

ISSN 0366-502X

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

**БЮЛЛЕТЕНЬ
ГЛАВНОГО
БОТАНИЧЕСКОГО
САДА**

Выпуск 174



« НАУКА »

1997

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

БЮЛЛЕТЕНЬ
ГЛАВНОГО
БОТАНИЧЕСКОГО
САДА

Выпуск 174



МОСКВА
"НАУКА"
1997

ББК 28.5
Б 98
УДК 58(06)

Ответственный редактор
член-корреспондент РАН *Л.Н. Андреев*

Редакционная коллегия:

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

Рецензенты:

доктор биологических наук *Н.А. Бородина*
доктор биологических наук *С.Е. Коровин*

Бюллетень Главного ботанического сада. Вып. 174. – М.: Наука, 1997. –
Б 98 191 с.: ил.

ISBN 5-02-001921-6

В выпуске помещены материалы по интродукции растений, осуществляемой ботаническими садами как России, так и стран СНГ. Сообщается о результатах анатомического и морфологического изучения отдельных видов березы, шалфея, эспарцета и других, а также изучения изменчивости кульбабы волосистой и мелкоцветковых хризантем. Помещены также статьи по биохимии и физиологии, защите растений, озеленению и обширная информация об отдельных экспозициях ботанических садов, ботанических объектах о-ва Коневец на Ладого, а также информация о ботанических симпозиумах и конференциях, проходивших в 1995 г. в Турции, Швеции и Франции.

Выпуск рассчитан на интродукторов, флористов, морфологов, анатомов, специалистов по защите растений и озеленению.

ББК 28.5

Editor-in-Chief

Correspondent Member RAS *L.N. Andreev*

Editorial Board:

B.N. Golovkin, Y.N. Gorbunov (Deputy Editor-in-Chief), *Z.E. Kuzmin,*
L.S. Plotnikova, Y.M. Plotnikova, V.F. Semikhov, A.K. Skvortsov,
N.V. Trulevich, V.G. Shatko (Secretary-in-Chief)

Reviewers:

Dr. Bio. Sci. *N.A. Borodina*
Dr. Bio. Sci. *S.E. Korovin*

Bulletin of the Main Botanical Garden. Iss. 174. – Moscow: Nauka, 1997. – 191 p.:
ил.

ISBN 5-02-001921-6

The materials concerning the problems of plant introduction botanical gardens in Russia and other states of SNG are presented in this issue. The results of anatomical and morphological studies of several birch species, sage, small-flowered chrysanthemums and other plants are reported. The issue contents the articles on biochemistry and physiology, plant protection, horticulture and also extensive information about specific expositions in botanical gardens, botanical objects of insular Konevets at lake Ladoga and information about botanical symposia and conferences taken place in 1995 in Turkey, Sweden and France.

The edition is intended for professionals on plant-introduction and plant protection, for morphologists, anatomists, taxonomists, horticulturists.

ISBN 5-02-001921-6

© Коллектив авторов, 1997

© Издательство "Наука", художественное оформление, 1997

© Российская академия наук, 1997

ДИДИЕРОВЫЕ В КОЛЛЕКЦИИ ГЛАВНОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА им. Н.В. ЦИЦИНА РАН

А.С. Демидов, С.Е. Коровин

Одним из основных результатов практической деятельности ботанических садов в области интродукции растений является создание богатейших коллекций растений закрытого грунта. Среди последних особый интерес представляют раритеты, эндемичные виды отдаленных стран и территорий, реликты, виды высоких уровней биологической специализации и т.д. Изучение поведения представителей таких видов в условиях оранжерей дополняет наше представление о разнообразии приспособительных структур, факторах и механизмах адаптации, общих и частных закономерностях морфогенеза, дает новый материал для разработки теории и методов акклиматизации растений как экологической проблемы.

Осенью 1983 г. в коллекцию тропических и субтропических растений Фондовой оранжереи Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН поступило чрезвычайно интересное пополнение. После двух лет карантина в коллекцию была включена большая партия растений, собранных в 1981 г. в странах бассейна Индийского океана во время биолого-гидрофизического рейса научно-исследовательского судна "Академик Вернадский". Среди новых растений особый интерес представляют виды семейства дидиеровых, редкие в оранжерейной культуре и заслуживающие самого серьезного изучения как эндемики островной флоры Мадагаскара, и к тому же имеющие оригинальную биоморфологическую структуру.

Представители семейства *Didiereaceae* Drake del Castillo относятся к порядку *Caryophyllales* надпорядку *Caryophyllanae* подклассу *Caryophyllidae* классу *Magnoliopsida* (*Dicotyledones*) отделу *Magnoliophyta* (*Angiospermae*), встречаются в южной и юго-западной частях о-ва Мадагаскар ($x = 24$). Они близки к *Cactaceae* и *Portulacaceae* и имеют общее с ними происхождение. Это колючие кактусоподобные ксерофильные деревья и кустарники с мелкими листьями, мягкой древесиной и сильно развитой сердцевинной. У основания каждого цветка имеется покрывало, состоящее из лепестковидных брактеолей, как у *Nyctaginaceae*. Семена большей частью с изогнутым или кольцевым периферическим зародышем, без эндосперма и почти без перисперма, с маленьким фуникулярным ариллусом. Семейство *Didiereaceae* объединяет четыре рода – *Decarya* Choux, *Didierea* L., *Alluaudia* Drake, *Alluaudiopsis* Humb. et Choux и 11 видов [1].

О-в Мадагаскар отличается самой богатой и оригинальной флорой среди островных территорий Индийского океана. Этим он обязан своей длительной исторической изоляции, значительным размером территории (590 тыс. км²) и большому разнообразию физико-географических условий. Самобытностью и контрастностью отличается растительность Мадагаскара. Здесь можно увидеть широкий спектр сообществ – от тропических дождевых и горных туманных лесов в восточной части острова, ксерофильных лесов на Центральном плато до полупустынной растительности на крайнем юге и юго-западе острова и альпийских сообществ на вершинах гор.

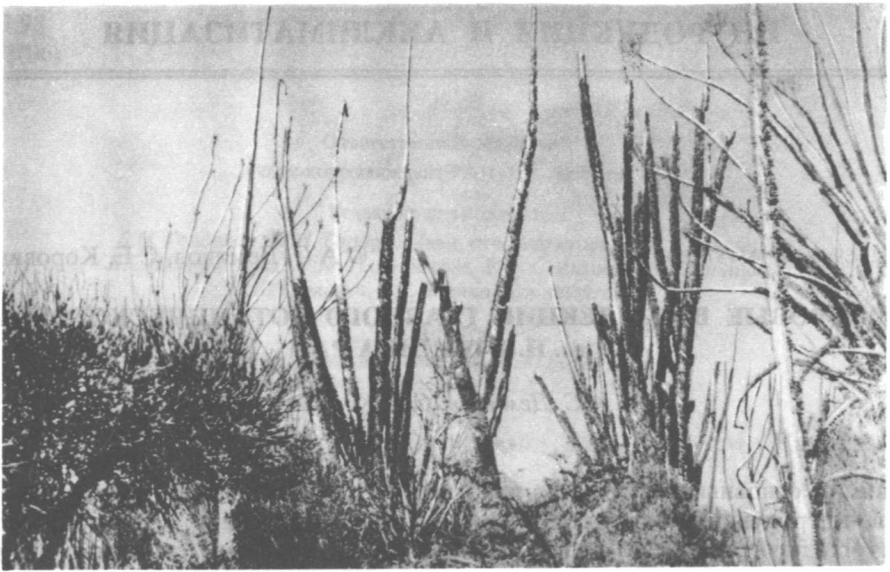


Рис. 1. Участок ксерофильного дидиерового леса (юго-запад о-ва Мадагаскар)

На юге Мадагаскара в долине р. Мандраре, в районе, отличающемся крайней сухостью климата, распространены ксерофильные леса, образующие неповторимый ландшафт. Необычный облик лесов определяется доминированием в их составе видов из семейства *Didiegeaceae* – высоких, до 15 м, деревьев или кустарников с мелкими или абсолютно редуцированными листьями. Некоторые из них являются лесообразующими породами. Они и придают своеобразие ландшафту Южного и Юго-Западного Мадагаскара. Необычен лишенный тени лес из *Alluaudia procera* Drake и *A. ascendens* Drake с тонкими столбовидными стволами и редкими, направленными вверх колючими ветвями, покрытыми спирально расположенными мелкими листьями, или из *A. dumosa* Drake с гладкими суккулентными безлистными зеленовато-серыми побегами [2, 3] (рис. 1).

Как отмечает Р.А. Удалов [4], представители семейства *Didiegeaceae* – это или деревья высотой до 10-15 м, или кустарники высотой 2–6 м, стволы и ветви которых покрыты шипами. Они произрастают в ксерофильных лесах или в зарослях колючих кустарников, часто в сообществе с безлистными молочаями на известковых, каменистых или песчаных почвах. Изредка поднимаются в горы на высоту 900–1200 м над ур. моря. Для представителей этого семейства характерно наличие двух типов побегов: длинных с небольшими и быстро опадающими листьями и укороченных. Последние развиваются в пазухах листьев длинных побегов и гомологичны ареалам кактусов. На молодых длинных побегах хорошо заметны утолщения или бугорки, подобные основаниям листа опунций. На укороченных побегах развиваются единично или группами шипы и листья, при этом листья собраны по два или пучком в числе до 16. К началу засушливого периода (апрель – май) они опадают, и в течение нескольких месяцев растения лишены листьев. В это время фотосинтез осуществляется хлорофиллоносными участками стебля.

Цветки собраны в верхушечные соцветия или группы соцветий, двудомные, за исключением цветков *Desarya madagascariensis* Choux, у которой известна женская двудомность (гинодиэция): на одних растениях цветки обоеполые, на других – только женские.

У основания каждого цветка имеются два пленчатых прицветничка, обычно прини-

масмые за чашелистики. Чашелистиков – четыре, располагающихся в два круга, они беловатые, желтоватые, зеленоватые, коричневатые, реже карминово-красные, и обычно принимаются за лепестки. Лепестки отсутствуют. В мужских цветках тычинок 8–10 (13), расположенных в два круга, их нити слабо опушены и слегка срастаются у основания в кольцо. Они окружают стерильный, рудиментарный гинецей. В женских цветках тычинки превращены в стаминоидии. Гинецей синкарпный, состоит из трех-четырех плодолистиков. Завязь трехгнездная, но с одним фертильным гнездом, с одним прямым семязачатком. Плод сухой, нераскрывающийся.

В семействе богаче всех представлен род аллюоудия (*Alluaudia*, 6 видов). Моно-типным родом является декария (*Decarya*). Из двух видов дидиерей (*Didierea*) интересный габитус имеет дидиерея Тролля (*D. trollii*, Capuron et Rauh), у которой в ювенильном возрасте стебли стелются по поверхности, и только позднее образуются вертикальные, обильно ветвящиеся ветви. Наличие беталаинов ярко проявляется у аллюоудиопсиса (*Alluaudiopsis*). В этом роде имеется единственный в семействе представитель (*A. tamieghana* Rauh) с карминово-красными лепестками.

Согласно флористическому районированию земного шара, разработанному А.Л. Тахтаджяном [5], ареал представителей семейства *Didiereaceae* включает Южно-мадагаскарскую провинцию, занимающую юго-западную и южную прибрежные зоны острова.

Эта флористическая провинция входит в состав Мадагаскарской области, которая охватывает, кроме Мадагаскара, Коморские острова, острова Альдабра, Сейшельские, Амирантские и Маскаренские, а также многочисленные мелкие острова Мадагаскарского архипелага. Флора Мадагаскарской области чрезвычайно своеобразна и характеризуется высоким эндемизмом – семейственным, родовым и видовым. В ее составе девять эндемичных семейств, в том числе и *Didiereaceae*. Эндемичных родов не менее 450, а из примерно 8500 видов сосудистых растений эндемичны более 80%. Из эндемичных родов к относительно крупным относят и род *Alluaudia*. Из наиболее интересных моно- или олиготипных родов выделены *Didierea* (2 вида) и *Decarya* (1 вид).

Как отмечают J. Koechlin, J. Guillaumet и Pt. Morat [6], Н. Humbert предложил ботанико-географическое деление Мадагаскара на провинции, районы, сектора. Весь остров он подразделил на две провинции – восточную и западную, а последнюю на два района – собственно западный и южный. Южный район простирается от Мурумбе до мыса Андавака с осадками до 500 мм в год. Распределение осадков в течение года не равномерное; засушливый период иногда может длиться 12 мес. Наблюдения показывают, что осадки могут выпадать и каждый месяц в течение года (максимальные – в январе, минимальные – в июле), климат жаркий, сухой, саванного типа [7].

В районе произрастания *Didiereaceae* расположена метеорологическая станция Бехара (25°01' ю.ш., 46°22' з.д., высота 200 м над ур. моря). По данным наблюдений, средняя максимальная температура 38° С, минимальная 12°; средняя месячная температура воздуха – от 18,3° (июль) до 28,4° (анварь); средняя суточная амплитуда температур воздуха – от 13,4° (февраль) до 18,0° (сентябрь) при среднегодовой – 15,5°. Выпадение осадков неравномерное. Минимум 66 мм (октябрь), максимум – 244 мм (февраль) при общей годовой сумме – 1654 мм. Средняя месячная относительная влажность воздуха составляет от 82 (июль, август) до 86% (январь, февраль), при среднегодовой – 84% [8].

В ландшафте доминируют ксерофильные представители семейства *Didiereaceae* и безлистные *Euphorbia*. Ксерофильная растительность юга проникает в западный район, и, напротив, леса из *Saducifoliaceae* с западной части острова встречаются в южном районе.

Ксерофильная растительность юго-западной части Мадагаскара образована представителями семейства *Didiereaceae* (древесные растения *Alluaudia montagnacii*, *A. dumosa*, *A. comosa*, *A. ascendens*, *A. procera*, *A. humbertii*, *Decarya madagascariensis*,

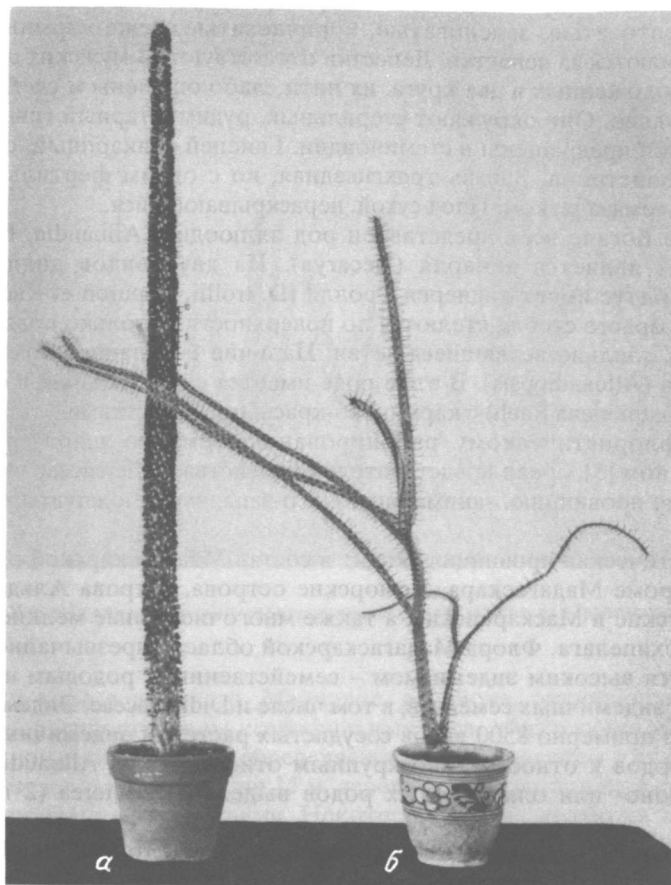


Рис. 2. Растения *Alluaudia ascendens* (а) и *A. procera* (б) в Фондовой оранжерее ГБС РАН (возраст 15 лет)

Didiera madagascariensis, *D. trolli*, а также *Adansonia fony*, *Moringa drouhardii*, *Delonix adonsonioides*, *Commiphora monstrosa*, *Pachypodium geagi*, *Zanthoxylum seyridii*, *Tetrapterocarpan geagi*, *Boscia angustifolia*, *Pachypodium lamerei*, *Lemuropisum edule*, *Xerophyta dasylirioides*, *Selaginella nivea*, *Kalanchoe beharensis*, *Aloe divaricata*, *A. vaombe*, *Notonia madagascariensis*, *Cyphostemma loza*, *Xerosicyos danguyi*, *Brenierea insignis*, *Tylachium pouponii*, *Maerua filiformis*, *Aloe suzannae*, *Euphorbia hirta*, *E. antso*, *E. obcordata*, *E. lophogona*, *E. milli*, *E. francoisii*, *E. quartziticola*, *E. oncoelada*, *E. stenoclada*, *E. laro*, *E. plagiantha* и др. [6, 9].

В ботанических садах представителей семейства *Didiereaceae* выращивают как в открытом, так и закрытом грунте. Так, достопримечательностью коллекции суккулентных растений открытого грунта ботанического сада Цимбазаза (Tsimbazaza) в Антанариву (Республика Мадагаскар) являются представители одного из самых удивительных мадагаскарских эндемичных семейств – *Didiereaceae*, названного в честь французского ботаника Г. Дидье. На одной из аллей этого ботанического сада ему установлен памятник [10].

Представителей родов *Alluaudia* и *Didierea* можно встретить в экспозиции флоры Мадагаскара в оранжереях Национального музея естественной истории в Париже [11].

В оранжереях ботанического сада Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН в 1964 г. культивировалась *Alluaudia humbertii* Choux, полученная из ботанического сада университета г. Турку [12]. На 1 января 1989 г. в коллекциях ботанического сада БИН РАН числились *Alluaudia montagnacii* Rauh, *A. procera* Drake и *Didierea trollii* Capuron et Rauh [13].

В ГБС РАН в 1981 г. поступили черенки представителей пяти видов семейства *Didiereaceae* (4 вида из рода *Alluaudia* Drake – *A. procera* Drake, *A. ascendens* Drake, *A. humbertii* Choux, *A. dumosa* Drake и один вид из рода *Didierea* L. – *D. trollii* Capuron et Rauh) (рис. 2).

Данные наблюдений В.С. Дементьевой показывают, что растения этих видов сравнительно легко адаптируются к условиям оранжерей с субтропическим режимом и могут успешно выращиваться на агрофонах, применяемых при культуре традиционных суккулентов.

Alluaudia procera Drake – укорененный черенок имел в длину 22,8 см, 2,3 см диаметром, длина колачек – 1,0 см. В декабре 1995 г. растение достигло 151 см высоты, 2,0 см в диаметре стебля, образовались боковые побеги. В ареоле одна колючка, под ареолой – два листа, стебель покрыт серым налетом. В зимний период листья частично опадают.

Alluaudia ascendens Drake – черенок 14,0 см длиной, 1,9 см диаметром, размер листовой пластинки составлял 1,0 × 1,0 см, длина колючки 1,4 см. За период выращивания прирост стебля составил 130,0 см при диаметре 3,4 см. Стебель сильно облиственен, в пучке образуется по 3 листа. На вершине стебля пучок из 11 листьев и 5 колючек. В ареоле по одной колючке. Этот вид кустовидную форму не образует.

Alluaudia humbertii Choux – первоначальная длина черенка была 13,5 см, диаметр 0,9 см. За время наблюдений прирост составил 121,0 см, диаметр стебля увеличился до 1,5 см. В ареоле по одной колючке. В зимний период растения сбрасывают листья. образует кустовидную форму с тонкими змеевидными побегами.

Alluaudia dumosa Drake – длина черенка равнялась 17,5 см при диаметре 1,5 см. В настоящее время длина стебля превышает 50 см, диаметр 1,6 см. Образовались побеги I и II порядков, листья отсутствуют. На вершине побега образуется пучок чешуек. По внешнему облику растения этого вида напоминают эуфорбии.

Didierea trollii Capuron et Rauh – черенок имел в длину 14 см, диаметр 1,9 см, длина колючек до 1,4 см. сейчас это кустовидное растение с горизонтально растущими, прилегающими к земле побегами, длиной от 18 до 28 см. Стебли густо усеяны короткими бородавчатыми выростами, на вершине которых расположено до 5 тонких колючек. Листья – по пяти в пучке, короткозаостренные, 1–2 см длиной, 3 мм шириной. В течение года листья часто опадают.

Привезенные черенки были высажены в субстрат, состоящий из дерновой, листовой, перегнойной земли, торфа и песка (1 : 1 : 1 : 1 : 2).

В заключение мы считаем необходимым отметить следующее.

В настоящее время в связи с ограниченными возможностями привлечения растительного материала из зарубежных стран перед ботаническими садами встает проблема сохранения коллекционных фондов, накопленных в результате многолетних интродукционных работ. В связи с этим возникает целый ряд ответственных практических задач, среди которых неотложными являются: тщательная инвентаризация коллекционных фондов ботанических садов, оценки их состояния, отбор отдельных раритетов или их групп, представляющих научный и практический интерес, и обеспечение их сохранности путем размножения и тщательного ухода. Важным также представляется взаимная информация ботанических садов о наличии редких растений, публикация сводных списков и организация системы специализации ботанических садов страны в отношении выращивания и сохранения раритетов.

1. *Тахтаджян А.Л.* Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. 439 с.
2. *Порубиновская Г.В., Демидов А.С., Гогина Е.Е.* Некоторые результаты экспедиции в страны бассейна Индийского океана // Бюл. Гл. ботан. сада. 1986. Вып. 139. С. 6–14.
3. *Francois E.* Plantes de Madagascar. Tenanarive: Pitot de la Beaujardiere, 1937. 75 с. (Mem. Acad. Malgache; Fasc. XXIV).
4. Жизнь растений. М.: Просвещение, 1980. Т. 5, ч. 1. 430 с.
5. *Тахтаджян А.Л.* Флористические области Земли. Л.: Наука, 1978. 247 с.
6. *Koechlin J., Guillaumet J.L., Morat Ph.* Flore et vegetation de Madagascar. Vaduz, 1974. 687 p.
7. *Исаченко А.Г., Шляпников А.А.* Ландшафты. М.: Мысль, 1989. 504 с.
8. Климатический справочник Африки. Л.: Гидрометеониздат, 1968. Т. 1. 480 с.
9. *Рабсандратана Р.* Флора юго-западных районов Мадагаскара // Мадагаскар. М.: Прогресс, 1990. С. 82–104.
10. *Демидов А.С., Лабунцова М.А.* Ботанический сад Цимбаза (остров Мадагаскар) // Бюл. Гл. ботан. сада. 1987. Вып. 146. С. 80–86.
11. Les grandes serres du jardin des plantes. P., 1988. 17 p.
12. Тропические и субтропические растения в оранжереях Ботанического института АН СССР. Л.: Наука, 1978. 276 с.
13. Каталог коллекции живых растений Ботанического сада БИН АН СССР. Л.: Наука, 1989.

