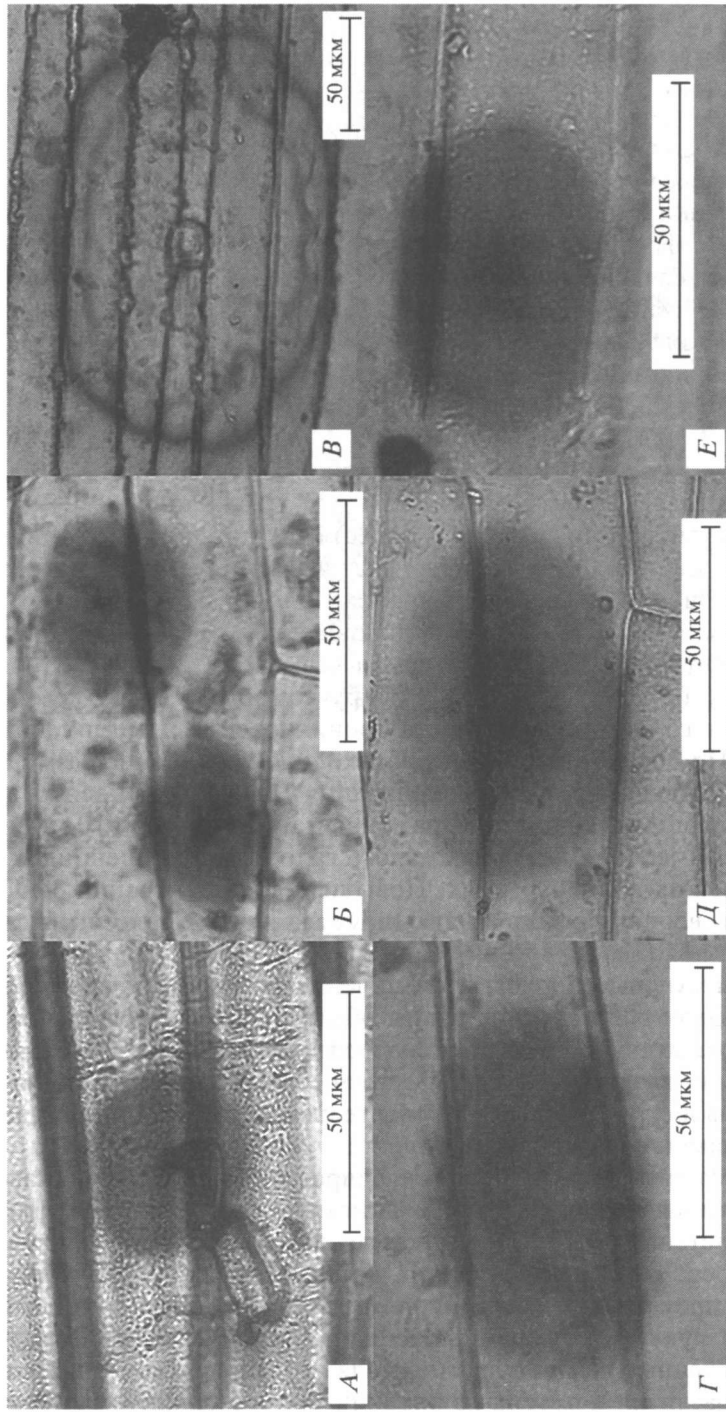


Рис. 4. Влияние 3-АТА и перекиси водорода на характер гало в местах контакта с возбудителем мучнистой росы

А, Б – контроль, В–Д – 3-АТА, Е – перекись водорода, окраска амидо черным препаратом эпидермиса абаксимальной стороны листа, масштаб 50 мкм

Рис. 5. Влияние 3-АТА на размеры большого (а) и малого (б) гало на отделенных первых листьях проростков пшеницы

Усл. обозн. см. рис. 1

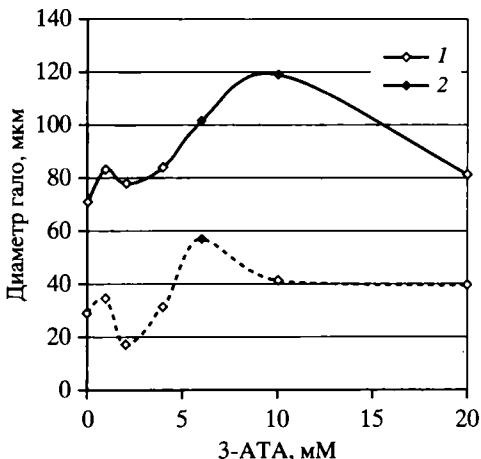
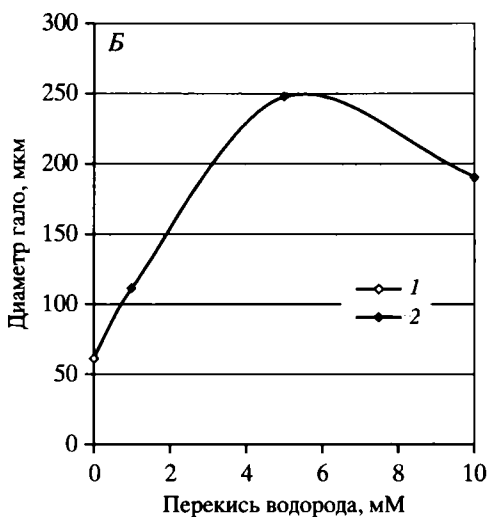
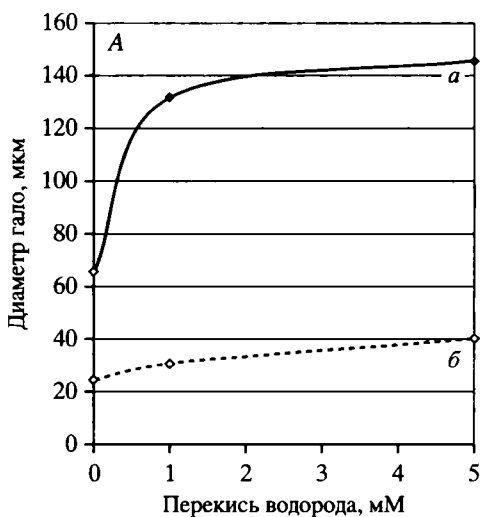


Рис. 6. Влияние перекиси водорода на размеры большого (а) и малого (б) гало на отделенных первых (А) и вторых (Б) листьях проростков пшеницы

Усл. обозн. см. рис. 1



Необходимо отметить, что изменения размеров и структуры гало, а также аномальная дифференциация инфекционных структур возбудителя мучнистой росы происходит при концентрациях 3-АТА и перекиси водорода, близких к тем, которые ингибировали развитие колоний. Таким образом, параметры гало и характер дифференциации инфекционных структур изменялись под действием факторов, влияющих на развитие патогена. Полученные данные свидетельствуют о важной роли АФК в регуляции патогенеза мучнистой росы.

ЛИТЕРАТУРА

1. Дьяков Ю.Т., Озерецковская О.Л., Джавахия В.Г., Багирова С.Ф. Общая и молекулярная фитопатология. М.: О-во фитопатологов, 2001.
2. Mellersh D.G., Inge V.F., Verna J.H., Michele C.H. H₂O₂ plays different roles in determining penetration failure in three diverse plant-fungal interactions// Plant J. 2002. Vol. 29(3). P. 257-268.

3. Trujillo M., Altschmie L., Schweizer P. et al. Respiratory Burst Oxidase Homologue A of barley contributes to penetration by the powdery mildew fungus *Blumeria graminis* f. sp. hordei // J. Exp. Bot. 2006. Vol. 57(14). P. 3781–3791.
4. Vanacker H., Carver T.L.W., Foyer C.H. Early H₂O₂ Accumulation in Mesophyll Cells Leads to Induction of Glutathione during the Hyper-Sensitive Response in the Barley-Powdery Mildew Interaction// Plant Physiol. 2000. Vol. 123. P. 1289–1300.
5. Dat J., Vandenabeele S., Vranova E. et al. Dual action of the active oxygen species during plant stress responses // Cell. Mol. Life Sci. 2000. Vol. 57. P. 779–795.
6. Qin W.-M., Lan W.-Z., Yang X. Involvement of NADPH oxidase in hydrogen peroxide accumulation by *Aspergillus niger* elicitor-induced *Taxus chinensis* cell cultures// J. Plant Physiol. 2005. Vol. 161. P. 355–361.
7. Сережкина Г.В., Андреев Л.Н., Аветисян Т.В. и др. О роли первичных реакций во взаимоотношениях паразита и растения-хозяина при определении устойчивости пшенично-пырейных гибридов к *Erysiphe graminis tritici* на стадии проникновения // Изв. РАН. Серия биол. 1996. № 4. С. 422–429.
8. Мишина Г.Н., СЕРЕЖКИНА Г.В., АВЕТИСЯН Т.В. и др. Особенности формирования гало в процессе патогенеза как ответная реакция эпидермальных клеток злаков на проникновение возбудителей мучнистой росы // Там же. 2001. № 4. С. 424 – 430.
9. Шервуд Р.Т., Вэнс К.П. Первичные изменения в клетках эпидермиса при проникании паразита // Инфекционные болезни растений. М.: Агропромиздат, 1985. С. 34–53.
10. Zeyen R.J. Analytical Electron Microscopy in Plant Pathology: X-Ray Microanalysis and Energy Loss Spectroscopy. In: Electron Microscopy of Plant Pathogens // В.; Heidelberg: Springer, 1991. P. 59–71.
11. Kobayashi Y., Kobayashi I., Funaki Y. et al. Dynamic reorganization of microfilaments and microtubules is necessary for the expression of non-host resistance in barley coleoptile cells // Plant J. 1997. Vol. 11(3). P. 525–537.
12. Opalski K.S., Schultheiss H., Kogel K.-H., Hückelhoven R. The receptor-like MLO protein and the RAC/ROP family G-protein RACB modulate actin reorganization in barley attacked by the biotrophic powdery mildew fungus *Blumeria graminis* f.sp. hordei // Ibid. 2005. Vol. 41. P. 291–303.
13. Perez F.J., Rubio S.N. An improved chemiluminescence method for hydrogen peroxide determination in plant tissues// Plant Growth Regulation. 2006. Vol. 48. P. 89–95.

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

Поступила в редакцию 28.11.2007 г.

SUMMARY

Avetisyan G.A., Babosha A.V. The role of oxidative stress in the pathogenesis of true mildew agent

3-amino-1,2,3-triazole and hydrogen peroxide were shown to inhibit development of true mildew in wheat. The inhibition was accompanied by abnormal development of colonies; increase of halo diameter, and by establishment of halo with inner ring zonation (in the case of hydrogen peroxide). The active forms of oxygen were found to play an important role in true mildew pathogenesis.

ОТДАЛЕННАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ

УДК 575.858.-582.734

ОТДАЛЕННАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ И ГЕТЕРОГАМЕТИЧНОСТЬ У СРЕДНЕАЗИАТСКИХ ВИДОВ *ROSA* СЕКЦИИ *CANINAE*

Н.Ф. Русанов

В Средней Азии произрастает несколько видов *Rosa* из секции *Caninae*: *R. canina* L., *R. achburensis* Chrshan., *R. arnoldii* Sumn. ex V. Tkaczenko, *R. ambigua* N. Russanov, *R. transturkestanica* N. Russanov, *R. iberica* Stev. и *R. karakalensis* M. Kult. [1–4].

Нами экспериментально изучена межвидовая скрещиваемость этих растений между собой и с другими среднеазиатскими видами иных секций [2, 4]. Показана связь гибридационных потенциалов видов с эволюционной продвинутостью таксонов.

Еще совсем недавно считалось, что виды *Rosa* секции *Caninae* размножаются апомиксисом и возможность отдаленной гибридации скорее всего нереальна [5, 6]. Поэтому вызывают интерес сообщения скандинавских ботаников Тегхольма, Густафсона, Хакансона и др. о том, что европейские виды секции *Caninae* имеют особый иррегулярный мейоз типа “*Canina*” [7–9]. Этот тип мейоза обеспечивает воспроизведение исходного соматического числа хромосом, часто нечетного, при передаче одного генома через пыльцу и двух или нескольких геномов через яйцеклетки [7]. В последние годы ряд немецких ученых показал, что в секции *Caninae* часть плодов все же образуется в результате апомиксиса [10]. В. Грант [7] пишет, что упомянутые скандинавские ученые выявили в секции *Caninae* иррегулярный тип мейоза методом геномного анализа, изучив конъюгацию хромосом в мейозе и подсчитав биваленты и униваленты и проведя некоторые скрещивания. В результате они пришли к выводу, что апомиксис у изучаемых растений отсутствует.

Наша работа посвящена установлению типа мейоза у среднеазиатских видов *Rosa* секции *Caninae*. Наличие большого количества полученных нами достоверных межвидовых гибридов позволяет изучить этот вопрос следующим методом. Подсчитав соматические числа хромосом у гибридов и проведя гибридологический анализ, мы сделали выводы о типах мейоза.

Для установления типа мейоза мы использовали анализ чисел хромосом в верхушечных меристемах побегов полученных нами достоверных гибридов среднеазиатских видов *Rosa* секции *Caninae* с диплоидными и тетраплоидными видами других секций, но имеющих нормальный тип мейоза и передающих свои маркирующие признаки гибридам, например, желтизну лепестков цветка, резкое повышение содержания аскорбиновой кислоты в мякоти гипантиев, округлость и сизоватость листочков, железистость гипантиев и т.д. [4]. В скрещиваниях отцовскими растениями были виды секций *Cinnamomeae*, *Leucanthae* и *Pimpinellifoliae*.

Кариологические препараты готовили и изучали по ранее описанной методике [4, 11]. Затем проводили геномный анализ по следующему принципу. Из полученного соматического числа хромосом гибрида вычиталась половина соматического числа хромосом отцовского вида, имевшего нормальный тип мейоза. Подсчитанные таким методом числа, вероятно, будут соответствовать числам хромосом яйцеклеток тетраплоидных видов материнских растений.

Нами было изучено 308 метафазных пластинок из верхушечных меристем межсекционных гибридов (см. таблицу).

R. canina имеет в Средней Азии соматическое число хромосом – 28, иногда 35, т.е. встречаются тетрады пентаплоиды [4, 11]. Мы анализировали 13 вариантов ее межсекционных скрещиваний. В таблице приведено 6 из них. В этих скрещиваниях *R. canina* функционировала в качестве женского растения. Отцовскими растениями были ди- и тетраплоиды других секций. Среди тех и других имелись анеуплоиды [4, 11]. Анализ чисел хромосом показал, что в 7 вариантах *R. canina* имела материнскую гамету с диплоидным набором хромосом, а в 5 вариантах эта гамета была триплоидной. В 4 вариантах мы наблюдали в одной и той же меристематической ткани как диплоидные, так и триплоидные наборы хромосом, а в некоторых вариантах – триплоидные и тетраплоидные клетки. Вероятно, меньшее число является истинным, а редкие клетки с большим на один геном набором хромосом – это результат частичного эндомитоза, описанного еще Н.В. Wulf [12].

Следовательно, почти достоверно можно предполагать, что у среднеазиатской *R. canina* могут быть на одном растении ди- и триплоидные яйцеклетки, т.е. наблюдается гетерогаметичность еще более сложная, чем она описана скандинавскими учеными [7].

R. transturkestanica имеет в соматических тканях 28 хромосом, т.е. она тетраплоидна. Гибрид ее с диплоидом *R. maracandica* имел в соматических тканях три- и тетраплоидные клетки. Большее число – это возможно результат частичного эндомитоза, согласно Н.Д. Wulf [12]. В данном случае женская гамета была диплоидной. Гибрид от опыления *R. transturkestanica* пыльцой тетраплоида *R. fedtschenkoana* в верхушечных меристемах побегов имел пентаплоидный набор хромосом – 35.

Следовательно, вполне реально, что *R. transturkestanica* имела в женской гамете триплоидный набор хромосом – 21. Вполне очевидно, что этот вид образует функционирующие женские гаметы двух типов – диплоидную и триплоидную.

R. ambigua, имеющая тетраплоидный набор хромосом ($2n = 28$), была скрещена нами с 7 видами секции *Cinnamomeae*. Из них один вид был

Геномный анализ межвидовых гибридов пяти среднеазиатских видов *Rosa*
секции *Caninae*

Вид		Сомати- ческое число хромосом	Число хромосом в гаметах женской + + мужской	Плоид- ность гамет женской + + мужской	Число исследован- ных клеток
материнское растение	отцовское растение				
<i>Rosa canina</i>	<i>R. divina</i>	25	14+11	2+2	6
"	<i>R. nanothamnus</i>	19	14+5	2+1	5
	<i>R. huntica</i>	26	14+12	2+2	3
	<i>R. acicularis</i>	28	14+14	2+2	3
	"	35	21+14	3+2	2
	<i>R. platyacantha</i>	39	28+11	4+2	1
	"	33	21+12	3+2	1
	<i>R. huntica</i>	33	21+12	3+2	4
	"	33	21+12	3+2	3
<i>R. ambigua</i>	<i>R. fedtschenkoana</i>	21	7+14	1+2	2
"	"	42	28+14	4+2	1
	<i>R. karaalmensis</i>	26	14+12	2+2	1
	<i>R. acicularis</i>	21	7+14	1+2	4
"	"	28	14+14	2+2	3
"	<i>R. silverhjelmii</i>	21	14+7	2+1	5
<i>R. achburensis</i>	<i>R. beggeriana</i>	21	14+7	2+1	9
"	<i>R. acicularis</i>	28	14+14	2+2	6
"	<i>R. silverhjelmii</i>	21	14+7	2+1	8
<i>R. beggeriana</i>	<i>R. achburensis</i>	21	7+14	1+2	8
<i>R. arnoldii</i>	<i>R. acicularis</i>	28	14+14	2+2	7
"	<i>R. silverhjelmii</i>	21	14+7	2+1	11
<i>R. transturkestanica</i>	<i>R. maracandica</i>	28	21+7	3+1	5
<i>R. transturkestanica</i>	<i>R. maracandica</i>	21	14+7	2+1	3
"	<i>R. fedtschenkoana</i>	35	21+14	3+2	3

диплоидом ($2n = 14$) и 6 – тетраплоидами ($2n = 28$), у 4 видов встречалась анеуплоидия. Межвидовые гибриды с 5 видами имели, по нашим подсчетам, от *R. ambigua* лишь по одному геному – 7 хромосом. У части этих гибридов в одной и той же ткани встречались клетки триплоидные и тетраплоидные, пентаплоидные и гексаплоидные или же диплоидные и триплоидные. У гибрида *R. ambigua* × *R. fedtschenkoana* обнаружено 42 хромосомы, т.е. от *R. ambigua* их было 28. Это число равно числу хромосом нередуцированной гаметы. В таблице приведены данные лишь по 4 видам. Встречающиеся в одной соматической ткани числа хромосом разной ploидности – это результат или частичного эндомитоза [12], или длительного воздействия преобработок митотическими ядами.