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

SUMMARY

Demidov A.S., Korovin S.E. Didiereaceae in collection of the Main Botanical Garden named after N.V. Tsitsin of Russian Academy of Sciences

The information concerning the representatives of family Didiereaceae (5 species from 2 genera) available in collection of the Main Botanical Garden and rare in other botanical gardens is adduced. The plant material was collected by autors in 1983 in natural conditions (isle of Madagascar) during the expedition on the ship "Academician Vernadsky" through the Indian Ocean basin.

УДК 581.543:582.89(571.1)+631.524

© Е.В. Тюрина, 1997

**РИТМ СЕЗОННОГО РАЗВИТИЯ И ПЕРИОДИЧНОСТИ ПЛОДОНОШЕНИЯ
ГОРИЧНИКА МОРИСОНА (PEUCEDANUM MORISONII BESS.)
В УСЛОВИЯХ КУЛЬТУРЫ**

Е.В. Тюрина

Горичник Морисона из семейства зонтичных – ценное лекарственное растение. Из его корней выделен препарат – пеucedанин, а в народной медицине корни горичника под названием "адамово ребро" применяют для улучшения пищеварения, против эпилепсии и как мочегонное средство [1–2].

Горичник Морисона – многолетнее поликарпичное растение; полиморфный вид, широко распространенный в Западной Сибири, Северном и Восточном Казахстане. Приурочен к разнотравным степям, остепненным лугам, опушкам и полям. Размножается только семенами. В природе зацветает на 8–13-м году жизни [2]. Периодичность плодоношения плодовых и лесных пород известна давно [3–4]. Были также установлены перерывы в цветении и у травянистых многолетников [5].

Наиболее общей причиной периодичности цветения считается влияние климатических факторов. Наблюдения, проведенные за видами ферулы в условиях Туркме-

нии, установили, что частота и интенсивность плодоношения определяется комплексом погодных условий, из которых основными являются режим температуры в зимний период и влагообеспеченность весной [6]. В более поздних работах выявлено влияние на периодичность цветения и плодоношения биогенных причин, организменных корреляций, внутрипопуляционных связей и жизненных состояний особей [7–9].

Цель данной работы – проследить ритм развития и периодичность плодоношения одновозрастных особей горчичника Морисона в условиях культуры.

Семена горчичника были собраны в 1967 г. в Черелановском районе Новосибирской области близ ст. Посевная, на южном склоне лога, занятого разнотравным степным лугом. Семена в том же году были высеяны под зиму. В 1968 г. появились дружные всходы, а весной 1969 г. 100 однолетних растений были пересажены на экспериментальный участок Ботанического сада с площадью питания 50×50 см². С 1976 г. растениям были даны порядковые номера и ежегодно проводили фенологические наблюдения [10, 11], отмечали плодоношение и отмирание модельных растений. Определяли потенциальную (ПСП) и реальную (РСП) – семенную продуктивность по соответствующим методикам [12–14]. Материалы обрабатывали биометрическими методами [15].

Горчичник Морисона относится к длительно вегетирующим летне-зеленым растениям с зимним покоем. Формирование его генеративных органов начинается весной и заканчивается во время надземного роста побега, что соответствует фенофазам стеблевания и бутонизации. Особое внимание обращали на префлоральный период – от начала вегетации до цветения, т.е. на период формирования репродуктивных органов.

27-летние наблюдения за продолжительностью префлорального периода выявили значительные колебания в разные годы – от 63 до 78 дней. Для выяснения влияния основных климатических факторов на продолжительность префлорального периода была определена сумма среднесуточных температур и осадков в эти периоды по годам (табл. 1). Проведенный анализ показал, что на продолжительность префлорального периода как сумма среднесуточных температур, так и сумма осадков существенного влияния не оказывает. Полученные ранговые коэффициенты корреляции 0,34 и 0,30 соответственно недостоверны, так как при $n = 21$, $r = 0,41$ (при $P = 0,05$) и 0,53 (при $P = 0,01$) [15].

Установлено, что изменяется по годам не только время начала цветения, но и в большей степени число цветущих растений, которое колеблется от 0 до 51, что составляет 1,2–71,7% от числа особей, с учетом их естественного отмирания.

В 1975, 1981 и 1991 гг. не было ни одного плодоношения растения, но предшествующие годы были разными – в 1990 г. было обильное плодоношение, а в 1974, 1980 гг. – единичное. При сравнении данных по сумме среднесуточных температур и осадков по годам четкой связи с числом цветущих растений не обнаружено. Так, если сравнить годы с наибольшим числом плодоносящих растений – 1979 и 1990, то они очень отличаются по сумме температур и осадков. Также по этим показателям различаются годы, в которых было единичное плодоношение растений (см. табл. 1).

При подсчете ранговых коэффициентов корреляции между этими величинами и числом плодоносящих растений не выявлены достаточные связи, в обоих случаях получены очень низкие коэффициенты корреляции. Видимо, перерыв в плодоношении в большей степени зависит от биологических особенностей особей. В связи с этим весьма важно проследить динамику плодоношения модельных растений, так как средние данные скрывают особенности индивидуального развития и периодичность цветения.

Ежегодные наблюдения за цветением модельных растений позволили проследить за продолжительностью виргинильного периода и периодичностью плодоношения. Так, горчичник Морисона первый раз зацвел в 1971 г. на четвертом году жизни, видимо, из-

Таблица 1

Влияние гидротермического режима на префлоральный период
и периодичность плодоношения горчичника Морисона

Год	Начало		Продолжи- тельность периода, дни	Сумма		Число растений	
	вегетация	цветение		среднесуточ- ных темпе- ратур, °С	осад- ков, мм	всего	из них плодоно- сящих
1971	29 IV	10 VII	73	961	86	93	7
1972	28 IV	10 VII	74	928	211	91	5
1973	30 IV	8 VII	70	918	124	90	11
1974	3 V	12 VII	71	1049	130	90	8
1975	2 V	—	—	—	—	89	—
1976	26 IV	3 VII	68	980	123	83	6
1977	28 IV	5 VII	67	1098	58	81	22
1978	28 IV	13 VII	74	993	111	80	1
1979	2 V	11 VII	69	1034	158	77	51
1980	29 V	8 VII	71	1058	151	70	7
1981	30 IV	—	—	—	—	69	—
1982	30 IV	1 VII	63	1035	107	69	28
1983	3 V	15 VII	74	1063	143	67	18
1984	7 V	16 VII	71	1016	150	66	7
1985	4 V	19 VII	77	1023	169	61	9
1986	5 V	17 VII	74	1034	149	56	7
1987	3 V	15 VII	74	1102	152	56	31
1988	5 V	13 VII	70	965	64	51	5
1989	30 IV	15 VII	77	1146	74	50	14
1990	3 V	4 VII	63	1036	66	46	33
1991	29 IV	—	—	—	—	42	—
1992	30 IV	14 VII	78	1073	98	40	18
1994	2 V	16 VII	76	1097	208	37	1

за пересадки растений, так как обычно он зацветает в условиях культуры на третий год [16].

Модельные генеративные растения, первый раз плодоносящие в 1971–1974 гг., имели перерывы в цветении 2–3 года, и только 12 растений из этой группы после первого плодоношения цвели второй раз, т.е. 2 года подряд. Виргинильный период у них был самым коротким – 4–7 лет.

Средневозрастные генеративные растения плодоносили в 1976–92 гг. Они имели различные перерывы в цветении от 2 до 5 лет и плодоносили от 3 до 9 раз. Наибольшее число особей плодоносили в эти годы 7–10 раз и только три особи цвели 2–3 года подряд с перерывами в 1–2 года. Особь № 15 плодоносила в 1979, 1982–1983, 1985–86–1987, 1990 и 1992 гг., а особь № 27 плодоносила в эти же годы и девятый раз в 1994 г. Особь № 84 плодоносила 10 раз. Это были мощные растения.

В этой группе средневозрастных растений цвели первый раз в 1976 г. 4 особи, в 1979 г. – 10, 1977–1978 гг. – по одной особи. Они имели более продолжительный виргинильный период от 9 до 15 лет.

В 1993–1994 гг. у многих особей наблюдались признаки старения. Значительно сокращается число плодоносящих растений, особи имеют большое число вегетативных побегов до 49 и у отдельных растений отмечена партикуляция и естественное отмирание.

Семенная продуктивность горчичника Морисона в условиях культуры

Год	Число на генеративный побег, штг.		Коэффициент продуктивности, %	Число генеративных побегов на особь	
	семяпочек	семян		М	min.-max.
1971	2539	1053	41,5	1	
1972	2491	986	39,5	1,2	1-2
1973	2599	11119	43,0	1,5	1-2
1974	2420	1025	42,3	1,4	1-2
1976	2970	998	33,6	1,5	1-2
1977	3284	1212	36,9	2,0	1-4
1978	4268	906	21,3	1,0	
1979	3539	2053	58,0	9,0	1-29
1980	3661	868	23,7	4,4	1-9
1982	2426	1058	43,6	6,5	1-24
1983	3420	1055	30,8	3,8	1-18
1984	3513	470	13,4	6,0	1-35
1985	2238	463	20,7	7,2	1-21
1986	2891	1286	44,5	6,4	1-13
1987	2737	996	36,7	9,6	1-30
1988	2794	217	7,7	3,6	1-7
1989	2502	409	16,3	4,6	1-10
1990	2686	2364	88,0	11,0	1-48
1992	2366	1150	48,6	16,0	1-22
1993	2739	144	5,2	2,0	
1994	2500	867	34,7	2,0	1-6

Как видно из приведенных данных, одновозрастные растения в условиях культуры отличаются разной продолжительностью виргинильного периода и периодичностью плодоношения. Установлено, что особи, имеющие одинаковый возраст, находятся в разных возрастных состояниях. Полный жизненный цикл развития характерен для большинства растений, 33 особи вегетировали в 1994 г., отдельные особи из них плодоносили (см. табл. 1). Отмечен и неполный цикл развития, при котором ослабление и отмирание растений происходит с 4–7-летнего возраста, т.е. в молодом генеративном состоянии. У шести растений отсутствовал генеративный период, три растения из них вегетировали до 1994 г., у других трех – произошло в разные годы естественное отмирание.

Считается, что интенсивность отмирания зависит от возраста растений. Но имеются данные [9], что смертность определяется не столько календарным возрастом, сколько мощностью и состоянием организма. Известна также связь между отмиранием особей и величиной репродуктивного усилия, т.е. частью биомассы, идущей на образование репродуктивных органов. Полученные нами данные по семенной продуктивности свидетельствуют о репродуктивном усилии и жизненном состоянии растений. Средние данные за 21 год по семенной продуктивности на генеративный побег составляют: 2885 семяпочек и 1002 семян, коэффициент продуктивности – 53,1% с большими колебаниями по годам (табл. 2).

Изменчивость признаков, характеризующих семенную продуктивность, самая высокая у семян, коэффициент вариации от 35 до 71%. Установлено, что модельные особи во все годы изучения отличаются по семенной продуктивности. Большое внимание уделяли потенциальной семенной продуктивности, так как этот показатель менее зависит от внешних условий. Среди плодоносящих растений имеются особи с низкой, средней и высокой ПСП. Так, растение № 32 плодоносило всего 3 раза и ПСП была

Потенциальная семенная продуктивность модельных растений
горичника Морисона в условиях культуры

Год	ПСП	Номер растений								
		32	21	17	64	53	79	15	84	43
1975	–	В*	В	В	В	В	В	В	В	В
1976	2970	2047	В	В	В	В	В	В	В	В
1977	3834	2804	2629	В	В	3084	В	В	3335	В
1978	4268	В	В	4268	В	В	В	В	В	В
1979	3539	В	2484	В	3522	3430	В	3792	3662	3590
1980	3661	В	В	В	3674	3506	В	В	3713	3735
1981	–	ВВ	В	В	В	В	В	В	В	В
1982	2426	2293	2115	2420	В	В	3098	3240	3441	В
1983	3420	В	В	3400	3465	В	3516	3472	3395	3463
1984	3513	О**	В	В	В	3309	В	В	В	3210
1985	2238		2010	В	В	В	3057	2827	В	В
1986	2891		2823	В	В	В	В	2968	3012	О
1987	2737		2650	2764	В	О	В	2900	2950	
1988	2794		О	В	В	В	В	В	2873	
1989	2502			В	2490		В	В	В	
1990	2686			2600	2586		2979	2710	2605	
1991	–			В	В		В	В	В	
1992	2366			В	2300		В	2620	2518	
1993	2739			О	В		В	В	В	
1994	2500				2475		2612	В	О	

* В – особи в вегетативном состоянии.

**О – отмирание особи.

ниже средних данных по популяции (табл. 3). Растение было ослаблено, имело во все годы по одному генеративному побегу на особь и на 15-м году жизни у него наступило естественное отмирание. Растения с низкой ПСП составляют до 30%. Основная масса растений имела среднюю ПСП и небольшое число растений отличалось высокой ПСП. Наиболее мощные растения (№№ 15, 84) отличались большим числом генеративных побегов и высоким репродуктивным усилием.

При посеве горичника Морисона в Ботаническом саду в разные годы и из разных экологических условий установлено, что в первые годы плодоношения развивается один – редко два генеративных побега на особь, в последующие годы число побегов возрастает и отдельные особи имеют до 10–16 побегов [16]. В нашем опыте 15–27-летние растения плодоносили 6–8 раз и имели до 48 генеративных побегов. С возрастом число побегов сокращается даже и у отдельных мощных растений.

Наличие мощноразвитых особей с высоким числом генеративных побегов свидетельствует о том, что отдельные растения достигают максимума индивидуального развития, проявляя высокие потенциальные возможности. Как видно из приведенных данных, горичник Морисона обладает большой индивидуальной изменчивостью, наличием групп особей с разным состоянием. Пластичность растений и генетическая неоднородность выражается в существовании биоморфологических групп растений, на что указывал еще К.М. Завадский [17]. Эти группы растений различаются по ритму сезонного развития, по периодичности плодоношения, по продолжительности виргинильного периода, что обуславливает поливариантность онтогенеза.

А.А. Урановым с учениками [9, 18] определены V типов поливариантности онтогенеза. В нашем эксперименте отмечено наличие двух типов: IV тип – ритмологическая поливариантность, проявляющаяся в сдвиге фенологических фаз, что определяет разновременность цветения и плодоношения; V тип – поливариантность по темпам развития, выражающаяся в различной скорости и мощности индивидуального развития.

В интродукционной популяции горячника Моррисона установлено существование внутривидовых групп, отличающихся по темпам развития. Отмечен ускоренный темп онтогенеза, проходящий при сокращении виргинильного периода, интенсификации ростовых процессов, увеличении числа генеративных побегов на особь и семенной продуктивности. Выявлен также замедленный темп онтогенеза – особи имеют продолжительный виргинильный период, не проходят ежегодно полного цикла развития побегов и имеют большие перерывы в цветении. Имеются особи, у которых отсутствует генеративный период – неполный вариант онтогенеза.

Такая же изменчивость в периодичности плодоношения установлена нами у многолетнего поликарпика семейства зонтичных – ферулы джунгарской [19].

Таким образом, многолетние наблюдения за модельными одновозрастными растениями в условиях интродукционного эксперимента позволили установить, что сумма среднесуточных температур и сумма осадков не оказывают существенного влияния на продолжительность префлорального периода, т.е. на начало цветения. На периодичность же плодоношения в большей степени влияет разное жизненное состояние особей в популяции. Выявлено наличие внутривидовых групп, отличающихся продолжительностью виргинильного периода, периодичностью плодоношения и семенной продуктивностью. Интродукционная популяция представлена особями разного жизненного состояния, что определяет поливариантность их онтогенеза и разную периодичность плодоношения, являющуюся выражением гетерогенности популяции, обусловленной наследственными особенностями отдельных генотипов и их групп.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Минаева В.Г. Лекарственные растения Сибири. Новосибирск: Наука, 1970. 271 с.
2. Атлас ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР. М.: ГУГК, 1976. 340 с.
3. Нестеров В.Г. Общее лесоводство. М.; Л.: Гослесбуиздат, 1949. 664 с.
4. Колесников В.А., Резниченко А.Г., Кузнецов М.Д., Ефимов В.А. Плодоводство. М.: Колос, 1996. 431 с.
5. Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. 1950. Вып. 6. С. 7–207.
6. Нечаева Н.Т., Федосеева А.П. Влияние метеорологических условий на периодичность цветения и плодоношения некоторых пустынных эфемероидов (ферул, дорем, осок) // Изв. АН ТССР. Сер. биол. наук. 1960. № 4. С. 3–10.
7. Серебряков И.Г. Соотношение внутренних и внешних факторов в годичном ритме развития растений // Ботан. журн. 1966. Т. 51, № 7. С. 923–937.
8. Воронцова Л.И., Заугольнова Л.Б. О подходах к изучению ценопопуляций // Там же. 1979. Т. 64. № 9. С. 1296–1311.
9. Заугольнова Л.Б., Жукова Л.А., Комарова А.С. и др. Ценопопуляции растений. М.: Наука, 1988. 182 с.
10. Методы фенологических наблюдений при ботанических исследованиях. М.; Л.: Наука, 1966. 103 с.
11. Методика исследований при интродукции лекарственных растений. М., 1984. 32 с. (Лекарственное растениеводство; Вып. 3).
12. Харкевич С.С. Полезные растения природной флоры Кавказа и их интродукция на Украине. Киев: Наук. думка, 1966. 299 с.
13. Методические указания по семеноведению интродуцентов. М.: Наука, 1980. 63 с.
14. Тюрина Е.В. К методике определения семенной продуктивности видов сем. Ариáceе // Раст. ресурсы. 1984. Т. 20, № 4. С. 572–577.
15. Рокитский П.Ф. Биологическая статистика. Минск: Высш. шк., 1964. 326 с.
16. Тюрина Е.В. Интродукция зонтичных в Сибири. Новосибирск: Наука, 1978. 240 с.
17. Завадский М.К. Вид и видообразование. Л.: Наука, 1968. 403 с.
18. Жукова Л.А. Поливариантность онтогенеза луговых растений // Жизненные формы в экологии и систематике растений. М.: МГПИ, 1986. С. 104–114.

SUMMARY

Tyurina E.V. Seasonal development and fruiting periodicity of *Peucedanum morissonii* Bess. in culture

The results of 27-year observation of seasonal development rhythm and fruiting periodicity of valuable medicine plant *P. morissonii* in culture in Siberia (Central Botanic Garden of Siberia, Novosibirsk) were summed up. Weather conditions were ascertained not to have any significant influence on plant development and on periodicity of fruiting in particular. To an even greater degree the features depended upon viability and age of individuals in population.

УДК 581.522.4(571.1):582.949.27

© Е.В. Байкова, 1997

ИНТРОДУКЦИЯ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ШАЛФЕЯ В ЦЕНТРАЛЬНОМ СИБИРСКОМ БОТАНИЧЕСКОМ САДУ

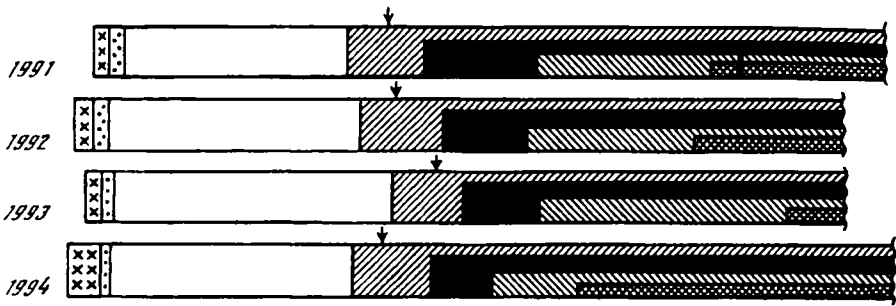
Е.В. Байкова

Род шалфей (*Salvia* L.) включает до 700 видов, распространенных в тропической, субтропической и умеренной зонах Старого и Нового Света [1]. Среди них немало хозяйственных ценных растений: лекарственных, эфиромасличных, пряно-ароматических и декоративных [2–4]. Биоморфологическое разнообразие рода велико. Большинство видов тропических и субэкваториальных ландшафтов (влажные и переменнно-влажные леса, саванны и редколесья, часто в горных районах) представлено травянистыми фанерофитами. В аридных областях субтропической зоны преобладают ксерофитные полукустарники (хамефиты): велико число видов полурозеточных гемикриптофитов, многолетних и двулетних. Шалфеи умеренной зоны представлены исключительно гемикриптофитами – стержнекорневыми многолетними травами, безрозеточными или полурозеточными. Число однолетников в роде невелико, они принадлежат к различным секциям и, очевидно, сформировались независимо в различных группах.

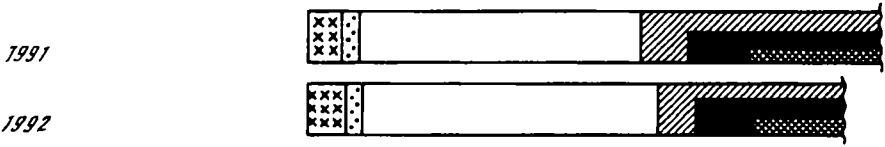
В Центральном Сибирском ботаническом саду СО РАН исследовали 25 видов шалфея различного происхождения в интродукционном эксперименте в открытом грунте. Климатические условия Новосибирской области резко континентальные, с продолжительной холодной зимой, коротким жарким летом, неустойчивой погодой весной и осенью. По многолетним данным, период со среднесуточной температурой выше 5° С (с 2 мая по 5 октября) продолжается 155 сут. Однако после перехода средней суточной температуры воздуха через 5° С обычно наблюдаются кратковременные заморозки. Первый осенний заморозок отмечается до перехода средней температуры через 5° С (в сторону понижения), т.е. когда растения еще не закончили вегетацию. Средняя продолжительность безморозного периода – 119 сут [5]. Сумма температур выше 10° С колеблется от 1800° до 2000°. Среднее количество осадков с мая по сентябрь равно 265 мм. Распределение осадков в течение вегетационного периода следующее: в мае – 14%, июне – 22%, июле – 23%, августе – 25%, сентябре – 16% [6].