Следовательно, если учитывать все эти погрешности, то у *R. ambigua*, вероятно, могут образовываться как гаплоидные, так и диплоидные женские гаметы, но наблюдалось и исключение в виде числа 28.

Гибриды *R. canina*, *R. achburensis* и *R. arnoldii* от опыления пылью *R. ambigua* имели в меристематических тканях триплоидный набор хромо-

сом – 21, т.е. вполне реально можно предположить, что мужские гаметы последнего вида гаплоидны.

R. achburensis имеет тетраплоидный набор хромосом $2n = 28$. Мы анализировали ее достоверные гибриды с 2 видами секции *Cinnamomeae*, являющимися тетраплоидами, и с 2 видами секции *Leucanthae* – диплоидами *R. beggeriana* и *R. silverhjelmsii*. Гибриды с последними двумя видами – триплоиды – $3n = 21$. Из этого следует, что женская гамета *R. achburensis* в данном случае имела диплоидный набор хромосом. Гибриды этого вида с тетраплоидами *R. fedtschenkoana* и *R. acicularis* являются тетраплоидами – $2n = 28$. Вполне вероятно, что в этом случае женские гаметы имели $2n = 14$ хромосом и были диплоидными.

Гибрид от опыления диплоида *R. beggeriana* пыльцой тетраплоида *R. achburensis* имел в соматических тканях 21 хромосому, т.е. был триплоидным. Следовательно, мужская гамета *R. achburensis* диплоидна и имеет $2n = 14$ хромосом.

Таким образом, *R. achburensis* имеет нормальный тип мейоза.

R. arnoldii является тетраплоидом, $2n = 28$ хромосом. Нами проанализированы кариотипы ее двух достоверных межсекционных гибридов. Один гибрид – от опыления пыльцой *R. silverhjelmsii*, а второй – с тетраплоидом *R. acicularis*. Первый гибрид имел в соматических тканях триплоидные и редко тетраплоидные клетки. Можно вполне обоснованно предположить, что женская гамета *R. arnoldii* имела диплоидный набор хромосом, равный $2n = 14$, а тетраплоидный набор – это опять-таки результат частичного эндомитоза [12]. В меристематических клетках гибрида *R. arnoldii* × *R. acicularis* мы насчитали 28 хромосом, т.е. в данном случае материнская гамета имела диплоидный набор хромосом $2n = 14$.

Следовательно, мейоз у *R. arnoldii* секции *Caninae* вполне нормальный.

Таким образом, по нашим данным, 3 вида, *Rosa* секции *Caninae* – *R. canina*, *R. transturkestanica* и *R. ambigua* – имеют еще большую гетерогаметичность, чем об этом писалось в ботанической литературе [7, 8 и др.], а 2 вида этой секции – *R. achburensis* и *R. arnoldii* – имеют нормальный мейоз.

Вопрос о том, как же в таком случае первые три вида восстанавливают соматическое число $2n = 28$, остается открытым.

Вполне вероятно, что потомство с иными числами хромосом, чем $2n = 28$, стерильно, а выживают и продолжают вид только нормальные растения. В наших опытах мы наблюдали среди гибридов растения с наследованием признаков лишь материнского вида, т.е. вполне допустимо частичное образование растений из нередуцированных гамет. Изучение кариотипов видов секции *Caninae* в природных популяциях может внести существенные коррективы в рассматриваемый вопрос.

ЛИТЕРАТУРА

1. Фисюн В.В. Шиповник // Определитель растений Средней Азии. Ташкент: Фан, 1976. Т. 5. С. 205–222.
2. Русанов Н.Ф. Отдаленная гибридизация среднеазиатских шиповников секции *Caninae* // Интродукция и акклиматизация растений. 1992. Вып. 24. С. 92–102.
3. Русанов Н.Ф. Новые виды розы в Средней Азии // Узб. биол. журн. 1994. № 4. С. 74–75.
4. Русанов Н.Ф. Среднеазиатские виды розы: Отдаленная гибридизация, филогения, кариология, витаминность. Ташкент: Фан, 1996. 189 с.

5. Хржановский В.Г. Розы. М.: Сов. наука, 1958. 197 с.
6. Мандрик В.Ю. Дифференциация и функционирование женского археспория у некоторых представителей семейства *Rosaceae* // Актуальные вопросы ботаники в СССР: Тез. докл. VIII делегат. съезда ВБО. Алма-Ата, 1988. С. 356.
7. Грант В. Видообразование растений. М.: Мир, 1984. 528 с.
8. Розанова М.А. Об особом типе наследования у видов секции *Caninae* рода *Rosa* // Успехи соврем. биологии. 1947. Т. 23, вып. 3. С. 459–461.
9. Zielinski J. Studia nad rodzajem *Rosa* L. Sustematica secji *Caninae* B.C. em. Christ // Roczn. Arbor. Kornikie. 1985. Vol. 30. P. 109.
10. Wissemann V., Hellwig F.N. Reproduction and Hybridisation in the Genus *Rosa* Section *Caninae* (Ser) Rehd. // Bot. acta. 1997. Vol. 110. P. 251–256.
11. Русанов Н.Ф. Хромосомные числа среднеазиатских видов *Rosa* и эволюция рода // Интродукция и акклиматизация растений. 1996. Вып. 27. С. 42–47.
12. Wulf H.D. Über das spontane Auftreten einer *Caninae*-Meiose bei der Mikrosporangogenese der diploiden *Rosa ruga* Lindl. // Oesterr. Bot. Ztschr. 1954. Bd. 101. S. 539–557.

Ботанический сад НПП “Ботаника”
Национальной академии наук
Республики Узбекистан, Ташкент

Поступила в редакцию 29.06.2006 г.

SUMMARY

Rusanov N.F. Remote hybridization and heterogamety in the Central Asian species of *Rosa*, the section *Caninae*

The genome analysis was carried out in meristematic tissues of interspecific hybrids. The normal type of meiosis was detected in the species *R. achburensis* Chrshan. and *R. arnoldii* Sumn. ex V. Tkaczenko. The meiosis in the species *R. canica* L., *R. ambigua* N. Rusanov and *R. transturkestanica* N. Rusanov proved to be more heterogametous one than it was considered before.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ



Академик Н.В. Цицин

УДК 06175

**АКАДЕМИК
НИКОЛАЙ ВАСИЛЬЕВИЧ ЦИЦИН –
УЧЕНЫЙ И ОРГАНИЗАТОР НАУКИ
(к 110-летию со дня рождения)**

18 декабря 2008 г. исполнилось 110 лет со дня рождения основателя и первого директора Главного ботанического сада, выдающегося ученого-биолога, селекционера и ботаника, внесшего своими плодотворными исследованиями в области отдаленной гибридизации значительный вклад в мировую науку.

Н.В. Цицин родился в 1898 г. в Саратове, в семье крестьянина-бедняка, переселившегося в город от нужды и работавшего рабочим-землекопом. В год рождения Н.В. лишился отца, умершего от эпидемии холеры. Мать работала до 1912 г. в людях, в качестве прислуги. В 1903 г. в связи с тяжелыми

материальными условиями его устраивают в Серафимовский приют, затем, через год, он переведен в приют “Бр. Гудковых”.

С 1912 по 1917 г. работал посыльным, учеником и линейным надсмотрщиком связи, телеграфистом, политкомиссаром правительственного телеграфа в Саратове; в 1918–1920 гг. политкомиссаром связи при штабе 4-й армии Восточного фронта, районным комиссаром отдела связи в г. Хвалынске, заведующим культотделом Губкома связи и членом Губкома связи в Саратове.

После этого в жизни Николая Васильевича наступил совершенно новый этап. С августа 1920 г. по июнь 1923 г. он является студентом рабфака им. В.И. Ленина, который оканчивает с отличием, а с 1923 по 1927 г. – студент агрономического факультета Государственного института сельского хозяйства и мелиорации. Получив диплом агронома-растениевода Н.В. Цицин начинает свою четырехлетнюю работу на Саратовской сельскохозяйственной опытной станции (впоследствии Научно-исследовательский институт сельского хозяйства Юго-Востока) в лаборатории селекции и семеноводства яровой пшеницы: сначала практикантом, затем лаборантом и научным сотрудником.

В это время заведующим отделом селекции был Г.К. Мейстер, а руководство селекционными работами по яровой пшенице осуществлял А.П. Шехурдин. На станции работал и известный почвовед академик АН СССР Н.М. Тулайков. Общение с этими крупными учеными стало хорошей школой для молодого исследователя, и обогатили его знания по ботанике, генетике, селекции, агрохимии, земледелию и методике полевого эксперимента.

На саратовской земле Н.В. Цицин начал работы по отдаленной гибридизации растений и этому направлению исследований остался верен всю жизнь.

В 1927 г. в г. Козлове состоялась первая встреча Николая Васильевича с И.В. Мичуриным, давшим ему ценные рекомендации по подбору пар для скрещивания.

Решив создать принципиально новые формы и сорта зерновых культур с более высокой по сравнению с существующими сортами жизнестойкостью, высокой зимостойкостью (а по возможности, даже многолетностью), устойчивостью к экстремальным условиям среды, к засухе, иммунитетом, в том числе к наиболее вредоносным патогенам, большой экологической пластичностью, обильным плодоношением и все это в сочетании с высокими пищевыми и мукомольно-хлебопекарными качествами зерна, Н.В. Цицин выбрал для скрещивания с пшеницей многолетний дикорастущий злак пырей, потому что он обладает многими из перечисленных признаков.

Первые попытки скрестить пшеницу с пыреем ползучим [*Agropyron repens* (L.) Beauv.] оказались неудачными. В дальнейшем было установлено, что этот вид пырея не скрещивается с пшеницей. Однако эксперименты продолжались, и в 1930 г., проводя работы в совхозе “Гигант” (Северный Кавказ), где Н.В. Цицин находился в командировке, он впервые в истории селекции получил гибридные семена от скрещивания мягкой яровой пшеницы Лютесценс-62 с пыреем сизым [*A. glaucum* (Desf. ex DC.) Roem. et Schult.]. Этот успех послужил мощным стимулом для работ по отдаленной гибридизации зерновых злаков не только у нас в стране, но и во всем мире.

В 1931 г. Николай Васильевич опубликовал свою первую статью “О скрещивании пшеницы с пыреем” в газете “Социалистическое земледелие”, а затем статью “Скрещивание пырея с пшеницей” в журнале “Социалистическое зерновое хозяйство” (Саратов). В том же году он переезжает в Омск, где в 1932–1937 гг. работает заведующим лабораторией пшенично-пырейных гибридов Омской зональной сельскохозяйственной опытной станции, потом заведующим отделом селекции, а в 1937–1938 гг. директором Сибирского научно-исследовательского института зернового хозяйства (организованного на базе опытной станции в 1934 г.). Кроме того, он заведует кафедрой селекции, генетики и семеноводства полевых культур в Омском сельскохозяйственном институте им. С.М. Кирова.

Во время работы в Сибири Н.В. Цициным получены межродовые гибриды от скрещивания основных видов пшеницы: мягкой – *Triticum aestivum* L., твердой – *T. durum* Desf. и некоторых других с пятью видами пырея – *Agropyron glaucum*, *A. elongatum* (Host) Beauv., *A. trichophorum* (Link) K. Richt., *A. junceum* (L.) Beauv., *A. repens*. В 1934 г. созданы уникальные плодовые многолетние пшенично-пырейные гибриды, что вызвало необычайный интерес ученых. В 1935 г. вышла книга Н.В. Цицина “Проблемы озимых и многолетних пшениц”, в которой изложены полученные им к тому времени результаты по отдаленной гибридизации пшеницы с пыреем и дано теоретическое обоснование создания многолетней пшеницы. После выхода книги имя Н.В. Цицина стало известно не только отечественной, но и мировой научной общественности. Большой интерес к работам Н.В. Цицина проявил Н.В. Вавилов, который в 1936 г. организовал специальную выездную сессию ВАСХНИЛ в Омске для детального ознакомления с работами по пшенично-пырейным гибридам.

В 1936 г. за цикл работ по отдаленной гибридизации пшеницы с пыреем Н.В. Цицину была присуждена ученая степень доктора сельскохозяйственных наук без защиты диссертации.

В 1938 г. Н.В. Цицин переезжает в Москву и продолжает интенсивно работать по проблеме отдаленной гибридизации растений на экспериментальной базе АН СССР “Горки Ленинские”. В том же году он назначается директором Всесоюзной сельскохозяйственной выставки (ВСХВ) и председателем Государственной комиссии по сортоиспытанию сельскохозяйственных культур при Министерстве сельского хозяйства СССР.

В 1938 г. Н.В. Цицин избирается академиком Всесоюзной академии сельскохозяйственных наук имени В.И. Ленина и назначается ее вице-президентом, а в 1939 г. – действительным членом Академии наук СССР. С 1940 г. по сентябрь 1949 г. – он директор Зонального института зернового хозяйства нечерноземной полосы (ст. Немчиновка Московской области), где также возглавляет лабораторию пшенично-пырейных гибридов.

21 января 1945 г. Совет Народных Комиссаров СССР принимает решение о создании Главного ботанического сада АН СССР, руководство работой по проектированию и строительству которого поручается Н.В. Цицину. С этим учреждением – его основным детищем – были связаны вся дальнейшая жизнь и научная деятельность Николая Васильевича.

Н.В. Цицин – автор первых сортов озимой пшеницы для Нечерноземья. Его пшенично-пырейные гибриды ППГ-599 и ППГ-186 (совместно с Г.Д. Лап-

ченко) районированы в Нечерноземной зоне, ППГ-1 – в Латвийской ССР. Его пшенично-пырейные гибриды в 1950–1960-х годах сыграли большую роль в увеличении сборов зерна озимой пшеницы на подзолистых почвах и положили начало устойчивому возделыванию ее в этой зоне. В этот период Николаем Васильевичем созданы яровой сорт ППГ-22850, районированный в Киргизской ССР, и многолетняя пшеница М-2. Впервые получены новые межродовые пшенично-элимусные, ржано-пырейные и другие гибриды.

В 1953 г. для расширения работ по отдаленной гибридизации в условиях, близких к сельскохозяйственному производству, было создано Научно-экспериментальное хозяйство “Снегири”. Здесь Н.В. Цицин проводил опыты по скрещиванию растений филогенетически далеких родов и видов, применяя при этом оригинальные методические приемы подбора пар. В результате экспериментальным путем создан 56-хромосомный вид пшеницы *Triticum agropyrotriticum* Cicin с двумя подвидами: ssp. *perenne* Cicin (многолетняя) и ssp. *submittans* Cicin (зернокармальная, или отрастающая). Установлена геномная структура вида, показавшая, что к 42 хромосомам пшеницы в нем добавлено 14 хромосом пырея. Последние обуславливают в этой мягкой пшенице ряд морфологических признаков, выходящих за привычные рамки. Эти растения обладают, например, генетически детерминированной многолетностью. В полевых условиях они растут без пересева 2–3 года, особенно в южных регионах страны. (Правда, в средней полосе после каждой зимовки происходит некоторое изреживание стеблестоя; однако первую после посева зиму растения переносят не только лучше любого озимого сорта пшеницы, но превосходят в этом отношении озимую рожь, которая считается в данном регионе эталоном зимостойкости среди зерновых злаков.)

Цицин вывел ряд сортов многолетней и зернокармальной пшеницы, обладавших в отличие от традиционных озимых и яровых одной особенностью: все они отрастали после скашивания, что позволяло делать 2–3 укоса зеленой массы за сезон (суммарный объем достигает 600 ц/га и более). Причем урожайность зерна пока несколько ниже, чем у озимой, но уже вполне конкурентна с яровой – в благоприятные годы до 40 ц/га и более.

Хорошие результаты получены в селекции яровых пшенично-пырейных гибридов, которые высевались в Сибири, Казахстане и Киргизской ССР на площади свыше 500 тыс. га (ППГ-56, ППГ-172, Восток, Грекум 114, Ботаническая и др.).

Работа по скрещиванию пшеницы и ржи, начатая при Н.В. Цицине, привела к получению высокопродуктивных (до 90 ц/га зерна и до 700 ц/га зеленой массы) сортов тритикале зернового и кормового направления, а также сортов озимой тетраплоидной ржи. Районированы по Средневолжскому региону сорт тритикале Снегиревский зернокармальной и Центральному – Снегиревский-699, причем последний признан стандартом. Сорт тетраплоидной ржи Старт был районирован в Рязанской области. Создан также новый вид ветвистогоколосой ржи – *Secale ramosum* Cicin. На основе гибридизации ржи и пырея получены формы ржи с высоким (как у пырея) содержанием вязкой клейковины.

Н.В. Цицин не ограничивал свои работы только гибридизацией пшеницы с пыреем и рожью. Он и его ученики впервые в мире получили также пшенично-

но-элимусные и ячменно-элимусные гибриды, созданы перспективные для селекции неполные 42-хромосомные пшенично-элимусные (или пшенично-колосниковые) амфидиплоиды: АД-98, АД-99, АД-101 и др., имеющие большой колос и крупные зерна, число их в колосе достигает 90–120, гибриды сливы с алычой, которые прекрасно зимуют не только в Подмосковье, но даже на Алтае и обладают лучшими качествами обоих родителей; гибриды травянистого табака *Nicotiana glauca* с древовидным *N. glauca*. Созданы уникальные в декоративном отношении формы табака садового, некоторые сорта его районированы; гибриды томатов с цифомандрой (районирован сорт Рубин).

Впервые выведены уникальные гибриды черно-пестрой породы скота с азербайджанским, кубинским, индийским, новозеландским зебу и создана в Снегирях (Подмосковье) племенная ферма гибридного зебувидного скота, обладающего повышенной жирно- и белковомолочностью, устойчивого к наиболее вредоносным патогенам, в частности к бичу современного скотоводства – лейкозу.

Н.В. Цицин внес большой вклад в теорию и практику отдаленной гибридизации растений, в разработку фундаментальных проблем биологии. Оригинальные методические приемы и принципы подбора пар при скрещивании филогенетически далеких родов и видов растений, теоретическое обоснование процессов видо- и формообразования в потомстве различных отдаленных гибридов, особенно между культурными и дикорастущими растениями, создание ценных для науки и практики форм, видов, сортов – вот далеко не полный перечень вклада Николая Васильевича в развитие работ по отдаленной гибридизации, получивших широкое признание.