Параллельно проводили наблюдения за шестью видами в защищенном грунте. Растения находились в оранжерее при естественном освещении. Температура воздуха в зимний период была от 16° до 24° С. В апреле–мае она составляла в среднем 28°

| апрель | май | июнь | июль | август | сентябрь |

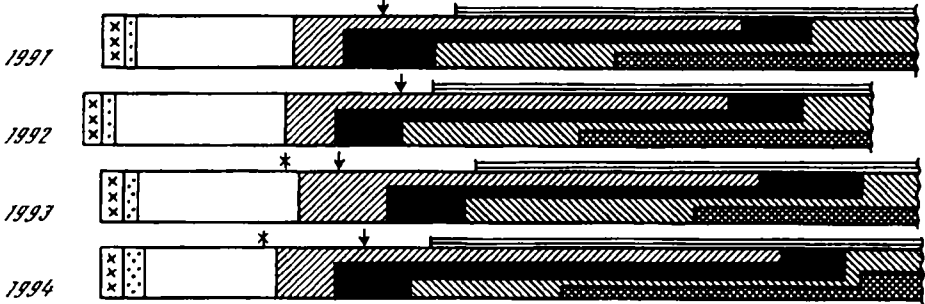


а

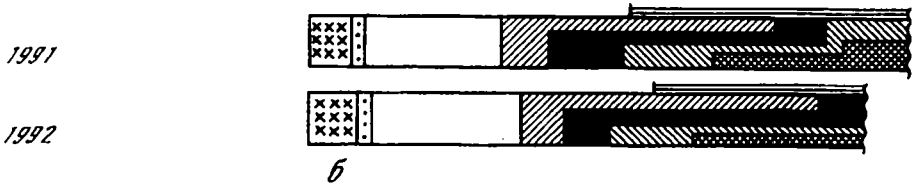


б

II



а



б

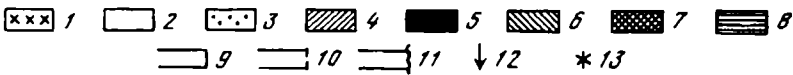


Рис. 1 Феноспектры однолетних видов шалфея в открытом грунте при выращивании рассадным (а) и безрассадным (б) способами

I – *Salvia coccinea* (1-я группа), II – *S. viridis* (6-я группа); 1 – период от посева до массовых всходов, 2 – период вегетативного роста, в том числе проростка (3), 4 – бутонизация, 5 – цветение, 6 – формирование семян, 7 – созревание семян, 8 – период вторичного вегетативного роста в зоне соцветия, 9 – естественное окончание большого жизненного цикла, 10 – естественное окончание малого жизненного цикла, 11 – гибель растения от заморозков, 12 – дата высаживания в открытый грунт, 13 – начало ветвления главного побега

в послеполуденные часы достигая 40°. Ночная температура понижалась в отдельные дни до 12° С, таким образом, суточный перепад составлял 5–15°. Освещенность в оранжереях в октябре–феврале составляла 2000–7000 лк, в весенне-летний период она увеличивалась до 10 000–60 000 лк.

Феноритмы исследовали по стандартной методике [7], конкретизированной автором в соответствии со спецификой объекта. Дополнительно фиксировали дату начала бокового ветвления главного побега. Для видов, выращиваемых рассадным способом, отмечен момент посадки рассады в открытый грунт. Число опытных растений каждого вида составило 10–15 экземпляров.

При интродукции шалфея в Западной Сибири важно учитывать происхождение, эколого-исторические и биоморфологические особенности отдельных видов. Исключительное их разнообразие в этом плане определяет необходимость группировки сходных видов для оценки возможностей и перспектив интродукции каждой группы. Основные критерии оценки – ритмы развития видов, их зимостойкость и способность к возобновлению и размножению в наших условиях.

Анализ феноритмики растений, относящихся к 25 видам шалфея, выявил несколько основных типов феноспектров, связанных с определенными секциями и биоморфологическими группами, выделенными нами ранее на основе структуры побеговой системы [8].

Шалфеи из тропической американской секции Calosphere, соответствующие первой группе, не зимуют в наших условиях в открытом грунте. До конца вегетационного периода они находятся в состоянии активного роста, специализированных структур для перенесения неблагоприятного периода не образуют, а при понижении температуры до –3° С погибают (рис. 1, 1). Таким образом, жизненный цикл этих шалфеев в наших условиях однолетний. Для успешной их интродукции необходимо ежегодное семенное возобновление. При посеве в открытый грунт (рис. 1, 1, б) они не достигают фазы массового цветения; семена не успевают вызревать до заморозков. При посеве в теплице в конце марта или начале апреля (рис. 1, 1а) все растения обильно цветут и плодоносят на первом году жизни. Их феноритмика выровнена: разница в сроках наступления определенных фенофаз между отдельными растениями в выборке не превышает 5 сут. Пересадка в открытый грунт существенно сдвигает начало массового цветения и плодоношения.

При рассадном способе выращивания растения, относящиеся к видам первой группы, характеризуются высокой семенной продуктивностью и удовлетворительными качествами семян [9]. Это позволяет успешно интродуцировать их в лесостепной зоне Западной Сибири в качестве однолетников. Перспективность интродукции видов первой группы определяется высокой декоративностью некоторых из них [10].

Выращивание представителей модельных видов первой группы в защищенном грунте в течение четырех лет показало, что в этих условиях *S. coccinea* и *S. splendens* развиваются как многолетники с неограниченно нарастающей осевой системой. У них наблюдается длительное, перекрывающееся по срокам цветение и плодоношение побегов последовательных порядков, характерное для тропических видов в естественных местообитаниях [11]. Цветение и вегетативное нарастание замедляется в осенне-зимний период, а в ноябре почти прекращается, что, очевидно, связано с сокращением светлого периода суток и недостаточной освещенностью. В начале марта, при увеличении длины дня до 11 часов, начинается новая волна роста и цветения (рис. 2, б). Лишь *S. tiliaefolia* развивается в условиях оранжереи по типу "длительно живущего однолетника" (термин Т.В. Шулькиной); в октябре осевая система, состоящая из побегов девяти порядков, прекращает нарастание, а в конце ноября–декабря растения отмирают (рис. 2, б). Все тропические шалфеи при выращивании в оранжерее формируют полноценные семена. После вызревания они осыпаются и прорастают без периода покоя. Поэтому в весенне-летний период рядом со взрослыми растениями можно увидеть сеянцы разного возраста.

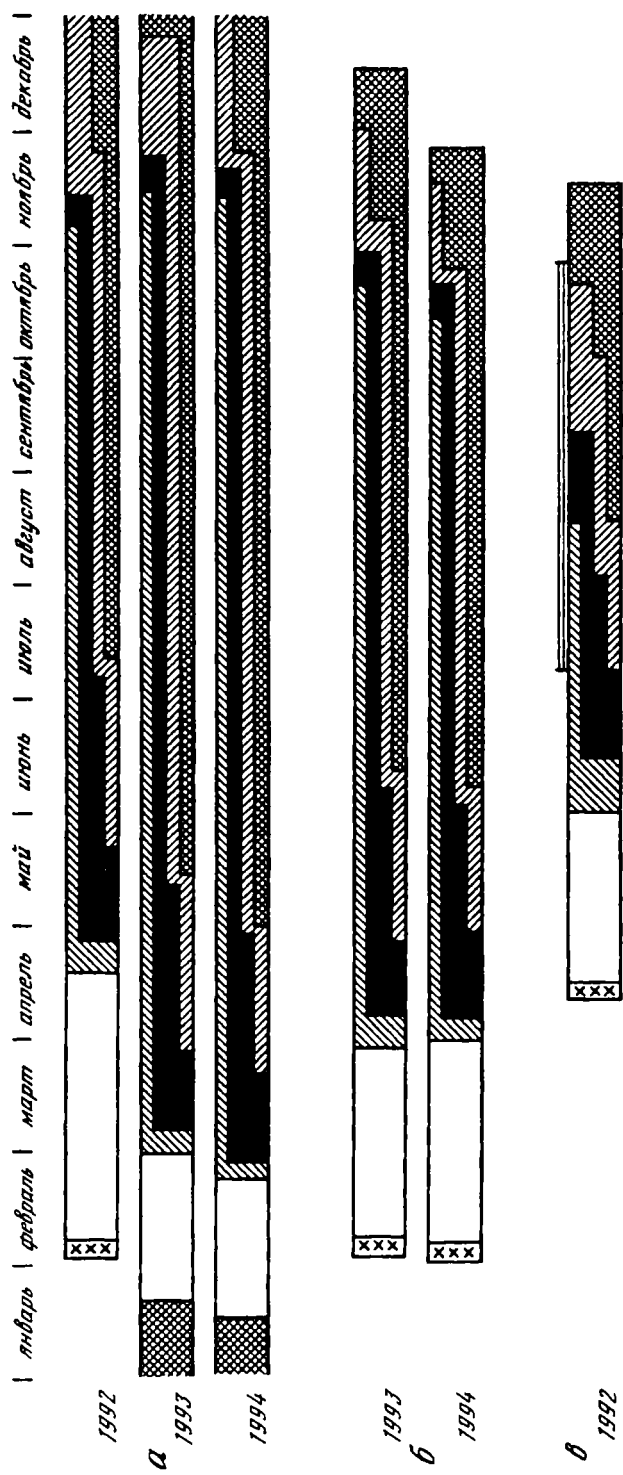


Рис. 2. Феноспектры растений шалфея в оранжевой культуре
 а – *S. sossinea*; б – *S. tiliaefolia* (1-я группа), в – *S. vinda*

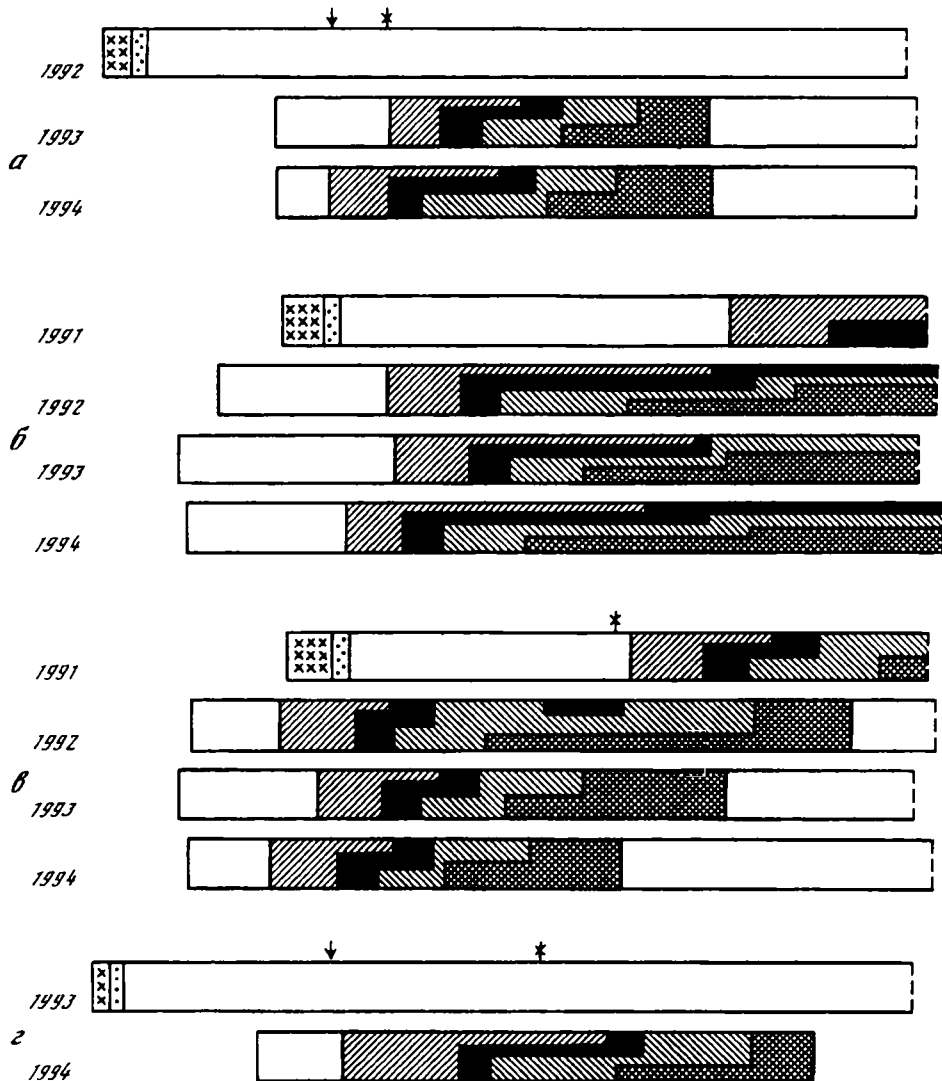


Рис. 3. Феноспектры многолетних и двулетних видов шалфея в открытом грунте

а – *S. officinalis* (2-я группа); б – *S. deserta* (3-я группа), в – *S. pratensis* (5-я группа), г – *S. aethiopsis* (4-я группа); усл. обозн. см. рис. 1

S. canariensis (секция *Hymenosphace*) не зимует в открытом грунте, как и виды первой группы. Однако, в отличие от них, его развитие в виргинильном периоде более длительное. Даже при выращивании рассадным способом цветение начинается лишь в конце августа, семена не успевают вызреть до заморозков. Это делает неперспективной интродукцию *S. canariensis* в открытом грунте в Западной Сибири, несмотря на его высокие декоративные качества.

Вторая группа представлена в нашей коллекции единственным видом – полукустарниковым *S. officinalis* (секция *Salvia*). В генеративный период растения вступают лишь на втором году. Впоследствии они регулярно цветут и плодоносят; наблюдается одна волна цветения в год (рис. 3. а). Лимитирующим фактором при интродукции

*Зимостойкость видов шалфея коллекции ЦСБС СО РАН
в 1992–1994 гг.*

Вид	Номер группы	Количество перезимовавших растений		
		1992 г.	1993 г.	1994 г.
Sect. Calosphace				
<i>S. splendens</i>	1	0	0	0
<i>S. coccinea</i>	1	0	0	0
<i>S. farinacea</i>	1	0	0	0
<i>S. hispanica</i>	1	0	0	0
<i>S. tiliaefolia</i>	1	0	0	0
<i>S. patens</i>	1	0	0	0
Sect. Hymenosphace				
<i>S. canariensis</i>		0	0	0
Sect. Salvia				
<i>S. officinalis</i>	2	33,33	52,15	71,43
<i>S. taraxacifolia</i>	6	0	0	0
Sect. Drymosphace				
<i>S. glutinosa</i>	3	71,25	89,47	100,00
<i>S. forskahlei</i>	5	41,67	68,63	100,00
Sect. Plethiosphace				
<i>S. amplexicaulis</i>	3	41,28	62,33	75,00
<i>S. cadmica</i>	3	46,22	84,00	88,89
<i>S. deserta</i>	3	33,33	53,75	78,79
<i>S. hierosolymitana</i>	3	37,93	56,42	100,00
<i>S. nemorosa</i>	3	35,58	75,00	63,34
<i>S. austriaca</i>	5	53,85	86,23	100,00
<i>S. haematodes</i>	5	80,95	43,75	100,00
<i>S. nutans</i>	5	8,25		16,67
<i>S. pratensis</i>	5	50,00	100,00	96,67
<i>S. verbenaca</i>	5	0	6,56	25,00
<i>S. viscosa</i>	5	43,88	75,13	87,73
<i>S. jurisicii</i>	6	0	0	0
Sect. Aethiopsis				
<i>S. aethiopsis</i>	4	25,00	31,95	20,00
<i>S. argentea</i>	4	33,33	38,18	25,00
<i>S. solarea</i>	4	5,75	9,15	7,32
Sect. Heterosphace				
<i>S. stenophylla</i>	6	0	0	0
Sect. Hemisphace				
<i>S. verticillata</i>	6	62,11	83,52	98,75
Sect. Horninum				
<i>S. viridis</i>	6	0	0	0

этого вида является его слабая зимостойкость (см. таблицу). Почки возобновления, расположенные в кроне, открытые. Меристема защищена основаниями нескольких ближайших пар зеленых листьев. Лист перед началом периода покоя не опадает. Побеги в состоянии физиологического покоя выдерживают понижение температуры – 10° С, но без укрытия снегом в зимний период обмерзают. Поэтому в наших условиях высота растений не превышает 40 см. При обмерзании большей части осевой системы ослабляется цветение, так как генеративная дифференциация апекса происходит на втором году жизни побега. Поэтому для получения хорошего декоративного эффекта рекомендуется укрытие растений любым материалом, задерживающим снег.

Стержнекорневые многолетние травы – гемикриптофиты из секций *Plethiosphase* и *Drymosphase*, соответствующие третьей и пятой группам, близки по адаптационным возможностям в наших условиях. В первый год жизни зацветает 10–35% растений, остальные пребывают в виргинильном состоянии, сохраняя розеточность главного побега. Ветвление происходит во второй половине лета, боковые побеги также розеточные. Генеративная дифференциация апекса у шалфеев, относящихся к третьей группе, начинается как и у шалфеев двух первых групп, непосредственно в год цветения, за 30–40 сут до его начала. Цветение продолжительное, что связано с разветвленностью соцветия и большим числом цветков. Однако к середине сентября волна массового цветения затухает (рис. 3, б). В благоприятные годы наблюдается естественное отмирание соцветий после окончания плодоношения. Это показывает высокую степень соответствия цикла развития видов третьей группы климатическим условиям лесостепной зоны Западной Сибири.

Виды пятой группы отличаются от предыдущей более ранним цветением и его меньшей продолжительностью (рис. 3, в). Генеративная дифференциация апекса начинается у них в сентябре предшествующего цветению года. Генеративные почки зимуют на четвертом этапе морфогенеза (по методике Ф.М. Куперман), что обеспечивает цветение вскоре после весеннего отрастания. Меньшая продолжительность цветения по сравнению с шалфеями третьей группы определяется более компактными соцветиями и меньшим числом цветков. Растянутое цветение на втором году жизни объясняется неравномерностью сроков его начала в интродукционной выборке: растения, цветущие впервые, зацветают раньше, чем экземпляры, достигшие генеративного состояния в первый год жизни. Начиная с третьего года ритмы цветения отдельных растений в интродукционной популяции выравниваются. В наиболее благоприятные годы с продолжительной теплой осенью наблюдается вторичное цветение.

К началу периода покоя (конец сентября) в базальной зоне побегов у шалфеев третьей и пятой групп формируются закрытые, полуоткрытые и открытые почки (рис. 4). В закрытых почках защитную функцию выполняют бурые, плотные, сросшиеся в основании попарно чешуи, в полуоткрытых – сильно разросшиеся основания листьев с редуцированными пластинками. В открытых почках меристема защищена только пластинками зачаточных фотосинтезирующих листьев. У большинства видов шалфеев-гемикриптофитов почки различного строения расположены на одном и том же растении. Закрытые почки более мелкие, обычно спящие. Вегетативное возобновление осуществляется в основном за счет полуоткрытых почек. Открытыми остаются верхушечные генеративные почки шалфеев пятой группы, из них на следующий год развиваются побеги, несущие соцветия. У *S. glutinosa* все почки возобновления закрытые.

Разнообразие зимующих почек, очевидно, связано с тем, что возникновение их защитных покровов у шалфеев – явление геологически молодое, еще неустойчивое, сильно подверженное влиянию внешних условий [11]. Наиболее примитивны открытые почки, характерные для тропических видов. Происхождение чешуй шалфеев как модификации фотосинтезирующих листьев (в результате торможения роста пластинки на ранних стадиях онтогенеза листового зачатка) подтверждают листовые ряды почек возобновления (рис. 5).

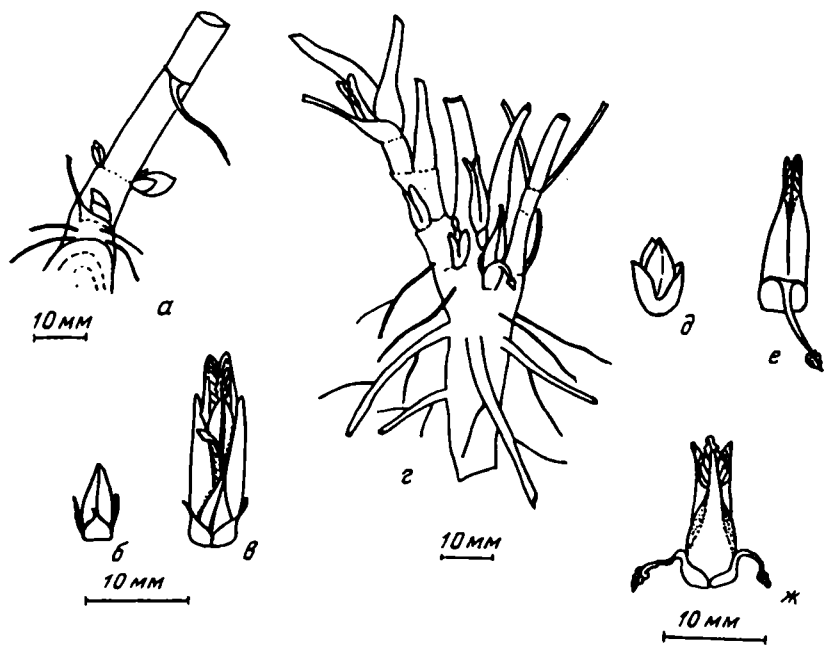


Рис. 4. Почки возобновления у *S. glutinosa* (3-я группа: а – в) и *S. pratensis* (4-я группа: з – ж)
 а, з – общий вид базальной части побега с почками в октябре, б, д, е – почки в начале периода покоя (октябрь), в, ж – почки в начале отрастания (начало мая)

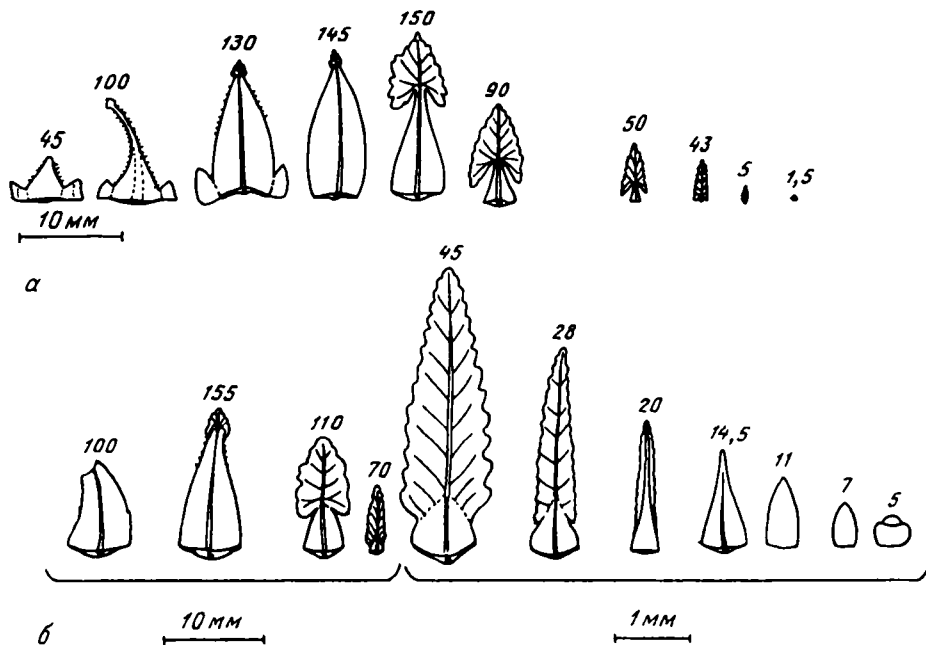


Рис. 5. Листовые ряды почек возобновления *S. glutinosa* (а) и *S. pratensis* (б)
 Сверху указана длина (в мкм) листового зачатка

Защита почек возобновления чешуевидными покровами и основаниями кроющих листьев розетки, их положение в приземном слое обеспечивает высокую зимостойкость большинства шалфеев третьей и пятой групп (см. таблицу). Плодоношение ежегодно обильное, семена хорошо вызревают в наших условиях. В конце сентября большая часть осыпавшихся семян прорастает, однако эти проростки гибнут в зимний период. Весной также наблюдается обильный самосев. Возможно вегетативное размножение делением. Интродукция этих видов в лесостепной зоне Западной Сибири не представляет затруднений. Однако по своей декоративной ценности большинство из них уступает шалфеям из первой и второй групп. Вместе с тем некоторые из этих видов могут быть успешно использованы в композициях пейзажного стиля [10].

Двулетники из секции *Aethiopsis* соответствуют четвертой биоморфологической группе. На первом году большого жизненного цикла у них формируется лишь розеточный главный побег с открытыми, реже полуоткрытыми пазушными почками. Продолжительное цветение, наступающее на второй год, завершается плодоношением и отмиранием растения (рис. 3, г). Зимостойкость ниже, чем у видов третьей и пятой групп. Особенно опасны понижения температуры весной, после схода снега. В случае гибели меристемы главного побега возможно отрастание и цветение побегов второго порядка. Высокая семенная продуктивность обеспечивается большими размерами и разветвленностью соцветий. Шалфеи четвертой группы могут быть интродуцированы в условия Новосибирска, однако в неблагоприятные годы возможен значительный выпад растений во время зимовки.

Шалфеи шестой группы, представленные видами из нескольких секций и различными жизненными формами, характеризуются ускоренным развитием на ранних этапах онтогенеза. Поликарпический *S. verticillata* (секция *Hemisphace*) переходит в генеративное состояние через 45–55 сут после прорастания. Цветение длительное из-за большого числа соцветий, однако во второй половине сентября оно заканчивается. Плодоношение обильное, наблюдается самосев. Почки возобновления полуоткрытые или закрытые. Соответствие феноритмики *S. verticillata* климатическим условиям лесостепной зоны Западной Сибири, его высокая зимостойкость, способность к эффективному семенному и вегетативному размножению позволяют высоко оценить возможности его интродукции. Культивар *Purple Rain* отличается высокой декоративностью.

Однолетний *S. viridis* (секция *Norminum*) из шестой группы переходит в генеративное состояние через 35–40 сут после прорастания (см. рис. 1, II). Это единственная шалфей, массовое цветение и плодоношение которого наступает в первый год при посеве семян в грунт (см. рис. 1, II, б). Через 10–15 дней после начала цветения начинается вторичный вегетативный рост апикальной меристемы побега. В результате над соцветием образуется зона стерильных, ярко окрашенных верховых листьев, весьма декоративных. Вторичный вегетативный рост побегов продолжается и после окончания цветения, до завершения вегетационного периода. Почки возобновления в условиях интродукции не закладываются. В открытом грунте растения либо естественно отмирают после завершения жизненного цикла, либо погибают от заморозков в фазе плодоношения. При выращивании в оранжерее *S. viridis* также развивается как однолетник: в октябре прекращается рост побегов, а к середине ноября растения полностью отмирают (рис. 2, в). Семенная продуктивность высока, однако, вызревает не более 50% семян. Их посевные качества удовлетворительные. Биологические особенности в сочетании с высокой декоративностью обуславливают его перспективность для цветоводства в лесостепной зоне Западной Сибири. Выращивание рассады позволяет получить декоративные растения уже в начале июля.

Заключение

Исследованные виды шалфея вследствие биоморфологического разнообразия и эколого-исторических особенностей проявляют в условиях Новосибирска существенные различия в фенологии. Характер жизненного цикла в сочетании со способностью к успешной перезимовке и семенному или вегетативному размножению определяют возможность их успешной интродукции. Однако, как отмечает Ю. Дударь [13], наиболее существенным оказывается установление не столько прямых соответствий интродуцентов условиям среды, сколько противоречий между ними, степени и характера адаптации видов их прошлым развитием. Среде при этом отводится роль, не детерминирующая признаки, а их разрешающая. Задача интродуктора – сопоставить лимитирующие факторы среды и "узкие места" жизненного цикла, найти способ преодоления этих противоречий.

Анализ шалфеев показал, что ритмика большинства исследованных видов из секций *Plethiosphace*, *Drymosphace* и *Hemisphace* соответствует местным климатическим условиям, что позволяет успешно их выращивать.

Продолжительный и суровый зимний период затрудняет выращивание в лесостепной зоне Западной Сибири *S. officinalis* и шалфеев из секции *Aethiopsis*, им требуется укрытие.

Адаптация *S. viridis* выражается в длительном вторичном росте, препятствующем полному завершению жизненного цикла до заморозков. Однако обильное цветение и вызревание большей части семян обеспечивает хорошую возможность его интродукция.

Замедленное развитие на ранних этапах онтогенеза и длительный виргинильный период, обусловленные длительным периодом активного роста и безморозным неблагоприятным сезоном в естественных условиях произрастания, не позволяют интродуцировать *S. saipagensis* в Западной Сибири.

Ритмы жизненного цикла тропических шалфеев из секции *Calosphace* также обнаруживают существенные противоречия с местными климатическими условиями. Длительный холодный период препятствует характерному для них непрерывному росту в течение нескольких лет. В результате происходит смена жизненной формы: многолетние травянистые фанерофиты при интродукции развиваются как однолетники. Возможность такого преобразования обеспечивается структурно-ритмологическими особенностями нарастания побеговой системы растений этих видов. Успешная их интродукция в условиях Новосибирска возможна лишь при рассадном способе выращивания, позволяющем сдвинуть цветение на более ранние сроки.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Airy Shaw H.K.* Dictionary of the flowering plants ferns, by J.C. Willis. Cambridge, 1980. 1245 p.
2. *Кудряшев С.Н.* Материалы к изучению шалфеев Средней Азии // Тр. сектора раст. ресурсов Ком. наук УзССР. 1937. Вып. 3. С. 1–35.
3. *Махмедов А.М.* Шалфей Средней Азии и Казахстана: (Систематика, география и рациональное использование). Ташкент, 1984. 112 с.
4. *Кухарева Л.В., Пашина Г.В.* Полезные травянистые растения природной флоры: Справочник по итогам интродукции в Белоруссии. Минск, 1986. 215 с.
5. *Киселева А.П.* Метеорологические условия в районе Центрального сибирского ботанического сада в 1966–1972 гг. // Ритмы развития и продуктивность полезных растений сибирской флоры. Новосибирск, 1975. С. 164–176.
6. *Дьяконова А.А.* Почвы Центрального сибирского ботанического сада // Комплексное изучение полезных растений Сибири. Новосибирск, 1974. С. 191–205.
7. Методика фенологических наблюдений в ботанических садах СССР. М.: ГБС АН СССР, 1975. 27 с.
8. *Байкова Е.В.* Строение соцветий некоторых видов шалфея (*Salvia L.*) в связи с их биоморфологией // Бюл. Гл. ботан. сада. 1996. Вып. 173. С. 90–99.
9. *Байкова Е.В.* Интродукция декоративных видов шалфея в Новосибирске // Материалы Междунар. науч. конф. "Экологические проблемы интродукции растений на современном этапе: вопросы теории и практики". Краснодар, 1993. Ч. 1. С. 119–122 с.

10. Байкова Е.В. Новые виды шалфея для озеленения Новосибирска. Новосибирск, 1994. 3 с. (Информ. лист. ЦНТИ; № 561–94).
11. Cremers G. Architecture vegetative et structure inflorescentielle de quelques Melastomaceae guianaises // Trav. et doc. ORSTOM. 1986. № 199. P. 1–148.
12. Каламбет Е.С. Особенности строения почек и побегообразования некоторых видов *Salvia* L. (семейство Lamiaceae) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1984. Т. 89, вып. 3. С. 100–114.
13. Дударь Ю.А. Сезонные ритмы биопроцессов у растений; адаптация или абаттация // Журн. общ. биологии. 1993. Т. 54, № 3. С. 329–333.

Центральный Сибирский ботанический сад СО РАН, Новосибирск

SUMMARY

Baikova E.V. Introduction of some species of *Salvia* at the Central Siberian Botanical Garden

The results of introduction of 25 species of *Salvia* are presented. The opportunities of introduction are determined by rhythmicity of development, the frost-resistance, as well as ability to fruitification and vegetative propagation. On results of research the species are placed in six groups. It was ascertained that the majority of species from sections *Plethiosphace*, *Hemisphace* and *Horminum* can be introduced successfully without covering. *Salvia officinalis*, *S. aethiops* and *S. sclarea* require easy cover in severe winters. Many species from American section *Calosphace* are perspective for cultivation in Western Siberia as annuals. They would be sown in greenhouse and planted out afterwards. Original drawings and phenological spectra are adduced.

УДК 631.529(571.6)

© В.М. Двораковская, 1997

ПЕРСПЕКТИВНОСТЬ ИНТРОДУКЦИИ РАСТЕНИЙ ИЗ РАЗЛИЧНЫХ ФЛОРИСТИЧЕСКИХ РАЙОНОВ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

В.М. Двораковская

Флора Дальнего Востока насчитывает приблизительно 3100 видов, из которых на долю аборигенных видов приходится 2700, адвентивных – 400 видов [1]. Видов, присущих только флоре Приморья, – 460, Амура – 140, Камчатки – 70, Командор – 10, Сахалина – 100 [2].

В Главном ботаническом саду на экспозиции флоры Дальнего Востока выращивается 560 видов (18% от всей флоры), собранных в природе в различных флористических районах Дальнего Востока (см. таблицу).

В данной статье изложены результаты наблюдений над приживаемостью растений, собранных в период 1969–1986 гг. в Приморском, Камчатском, Сахалинском и Амурском районах.

Рассматриваемые в статье районы соответствуют районам в "Определителе растений Советского Дальнего Востока" [1] за исключением Амурского, объединяющего Западноамурский, Южноприамурский, Восточноприамурский.

Наибольшее количество видов коллекции (343) собрано в Приморском районе (см. таблицу), в зоне кедрово-широколиственных лесов.

Обширные сборы сделаны за последние 20 лет в Приморском районе. В 1969 г. экспедиционный маршрут проходил с севера Приморья вдоль морского побережья, в центральную часть и на юг Приморья (окрестности поселков Ольга, Амгу, Терней, городов Дальнегорск, Владивосток). Побережье северной части Японского моря и восточные склоны хребта Сихотэ-Алинь, где собрана часть материала, богаты эндемичными и редкими видами [3, 4]. Культивирование эндемичных видов с узким ареалом

Состав коллекции флоры Дальнего Востока

Географический район	Жизненная форма	Число интродуцированных видов	Характер собранного в природе материала			Продолжительность существования в коллекции	
			Живые растения	Семена	Живые растения и семена	до 10 лет	больше 10 лет
Приморский	Деревья	38	17	14	7	–	38
	Кустарники	53	13	30	10	–	53
	Травянистые растения	252	135	87	30	19	233
	Общее число видов	343	165	131	47	19	324
Камчатский	Деревья	2	1	1	–	1	1
	Кустарники	4	3	1	–	1	3
	Травянистые растения	13	9	4	–	6	7
	Общее число видов	19	13	6	–	8	11
Сахалинский	Деревья	7	3	3	1	–	7
	Кустарники	14	6	3	5	2	12
	Травянистые растения	44	23	19	2	9	35
	Общее число видов	65	32	25	8	11	54
Курильский	Деревья	1	–	1	–	1	–
	Кустарники	–	–	–	–	–	–
	Травянистые растения	28	16	8	4	8	20
	Общее число видов	29	16	9	4	9	20
Командорский	Деревья	–	–	–	–	–	–
	Кустарники	–	–	–	–	–	–
	Травянистые растения	7	1	6	–	7	–
	Общее число видов	7	1	6	–	7	–
Амурский	Деревья	6	2	4	–	2	4
	Кустарники	14	6	6	2	5	9
	Травянистые растения	21	17	4	–	11	6
	Общее число видов	41	25	14	2	18	19
Виды, собранные в нескольких районах	Деревья	16	4	4	8	–	16
	Кустарники	25	4	7	14	–	25
	Травянистые растения	44	24	7	13	–	44
	Общее число видов	85	32	18	35	–	85

более затруднено по сравнению с широкоареальными растениями [5]. Этим объясняется небольшой процент приживаемости (34%) (рис. 1, а) растений, собранных в 1969 г. Из посеянных семян взошли 76%. Длительно существует 25% из них. До сих пор на экспозиции растут редкие эндемичные виды, собранные в окрестностях Амгу на скалах побережья Японского моря, – *Saussurea kolesnikovii* Khokhr. et Worosch.¹ и *Mi-*

¹ Латинские названия приведены по С.К. Черланову [6].

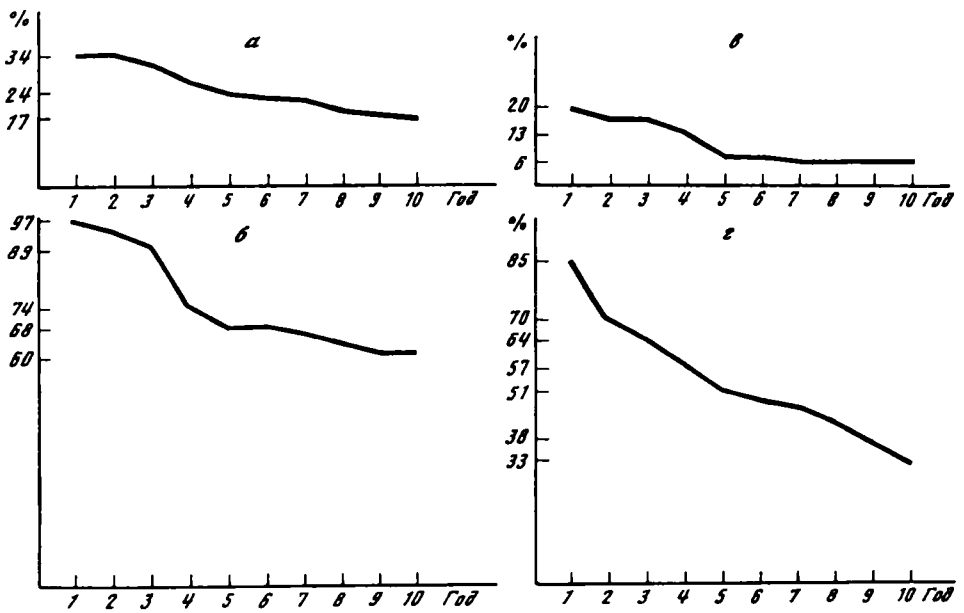


Рис. 1. Выпад живых растений, собранных в экспедициях в Приморском районе (а – 1969 г., б – 1973 г.), в Камчатском районе (в – 1969 г., г – 1978 г.)

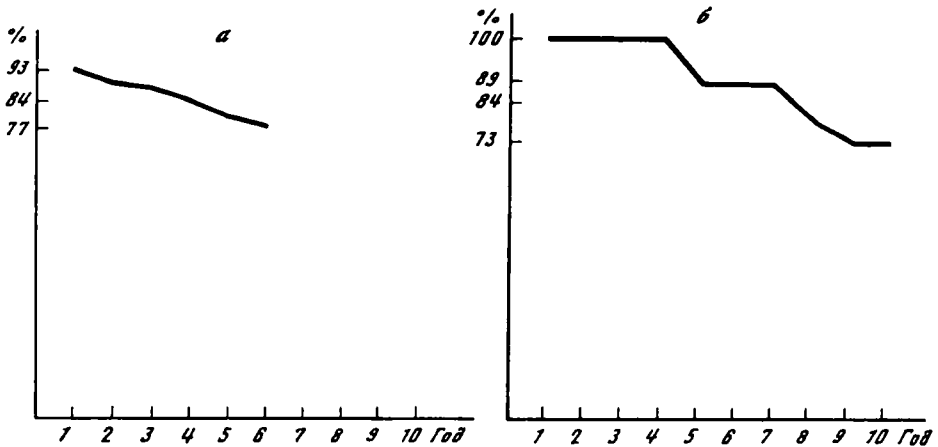


Рис. 2. Выпад живых растений, собранных в экспедициях в Амурском (а – 1981 г.) и Сахалинском (б – 1973 г.) районах

mulus stolonifer (Maxim.) Novopokr., собранный на склоне сопки в окрестностях Дальнегорска эндемичный вид *Aconitum desoulavui Kom.*

В 1973 г. материал собирался в Шкотовском, Партизанском, Лазовском, Хасанском, Спасском, Уссурийском и Владивостокском административных районах Приморского края (в основном лесные и луговые виды). Приживаемость живых растений равнялась 97% (рис. 1, б). Из посеянных семян взошло 57%. Длительно существует 31% растений, выращенных из этих семян. До сих пор на экспозиции растут редкие виды *Сурги-*

pedium calceolus L., *Hepatica asiatica* Nakai, *Oxalis obtriangulata* Maxim., *Arisema japonicum* Blume.

В 1986 г. в Шкотовском, Красноармейском, Ханкайском, Уссурийском, Владивостокском районах были собраны устойчивые лесные и луговые виды. В Партизанском районе собирали стелные растения на сопке в поселке Екатериновка, узкоспециализированные виды со специфических меловых местообитаний хребта Лозового. Растения, собранные с юга Хасанского района, обладают слабой морозоустойчивостью. Приживаемость растений со всех этих мест оказалась невысокой. Это снизило общий процент прижившихся растений. Наиболее интересные растения из сборов в Хасанском районе – растущие на экспозиции редкие *Atragene koreana* (Kom.) Kom., *Triosteum sinuatum* Maxim., *Betula schmidtii* Regel, *Rhododendron schippenbachii* Maxim.

Сахалинский район занимает второе место по числу видов, представленных на экспозиции (65). Из них живыми растениями привезены 32, семенами 25, семенами и живыми растениями 8. Это в основном лесные и луговые растения.

В Сахалинском районе в 1973 г. экспедиция работала в окрестностях пос. Новоалександровка, на горе Чехова, в окрестностях поселков Горнозаводск, Ловецкое, Озерский. Приживаемость живых растений оказалась самой высокой (рис. 2, б) – 100%; из посеянных семян взшло 59% растений, длительно существует 38%. Наиболее интересны выращенные из семян редкие растения *Cerasus kurilensis* (Miyabe) Czer. и *Padus ssiori* (Fr. Schmidt) Schneid. и собранные живыми растениями *Abies sachalinensis* Fr. Schmidt, *Trillium smallii* Maxim., *T. camchatcense* Ker-Cawl.

На третьем месте по количеству представленных видов, в основном лесных и луговых, находится Амурский район (41).

В 1981 г. экспедиция работала в Хабаровском крае, относящемся к Амурскому району, в Больше-Хехцирском заповеднике, а также в окрестностях поселков Кульдур, Хинганск, Облучье, в Комсомольском заповеднике и в окрестностях пос. Горный. Прижилось 93% растений (рис. 2, а). Взшло 68% из посеянных семян, столько же видов длительно существует. Наиболее интересны из собранных растений редкие *Pyrus ussuriensis* Maxim. Из Больше-Хехцирского заповедника, *Grossularia burejensis* (Fr. Schmidt) Berger, *Rhododendron dauricum* L.

Меньше всего в коллекции представлено растений из Камчатского – 19 (13 видов привезены живыми растениями, 6 – семенами) и Командорского районов – 7 видов (1 вид – живыми растениями и 6 – семенами).

В Камчатском районе в 1969 г. материал собирался на севере Камчатки в тундровой зоне в Оссоре, на острове Карагинском, а также в окрестностях Елизово и Петропавловска-Камчатского, на вулкане Авача и горе Глиняная. Приживаемость тундровых и альпийских растений оказалась невысокой. Из собранных живых растений отросло 20% (рис. 1, в). Из посеянных семян взшло 68%. В 1978 г. материал собирался в окрестностях г. Петропавловска-Камчатского в лесу и среди кустарников, в Ганальской тундре, в окрестностях пос. Козыревск в лесу, на вулкане Толбачик, в окрестностях пос. Ключи, на сопке Харчинская и у подножья вулкана Шивелуч. Прижилось 85% собранных живых растений (рис. 1, з). Из посеянных семян взшло 87%, длительно существует 31%. Это *Populus suaveolens* Fisch., *Sambucus kamtschatica* E. Wolf, *Spiraea beauverdiana* Schneid.

Образцы 85 видов привезены из нескольких районов (42 – живыми растениями, 17 – семенами, 26 – живыми растениями и семенами).