Большой вклад Николай Васильевич внес в развитие исследований по интродукции и акклиматизации, ресурсоведению, охране редких и исчезающих видов растений. Под непосредственным руководством и при активном его участии создан Главный ботанический сад АН СССР – один из крупнейших в Европе. Коллекции ГБС насчитывают свыше 15 тыс. таксонов (видов, разновидностей, форм и сортов). Через возглавляемый им Научный совет АН СССР по проблемам интродукции и акклиматизации растений Н.В. осуществлял руководство 125 ботаническими садами и дендрариями СССР, направляя их усилия на решение проблем сохранения и рационального использования растительных ресурсов.

Кроме большой и плодотворной научной деятельности, Н.В. Цицин вел огромную разностороннюю научно-организационную работу. Он до конца своих дней был бессменным председателем организованного по его инициативе и при непосредственном участии в 1952 г. Совета ботанических садов СССР. Кроме того, он был членом Научного совета по проблемам генетики и селекции при Президиуме Академии наук СССР, членом Бюро Отделения общей биологии АН СССР, членом Президиума Всесоюзной академии сельскохозяйственных наук имени В.И. Ленина, вице-президентом Всесоюзного общества генетиков и селекционеров, членом Высшей аттестационной комиссии, членом Комитета по присуждению Ленинских и Государственных премий СССР за лучшие работы по сельскому хозяйству, членом редакционных коллегий многих журналов, ответственным редактором “Бюллетеня Главного ботанического сада” и трудов ГБС.

Н.В. Цицин опубликовал свыше 400 научных работ, он автор 16 сортов и 4 патентов.

Результаты его научной деятельности, особенно по отдаленной гибридизации, имеют мировое значение и принесли славу отечественной науке. Н.В. Цицин пользовался огромным уважением за рубежом. Он являлся почетным членом Румынской академии наук, Чехословацкой академии земледелия, членом-корреспондентом Академии сельскохозяйственных наук ГДР, иностранным членом академии естествоиспытателей “Леопольдина”, Академии наук ГДР, Венгерской академии наук, членом Сербской академии наук и искусств, ему присуждена степень почетного доктора наук Йенского университета им. Ф. Шиллера (ГДР) и Университета г. Брно (Чехословакия). В 1969 г. в г. Сизтле (США) Н.В. Цицин был избран президентом Международной ассоциации ботанических садов (МАБС) – центра международного сотрудничества и обмена опытом ботанических садов и арборетумов мира. Международное признание заслуг Н.В. Цицина в области генетики и селекции выразилось в избрании его президентом XIV Международного генетического конгресса, проходившего в Москве в 1978 г.

Николай Васильевич был неординарным человеком, приятным в общении. Внимательный и доброжелательный человек, прекрасный рассказчик, он притягивал к себе людей, располагал к непринужденной беседе. О своих работах говорил увлеченно и убедительно, с интересными примерами из практики. Он обладал тонким юмором и наблюдательностью, имел много друзей как среди биологов, так и среди крупных ученых других специальностей, деятелей культуры и искусства. Прекрасно рисовал, писал стихи, любил музыку, замечательно пел, особенно хорошо исполнял старинные романсы, разбирался в архитектуре. Его многогранный природный дар и художественный вкус особенно ярко проявились при проектировании и строительстве Всесоюзной сельскохозяйственной выставки и Главного ботанического сада АН СССР.

Правительство по достойному оценило заслуги Н.В. Цицина. Ему дважды присвоено звание Героя Социалистического Труда, он был лауреатом Ленинской и Государственной премий, кавалером семи орденов Ленина, орденов Октябрьской Революции и Трудового Красного Знамени, многочисленных медалей СССР, а также наград иностранных государств. Он избирался депутатом Верховного Совета СССР нескольких созывов. В Саратове, на родине Н.В. Цицина, установлен бронзовый бюст в ознаменование его трудовых заслуг.

Николай Васильевич Цицин внес большой вклад в отечественную и мировую науку, его влияние на ее развитие трудно переоценить.

А.С. Демидов, З.Е. Кузьмин

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



П.И. Лапин

ПЕТР ИВАНОВИЧ ЛАПИН
(к 100-летию со дня рождения)

Петр Иванович Лапин родился в г. Пензе 29 января 1909 г. Отец, Иван Степанович Лапин, был служащим нотариальной конторы, мать Лапина, Екатерина Петровна, работала фельдшерницей. П.И. Лапин рано лишился родителей. Отец умер в 1919 г. от воспаления легких, мать в 1922 г. скончалась от сыпного тифа. Как рассказывал сам Петр Иванович, он, задумываясь после потери близких о своей дальнейшей судьбе, понимал – либо он станет беспризорным бродягой, если не будет заниматься делом, либо продолжит учебу, чтобы занять в жизни достойное место.

В 1927 г. он заканчивает лучшую в Пензе школу имени В.Г. Белинского и поступает в Ленинградский лесной институт, позднее, в 1929 г., ставший Лесотехнической академией. Будучи студентом, он участвует в качестве техника в Кавказской экспедиции Центрального научно-исследовательского института лесного хозяйства. Задачей экспедиции было изучение ценных древесных растений Кавказа. В экспедиции большое влияние на формирование научных интересов П.И. оказал руководитель экспедиции замечательный педагог и добрейшей души человек В.Н. Сукачев, впоследствии академик, основатель научного направления – геоботаники. В 1931 г., закончив успешно Лесотехническую академию, Петр Иванович направляется старшим специалистом

по лесному хозяйству в Иркутск, где участвует в обследовании лесов в отрогах Саян, а через два года, в 1933 г., получив предложение из Никитского ботанического сада, переезжает туда на работу на должность старшего научного сотрудника отдела декоративного садоводства и дендрологии. В январе 1936 г. по рекомендации Никитского ботанического сада, в то время бывшим южнобережным отделением ВИРА, Петр Иванович поступает в аспирантуру Всесоюзного института растениеводства. Успешно закончив ее и защитив кандидатскую диссертацию на тему "Опыт управления цветением декоративных растений", Петр Иванович становится сотрудником Ботанического института АН СССР в Ленинграде, а вскоре назначается директором опытной и контрольно-семенной станции Ленсовета. Там его работу прерывает Великая Отечественная война.

В июле 1941 г. он, вступив в народное ополчение, уходит добровольцем на фронт. За время службы в армии Петр Иванович был награжден орденом Красной Звезды и несколькими медалями.

В ноябре 1945 г., демобилизовавшись из армии, он поступает по приглашению академика Н.В. Цицина на работу в Главный ботанический сад АН СССР старшим научным сотрудником в отдел флоры и растительности СССР, а с 1948 г. при организации отдела дендрологии становится заведующим этим отделом. Он начинает огромную работу по проектированию и строительству дендрария, организации привлечения древесных растений, развитию интродукционной деятельности. Масштабы этих работ были огромны. В них сочеталась практическая деятельность по интродукции растений с теоретической разработкой проблемы интродукции и акклиматизации растений всеми средствами современной биологической науки. Проектирование дендрария потребовало творческого подхода к решению принципиальных положений в его организации. Созданный проект строительства дендрария имел как практическое, так и большое методическое значение. Им пользовались и пользуются как при строительстве новых, так и при реконструкции старых ботанических садов. В период строительства дендрария Петром Ивановичем издаются работы, посвященные методике документации древесных растений, основам организации дендрария, единой системе учета интродуцентов. В 1959 г. выходит в свет при его непосредственном участии первая большая коллективная работа, обобщающая итоги интродукции деревьев и кустарников в Главном ботаническом саду АН СССР.

На следующем этапе П.И. Лапиным организуются и проводятся совместно с сотрудниками более глубокие научные исследования сезонного ритма развития растений различных родовых комплексов и ботанико-географических областей, семенного и вегетативного размножения при создании специфических благоприятных условий. В 1975 г. издается монографическая работа "Древесные растения Главного ботанического сада АН СССР", в которой обобщен 25-летний опыт интродукции 1755 видов и форм растений, интродуцированных в ГБС АН СССР, и намечаются пути дальнейшего совершенствования и расширения интродукционных работ в стране.

В 1975 г. в Институте растениеводства им. Н.И. Вавилова в Ленинграде Петр Иванович выступает с докладом на тему "Интродукция древесных растений в средней полосе европейской части СССР (научные основы, ме-

тоды и результаты)”, представленным на соискание ученой степени доктора биологических наук. Доклад подвел итоги работ по проектированию и строительству дендрария, по результатам интродукции древесных растений в ГБС АН СССР, выполненных непосредственно автором и под его руководством за 28 лет. В ноябре 1975 г. Петру Ивановичу была присвоена ученая степень доктора биологических наук, а через год, в 1976 г., общим собранием Академии наук СССР он был избран членом-корреспондентом АН СССР по специальности “Общая биология”.

В середине 1970-х годов по инициативе и при непосредственном участии Петра Ивановича развиваются комплексные коллективные работы с ботаническими садами СССР и зарубежных стран. В 1976 г. был начат эксперимент по изучению приспособительных изменений интродуцированных растений в разных географических точках от западных до восточных границ СССР. Результаты работы отражали амплитуду изменчивости биологических признаков и адаптационных возможностей растений при интродукции, закономерности морфофизиологических изменений растений в разных экологических условиях, связи между ареалом вида и его приспособительными возможностями, оценку продуктивности интродуцируемых растений.