Выводы

При изучении кривых выпадения растений на протяжении нескольких лет (рис. 1, 2) видно, что наиболее резкий выпад в течении пяти ближайших лет наблюдается у видов из Камчатского и Приморского районов. Кривая выпадения растений из Амурского

района более пологая. Растения из Сахалинского района в первые три года вообще не выпадали, а в последующие годы наблюдался резкий выпад.

В результате анализа видового состава существующей коллекции, наблюдений за приживаемостью привезенного материала и выпадом растений мы пришли к выводу, что наиболее перспективным для интродукции является Приморский район и менее перспективным Камчатский. Лучше всего приживаются лесные и луговые мезофитные виды, хуже альпийские, эндемичные и степные виды.

Интродукция дальневосточных растений одинаково перспективна как живыми растениями, так и посевом семян.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Ворошилов В.Н. Определитель растений Советского Дальнего Востока. М: Наука, 1982. 672 с.
2. Ворошилов В.Н. Флора Советского Дальнего Востока. М: Наука, 1966. 477 с.
3. Ворошилов В.Н., Хохряков А.П. Два новых вида из Приморья (*Sedum*, *Saussurea*) // Бюл. Гл. ботан. сада. 1970. Вып. 75. С. 40–41.
4. Ворошилов В.Н., Хохряков А.П. Новый вид соссуреи из Приморья // Там же. 1971. Вып. 82. С. 36–38.
5. Русаков Ф.Н. Новые методы интродукции растений // Там же, 1950. Вып. 7. С. 27–36.
6. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб.: Мир и семья, 1995. 990 с.

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

SUMMARY

Dvorakovskaya V.M. Prospects of introduction from some floristic regions of Far East

The author analysed the composition of Far East floristic collection in the Main Botanical Garden and discussed the results of long standing observations of survival and extinction of plants brought from expeditions. Primorye was concluded to be the best region for introduction and Kamchatka to be the worst one.

УДК 631.529 : 634.017(575.1)

© Л.Х. Ёзиев, 1997

ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ И КАЧЕСТВО СЕМЯН ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ ЮЖНОГО УЗБЕКИСТАНА

Л.Х. Ёзиев

В проблеме интродукции и акклиматизации растений значительное место отводится изучению семян интродуцентов в связи с условиями их формирования, так как растения, выращенные из семян местной репродукции, несут приспособительные признаки, которые могут закрепляться в последующих поколениях [1]. В этой связи нами были изучены особенности формирования и качество семян интродуцентов Южного Узбекистана.

Южный Узбекистан охватывает Кашкадарьинскую и Сурхандарьинскую области и характеризуется сухим, жарким летом, теплой осенью и мягкой зимой. Некоторые районы Сурхандарьинской области относятся к сухим субтропикам. Для равнинной части средняя годовая температура воздуха равна 17°. Абсолютный максимум достигает 50° (Термез), абсолютный минимум – 25° (Кумкурган). Годовое количество осадков варьирует в пределах 130–250 мм, основная часть которых выпадает в зимний и весенний периоды. Летом в большинстве районов количество осадков не превышает

Таблица I

Распределение древесных интродуцентов
по показателям качества семян (в пределах рода)

Род	Всего исследовано		Жизнеспособность семян, %					Средняя
	видов	образцов	0-20	21-40	41-60	61-80	81-100	
Sequoia	1	3	100	-	-	-	-	2,2
Pinus	2	6	-	-	-	50	50	76,1
Taxodium distichum	1	9	44	56	-	-	-	23,7
Biota	2	6	-	-	-	33	67	85,2
Cupressus	3	12	17	58	17	8	-	31,3
Juniperus	1	4	-	-	25	25	50	77,1
Pterocarya	1	3	-	-	-	67	33	80,3
Juglans	3	9	-	-	-	-	100	93,4
Carya	1	3	-	-	-	-	100	91,0
Betula	1	4	25	75	-	-	-	23,2
Quercus	6	18	-	-	-	45	55	80,6
Ulmus	3	10	10	-	10	30	50	72,8
Celtis	2	6	-	-	-	33	67	86,4
Ficus	1	3	-	-	-	33	67	84,3
Morus	4	12	-	-	-	67	33	77,9
Maclura	1	3	-	-	-	-	100	96,3
Eucommia	1	2	-	-	-	-	100	99,5
Mahonia	1	3	-	-	-	-	100	93,3
Berberis	4	12	8	-	-	17	75	82,1
Magnolia	1	2	-	-	-	50	50	77,6
Laurus	1	3	-	-	-	-	100	96,1
Ribes	3	9	-	-	-	44	56	82,0
Parrotia	1	2	-	-	-	50	50	77,7
Platanus	2	6	-	83	17	-	-	28,8
Spiraea	3	9	-	-	-	33	67	86,0
Exochorda	1	3	-	-	100	-	-	52,0
Chaenomeles	1	3	-	-	-	-	100	97,9
Pyrus	4	12	-	-	-	42	58	76,4
Malus	3	9	-	-	-	33	67	87,2
Sorbus	3	9	-	-	-	33	67	84,2
Amelanchier	2	6	-	-	17	83	-	66,0
Pyracantha	2	6	-	-	-	17	83	91,1
Mespilus	1	3	-	-	-	100	-	65,2
Crataegus	8	24	-	8	42	25	25	63,2
Rosa	3	9	-	-	-	44	56	82,0
Prunus	2	6	-	-	-	-	100	88,5
Amygdalus	1	3	-	-	-	-	100	87,0
Cerasus	2	6	-	-	-	-	100	91,3
Armeniaca	1	3	-	-	-	-	100	91,7
Persica	1	3	-	-	-	-	100	83,7
Fallugia	1	1	100	-	-	-	-	3,5
Albizzia	1	3	-	-	-	-	100	91,1
Cercis	1	3	-	-	-	-	100	96,4
Caesalpinia	1	3	-	-	-	-	100	89,1
Gleditschia	1	3	-	-	-	-	100	84,4
Gymnocladus	1	3	-	-	-	-	100	89,9
Sophora	1	3	-	-	-	-	100	87,6
Genista	1	3	-	-	-	-	100	82,7
Laburnum	1	3	-	-	-	67	33	74,8

Таблица 1 (окончание)

Род	Всего исследовано		Жизнеспособность семян, %					
	видов	образцов	0-20	21-40	41-60	61-80	81-100	Средняя
<i>Amorpha</i>	1	3	-	-	-	-	100	89,1
<i>Wisteria</i>	1	3	-	-	-	33	67	81,6
<i>Robinia</i>	1	3	-	-	-	33	67	67,4
<i>Caragana</i>	1	3	-	-	-	-	100	95,0
<i>Melia</i>	2	10	-	-	-	-	100	100
<i>Securinega</i>	11	3	-	-	-	-	100	97,2
<i>Cotinus</i>	1	3	-	-	-	-	100	87,1
<i>Rhus</i>	1	3	-	-	-	-	100	94,7
<i>Euonymus</i>	1	3	-	-	-	-	100	89,1
<i>Acer</i>	8	22	-	14	9	45	32	70,9
<i>Aesculus</i>	1	3	-	-	-	-	100	100
<i>Koelreuteria</i>	1	3	-	-	-	-	100	98,8
<i>Vitis</i>	1	3	-	-	-	-	100	96,7
<i>Parthenocissus</i>	1	3	-	-	-	-	100	92,9
<i>Tilia</i>	2	6	-	-	-	67	33	79,0
<i>Hibiscus</i>	1	3	-	-	-	-	100	95,7
<i>Elaeagnus</i>	2	6	-	-	-	17	83	87,4
<i>Lagerstroemia</i>	1	6	50	33	17	-	-	23,8
<i>Cornus</i>	1	3	-	-	-	-	100	85,5
<i>Diospuros</i>	2	6	-	-	-	-	100	98,0
<i>Fraxinus</i>	7	25	-	-	4	48	48	81,1
<i>Ligustrum</i>	5	25	-	-	-	48	52	80,5
<i>Adelia</i>	1	3	-	-	-	-	100	98,5
<i>Olea</i>	1	2	-	-	-	50	50	79,5
<i>Vitex</i>	1	3	-	-	-	67	33	72,6
<i>Lycium</i>	1	5	-	-	-	40	60	84,7
<i>Paulownia</i>	1	3	-	-	-	-	100	89,6
<i>Campsis</i>	1	2	100	-	-	-	-	2,0
<i>Catalpa</i>	1	3	-	-	-	-	100	91,4
<i>Viburnum</i>	1	3	-	-	-	33	67	81,2
<i>Lonicera</i>	6	18	-	-	-	18	83	88,4

1% от общего количества. Более 200 дней с относительной влажностью воздуха ниже 30% [2].

Обследования насаждений, проведенные нами в течение 1989–1993 гг., показали, что в Южном Узбекистане интродуцировано 215 видов, 4 формы и 5 гибридов (всего 224 таксона) древесных растений, относящихся к 115 родам из 54 семейств.

По данным многолетних исследований представители 12 таксонов из этих 224 не образуют генеративных органов: *Taxus baccata*, *Picea abies*, *P. pungens*, *Sequoiadendron giganteum*, *Quercus mongolica*, *Euonymus japonica* не достигли поры цветения: *Acer francheti*, *A. ukurunduense* и *Cercis siliquastrum* в Бандыханском дендрарии произрастают в затенении густыми насаждениями и не цветут. Для *Sasa paniculata*, *Phoenix silvestris* и *Trachycarpus fortunei*, видимо, не подходят условия Южного Узбекистана, а поэтому они не образуют генеративных органов.

В группу цветущих, но не плодоносящих растений входят представители 13 таксонов. Отсутствие плодов у *Chilocatalpa* и *Ulmus densa* объясняется, по нашему мнению, их гибридным происхождением. У *Yucca filamentosa*, *Forsythia europaea*, *Syringa persica*, *Buddleia colvilei* цветки стерильные, как и в других условиях интродукции (Ташкент, Душанбе и др.). У *Juniperus communis*, *Buxus sempervirens*, *Quercus suber*,

Таблица 2

Интродуценты, образующие семена высокого качества

Вид	Доброкачественных семян, %	Сроки цветения	Балл	
			цвете-ния	семено-шения
<i>Juglans regia</i>	94,0–96,2	13.04–18.04	3–5	2–4
<i>J. nigra</i>	92,0–93,0	30.04–4.05	4–5	3–4
<i>J. rupestris</i>	100	4.05–12.05	4–5	3–4
<i>Carya pecan</i>	90,0–92,0	10.05–17.05	3–4	2–3
<i>Ulmus foliaceae</i>	91,0–93,3	9.03–16.03	3–4	1–3
<i>Celtis caucasica</i>	94,3–98,0	2.04–11.04	4–5	2–4
<i>Maclura aurantica</i>	96,0–99,5	1.05–11.05	4–5	3–4
<i>Eucommia ulmoides</i>	99,5	21.03–30.03	4	4
<i>Mahonia aquifolium</i>	90,7–96,0	23.03–22.04	4–5	3–4
<i>Berberis heterophylla</i>	100	18.04–4.05	5	4
<i>B. canadensis</i>	90,0–92,1	11.04–30.04	5	4
<i>Laurus nobilis</i>	92,0–100	1.04–11.04	4	2
<i>Chaenomeles japonica</i>	97,7–98,0	19.03–10.05	3–4	2–3
<i>Pyracantha coccinea</i>	97,0–97,7	21.04–8.05	5	5
<i>Crataegus ambigua</i>	95,0–98,0	27.03–20.04	5	3–5
<i>C. monoguna</i>	91,3–100	8.04–25.04	5	4
<i>Albizia julibrissin</i>	90,0–92,3	21.05–7.10	5	4
<i>Cercis canadensis</i>	96,0–99,7	30.03–16.04	5	4–5
<i>Caragana turkestanica</i>	94,0–99,7	16.04–15.05	5	2–4
<i>Melia azedarach</i>	100	20.04–11.05	5	4
<i>M. toosendan</i>	100	20.04–17.05	5	4–5
<i>Securinega subfruticosa</i>	96,7–98,0	18.05–10.07	5	5
<i>Euonymus maackii</i>	95,0–98,3	26.04–18.05	5	4
<i>Vitis amurensis</i>	97,0–98,3	30.04–8.05	5	4–5
<i>Hibiscus syriacus</i>	96,0–98,3	24.05–25.10	5	2–4
<i>Cornus alba</i>	96,7–100	20.04–30.04	5	4
<i>Fraxinus pensylvanica</i>	96,0–100	26.03–10.04	5	5
<i>F. americana</i>	92,0–96,0	20.03–5.04	4	4
<i>F. sogdiana</i>	90,0–99,3	18.02–12.03	5	5
<i>Ligustrum lucidum</i>	96,7–97,0	3.06–28.06	5	4
<i>Catalpa bignonioides</i>	91,0–93,0	18.05–5.06	4–5	4–5
<i>Lonicera caprifolium</i>	92,0–100	10.05–27.07	4	2–3

Rhus aromatica образовались первые цветки, но плодов не отмечено. У *Cedrus deodara*, *C. atlantica* пыление, а у *Chimonanthus* рассох цветение наблюдается в конце осени. Отсутствие шишек, плодов у них объясняется повреждением генеративных органов в зимний период.

Таким образом, из 224 таксонов Южного Узбекистана растения, относящиеся к 25 таксонам (или 11,2%), не образуют плодов.

В течение трех лет (1993–1995 гг.) нами проведен анализ качества семян у 125 видов, или 76,4%, интродуцированных растений. Всего было проверено 482 образца семян (табл. 1). Из исследованных образцов семян интродуцентов Южного Узбекистана 59,8% имели высокую жизнеспособность (81–100%), 26,1 – хорошую жизнеспособность (61–80%), 4,8 – со средней (41–60%), 5,6 – с низкой (21–40%) и только 3,6 с очень низкой (1–20%) жизнеспособностью.

Наибольшим числом родов с высокими средними показателями качества семян у растений (см. табл. 1) отличаются сем. Juglandaceae, Meliaceae, Fabaceae и Rosaceae. Так, из сем. Juglandaceae и Meliaceae – все роды, из 20 исследованных родов сем. Fabaceae –

Таблица 3

Интродуценты, образующие семена низкого качества

Вид	Доброкачественных семян, %	Ареал и условия местопроизрастания
<i>Sequoia sempervirens</i>	1,0–3,5	Калифорния (Тихоокеанское побережье)
<i>Taxodium distichum</i>	22,0–23,7	Юго-восток Северной Америки (по болотам и берегам рек)
<i>Cupressus arisonica</i>	13,0–64,0	Аризона, Калифорния (Новая Мексика и северная часть Мексики)
<i>C. sempervirens</i>	26,0–34,0	Малая Азия, Северный Иран, о-ва Крит, Кипр
<i>Crataegus mollis</i>	38,0–49,1	Юго-восток Северной Америки (преимущественно в долинах рек)
<i>C. submollis</i>	40,0–47,0	Северо-восток Северной Америки (на сырых склонах по лесным опушкам)
<i>C. macrocarpa</i>	44,0–46,3	Северо-восток Северной Америки (вблизи речных берегов)
<i>Amelanchier integrifolia</i>	55,0–67,5	Восточная Турция, Северо-западный Иран
<i>Exochorda grandiflora</i>	48,0–56,5	Западный Китай
<i>Acer nigrum</i>	26,0–67,5	Юго-восток Северной Америки (в долинах рек, преимущественно во влажных, глубоких)
<i>Lagerstroemia indica</i>	4,0–53,0	Китай (в субтропический районах)
<i>Campsis radicans</i>	2,0–3,3	Юго-восток Северной Америки

9, из 16 родов сем. *Rosaceae* – 6 относятся к группе с высокой жизнеспособностью семян. К этой группе относятся некоторые роды, включающие один вид. Это *Maclura*, *Eucommia*, *Mahonia*, *Laurus*, *Chaenomeles*, *Securinega*, *Cotinus*, *Rhus*, *Aesculus*, *Koelreuteria*, *Vitis*, *Hibiscus* и др.

Семена низкого и очень низкого качества у растений, относящихся к родам *Sequoia*, *Taxodium distichum*, *Betula*, *Fallugia* и *Campsis*.

Качество семян у *Cupressus*, *Juniperus*, *Ulmus*, *Crataegus*, *Acer*, *Lagerstroemia* и *Fraxinus* разное.

Виды, представители которых образуют наиболее высокие по качеству семена (более 90%), в большинстве случаев происходят из умеренных зон (табл. 2). Цветение у них, как правило, приурочено к наиболее благоприятному периоду – апрель–май (хотя есть и исключения), когда почти не наблюдается возврата холодов, а влажность воздуха и почвы достаточно высокая.

Семена более низкого качества образуют представителей видов, растущие в природе в основном в умеренно теплом и влажном, часто субтропическом климате (табл. 3)

Цветение у растений, образующих семена низкого качества, протекает в летний период, когда в условиях Южного Узбекистана влажность воздуха очень низкая (до 10%), что, несомненно, действует отрицательно на опыление. Так, у *Lagerstroemia indica* и *Campsis radicans* семена образуются только из сентябрьских цветков, хотя цветение у них начинается в июне.

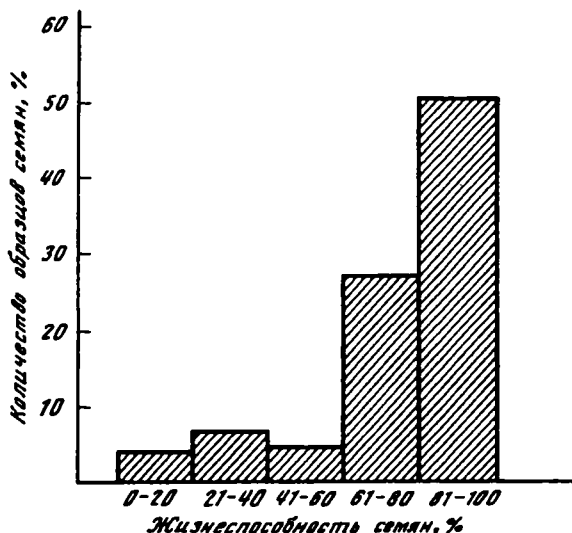
На основании приведенных данных можно заключить, что образование семян низкого качества у интродуцентов, вероятно, определяется неполным соответствием их ритмики развития климатическим условиям Южного Узбекистана (рис. 1, табл. 4). Следует отметить, что засухоустойчивые виды, такие как *Biota orientalis*, *Juniperus*,

virginiana, в условиях Южного Узбекистана и в целом по Средней Азии, образуют семена высокого качества, тогда как в Ялте их намного меньше.

Среднегодовая температура воздуха Ташкента на 1–2° ниже, чем в Южном Узбекистане, но она значительно влияет на семенность некоторых интродуцентов. Так, *Pinus eldarica*, *Cupressus sempervirens* и *C. arisonica* в условиях Ташкента не образуют всхожих семян, в то же время у нас, как и в Ташкенте и Ялте, образуются доброкачественные семена. *Cedrus deodara* и *C. atlantica* в условиях Южного Узбекистана образуют только мужские шишки, что не наблюдается в Ташкенте и Ашхабаде.

Интересно было сравнить качество семян у засухоустойчивых растений, интродуцированных в таких разных по климатическим условиям регионах, как Южный Узбекистан и Латвия (табл. 5).

Оказалось, что качество семян интродуцентов в Южном Узбекистане значительно выше, чем в Латвии. Это еще раз подтверждает мнение о том, что засухоустойчивые виды в наших условиях образуют семена высокого качества.



Распределение образцов семян по жизнеспособности

Таблица 4

Сравнение качества семян хвойных интродуцентов Южного Узбекистана с другими пунктами интродукции

Вид	Полнозернистость, %			
	Южный Узбекистан	Ташкент (по [3-5])	Ашхабад (по [6])	Ялта (по [7])
<i>Biota orientalis</i>	74,4–91,0	75,0–97,0	90,0	23,0–63,0
<i>Juniperus virginiana</i>	55,0–89,0	81,0	90,0	23,0–30,0
<i>Cedrus deodara</i>	Мужские шишки	Не образует семян	Не образует семян	10,0–90,0
<i>C. atlantica</i>	То же	То же	То же	20,0–90,0
<i>Pinus eldarica</i>	70,5–81,0	»	96,0–98,0	80,0
<i>P. pallasiana</i>	68,3–81,0	82,7	80,0	90,0
<i>Sequoiadendron giganteum</i>	Не образует семян	Не образует семян	–	5,0–10,0
<i>Sequoia sempervirens</i>	1,0–3,5	То же	–	–
<i>Taxodium distichum</i>	22,0–23,7	15,0–20,0	–	–
<i>Cupressus sempervirens</i>	26,0–34,0	Не образует семян	55,0	37,0
<i>C. arisonica</i>	13,0–64,0	Пустые семена	47,0	1,0–60,0

Таблица 5

Сравнение качества семян некоторых засухоустойчивых интродуцентов
Южного Узбекистана и Латвии

Вид	Полнозерность семян, %	
	Южный Узбекистан	Латвия (по [8])
<i>Biota orientalis</i>	74,3–91,0	1,7–26,0
<i>Juniperus virginiana</i>	55,0–89,0	0,0
<i>Laburnum anagiroides</i>	69,0–72,3	34,5–58,6
<i>Pterocarya pterocarpa</i>	76,3–80,0	37,5
<i>Amorpha fruticosa</i>	86,3–91,0	12,1–55,5
<i>Securinega subfruticosa</i>	97,0–98,0	47,8–96,4
<i>Acer campestre</i>	57,3–94,0	36,0–68,5

Приведенный материал позволяет сделать следующие выводы.

Большинство интродуцированных древесных растений в условиях Южного Узбекистана образуют семена высокого качества.

Наиболее высокие по качеству семена (доброкачественность более 90%) образуют представители видов, происходящие из умеренных широт, цветение которых приурочено к наиболее благоприятному весеннему периоду.

Семена низкого качества продуцируют, в основном, интродуценты, происходящие из теплого и влажного климата.