Особое внимание П.И. Лапиным уделялось развитию международного сотрудничества с ботаническими учреждениями. Он был членом Международного общества “Horticultural Science”, членом редакционной коллегии международных журналов “Horticulturea”, “Folia dendrologica”. Будучи вице-президентом общества СССР–Нидерланды, он наладил контакты с голландскими учеными-садоводами по проведению совместных экспериментов по зимней выгонке луковичных культур. При его участии в 1961 г. была успешно проведена советско-индийская экспедиция, в результате которой ботанические сады нашей страны обогатились ценными тропическими растениями.

Благодаря инициативе П.И. Лапина, с 1976 г. начало реализовываться соглашение СССР и США по охране окружающей среды. В течение многих лет осуществлялись советско-американские экспедиции на территориях Советского Союза и США, во время которых были собраны обширный, ценный материал для интродукционных испытаний и сведения по опыту охраны флоры и растительности в обеих странах.

П.И. Лапин на протяжении всех лет работы в саду был заместителем директора ГБС СССР и проводил огромную научно-организационную работу. Он был Председателем Совета ботанических садов СССР, заместителем ответственного редактора “Бюллетеня Главного ботанического сада”, заместителем председателя Ученого совета Главного ботанического сада, членом секций садоводства Президиума ВАСХНИЛ, членом Проблемного совета по лесной генетике, селекции и интродукции, членом Научного совета АН СССР по проблеме биосферы, членом Президиума Московского межведомственного научно-технического совета по проблемам улучшения окружающей среды и рационального использования природных ресурсов в Москве и лесопарковом защитном поясе и председателем секции озеленения этого Совета, руководителем рабочей группы секции сельского хозяйства Главвыставкома по павильону “Цветоводство и озеленение” ВДНХ, членом методического Совета по биологии общества “Знание”, научным консультантом “Лесной

энциклопедии”, членом секции биологии Комитета по Государственным и Ленинским премиям при Совете Министров СССР.

П.И. Лапиным было подготовлено несколько докторов и кандидатов наук.

Несмотря на огромную научную работу, многочисленные обязанности и общественные нагрузки Петр Иванович оставался общительным, остроумным человеком. Без его шуток, анекдотов, розыгрышей не обходилось ни одно застолье.

У него была очень хорошая семья. Он сам говорил, что счастлив, так как у него есть любимая жена, сын и дочь, внук и внучка, правнук и правнучка.

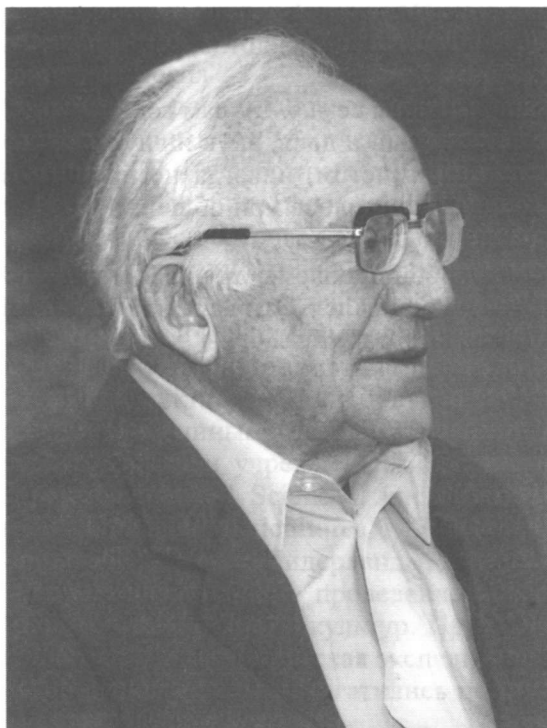
По натуре он был оптимистом, никогда не предавался отчаянию, был сдержан, никогда не повышал голоса при общении с подчиненными, но его слово было решающим.

Результат решения любой проблемы он видел и умел просчитать заранее и практически никогда не ошибался. Эти качества вызывали доверие к нему, вселяли оптимизм и желание работать.

Л.С. Плотникова

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

ПОТЕРИ НАУКИ



А.К. Скворцов

ПАМЯТИ АЛЕКСЕЯ КОНСТАНТИНОВИЧА СКВОРЦОВА

(9 февраля 1920 г. – 8 мая 2008 г.)

8 мая 2008 г. не стало доктора биологических наук, профессора, главного научного сотрудника Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН Алексея Константиновича Скворцова.

Алексей Константинович Скворцов родился в селе Желанья Смоленской области на р. Угре. В 1941 г. он окончил 2-й Московский медицинский институт и в годы Великой Отечественной войны работал в госпитале г. Кирова. В 1944 г. был принят в аспирантуру Института цитологии, гистологии и эмбриологии АН СССР как талантливый молодой ученый. В 1948 г. А.К. Скворцов защитил кандидатскую диссертацию в Институте цитологии, гистологии

и эмбриологии АН СССР. В январе 1952 г. Алексей Константинович был принят в МГУ на должность старшего научного сотрудника кафедры высших растений с возложенными на него обязанностями по обустройству нового Ботанического сада университета.

С 1966 г. А.К.Скворцов, продолжая работать в Московском университете, стал заведующим Гербарием в Главном ботаническом саду АН СССР. В 1972 г. он полностью перешел на работу в ГБС, где до 1987 г. заведовал отделом природной флоры, а впоследствии работал главным научным сотрудником. За годы его научного руководства объем гербария возрос с 60–70 тыс. до 560 тыс. листов. Сам Алексей Константинович собрал более 80 тыс. гербарных образцов в экспедициях и поездках по СССР, Европе, Северной Америке, Индии и Китаю. Он был признанным знатоком гербарного дела, автором работы “Гербарий. Пособие по методике и технике” (1977).

Флористическими исследованиями А.К. Скворцов занимался всю жизнь. Им подготовлены обработки многих семейств и отдельных родов для “Флоры Средней полосы европейской части СССР” (1964), “Определителя растений Московской области” (1966), “Арктической флоры СССР” (1966, 1980), “Флоры Таджикской ССР” (1968), “Flora Iranica” (1969), “Конспекта флоры Псковской области” (1970), “Определителя растений Средней Азии” (1972), “Флоры Еревана” (1972), “Определителя высших растений Якутии” (1974), “Флоры северо-востока европейской части СССР” (1976), “Флоры европейской части СССР” (1981, 1996), “Flora of Turkey” (1982), “Определителя растений Украины” (1987), “Определителя растений Башкирской АССР” (1989), “Сосудистых растений советского Дальнего Востока” (1991, 1996), “Flora of China” (1999), “Флоры Нижнего Поволжья” (2006).

Основная область научных интересов Алексея Константиновича – систематика рода *Salix* L. В 1966 г. им была защищена докторская диссертация “Ивы СССР”, которая 2 года спустя была опубликована в виде монографии. Работа получила в 1970 г. премию Московского общества испытателей природы, а в 1999 г. была переведена (с дополнениями) на английский язык и издана в Финляндии.

Алексей Константинович провел большую работу по изучению внутривидовой систематики многих семейств цветковых растений: *Salicaceae*, *Caprifoliaceae*, *Betulaceae*, *Rosaceae*, *Gramineae*, *Pyrolaceae* и др. Однако главным интересом его жизни всегда оставалось семейство *Salicaceae*, над ревизией рода *Populus* он продолжал работать до последних своих дней.

Еще одной областью интересов А.К. Скворцова, выросшей из его исследований по внутривидовой изменчивости, были вопросы, связанные с проблемами микроэволюции и видообразования у растений, в том числе и в связи с практическими вопросами их интродукции. В ГБС им созданы устойчивые интродукционные популяции абрикоса, голубой жимолости, грецкого ореха.

В 1980–1990-е гг. А.К. Скворцов подошел к философским работам, а также к проблеме хорошего русского языка в научной литературе. Так появились статьи “Механизмы органической эволюции и прогресса познания” (1992), “Биосфера и ноосфера глазами биолога” (2004) и “О языке современной русской научной литературы” (2002) в журнале “Природа”, где Алексей Константинович в течение многих лет был заместителем главного редактора.

С 1974 по 2008 г. А.К. Скворцов был бессменным председателем правления Московского отделения Русского ботанического общества; в 1983 г. получил ученое звание профессора. Алексей Константинович – лауреат Государственной премии СССР 1989 г. В 1991 г. А.К. Скворцов стал одним из первых членов Российской академии естественных наук, в 1999 г. был удостоен звания заслуженного деятеля науки РФ. В 2002 г. за работы по систематике ив и берез Алексей Константинович получил премию им. В.Л. Комарова РАН.

В честь А.К. Скворцова названы несколько видов растений: *Festuca skvortsovi* E. Alexeev, *Salix alexii-skvortsovii* Khokhriakov, *Legonsia skvortsovii* G. Proskuriakova, *Circaea × skvortsovii* D. Boufford., *Potamogeton skvortysovii* Klinkova, а также сорта абрикоса Алеша и Водолей.

Алексей Константинович вел большую педагогическую деятельность. В качестве научного руководителя и консультанта он подготовил 28 кандидатов и 5 докторов биологических наук, продолжающих исследования и развивающих его идеи в ботанических учреждениях Москвы, Волгограда и ряда других городов России и некоторых зарубежных стран.

У всех, знающих Алексея Константиновича, вызывала глубокое уважение его замечательная эрудиция и широта научных интересов, желание помочь молодым коллегам. Его мысли и научные устремления будут продолжены в работах многих поколений ботаников.