Засухоустойчивые виды образуют семена более высокого качества, чем в других пунктах интродукции (Крым, Латвия).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Некрасов В.И. Основы семеноведения древесных растений при интродукции. М.: Наука, 1973. 270 с.
2. Атлас Узбекской ССР. Ч. 1. М.; Ташкент: ГУГК, 1982. 124 с.
3. Вильдапова К.Д. Интродукция изучения видов р. *Pinus* L. в Ботаническом саду АН РУЗ: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ташкент, 1994. 24 с.
4. Ходжуж А.Н. Биологические особенности плосковечевника восточного (*Platycladus orientalis* (L.) Franco), применяемого в озеленении г. Ташкента: Автограф. дис. ... канд. биол. наук. Ташкент, 1982. 24 с.
5. Славкина Т.И. Дендрология Узбекистана. Голосеменные. Т. 2. Ташкент: Фан, 1968. 496 с.
6. Севертока И.И., Назаров М.М. Краткие итоги интродукции голосеменных в Ботанический сад АН ТССР за 50 лет // Интродукция и экология растений. Ашхабад: Ёлым, 1981. Вып. 7. С. 20–36.
7. Ярославцев Г.Д., Кузнецов С.И. Хвойные породы // Деревья и кустарники для озеленения на юге СССР: Их биология и экология. 1971. С. 7–47. (Тр. Гос. Никит. ботан. сада; Вып. 1).
8. Мауринь А.М. Опыт интродукции древесных растений в Латвийской ССР. Рига: Зинате, 1970. 257 с.

Каршинский государственный университет, Республика Узбекистан

SUMMARY

Eziev L.Kh. Peculiarities of seed formation and seed quality of woody plants introduced in Southern Uzbekistan

The data concerning the features of seed formation and seed quality of woody species introduced in Southern Uzbekistan are presented. Most of introduced plants were considered to produce seeds of high quality, especially the plant species from temperate zone. The seeds of low quality were produced by plant species from zones with warm and wet climate.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ *LEONTODON HISPIDUS* L. И КОНКУРЕНТНЫЕ ОТНОШЕНИЯ МЕЖДУ КОНТРАСТНЫМИ МОРФАМИ ЭТОГО ВИДА

А.К. Скворцов, Ю.К. Виноградова

Изучение внутривидовой изменчивости растений экспериментальными методами (путем создания сравнительных культур, посевом генетически однородных семян в контрастные экологические условия и т.п.) дает большой материал для уточнения таксономии отдельных видов.

В наших предыдущих работах [1–3] была уточнена таксономия интродуцированных видов из родов *Aronia*, *Impatiens* и *Ribes* на основании изучения их изменчивости и микроэволюции. В данной статье подобная же методика применена для исследования аборигенного вида *Leontodon hispidus* L. – кульбабы волосистой.

L. hispidus – довольно обычный европейский вид. Произрастает по всей территории европейской части России и на Кавказе, восточнее Уральских гор не встречается [4, 5]. Распространен от морских побережий до альпийского пояса гор (2700 м над ур. моря) по сухим и влажным местообитаниям: в долинных лугах, на горных склонах и холмах и т.д. Результатом такой способности приспосабливаться к весьма разнородным условиям является необычайное богатство вариаций и форм этого вида, связанных постепенными переходами.

Обычно выделяют 6 подвидов *Leontodon hispidus* [4]:

а) *subsp. hispidus* – наиболее широко распространенный подвид. Растения с развитым опушением стебля, листьев и обертки. Листья выемчато-зубчатые до перистонадрезных, но доли не кудреватые. Стебли 10–60 см высотой (редко 5–10 см), в два-три раза длиннее листьев. Обертка соцветия от 9 до 15 (в среднем 11–13) мм в диаметре.

б) *subsp. alpinus* (Jacq.) Finch and P.D. Sell – от предыдущего подвида отличается высотой стебля (10–20 см, обычно не более чем в 2 раза длиннее листьев). Обертка 13–15 мм. Встречается в Альпах и Карпатах.

в) *subsp. pseudocrispus* (Schultz Bip. ex Bischoff) J. Murr – растения с развитым опушением. Листья перистонадрезные с выемчато-кудреватыми долями. Встречается по скалистым склонам Альп.

г) *subsp. danubialis* (Jacq.) Simonk. – растения голые или почти голые. Листья выемчато-зубчатые, обычно с широким концом. Стебли 15–70 см, почти в два раза длиннее листьев. Встречается по всей Западной Европе до Северных Балкан, в европейской части России, в Крыму и на Среднем Урале.

д) *subsp. optimus* (Koch) Finch et P.D. Sell – от предыдущего подвида отличается длиной стеблей (5–20 см, обычно не более чем в два раза длиннее листьев). Встречается в горных массивах Европы.

е) *subsp. hyoseroides* (Welw. ex Reichenb.) J. Murr – растения голые или почти голые.

Листья глубоко перистонадрезные, обычно со суженным окончанием. Отмечены для Альп и Карпат.

Во "Флоре Европейской части СССР" [6] два подвида трактуются как отдельные виды: *subsp. danubialis* как *L. danubialis*, а *subsp. optimus* как *L. kulczynskii* M. Pop. При этом ареал *L. danubialis* практически полностью совпадает с ареалом *L. hispidus* и, кроме признака опушенности, других отличительных признаков между этими двумя "видами" не приведено, и выделен еще один вид *L. caucasicus* (Bieb.) Fisch. с двумя подвидами, один из которых опушенный, а другой – голый.

Можно подразделить вид и на еще более мелкие внутривидовые таксоны. Так, G. Negi [7] различает внутри *L. hispidus* 6 вариаций, 8 подвариаций и 8 форм.

Мы попытались подойти к выяснению таксономического статуса *L. hispidus* s.l. на Русской равнине экспериментальным путем.

Предварительные наблюдения в 15 природных популяциях в Ленинградской, Смоленской, Калужской, Новгородской и Московской областях показали, что в любой популяции (произрастающей как на свету на лугах, так и в тени по опушкам леса) всегда имеются и опушенные, и голые формы, т.е., если следовать трактовке Д.В. Гельтмана [6], – это *L. hispidus* и *L. danubialis*.

Для определения характера наследования признака опушенности семена собирали в естественных популяциях отдельно с голых и с опушенных экземпляров, а затем высевали их на экспериментальном участке. В обоих случаях потомство (F_1) оказалось смешанным. Процентное участие тех и других особей не подсчитывалось (подсчет не имел смысла, так как генотипы родителей были неизвестны и опыление было свободным).

Однолетние розетки растений F_1 были рассажены на разные питомники: на одном были высажены только голые формы, а на другом – только опушенные. Питомники были расположены далеко друг от друга, чем практически устранялась возможность переопыления между этими искусственными микропопуляциями. Внутри каждой из микропопуляций проходило свободное переопыление.

Семена, собранные на питомниках, вновь были высеяны на грядки. Потомство второго поколения (F_2), полученное из семян, собранных в микропопуляции голых форм, было только голым. Потомство F_2 , полученное из семян, собранных в микропопуляции опушенных форм (общим числом около 50 растений), было смешанным с преобладанием опушенных форм. При этом каких-либо сомнительных, как бы промежуточных, форм не оказалось.

Стало ясно, что опушение различных органов у *L. hispidus* является доминантным признаком, отсутствие опушения – рецессивным, а расщепление признаков в потомстве носит простой менделевский характер. И, следовательно, нет никаких предпосылок для различения в наших популяциях в качестве отдельного вида *L. danubialis*, опираясь на отсутствие опушения.

После установления характера наследования изучаемого признака мы начали эксперимент по определению конкурентноспособности различных форм *L. hispidus*. В 1986 г. были собраны семянки в двух естественных популяциях этого вида: 1) в Волоколамском районе Московской области и 2) в Гагаринском районе Смоленской области. Семянки собирали случайно (без выбора) на опушенных лугах. В том же году семена были высеяны на экспериментальном участке ГБС РАН.

Семенное потомство, как и следовало ожидать, оказалось разнородным, опушенные формы резко преобладали. Из 464 растений смоленского происхождения 328 (т.е. 71%) имели опушение. Из 354 растений подмосковного происхождения 289 (82%) имели опушение.

В начале второго года жизни (в мае 1988 г.) все растения были выкопаны, и у каждого было подсчитано число розеток и число цветоносов, а также измерена длина самого длинного листа и самого высокого цветоноса. Достоверной разности средних по этим параметрам ни между голыми и опушенными морфами, ни между популяциями

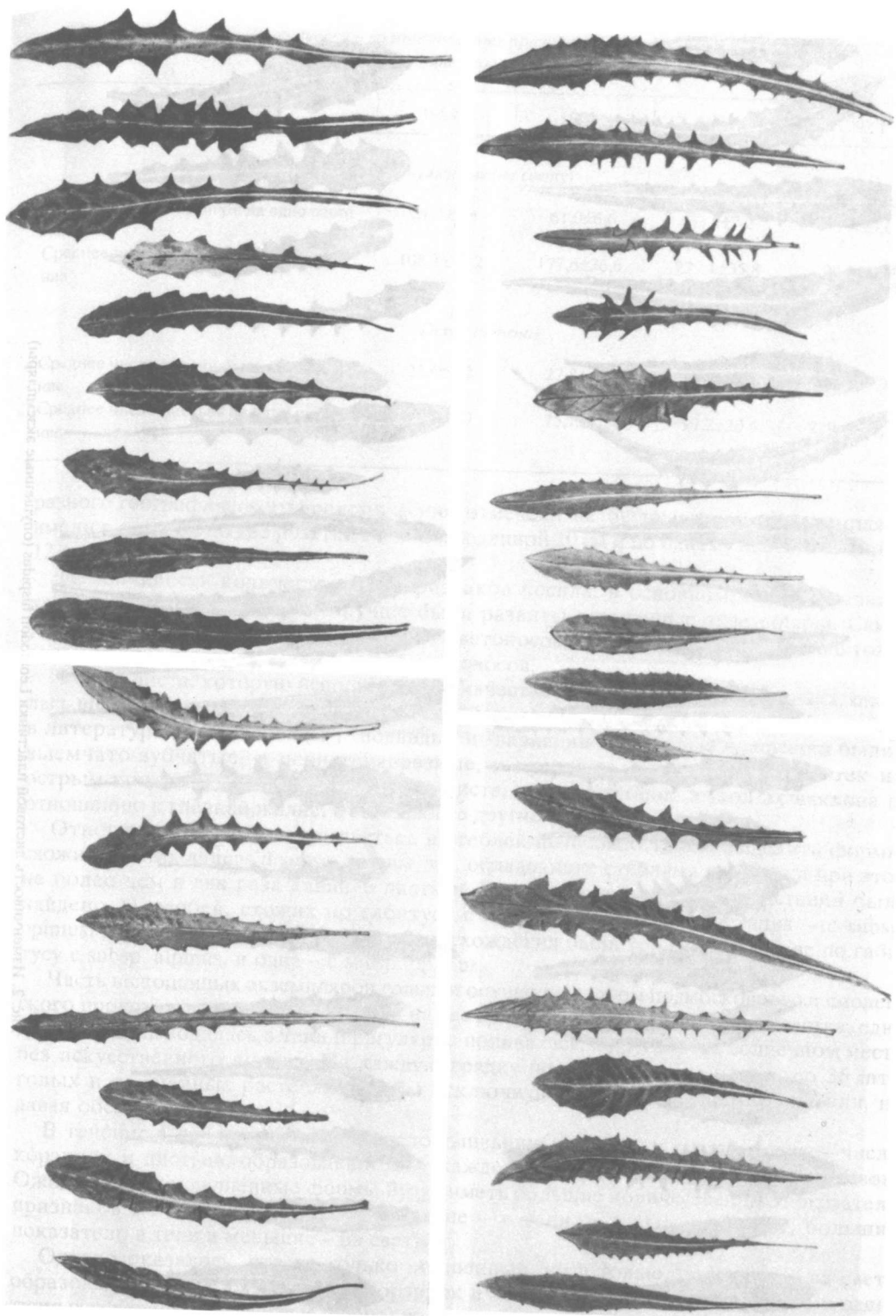


Рис. 1. Изменчивость листовой пластинки *Leontodon hispidus* (голые экземпляры)

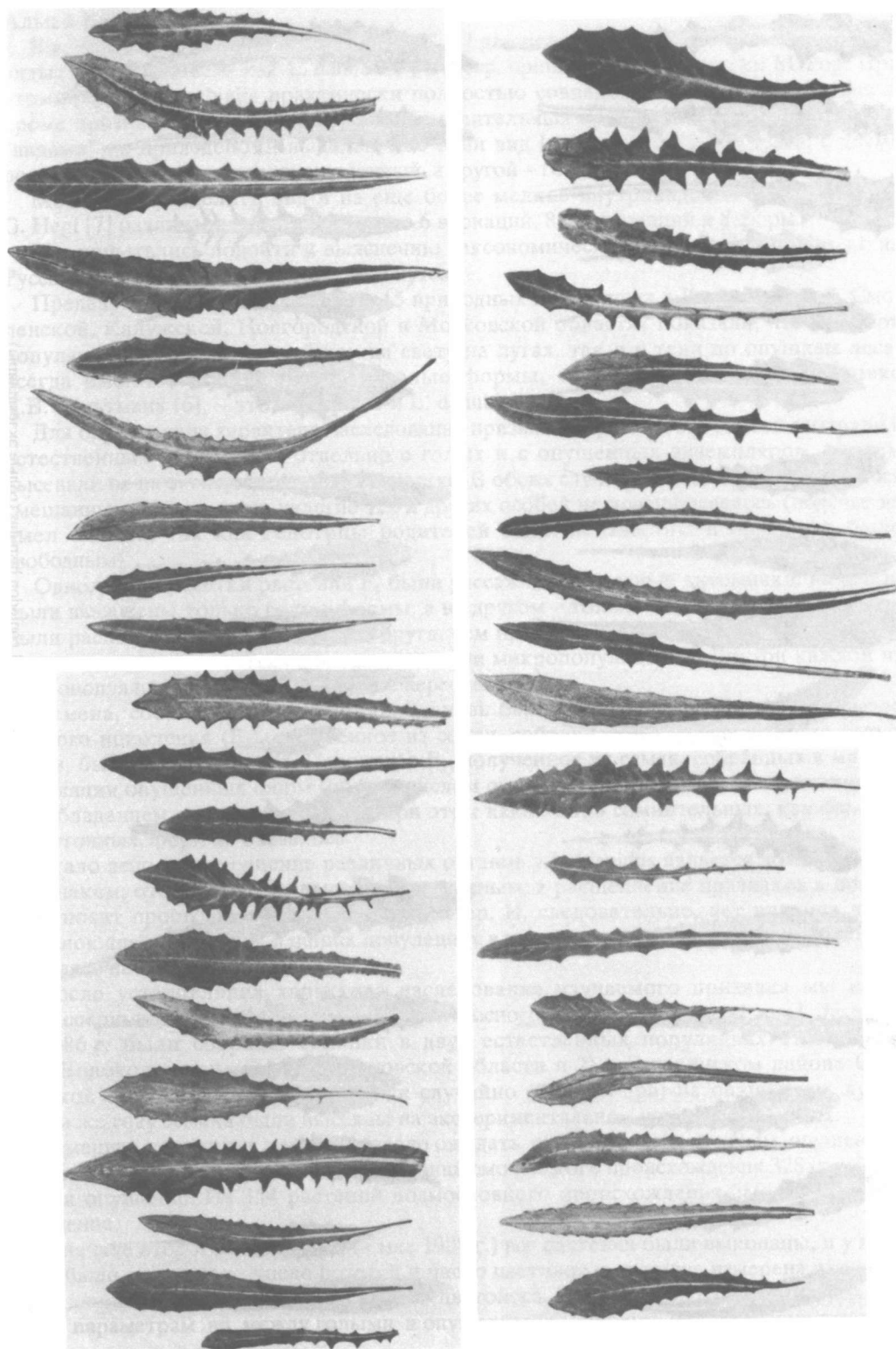


Рис. 2. Изменчивость листовой пластинки *Leonodon hispidus* (опушенные экземпляры)

Таблица 1

*Изменчивость количественных признаков *Leontodon hispidus*
в контрастных экологических условиях*

ПОКАЗАТЕЛЬ	1989 г.	1990 г.	1991 г.	1992 г.
<i>Опушенные (на свету)</i>				
Среднее число корзинок на одно растение	51,3±5,4	61,0±6,6	53,8±7,2	77,4±9,6
Среднее число листьев на одно растение	108,7±15,2	177,6±26,6	229,1±35,8	589,3±91,4
<i>Голые (в тени)</i>				
Среднее число корзинок на одно растение	21,6±2,2	27,8±4,0	17,0±3,3	27,1±7,3
Среднее число листьев на одно растение	45,3±5,0	75,7±11,4	97,2±20,4	229,9±61,0

разного географического происхождения отмечено не было: двулетние экземпляры имели в среднем по две розетки с листьями длиной 20 см и по одному цветоносу длиной 12 см.

Изменчивость количественных признаков носила, в основном, индивидуальный характер, причем несколько лучше были развиты опушенные экземпляры. Самые крупные из них имели 25 розеток и 28 цветоносов, тогда как самые крупные голые экземпляры – только 10 розеток и 15 цветоносов.

Форма листа, которую использовали в качестве диагностического признака, оказалась настолько разнообразной, что на одной грядке были представлены все описанные в литературе [4, 6, 7] "виды", "подвиды" и "вариации". Листовые пластинки были и выемчато-зубчатые, и перистонадрезные, и кудреватые как с широким, так и с острым концом. Варьировала и форма листа, и число зубцов, и угол их наклона по отношению к главной жилке, и еще многие другие признаки (рис. 1, 2).

Отношение между длиной листьев и стеблей позволяло также выделить формы, схожие с *subsp. alpinus* и *subsp. orimus*, т.е. обладающие стеблями до 20 см и при этом не более чем в два раза длиннее листьев. В потомстве смоленских растений было найдено 11 особей, схожих по габитусу с *subsp. alpinus* и два растения – с *subsp. orimus*. В потомстве подмосковного происхождения были три особи, схожие по габитусу с *subsp. alpinus*, и одна – с *subsp. orimus*.

Часть выкопанных экземпляров голых и опушенных форм подмосковного и смоленского происхождения была высажена на две грядки экспериментального участка, одна из которых находилась в тени и регулярно поливалась, а другая – на солнечном месте без искусственного полива. На каждую грядку посадили равное число (по 36 шт.) голых и опушенных растений. Чтобы исключить самосев, корзинки обрывали, не давая обсеменяться.

В течение 4 лет подсчитывали число выпавших растений, а у оставшихся – число корзинок и листьев, образовавшихся у каждого растения за вегетационный сезон. Ожидалось, что опушенные формы будут иметь большие количественные показатели признаков на световой грядке и меньшие – в тени, а голые, наоборот, большие показатели в тени и меньшие – на свету.

Однако оказалось, что не только опушенные, но и голые экземпляры на свету образовывали в 2–3 раза больше корзинок и листьев, чем в тени (табл. 1), а в идентичных условиях контрастные формы по этим признакам достоверно не различались.

Таблица 2

*Устойчивость двух контрастных морф Leontodon hispidus
в контрастных экологических условиях*

МОРФА	Число произрастающих на экспериментальных грядах экземпляров (в % от высаженных) в конце вегетационного периода			
	1989 г.	1990 г.	1991 г.	1992 г.
<i>На свету</i>				
Голые	90	66	42	41
Опушенные	82	75	70	57
<i>В тени</i>				
Голые	79	69	34	31
Опушенные	85	71	38	21

Так, например, в 1992 г. один экземпляр кульбабы на свету в среднем имел 77 корзинок и 589 листьев, а в тени – 27 корзинок и 230 листьев. Отсюда следует вывод, что для обеих морф более предпочтительно произрастание на свету.

Отличий между голыми и опушенными растениями по срокам зацветания не обнаружено: и те, и другие образуют первые соцветия в середине мая. На теневой грядке массовое цветение наблюдается в первой половине июня. В июле и позднее здесь лишь у небольшой части экземпляров вырастает по одному–три цветоноса. В сентябре цветоносы уже не образуются. На световой грядке период цветения сильно растянут: с середины мая до середины августа еженедельно раскрывается приблизительно одинаковое число корзинок. Единичные соцветия образуются вплоть до осенних заморозков.

Итак, по одному из показателей конкурентноспособности – большей биомассе – контрастные морфы *L. hispidus* друг от друга не отличаются. Зато по другому показателю – устойчивости – отличие имеется (табл. 2). В тени более устойчивыми оказались голые морфы, а на свету – опушенные. Через 5 лет после начала опыта на световой грядке выпало голых экземпляров больше, чем опушенных, а в тени, наоборот, выпало больше опушенных, нежели голых.

Заключение

Изменчивость всех признаков, которые использовались в качестве диагностических для различения видов и подвидов внутри секции *Leontodon*, очень высока, что требует пересмотра таксономии этой группы.

В средней полосе европейской части России произрастает только один вид из секции *Leontodon* – *L. hispidus*; растения, относимые к *L. danubialis*, являются формой *L. hispidus*, гомозиготной по рецессивному признаку отсутствия опушения.

Максимальное число соцветий и листьев у опушенных экземпляров выше, чем у голых. И голые, и опушенные экземпляры образуют больше соцветий и листьев на световой грядке, чем на теневой. На световой грядке более устойчивыми оказались опушенные экземпляры, а на теневой – голые.

1. Сквирица А.К., Майтулина Ю.К. Об отличиях культурной черноплодной аронии от ее диких родоначальников // Бюл. Гл. ботан. сада. 1982. Вып. 126. С. 35–40.
2. Майтулина Ю.К. К биологии и систематике среднеазиатских видов рода Недотрога // Бюл. Гл. ботан. сада. 1988. Вып. 150. С. 59–64.
3. Майтулина Ю.К. К систематике смородин секции *Symphocalyx* Berl. // Бюл. Гл. ботан. сада. 1993. Вып. 168.
4. Finch R.F., Sell P.D. *Leontodon* // *Flora Europaea*. Cambridge: Univ. Press, 1976. Vol. 4. P. 310–315.
5. Говорухин В.С. Флора Урала. Свердловск: Обл. изд-во, 1937. 516 с.
6. Гельтман Д.В. Кульбаба // Флора Европейской части СССР. Л.: Наука, 1989. Т. 8. С. 27–32.
7. Hegi G. *Illustrierte Flora von Mittel-Europa*. Munchen: Carl Hanser Verlag, 1954. Bd. 6. T. 2. S. 1026–1030.

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

SUMMARY

Skvortsov A.K., Vinogradova Y.K. Variability of *Leontodon hispidus* and competitive relations between its contrasting morphs

The taxonomy of species from the section *Leontodon* was defined more precisely with the help of experimental methods. Glabrate and pubescent specimens were found out not to have any differences in biomass while growing in contrasting ecological conditions but have some differences in resistance.

УДК 582.572.225(470.4)

© В.А. Сагалаев, 1997

ЛУКИ ФЛОРЫ НИЖНЕГО ПОВОЛЖЬЯ

В.А. Сагалаев

Род *Allium* L. традиционно является одной из самых сложных таксономических групп для флористов, в первую очередь в областях с аридным климатом, где многообразие луков особенно велико. Именно к таким регионам относится Нижнее Поволжье (в пределах административных границ Астраханской, Волгоградской, Саратовской областей и Калмыкии).

По разным литературным источникам на Нижней Волге произрастает от 17 [1] до 23–26 [2–4] дикорастущих видов лука. Еще большее разночтение существует в оценке характера распространения отдельных видов и их морфолого-биологических особенностей в пределах региона.

Мы уже предпринимали попытку оценить многообразие, распространение и эколого-биологические особенности луков флоры Волгоградской области [5]. В последние годы в результате экспедиционных исследований на Нижней Волге накоплен дополнительный гербарный материал, который позволяет представить более полную картину систематического состава и распространения видов *Allium* во флоре рассматриваемого региона. Помимо собственных сборов и наблюдений в природе, были учтены гербарные материалы по этому роду, хранящиеся в гербариях Москвы (МНА, MW), Санкт-Петербурга (LE), Киева (KW) и кафедры ботаники Волгоградского педагогического института. Почти все виды *Allium* флоры Нижнего Поволжья (кроме *A. rebellum* Vieb.) на протяжении 1984–1995 гг. выращивали в условиях культуры (г. Волгоград).

В результате проведенных исследований были выявлены новые диагностические ценные морфолого-биологические признаки видов и критически пересмотрены используемые ранее.

В частности, удалось установить, что существенное значение для разграничения нижеволжских луков (особенно морфологически близких и критических таксонов) имеют признаки вегетативных органов: степень плотности, характер окраски и жилкования луковичных чешуй; особенности строения эпидермиса листовых пластинок, влагалища, цветоносных стеблей и т.д. Важными диагностическими признаками являются окраска и форма листочков околоцветника, форма и характер отрывания чехла (покрывала соцветия) и некоторые другие детали строения генеративных органов.

Мелкие размеры цветков, изменение их формы, деталей строения и окраски при гербаризации существенно осложняют определение видов луков. Поэтому еще в полевых условиях желательно обращать внимание и отмечать на черновой этикетке такие важные в таксономическом отношении признаки, как прижизненная окраска листочков околоцветника, размеры и соотношение элементов цветка, форму и размеры чехла, особенности строения листа (плоский или цилиндрический; наличие желобка). Важно также сохранить луковицы и их наружные чешуи (можно в отдельном пакетице).

Другой характерной особенностью луков является их способность израстать в гербарии, зацветать и даже плодоносить между листьями бумаги. При этом гербарный образец неузнаваемо изменяется: растение вытягивается, деформируются соцветия, цветки и т.п. Определять такие сборы крайне затруднительно. Для предотвращения процесса израстания обычно рекомендуется опускать луковицы в спирт или заваривать в крутом кипятке. При отсутствии такой возможности можно поступать гораздо проще – сильно сдавливать или перегибать цветоносный стебель лука в нескольких местах для разрушения проводящих пучков. Иногда луковицы вообще отрезают и, предварительно отпрепарировав, кладут в отдельный пакет. Цель всех этих операций – сохранение цветков в возможно более неизменном состоянии. Поэтому для подстраховки желательно вкладывать в гербарный лист одно–два дополнительно собранных соцветия, которые затем удобно использовать при определении.

Всего в настоящее время в пределах Нижневолжского региона достоверно зарегистрировано произрастание 23 дикорастущих и 7 культивируемых видов луков. Удалось выяснить, что некоторые виды (*A. albidum* Fisch. ex Bess., *A. senescens* L., *A. paniculatum* L.) приводились для региона по ошибке из-за неверного определения гербарного материала [5]. Не включены в список луков региона и виды, указываемые в литературе [1–4] для Нижней Волги, но нахождение которых здесь не подтверждается наличным гербарным материалом и наблюдениями в природе (*A. nutans* L., *A. obliquum* L., *A. rubens* Schrad. ex Willd.).

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 93–04–06762), Международного научного фонда (ISF, грант № 1B300) и Национального географического общества США (U.S. National Geographic Society).

Результаты изучения видов *Allium* флоры Нижней Волги удобнее всего представить в виде определенного ключа.

При характеристике видов указано время цветения (месяцы римскими цифрами), экология местообитания, а также распространение в пределах областей (Астраханской – в тексте сокращено – Астр.; Волгоградской – Волг.; Саратовской – Сарат.; Калмыкии – Калм.).

Ключ для определения луков Нижнего Поволжья

1. Растения культивируемые¹ 2
- + Растения дикорастущие 8
2. Листья плоские, линейные, не дудчатые 3
- + Листья цилиндрические, внутри полые, дудчатые 4
3. Соцветие с луковичками; тычинки короче листочков околоцветника, зубцы внутренних тычинок короткие, тупые
A. sativum L. – Л. чеснок.
 VI–VII. Культивируется как пищевое. Повсеместно.
- + Соцветие без луковичек; тычинки длиннее листочков околоцветника, зубцы внутренних тычинок длиннее, нитевидные
A. rostratum L. – Л. порей.
 VI–VII. Изредка культивируется как пищевое. Повсеместно.
4. Мощные растения с толстым (7–30 мм в диаметре) стеблем, вздутым посередине или ниже 5
- + Стебли обычно тоньше 7 мм 7
5. Стебель содержит воздушные пазушные луковички, произрастающие цветоносными стеблями, или стеблями, несущими новые воздушные луковички; растение выглядит многоярусным
A. proliferum Schrad. – Л. многоярусный.
 VI–VII. Изредка культивируется как пищевое. Повсеместно.
- + Растение не многоярусное 6
6. Околоцветник ширококолокольчатый, почти звездчатый, беловато-зеленоватый, листочки его (3) 4–5 мм длины, нити тычинок при основании с короткими зубчиками
A. ceras L. – Лук репчатый.
 V–VIII. Широко культивируется во множестве сортов. Повсеместно.
- + Околоцветник яйцевидно-колокольчатый, желтовато-зеленоватый, (5) 6–7 мм длины, нити тычинок цельные, без зубцов
A. fistulosum L. – Л. трубчатый, бутон, или татарка.
 V–VI. Культивируется как пищевое. Повсеместно.
7. Листочки околоцветника звездчато-простертые, яйцевидно-ланцетные, лиловые или розоватые; нити внутренних тычинок при основании расширены, наверху с 3 зубцами; соцветие иногда с луковичками; чехол меньше соцветия; наружные чешуи луковички буровато-желтые, внутренние – фиолетовые
A. ascalonicum L. – Л. шарлот, или шалот.
 VI–VII. Изредка культивируется как пищевое. Повсеместно.
- + Листочки околоцветника вверх торчащие, ланцетные, розоватые или почти белые, нити всех тычинок шиловидные, без зубцов; соцветие без луковичек; чехол равен соцветию; наружные чешуи луковички бурые, бумагообразные, внутренние – бледно-розовые
A. schoenoprasum L. – Л. скорода, или разанец, шнитт-лук.
 VI–VII. Культивируется очень редко как пищевое. Саратов, Волг.
8. Луковички одиночные, без корневища 9
- + Луковички прикреплены к горизонтальному или косому корневищу (подрод *Rhizirideum*) 24

¹ Для удобства пользования ключом культивируемые в пищевых целях виды характеризуются отдельно; почти все они (кроме *A. sativum* и *A. rostratum*) относятся к подроду *Rhizirideum*, могут дичать, но никогда не встречаются в естественных природных сообществах; дикорастущие виды флоры региона лишь изредка используются в культуре и только как декоративные на каменистых горках или в альпинариях.

9. Стебель одет влагалищами листьев только в самой нижней (подземной) части; луковица крупная, до 2–5 см и более в диаметре (подрод *Melanostomum*) 10
- + Стебель одет влагалищами листьев в надземной части на 1/3–2/3 своей длины; луковица обычно небольшая (подрод *Allium*) 12
10. Нити тычинок в 1,5–2 раза длиннее околоцветника; листочки колокольчатого околоцветника после цветения вверх торчащие, грязно-зеленоватые или беловатые; соцветие до 10–15 см в диаметре
A. caspium (Pall.) Bieb. – Л. каспийский.
 V. На песчаных и супесчаных почвах; преимущественно на бэровских буграх в дельте Волги. Астр., Калм.
- + Нити тычинок равны околоцветнику или немного его длиннее; листочки почти звездчатого околоцветника после цветения вниз отогнутые 11
11. Листочки околоцветника беловатые, с более темной жилкой, 3,5–4,5 мм длины; тычиночные нити почти равны по длине листочкам околоцветника, так что пылинки слегка выступают из цветка
A. tulipaefolium Ledeb. – Л. тюльпанолистный.
 IV–V. В полупустынных сообществах, по склонам, на обнажениях каменистых пород, по солонцам. Повсеместно, к югу чаще.
- + Листочки околоцветника розоватые или розово-фиолетовые, с малозаметной жилкой, 5–6 мм длины; тычиночные нити немного короче листочков околоцветника, так что пылинки не выступают из цветника
A. decipiens Fisch. ex Schult. et Schult. fil. (*A. auctum* Omelcz.) – Л. обманывающий.
 V–VI. На опушках, в светлых нагорных лесах, среди кустарников, реже по степным и каменистым склонам. Волг. (западные районы).
12. Листья плоские, линейные, 3–20 мм ширины 13
- + Листья цилиндрические, полуцилиндрические, нитевидные, шиловидные, сверху желобчатые, на конце иногда уплощенные, не шире 5 мм 14
13. Придаточные луковички и оболочки замещающей луковицы коричневато-желтые; листочки околоцветника 3,5–4 мм длины; нити тычинок на 1/3–1/2 длиннее околоцветника; листовые влагалища по жилкам острошероховатые
A. firmotunicatum Fomin – Л. прочнодетый.
 VI–VII. По степным склонам, на солонцах. Волг., Калм.
- + Придаточные луковички и оболочки замещающей луковицы черно-пурпурово-фиолетовые; листочки околоцветника 4,5–5,5 мм длины; нити тычинок чуть меньше околоцветника или реже равны ему, так что пылинки скрыты в околоцветнике, а наружу выходят только боковые выросты тычиночных нитей; листовые влагалища гладкие
A. rotundum L. – Л. круглый.
 VI. По склонам, среди кустарников, на лугах, иногда как сорное в лесополосах и на полях. Саратов., Волг., Калм. (северо-запад).
14. Листочки околоцветника сине-голубые, с более темной жилкой, 4–5 мм длины, соцветие с многочисленными луковичками у основания цветоножек
A. coeruleum Pall. – Л. голубой.
 V–VI. На мокрых солончаках, засоленных лугах. Саратов., Волг.
- + Листочки околоцветника белые, розовые, пурпуровые, желтовато-кремовые, фиолетово-красные; луковички в соцветии обычно отсутствуют, реже (у *A. oleraceum*) присутствуют 15
15. Нити внутренних тычинок расширенные, уплощенные, вверху трехраздельные (трехзубчатые): средний зубец, несущий пылинки, обычно значительно короче нитевидных боковых, реже равен им или чуть длиннее 16
- + Нити внутренних тычинок шиловидные, иногда при основании с небольшими выростами–зубцами 17

16. Придаточные луковички соломенно-желтые, гладкие, блестящие; листочки околоцветника фиолетово-красные; средний зубец внутренних тычинок, несущий пылинки, равен или даже чуть длиннее боковых; листья и влагалища снаружи гладкие
A. sphaerocephalon L. – Л. шароголовый.
 VI–VII. В степях, по склонам, на опушках и полянах; предпочитает песчаные почвы. Саратов., Волг., Калм. (северо-запад).
- + Придаточные луковички желтовато-коричневые или бурые, матовые; средний зубец внутренних тычинок, несущий пылинки, короче боковых; листья и влагалища шероховатые от мелких шипиков
A. regelianum A. Beck. – Л. регелевский.
 VI–VII. На засоленных лугах, по окраинам лиманов. Саратов., Волг., Калм.
17. Соцветие с многочисленными луковичками у основания цветоносов; листочки околоцветника беловатые, зеленовато-белые или бледно-розовые с темной жилкой, 6–7 мм длины
A. oleraceum L. – Л. огородный.
 VII–VIII. По склонам, среди кустарников, на лугах, по опушкам, иногда как сорное в посевах. Саратов., Волг. (кроме юго-востока).
- + Соцветие без луковичек у основания цветоножек 18
18. Чехол остающийся во время цветения и плодоношения, разрывающийся на две длинно заостренные части, из которых по крайней мере одна в 2–5 раз длиннее соцветия 19
- + Чехол рано опадающий, кругом отрывающийся или остающийся, но тогда короче соцветия или немного длиннее его 21
19. Нити тычинок на 1/4–1/3 длиннее околоцветника; листочки околоцветника желтовато-грязно-розовые или грязновато-желтые, матовые, с сизым налетом
A. raczokianum Tuzs. – Л. пачосковский.
 VI–VII. По степям, склонам балок, среди кустарников. Саратов., Волг., Колм., Астра. (северные районы).
- + Нити тычинок короче околоцветника или равны ему; листочки околоцветника розовые или пурпуровые 20
20. Околоцветник розовый или почти белый, колокольчатый, 4,5–5,5 мм длины; тычинки равны по длине листочкам околоцветника или немного короче их; рыльце пестика в цветущем состоянии превышает околоцветник
A. podolicum (Aschers. et Graebn.) Blocki ex Racib. – Л. подольский.
 VI–VIII. В степях, по склонам балок, среди кустарников, на лугах; преимущественно на почвах легкого механического состава. Саратов., Волг. (кроме юга и юго-востока).
- + Околоцветник розово-пурпурный, трубчатый, 6–7 мм длины, тычинки на 1/4–1/3 короче околоцветника; рыльце пестика в цветущем состоянии не превышает околоцветника
A. praescissum Reichenb. – Л. предвиденный.
 VI–VII. В полупустынных сообществах, на засоленных лугах, солонцах. Повсеместно, к югу чаще.
21. Чехол рано опадает, кругом отрывающийся 22
- + Чехол остающийся до стадии плодоношения 23
22. Листочки околоцветника около 3 мм длины, беловатые или зеленоватые; нити тычинок длиннее околоцветника; коробочка равна по длине листочка околоцветника; чешуи луковички желтовато-сероватые, кожистые, с продольными бороздками; стебель простой, не ветвистый
A. sabulosum Stev. ex Bunge – Л. песчаный.
 V. На развеваемых и бугристых песках. Астра. (восточные районы).

- + Листочки околоцветника (4) 5–6 мм длины, розовато-пурпуровые; нити тычинок и коробочка на 1/3 короче листочков околоцветника; луковица без продольных борозд, ее наружные чешуи бурые, кожистые; стебель часто ветвистый
A. rubellum Vieb. – Л. красноватый.
 V. На каменистых склонах. Астр. (гора Б. Богдо).
23. Соцветие малоцветковое, очень рыхлое, пучковатое или щитковидное с весьма неравными цветоножками 10–40 мм длины; листочки околоцветника белые с темной жилкой, (4) 5–6 мм длины; луковица с тонкосетчато-волоконистыми наружными чешуями
A. inaequale Janka – Л. неравный.
 VII–VIII. В степях, по каменистым и песчаным склонам. Повсеместно, к югу чаще.
- + Соцветие многоцветковое, густое, полушаровидное или почти шаровидное, с более или менее равными цветоножками (20–25 мм длины); листочки околоцветника беловатые, с пурпуровой средней жилкой, 4–6 мм длины; луковица с пленчатожистыми чешуями
A. delicatulum Stev. ex Schult. et Schult. fil. – Л. привлекательный.
 VI–VII. На каменистых и песчаных склонах, по солонцеватым лугам. Саратов., Волг.
24. Наружные оболочки луковок сетчато-волоконистые 25
- + Наружные оболочки луковок цельные, разорванные или расщепленные на продольные волокна, но не сетчатые 27
25. Листочки околоцветника 7–10 мм длины, розовые, блестящие; нити тычинок равны по длине листочкам околоцветника; цветоножки равны околоцветнику или короче его
A. indriense Fisch. ex Bunge – Л. индерский.
 V–VI. На каменистых и глинистых склонах. Волг., Астр.
- + Листочки околоцветника 4–6 мм длины; нити тычинок длиннее околоцветника; цветоножки в 1,5–3 раза длиннее околоцветника 26
26. Листочки околоцветника тупые, часто наверху с небольшой выемкой; нити тычинок на 1/4–1/3 длиннее околоцветника, внутренние при основании с небольшими тупыми зубчиками; листья по краю с мелкими хрящеватыми зубчиками
A. strictum Schrad. – Л. торчащий.
 VI–VII. На каменистых склонах. Саратов.
- + Листочки околоцветника наверху коротко остроконечные, с кончиком, загнутым назад; нити тычинок почти вдвое длиннее околоцветника, внутренние при основании с каждой стороны с одним или двумя длинными острыми зубцами, которые лишь на 1/5–1/2 короче околоцветника, а иногда доходят до его верхушки; листья по краю гладкие, лишь изредка слегка шероховатые
A. lineare L. – Л. линейный.
 VI. По степям, на склонах, на солонцеватых лугах и по окраинам лиманов. Саратов., Волг., Калм. (север), Астр. (север).
27. Луковицы булавовидные, с буроватыми или коричневатыми плотными наружными оболочками; листья цилиндрические и полуцилиндрические, желобчатые, на 1/3 и более одевающие стебель, чехол длиннее соцветия 28
- + Луковицы цилиндрические, с белыми, сероватыми или черноватыми, полупрозрачными или почти прозрачными наружными оболочками; листья линейные, плоские, сосредоточены лишь у самого основания стебля; чехол короче соцветия 29
28. Луковицы с красно-бурыми, толстыми, кожистыми наружными чешуями; листочки околоцветника темно-розовые или розово-пурпуровые, с темной жилкой, равные коробочке; пыльники фиолетово-красные
A. globosum Vieb. ex Redoute – Л. шаровидный.
 VI–VII. На каменистых и глинистых склонах, чаще на обнажениях мела и известняка. Саратов., Волг.

- + Луковицы со светло-коричневыми, более тонкими, бумагообразными наружными чешуями; листочки околоцветника белые, желтовато-белые или слегка розоватые (при гербаризации темнеют), с малозаметной жилкой, превышают коробочку; пыльники желтые или слегка красноватые
A. savranicum Bess. – Л. савраиский.
 VI–VII. На песках подпойменных террас Дона и его притоков. Волг.
29. Листочки околоцветника бледно-розовые, или лилово-розовые, 5–6 мм длины; нити тычинок короче околоцветника или одной длины с ним; листья уплощенные, с нижней стороны килеватые, гладкие
A. angulosum L. – Л. угловатый.
 V–VI. По пойменным лугам. Саратов., Волг. В Калм. и Астр. только по долине Волго-Ахтубы.
- + Листочки околоцветника белые или слегка желтоватые (при гербаризации сильно желтеют), 4–5 мм длины; нити тычинок на 1/4–1/3 длиннее листочков околоцветника; листья нитевидные, в сечении овальные, 0,5–1(1,5) мм ширины, снаружи шероховатые
A. flavescens Bess. – Л. желтеющий.
 VI–VII. По плакорным степям и склонам балок. Саратов., Волг.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Победимова Е.Г. Род *Allium* L. // Флора средней полосы европейской части СССР. Л.: Колос, 1964. С. 659–662.
2. Ильин М.М. Род *Allium* L. // Флора юго-востока европейской части СССР. М., 1929. С. 346–375. (Тр. Гл. ботан. сада; Т. 40, вып. 3).
3. Введенский А.И. Род *Allium* L. // Флора СССР. Л.: Изд-во АН СССР, 1935. Т. 4. С. 112–280.
4. Омельчук-Мякушко Т.Я. Род *Allium* L. // Флора европейской части СССР. Л.: Наука, 1979. Т. 4. С. 261–275.
5. Сагалаев В.А. О распространении и охране видов лука в Волгоградской области // Бюл. Гл. ботан. сада. 1987. Вып. 146. С. 60–65.

Волгоградский педагогический университет

SUMMARY

Sagalaev V.A. Onions of the Lower Volga Region flora

The extensive material concerning genus *Allium* was collected and summarized based on the long-term field investigations of the Lower Volga Region flora. The article contents data about 23 wild and 7 cultivated species of onion and the key to their botanical detection is given. The new morphobiological characters diagnostically important for onion detection were revealed.

УДК 581.9(47+57–25)

© А.Н. Швецов, 1997

КОНСПЕКТ ФЛОРЫ г. МОСКВЫ

А.Н. Швецов

В 1997 г. Москве исполняется 850 лет. За свою многовековую историю из небольшого поселения на Боровицком холме Москва превратилась в один из крупнейших городов мира, площадью более 990 км².

Географическое положение города уникально. Его территория, расположенная

почти в центре Русской равнины, лежит на стыке трех природно-географических районов (Клинско-Дмитровской гряды, Москворецко-Окской эрозионной равнины и Мещерской низменности), в пределах которых выделяется ряд ландшафтных единиц меньшего ранга. Столь высокое для равнинной территории ландшафтное разнообразие, обусловленное геологической историей, особенностями геологического строения и рельефа, местными климатическими различиями, определяло как природное разнообразие флоры в целом, так и особенности пространственного распределения отдельных видов. Эта ландшафтная неоднородность, контрастность и мозаичность природных комплексов хорошо выражены даже в условиях современного города, они являются важным элементом сохранения природного биоразнообразия.

Появившись на территории области, человек стал одним из главных факторов, влияющих на природный комплекс. Его деятельность изменяла растительные сообщества, а соответственно менялся их видовой состав. Развитие торговых связей, транспортных магистралей сопровождалось непреднамеренным переселением растений. И чем шире становились связи города с другими регионами, тем большего разнообразия достигала эта группа растений.

Другим источником пополнения городской флоры являются культивируемые виды, некоторые из которых способны к натурализации. Для XVIII – начала XIX в. характерен значительный интерес к практической ботанике. В это время в Москве возникают ботанические сады, в многочисленных усадьбах создаются коллекции растений. Часть этих видов сохранилась в московской флоре до сих пор. В конце XIX – начале XX в. интродукция растений выходит за границы отдельных усадеб и охватывает территорию всего города. В результате городская флора обогатилась новыми видами.