Коллектив Главного ботанического сада,
Редколлегия “Бюллетеня ГБС”

УДК 006.3

НОВОЕ О МЕХАНИЗМЕ НАСЛЕДОВАНИЯ КОМПОНЕНТОВ АРОМАТА КИТАЙСКИХ РОЗ ПРИ ИХ ИСПОЛЬЗОВАНИИ В СЕЛЕКЦИИ

Е.Б. Кириченко, И.М. Смирнова

Огромное разнообразие современных сортов роз, культивируемых в странах Старого и Нового света, выведено в результате гибридизации с использованием ограниченного состава европейских и китайских видов. Селекция чайных и чайногибридных сортов роз в Европе получила развитие в начале XIX в. Новые садовые формы унаследовали от каждой из родительских пар наиболее ценные адаптационные свойства и/или декоративные качества. Вместе с тем они обрели и компоненты аромата, присущие исходным предкам. Изначально главными компонентами аромата европейских видов являлись 2-фенилэтанол и монотерпены, а в композицию летучих эфирных масел китайских роз входили метиловые эфиры фенолов (МЭФ), в частности 1,3,5-триметоксибензен (ТМБ) и 3,5-диметокситолуен (ДМТ).

Новейшая трактовка таксономической классификации и генеалогии рода *Rosa* L. была дана в статье Wissemann и Ritz [1]. Эта концепция была принята за основу группой французских исследователей из Лаборатории физиологии генеративного развития растений Высшей нормальной школы и Университета г. Лиона (G. Scalliet, F. Piola, Ch.J. Douady, O. Raymond, S. Baudino, K. Bordji, M. Bendahmane, Ch. Dumas, J.M. Cock and Ph. Hugueney), которая последовательно разрабатывает актуальные вопросы биогенеза и эволюционных изменений состава летучих эфирных масел у представителей рода *Rosa*. Обратив внимание на хемотаксономический признак чайных и чайногибридных сортов, у которых 3,5-диметокситолуен составляет до 90% летучих эфирных масел, авторы сформулировали ряд вопросов о наследовании аромата в процессе гибридизации. А именно, была ли способность синтеза метиловых эфиров фенолов присуща общему предку европейских и китайских роз и позже в эволюционном времени утрачена первыми или же эта способность была первоначально свойственна только китайским розам?

Результаты своего исследования французские фитофизиологи опубликовали в апрельском номере Докладов Академии наук США [2]. В статье приводится итог анализа генов, участвующих в процессах биогенеза эфирных

масел лепестков роз. Ранее с помощью метода *microarray* были выявлены гены, ответственные за формирование аромата роз, в частности идентифицированы гены экспрессии сесквитерпенсинтазы (обеспечивает синтез гермокрена Д), алкогольацетилтрансферазы (катализирует синтез геранилацетата), фенилацетальдегидсинтазы (участвует в синтезе 2-фенилэтанола) и двух орцинол-О-метилтрансфераз *OOMT1* и *OOMT2* (обеспечивают две конечные реакции метилирования, благодаря которым в лепестках образуются метиловые эфиры фенолов (МЭФ), а именно 3,5-диметокситолуен) [3, 4]. Гены экспрессии этих двух очень похожих между собой ферментов были выявлены в лепестках *R. chinensis* (сорт Old Blush) и современных сортов чайногибридных роз [5]. В настоящей работе авторы впервые детально исследовали различия генов *OOMT1* и *OOMT2* у 18 представителей рода *Rosa* (включавших европейские и китайские виды) и наследования летучих эфирных масел в процессе создания новых сортов роз.

Первым этапом исследования было молекулярное моделирование трехмерных структур двух изучаемых ферментов (*OOMT1* и *OOMT2*) и определение их свойств путем сайтнаправленного мутагенеза. Изученные ферменты отличались предпочитаемым субстратом реакции метилирования. Несмотря на то что оба могут осуществлять как первую, так и вторую реакцию метилирования (орцинола и монометилаорцинола соответственно), все же для *OOMT1* предпочитаемым субстратом был орцинол, а для *OOMT2* – монометилорцинол. Молекулярные модели ферментов показали, что их сайты связывания субстрата очень схожи и отличаются всего одной аминокислотой: у *OOMT* это тирозин в положении 127 и у *OOMT2* – фенилаланин в положении 126. Между кислородом гидроксильной группы тирозина и орцинола создается отталкивание (измеренное расстояние равно 3,05Å) и за счет этого стерического препятствия монометилированный 3-метокси,5-гидрокситолуен (МГТ) метилируется *OOMT1* неэффективно. А у *OOMT2* за счет присутствия фенилаланина создаются необходимые условия для эффективного метилирования МГТ. Таким образом, в этой части исследования была доказана высокая степень идентичности двух изучаемых ферментов, участвующих в биосинтезе аромата китайских роз.

Далее исследовалась эволюция *OOMT*-генов в пределах рода *Rosa* на примере 18 видов. Были выбраны две группы видов роз: китайские (*R. chinensis*, сорт Old Blush, *R. chinensis* spontanea, *R. gigantea*, *R. odorata*, сорт Hume's Blush, *R. odorata* ochroleuca (Park's Yellow) [секция *Indicae*, все представители которой синтезируют ФМЭ]) и 13 евроазиатских видов главных секций рода *Rosa* (*Banksianae*, *Bracteatae*, *Caninae*, *Cinnamomeae*, *Gallicanae*, *Synstylae*). Анализ компонентов аромата лепестков и тычинок отобранных роз подтвердил, что ФМЭ синтезировали только китайские розы. В ходе ПЦР всего было получено 96 различных *OOMT*-последовательностей, из которых 73 функциональных, и была выявлена типичная структура *OOMT*-гена с 2 экзонами и 1 интроном. Виды китайских роз содержали как минимум 1 *OOMT1*-ген и большее количество *OOMT2*-генов. В то время как среди 64 последовательностей, полученных от неазиатских видов, были исключительно *OOMT2*-гены.

Затем для выяснения происхождения и эволюции *OOMT1*-генов 73 *OOMT*-гена китайских и неазиатских видов подвергли филогенетическому

анализу и получили древо топологии *OOMT*-генов с топологией двух изучаемых типов: *OOMT1* и *OOMT2* (оба гена входят в мировую базу данных).

Кроме этого, исследователи проанализировали накопление изучаемых ферментов в лепестках и тычинках отобранных видов роз, так как модификация свойств аромата в ходе эволюции может быть связана с экспрессией генов, участвующих в его формировании. Предыдущая работа авторов (по *R. gallica* и *Damask rose*) показала, что эти виды обладали гомологами *OOMT*-генов, которые, тем не менее, не были экспрессированы в тканях цветка. В ходе настоящего исследования авторы использовали анти-*OOMT* антитела для того, чтобы проследить процессы накопления ферментов *OOMT*-группы в лепестках и тычинках. С помощью *Western blot analysis* обнаружили ферменты изучаемой группы в тычинках некоторых некитайских видов роз, но они не накапливались в лепестках этих видов (за исключением небольших количеств в лепестках *R. canina*). Однако в лепестках китайских видов ферменты *OOMT*-группы накапливались в больших количествах, доказывающая связь между экспрессией *OOMT*-генов в лепестках и продуцированием ФМЭ.

В результате проведенных в несколько этапов исследований авторы пришли к 2 общим выводам.

- 1. Субстратная специфичность изученных *OOMT*-ферментов обусловлена полиморфизмом единственной аминокислоты их субстратсвязывающего сайта.** (Это может быть использовано при идентификации функциональных аминокислотных остатков других ферментов из группы орцинолметилтрансфераз.) В остальном же *OOMT1*- и *OOMT2*-гены идентичны по составу нуклеотидов на 97,5%. Ранее на примере фенилпропенорцинолметилтрансфераз и циннамат/*p*-кумараткарбоксилметилтрансферазы василька было показано, что причиной изменения субстратной специфичности может быть замена нескольких аминокислот фермента. Настоящее же исследование на примере орцинолметилтрансфераз роз служит подтверждением тому, что такие незначительные замены могут приводить к серьезным изменениям свойств ферментов за короткий период времени.
- 2. Китайские розы приобрели способность к синтезу ФМЭ за счет двух процессов: увеличения уровня экспрессии генов в лепестках и появления более эффективно метилирующих фенольный субстрат ферментов *OOMT*-группы.** Более ранний филогенетический анализ рода *Rosa* показал, что секция *Indicae* эволюционно молода и ее появление связано с развитием новых свойств этой группы. Особенности топологии *OOMT1*-генов в общем древе топологии позволяют предположить, что *OOMT1*-ген произошел от уже существовавшего *OOMT2*-гена в результате дупликации и последующей специализации функций. В пользу этого говорит и то, что *OOMT2* у сорта *Old Blush* может катализировать первую реакцию метилирования *in vitro*, однако все же менее эффективно, чем *OOMT1*. Так что появление *OOMT1* свидетельствует об оптимизации перехода к биосинтезу ДМТ в ходе эволюции. *OOMT1*-гены были обнаружены в поздних гибридах *R. chinensis spontanea* и *R. gigantea* *Old Blush*, *Hume's Blush*, *Parks Yellow*. Наконец, современные сорта роз, продуцирующие ДМТ, уна-

следовали *ООМТ1*-гены от своих китайских предков, и в этом отношении интересно заметить, что *ООМТ1* из богатого ДМТ современного гибрида Golden Gate и *R. chinensis* сорта Old Blush идентичны. Таким образом, появление и эволюция *ООМТ* ферментов у китайских роз было ключом к приобретению ими путей биосинтеза ФМЭ.

Настоящая работа интересна тем, что показывает, насколько плодотворно комплексное применение новейших методов и подходов исследования для решения сложных проблем эволюционной физиологии и хемотаксономии высших растений. Выполненная средствами молекулярно-генетического и физико-химического анализа, эта работа на самом деле является этапом более широкого исследования, имеющего конечной целью создание инновационных методов получения промышленных сортов роз с особыми биологическими и технологическими свойствами [6].

ЛИТЕРАТУРА

1. *Wissemann V., Ritz C.M.* The genus *Rosa* (Rosoideae, Rosaceae) revisited: Molecular analysis of *hrITS-1* and *atpB-rbcL* intergeneric spacer (IGS) versus conventional taxonomy // *Bot. J. Linn. Soc.* 2005. Vol. 147. P. 275–290.
2. *Scalliet G., Piola F., Douady Ch.J.* et al. Scent evolution of Chinese roses // *Proc. Nat. Acad. USA.* 2008. Vol. 105, N 15. P. 5927–5932.
3. *Guterman I.* Rose scent: Genomics approach to discovering novel floral fragrance-related genes // *Plant Cell.* 2002. Vol. 14. P. 2325–2338.
4. *Chanelieze S.* Analysis of gene expression in rose petals using expressed sequence tags // *FEBS Lett.* 2003. Vol. 515. P. 35–38.
5. *Scalliet G.* Biosynthesis of the major scent components 3,5-dimethoxytoluene and 1,3,5-trimethoxybenzene by novel rose O-methyltransferases // *Ibid.* 2002. Vol. 523. P. 113–118.
6. *Maene M., Vergne Ph., Ch. Dumas* et al. Rose floral development: From phenology to genomics // XV FESPB Congress. Lyon, 2006. P. 147.

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

Поступила в редакцию 12.04.2008 г.

СОДЕРЖАНИЕ

Интродукция и акклиматизация

Виноградова Ю.К. Изменчивость и конкурентоспособность череды облиственной (<i>Bidens frondosa</i> L.) в естественном и вторичном ареалах	3
Сулейманова З.Н. Интродукция <i>Ginkgo biloba</i> L. в Ботаническом саду-институте УНЦ РАН	24
Колдаева М.Н., Храпко О.В. Скальные папоротники Южного Приморья в природе и культуре	33
Слюсаренко А.Н., Осадчая Л.П., Филатова С.А., Азарова Л.В. Итоги интродукции чубушника (<i>Philadelphus</i> L.) в ботаническом саду Одесского национального университета им. И.И. Мечникова	42
Нотов А.А., Волкова О.М. Флористические находки в усадебных парках Тверской области	47
Крамаренко Л.А. Перезимовка абрикоса в Москве (2005/06 и 2006/07 гг.)	52

Флористика и систематика

Скворцов А.К. Систематический конспект рода <i>Populus</i> L. в Восточной Европе, Северной и Средней Азии	62
Миронова Л.П., Шатко В.Г. Конспект флоры хребта Узунсырт и Баракольской котловины в Восточном Крыму	74
Шлотгауэр С.Д. Основные закономерности формирования урбанofлоры Дальнего Востока России	102
Ильина В.Н., Саксонов С.В. Некоторые итоги изучения ценопопуляций адониса весеннего и волжского (<i>Adonis vernalis</i> L. и <i>A. wolgensis</i> Stev.) в бассейне Средней Волги	107
Панкин В.Х. Использование морфологических критериев семян в систематике рода <i>Gymnocalycium</i> Pfeiff. (сем. <i>Sactaceae</i>)	117

Морфология, анатомия

Михалевская О.Б., Белоусова Т.П., Исаев С.С. Разнообразие структуры побеговых систем субтропических вересковых	125
Кры́стев М.Т., Бондорина И.А. Влияние способа обработки раневой поверхности побегов физиологически активными веществами на регенерационный процесс	133

Физиология и биохимия

Салохин А.В., Кирикович С.С., Горовой П.Г. Изоферментный анализ дальневосточных видов рода <i>Suipriedium</i> L.	140
---	-----

Защита растений

<i>Куклина А.Г., Мухина Л.Н.</i> Результаты энтомо-фитопатологического обследования ирги (<i>Amelanchier Medik.</i>) в ГБС РАН	146
<i>Аветисян Г.А., Бабоша А.В.</i> Роль окислительного стресса в патогенезе возбудителя мучнистой росы пшеницы	157

Отдаленная гибридизация

<i>Русанов Н.Ф.</i> Отдаленная гибридизация и гетерогаметичность у среднеазиатских видов <i>Rosa</i> секции <i>Caninae</i>	165
--	-----

Юбилей и даты

Академик Николай Васильевич Цицин – ученый и организатор науки (к 110-летию со дня рождения)	170
Петр Иванович Лапин (к 100-летию со дня рождения)	176

Потери науки

Памяти Алексея Константиновича Скворцова (9 февраля 1920 г. – 8 мая 2008 г.)	180
--	-----

Информация

<i>Кириченко Е.Б., Смирнова И.М.</i> Новое о механизме наследования компонентов аромата китайских роз при их использовании в селекции	183
---	-----

CONTENTS

Introduction and acclimatization

<i>Vinogradova Yu.K.</i> Variability and competitiveness of stick-tight beggarticks (<i>Bidens frondosa</i> L.) within the natural and the secondary ranges	3
<i>Suleimanova Z.N.</i> Introduction of <i>Ginkgo biloba</i> L. into the Botanical Garden-Institute of the Ufa Scientific Center RAS	24
<i>Koldaeva M.N., Khrapko O.V.</i> The ferns, growing at rocky sites in Southern Primorye, in nature and under cultivation	33
<i>Slyusarenko A.N., Osadchaya L.P., Filatova S.A., Azarova L.V.</i> The results of Mock-Orange (<i>Philadelphus</i> L.) introduction into the Botanical Garden of Odessa National University named after I.I. Mechnikov	42
<i>Notov A.A., Volkova O.M.</i> Floristic finds in the old estate parks of Tver Province	47
<i>Kramarenko L.A.</i> Wintering of apricot within the area of Moscow (2005/2006 and 2006/2007)	52

Floristics and taxonomy

<i>Skvortsov A.K.</i> Taxonomical synopsis of the genus <i>Populus</i> L. in East Europe, North and Central Asia	62
<i>Mironova L.P., Shatko V.G.</i> Synopsis of flora within the area of Uzunsyrt Ridge and Barakol Hollow in the Eastern Crimea	74
<i>Shlotgauer S.D.</i> The main appropriateness of urban flora establishment in the Far East of Russia	102
<i>Ilyina N.V., Saksonov S.V.</i> The results of study on <i>Adonis vernalis</i> L. and <i>A. wolgensis</i> Stev. coenopopulations within the basin of Central Reaches of the Volga River	107
<i>Pankin V.Kh.</i> Morphological traits of seeds in the taxonomy of the genus <i>Gymnocalycium</i> Pfeiff. (Cactaceae)	117

Morphology, anatomy

<i>Mikhalevskaya O.B., Belousova T.P., Isaev S.S.</i> Structural variability of shoot systems in subtropical <i>Ericaceae</i>	124
<i>Krstev M.T., Bondorina I. A.</i> Effects of hormone treatment on wound surface regeneration	134

Physiology and biochemistry

<i>Salokhin A.V., Kirikovich S.S., Gorovoy P.G.</i> Isoenzyme analysis of the Far Eastern species in the genus <i>Cypripedium</i> L.	141
---	-----

Plant protection

<i>Kuklina A.G., Mukhina L.N.</i> The results of entomological and phytopathological survey of shadbush (<i>Amelanchier</i> Medik.) in the MBG RAS	146
<i>Avetisyan G.A., Babosha A.V.</i> The role of oxidative stress in the pathogenesis of true mildew agent	157

Remote hybridization

<i>Rusanov N.F.</i> Remote hybridization and heterogamety in the Central Asian species of <i>Rosa</i> , the section <i>Caninae</i>	165
--	-----

Jubilees and dates

Academician Nicholas Vasilievich Tsitsin – the scientist and the science organizer (to the 110 th anniversary of birth)	170
Piotr Ivanovich Lapin. To the 100 th anniversary of birth	176

Obituary

In commemoration of Alexey Konstantinovich Skvortsov (February 9, 1920 – May 8, 2008)	180
---	-----

Information

<i>Kirichenko E.B., Smirnova I.M.</i> New data on Chinese rose aroma heritability mechanism in varietal plant breeding	183
--	-----

Научное издание

Бюллетень
Главного ботанического сада
Выпуск 196

Утверждено к печати
Ученым советом
Учреждения Российской академии наук
Главного ботанического сада
им. Н.В. Цицина РАН

Зав. редакцией *Н.А. Степанова*
Редактор *Г.П. Панова*
Художественный редактор *Ю.И. Духовская*
Технический редактор *З.Б. Павлюк*
Корректоры *Е.А. Желнова, Т.А. Печко*
Е.Л. Сысоева

Подписано к печати 14.10.2009
Формат 70 × 100 ¹/₁₆, Гарнитура Таймс
Печать офсетная
Усл.печ.л. 15,6. Усл.кр.-отт. 16,1. Уч.-изд.л. 16,0
Тип. зак. 1502

Издательство “Наука”
117997, Москва, Профсоюзная ул., 90
E-mail: secret@naukaran.ru
www.naukaran.ru

Отпечатано с готовых диапозитивов
в ГУП “Типография “Наука”
199034, Санкт-Петербург, 9 линия, 12