История изучения флоры территории современного города неотделима от общей истории ботанического обследования Московской области, начало которому было положено в XVIII в. [1]. Это связано с тем, что большая часть города в современных границах для ботаников прошлого века была ближним Подмосковьем, наиболее доступным и посещаемым местом их основных ботанических экскурсий. В качестве же объекта специального флористического исследования город не рассматривался. Впервые задача инвентаризации флоры Москвы была поставлена лишь в 1914 г., но начавшаяся вскоре первая мировая война помешала ее осуществить.

В 1981 г. автором были начаты исследования по выявлению современного состава дикорастущей флоры г. Москвы, результаты которого легли в основу данного Конспекта. Кроме собственных данных, собранных за период с 1981 по 1996 г., в список включены виды, известные по гербарным образцам и литературным источникам [2–6]¹. К дикорастущим отнесены аборигенные растения и различные категории адвентивных видов (дичающие, натурализовавшиеся и др.). В список не включены культивируемые растения, виды, хотя и дающие самосев, но лишь в условиях ботанических садов, а также некоторые другие категории растений. Названия видов приводятся в основном по С.К. Черепанову [7], но в ряде случаев предпочтение отдается более широкой трактовке объема рода, чем в данном источнике.

Список включает 1443 вида сосудистых растений, относящихся к 619 родам и 128 семействам.

Данный конспект мы рассматриваем как основу составляемого нами подробного аннотированного списка видов, в который войдут и культивируемые в городе растения.

¹ Объем журнальной статьи не позволяет дать полную библиографию по данной проблеме.

Вид

- Abies sibirica* Ledeb.
Abutilon theophrasti Medik.
Acer campestre L.
A. ginnala Maxim.
A. negundo L.
A. platanoides L.
A. tataricum L.
A. tegmentosum Maxim.
Achillea cartilaginea Ledeb.
A. millefolium L.
A. nobilis L.
A. ptarmica L.
Achyrophorus maculatus (L.) Scop.
Acinos arvensis (Lam.) Dandy
Aconitum lasiostomum Reichenb.
A. napellus L.
A. septentrionale Koelle
Acorus calamus L.
Acroptilon repens (L.) DC.
Actaea spicata L.
Adenocaulon adhaerescens Maxim.
Adoxa moschatellina L.
Aegilops cylindrica Host
Aegopodium podagraria L.
Aethusa cynapium L.
Agastache urticifolia (Benth.)
 O. Kuntze
Ageratum houstonianum Mill.
Agrimonia eupatoria L.
A. pilosa Ledeb.
Agropyron cristatum (L.) Beauv.
A. desertorum (Fisch. ex Link)
 Schult.
A. intermedium (Host) Beauv.
A. repens (L.) Beauv.
Agrostemma githago L.
Agrostis canina L.
A. gigantea Roth
A. stolonifera L.
A. tenuis Sibth.
A. vinealis Schreb.
Ailanthus altissima (Mill.) Swingle
Ajuga reptans L.
Alcea rosea L.
A. rugosa Alef.
Alchemilla acutiloba Opiz
A. baltica Sam. ex Juz.
A. breviloba Lindb. fil.
A. cymatophylla Juz.
A. gibberulosa Lindb. fil.
A. glabricaulis Lindb. fil.
A. glaucescens Wallr.
A. gracilis Opiz
A. hebescens Juz.
A. heptagona Juz.
A. hirsuticaulis Lindb. fil.
A. monticola Opiz
A. plicata Bus.
A. propinqua Lindb. fil. ex Juz.
A. sarmatica Juz.
A. schistophylla Juz.
A. semilunaris Alech.
A. subcrenata Bus.
A. substrigosa Juz.
Alisma gramineum Lej.
A. plantago-aquatica L.
Alliaria petiolata (Bieb.) Cavara et
 Grande
Allium angulosum L.
A. cepa L.
A. fistulosum L.
A. nutans L.
A. oleraceum L.
A. rotundum L.
A. sativum L.
A. schoenoprasum L.
A. ursinum L.
A. victorialis L.
Alnus glutinosa (L.) Gaertn.
A. incana (L.) Moench
Alopecurus aequalis Sobol.
A. arundinaceus Poir.
A. geniculatus L.
A. myosuroides Huds.
A. pratensis L.
Althaea officinalis L.
Alyssum calycinum L.
A. turkestanicum Regel et Schmalh.
Amaranthus albus L.
A. blitoides S. Wats.
A. hybridus L.
A. lividus L.
A. retroflexus L.
Ambrosia artemisiifolia L.
A. trifida L.
Amelanchier spicata (Lam.) C. Koch
Anagallis foemina Mill.
Andromeda polifolia L.
Androsace elongata L.
A. filiformis Retz.
A. maxima L.
A. septentrionalis L.
Anemone nemorosa L.
A. ranunculoides L.
A. sylvestris L.
Anethum graveolens L.
Angelica archangelica L.
A. sylvestris L.
Antennaria dioica (L.) Gaertn.
Anthemis arvensis L.
A. austriaca Jacq.
A. cotula L.
A. ruthenica Bieb.
A. tinctoria L.
Anthoxanthum odoratum L.
Anthriscus cerefolium (L.) Hoffm.
A. sylvestris (L.) Hoffm.
Anthyllis macrocephala Wend.
Antirrhinum majus L.
Apera spica-venti (L.) Beauv.
Apium graveolens L.
Aquilegia vulgaris L.
Arabidopsis thaliana (L.) Heynh.
Arabis pendula L.
A. sagittata (Bertol.) DC.
Arctium lappa L.
A. minus (Hill) Bernh.
A. tomentosum Mill.
Arctostaphylos uva-ursi (L.) Spreng.
Arenaria serpyllifolia L.
Aristolochia clematis L.
Armeniaca vulgaris Lam.
Armoracia rusticana Gaertn., Mey. et
 Scherb.
Aronia mitschurinii A. Skvorts. et
 Maitulina
Arrhenatherum elatius (L.) J. et
 C. Presl
Artemisia abrotanum L.
A. absinthium L.
A. annua L.
A. argyi Levl. et Vaniot
A. austriaca Jacq.
A. campestris L.
A. desertorum Spreng.
A. dracunculus L.
A. pontica L.
A. scoparia Waldst. et Kit.
A. selengensis Turcz. ex Bess.
A. sieversiana Willd.
A. umbrosa (Bess.) Pamp.
A. vulgaris L.
Aruncus vulgaris Rafin.
Asarum europaeum L.
Asclepias syriaca L.
Asparagus officinalis L.
Asperugo procumbens L.
Asplenium ruta-muraria L.
Aster salignus Willd.
Astragalus arenarius L.
A. cicer L.
A. danicus Retz.
A. glycyphyllos L.
Athyrium filix-femina (L.) Roth
Atriplex calotheca (Rafn) Fries
A. hortensis L.
A. laevis C.A. Mey.
A. littoralis L.
A. nitens Schkuhr
A. oblongifolia Waldst. et Kit.
A. patens (Litv.) Iljin
A. patula L.
A. rosea L.
A. tatarica L.
Avena fatua L.
A. sativa L.
A. strigosa Schreb.
Ballota nigra L.
Barbarea stricta Andrz.
B. vulgaris R. Br.
Batrachium circinatum (Sibth.)
 Spach
B. trichophyllum (Chaix) Bosch
Beckmannia eruciformis (L.) Host
Bellis perennis L.
Berberis vulgaris L.
Berteroa incana (L.) DC.
Beta vulgaris L.

- Betonica officinalis* L.
Betula humilis Schrank
B. pendula Roth
B. pubescens Ehrh.
Bidens cernua L.
B. frondosa L.
B. radiata Thuill.
B. tripartita L.
Blysmus compressus (L.) Panz. ex Link
Borago officinalis L.
Botrychium lunaria (L.) Sw.
B. multifidum (S.G. Gmel.) Rupr.
B. virginianum (L.) Sw.
Brachypodium pinnatum (L.) Beauv.
B. sylvaticum (Huds.) Beauv.
Brassica campestris L.
B. juncea (L.) Czern.
B. napus L.
B. oleracea L.
Briza media L.
Bromus arvensis L.
B. benekenii (Lange) Trimen
B. commutatus Schrad.
B. erectus Hnds.
B. inermis Leyss.
B. japonicus Thunb.
B. mollis L.
B. oxyodon Schrenk
B. racemosus L.
B. riparius Rehm.
B. secalinus L.
B. squarrosus L.
B. sterilis L.
B. tectorum L.
Brunnera macrophylla (Adam) Johnston.
Bryonia alba L.
Bunias orientalis L.
Butomus umbellatus L.

Cabomba caroliniana A. Gray
Cakile monosperma Lange
Calamagrostis arundinacea (L.) Roth
C. canescens (Web.) Roth
C. epigeios (L.) Roth
C. neglecta (Ehrh.) Gaertn., Mey. et Scherb.
C. purpurea (Trin.) Trin.
Calla palustris L.
Callitriche cophocarpa Sendtner
C. hermaphroditica L.
Calluna vulgaris (L.) Hull
Caltha palustris L.
Calystegia inflata Sweet
C. sepium (L.) R. Br.
Camelina microcarpa Andr.
Campanula bononiensis L.
C. cervicaria L.
C. glomerata L.
C. lactiflora Bieb.
C. latifolia L.
C. patula L.
C. persicifolia L.
C. rapunculoides L.

C. rotundifolia L.
C. trachelium L.
Cannabis sativa L.
Capsella bursa-pastoris (L.) Medik.
Capsicum annuum L.
Caragana arborescens Lam.
Cardamine amara L.
C. impatiens L.
C. pratensis L.
Cardaminopsis arenosa (L.) Hayek
Cardaria draba (L.) Desv.
Carduus acanthoides L.
C. crispus L.
C. nutans L.
Carex acuta L.
C. acutiformis Ehrh.
C. appropinquata Schum.
C. aquatilis Wahlenb.
C. atherodes Spreng.
C. brunnescens (Pers.) Poir.
C. caryophylla Latourr.
C. cespitosa L.
C. chordorrhiza Ehrh.
C. cinerea Poll.
C. colchica J. Gay
C. contigua Hoppe
C. diandra Schrank
C. digitata L.
C. dioica L.
C. distans L.
C. echinata Murr.
C. elongata L.
C. ericetorum Pall.
C. flava L.
C. hartmanii Gajand.
C. hirta L.
C. juncella (Fries) Th. Fries
C. lasiocarpa Ehrh.
C. leporina L.
C. limosa L.
C. melanostachya Bieb. ex Willd.
C. montana L.
C. muricata L.
C. nigra (L.) Reichard
C. omskiana Meinsk.
C. pallescens L.
C. panicea L.
C. pilosa Scop.
C. pilulifera L.
C. praecox Schreb.
C. pseudocyperus L.
C. rhizina Blytt ex Lindbl.
C. riparia Curt.
C. rostrata Stokes
C. secalina Willd. ex Wahlenb.
C. sylvatica Huds.
C. vaginata Tausch
C. vesicaria L.
C. vulpina L.
Carlina vulgaris L.
Carpinus betulus L.
Carum carvi L.
Catabrosa aquatica (L.) Beauv.
Cenchrus pauciflorus Benth.
Centolophium denudatum (Hornem.)

Tutin

- Centaurea arenaria* Bieb.
C. cyanus L.
C. diffusa Lam.
C. jacea L.
C. montana L.
C. phrygia L.
C. pseudophrygia C.A. Mey
C. scabiosa L.
C. solstitialis L.
C. trichoccephala Bieb.
Centaureum erythraea Rafn
Centunculus minimus L.
Cephalaria gigantea (Ledeb.) Bobr.
Cerastium arvense L.
C. holosteoides Fries
C. nemorale Bieb.
Cerasus avium (L.) Moench
C. fruticosa Pall.
C. tomentosa (Thunb.) Wall.
C. vulgaris Mill.
Ceratocephala testiculata (Crantz) Bess.
Ceratocloa carinata (Hook. et Arn.) Tutin

Tutin
C. polyantha (Scribn.) Tzvel.
Ceratophyllum demersum L.
Chaenorhinum minus (L.) Lange
Chaerophyllum aromaticum L.
C. aureum L.
C. bulbosum L.
C. hirsutum L.
C. prescottii DC.
C. temulum L.
Chamaedaphne calyculata (L.) Moench
Chamaenerion angustifolium (L.) Scop.
Chelidonium majus L.
Chenopodium album L.
C. ambrosioides L.
C. aristatum L.
C. bonus-henricus L.
C. capitatum (L.) Aschers.
C. ficifolium Smith
C. foliosum Aschers.
C. glaucum L.
C. hybridum L.
C. polyspermum L.
C. rubrum L.
C. strictum Roth
C. urbicum L.
Chimaphila umbellata (L.) W. Barton
Chondrilla juncea L.
Chorisporea tenella (Pall.) DC.
Chrysanthemum carinatum Schousb.
Chrysoplenium alternifolium L.
Cichorium intybus L.
Cicuta virosa L.
Circaea alpina L.
C. lutetiana L.
Cirsium arvense (L.) Scop.
C. heterophyllum (L.) Hill
C. oleraceum (L.) Scop.

- C. palustre* (L.) Scop.
C. serrulatum (Bieb.) Fisch.
C. setosum (Willd.) Bess.
C. vulgare (Savi) Ten.
Citrullus lartatus (Thunb.) Matsum. et Nakai
Clematis recta L.
Clinopodium vulgare L.
Cnidium dubium (Schkuhr) Thell.
Coeloglossum viride (L.) C. Hartm.
Comarum palustre L.
Commelina communis L.
Conioselinum tataricum Hoffm.
Conium maculatum L.
Conringia orientalis (L.) Dumort.
Convallaria majalis L.
Convolvulus arvensis L.
Corallorhiza trifida Chatel.
Coreopsis tinctoria Nutt.
Coriandrum sativum L.
Corispermum declinatum Steph. ex Iljin
C. hyssopifolium L.
Coronaria flos-cuculi (L.) A. Br.
Coronilla varia L.
Corydalis bracteata (Steph.) Pers.
C. capnoides (L.) Pers.
C. cava (L.) Schweigg. et Koerte
C. intermedia (L.) Merat
C. lutea (L.) DC.
C. marschalliana (Pall. ex Willd.) Pers.
C. nobilis (L.) Pers.
C. ochotensis Turcz.
C. solida (L.) Clairv.
Corylus avellana L.
Cotoneaster alauenicus Golits.
C. lucidus Schlecht.
Crambe orientalis L.
Crataegus monogyna Jacq.
Crepis paludosa (L.) Moench
C. sibirica L.
C. tectorum L.
Cruciata laevipes Opiz
Cucubalus baccifer L.
Cucumis sativus L.
Cucurbita pepo L.
Cuscuta campestris Yunck.
C. epithymum (L.) L.
C. europaea L.
C. lupuliformis Krock.
Cyclachaena xanthiifolia (Nutt.) Fresen.
Cydonia oblonga Mill.
Cynodon dactylon (L.) Pers.
Cynoglossum officinale L.
Cynosurus cristatus L.
Cyperus fuscus L.
Cypripedium calceolus L.
C. guttatum Sw.
Cystopteris fragilis (L.) Bernh.
Cytisus ruthenicus Fisch. ex Woloszcz.
Dactylis glomerata L.
Dactylorhiza fuchsii (Druce) Soó
D. incarnata (L.) Soó
D. maculata (L.) Soó
Dahlia pinnata Cav.
Daphne mezereum L.
Datura stramonium L.
Daucus carota L.
D. sativus (Hoffm.) Roehl.
Delphinium consolida L.
D. cuneatum Stev. ex DC.
D. elatum L.
Deschampsia cespitosa (L.) Beauv.
D. flexuosa (L.) Nees
D. media (Gouan) Roem. et Schult.
Descurainia sophia (L.) Webb ex Prantl
Dianthus barbatus L.
D. deltoides L.
D. fischeri Spreng.
D. superbus L.
Dicentra spectabilis DC.
Digitalis grandiflora Mill.
Digitalis sanguinalis (L.) Scop.
Diplazium sibiricum (Turcz. ex G. Kunze) Kurata
Diploxaxis muralis (L.) DC.
D. tenuifolia (L.) DC.
Dipsacus fullonum L.
D. laciniatus L.
D. pilosus L.
D. strigosus Willd. ex Roem. et Schult.
Dodartia orientalis L.
Draba nemorosa L.
Dracocephalum nutans L.
D. ruyshiana L.
D. thymiflorum L.
Drosera rotundifolia L.
Dryopteris carthusiana (Vill.) H.P. Fuchs
D. cristata (L.) A. Gray
D. filix-mas (L.) Schott
Duchesnea indica (Andr.) Focke
Echinochloa crusgalli (L.) Beauv.
E. microstachya (Wiegand) Rydb.
E. oryzoides (Ard.) Fritsch
Echinocystis lobata (Michx.) Torr. et Gray
Echinops ritro L.
E. sphaerocephalus L.
Echium vulgare L.
Elatine alsinastrum L.
Eleocharis acicularis (L.) Roem. et Schult.
E. mamillata Lindb. fil.
E. ovata (Roth) Roem. et Schult.
E. palustris (L.) Roem. et Schult.
E. quinqueflora (F.X. Hartm.) O. Schwarz
Elodea canadensis Michx.
E. densa (Planch.) Caspary
Elsholtzia ciliata (Thunb.) Hyl.
Elymus caninus (L.) L.
E. trachycaulus (Link) Gould et Shinnars
Epilobium adenocaulon Hausskn.
E. hirsutum L.
E. montanum L.
E. palustre L.
E. parviflorum Schreb.
E. pseudorubescens A. Skvorts.
E. roseum Schreb.
E. tetragonum L.
Epipactis helleborine (L.) Crantz
E. palustris (L.) Crantz
Equisetum arvense L.
E. fluviatile L.
E. hyemale L.
E. palustre L.
E. pratense Ehrh.
E. ramosissimum Desf.
E. scorpioides Michx.
E. sylvaticum L.
E. variegatum Schleich. ex Web. et Mohr
Eragrostis cilianensis (All.) Vigh-Lut. ex Janch.
E. minor Host
E. pilosa (L.) Beauv.
Eremopyrum orientale (L.) Jaub. et Spach
E. triticeum (Gaertn.) Nevski
Erigeron acris L.
E. annuus (L.) Pers.
E. canadensis L.
Eriophorum gracile Koch
E. latifolium Hoppe
E. polystachion L.
E. vaginatum L.
Erodium cicutarium (L.) $\frac{1}{4}$ Hér.
Erophila verna (L.) Bess.
Eruca sativa Mill.
Erucastrum armoracioides (Czern. ex Turcz.) Cruchet
E. gallicum (Willd.) O.E. Schulz
Eryngium planum L.
Erysimum cheiranthoides L.
E. cuspidatum (Bieb.) DC.
E. canescens Roth
E. hieracifolium L.
E. repandum L.
Euclidium syriacum (L.) R. Br.
Euonymus europaea L.
E. verrucosa Scop.
Euphorbia cyparissias L.
E. helioscopia L.
E. iberica Boiss.
E. palustris L.
E. peplus L.
E. stricta L.
E. uralensis Fisch. ex Link
E. virgata Waldst. et Kit.
Euphrasia brevipila Burn. et Gremli
E. fennica Kiltm.
E. parviflora Schag.
E. × reuteri Wettst.
E. rostkoviana Hayne
E. stricta D. Wolff ex J.F. Lehm.

- Faba bona* Medik.
Fagopyrum esculentum Moench
F. tataricum (L.) Gaertn.
Falcaria vulgaris Bernh.
Festuca altissima All.
F. arundinacea Schreb.
F. gigantea (L.) Vill.
F. ovina L.
F. pratensis Huds.
F. rubra L.
F. rupicola Heuff.
F. trachyphylla (Hack.) Krajina
F. valesiaca Gaudin
Ficaria verna Huds.
Filago arvensis L.
Filipendula ulmaria (L.) Maxim.
F. vulgaris Moench
Foeniculum vulgare Mill.
Fragaria moschata (Duch.) Weston
F. vesca L.
F. viridis (Duch.) Weston
F. × ananassa Duch.
Frangula alnus Mill.
Fraxinus excelsior L.
F. pennsylvanica Marsh.
Fumaria officinalis L.
- Gagea erubescens* (Bess.) Schult. et Schult. fil.
G. lutea (L.) Ker-Gawl.
G. minima (L.) Ker-Gawl.
Galega officinalis L.
Galeobdolon luteum Huds.
Galeopsis bifida Boenn.
G. ladanum L.
G. speciosa Mill.
Galinsoga ciliata (Rafin.) Blake
G. parviflora Cav.
Galium aparine L.
G. boreale L.
G. intermedium Schult.
G. humifusum Bieb.
G. mollugo L.
G. odoratum (L.) Scop.
G. palustre L.
G. parisiense L.
G. rivale (Sibth. et Smith) Griseb.
G. rubioides L.
G. spurium L.
G. tricornutum Dandy
G. trifidum L.
G. triflorum Michx.
G. uliginosum L.
G. verum L.
Genista tinctoria L.
Gentiana cruciata L.
G. lingulata Agardh
G. pneumonanthe L.
Geranium collinum Steph.
G. divaricatum Ehrh.
G. palustre L.
G. phaeum L.
G. pratense L.
G. pusillum L.
G. pyrenaicum Burm. fil.
- G. robertianum* L.
G. sanguineum L.
G. sibiricum L.
G. sylvaticum L.
Geum aleppicum Jacq.
G. × intermedium Ehrh.
G. macrophyllum Willd.
G. rivale L.
G. urbanum L.
Gladiolus × hybridus hort.
G. imbricatus L.
Glaucium corniculatum (L.) J. Rudolph
Glechoma hederacea L.
G. hirsuta Waldst. et Kit.
Glyceria fluitans (L.) R.Br.
G. maxima (C. Hartm.) Holmb.
G. plicata (Fries) Fries
Glycine max (L.) Merr.
Glycyrrhiza glabra L.
Gnaphalium sylvaticum L.
G. uliginosum L.
Goldbachia laevigata (Bieb.) DC.
Goodyera repens (L.) R. Br.
Gratiola officinalis L.
Grindelia squarrosa (Pursh) Dun.
Grossularia reclinata (L.) Mill.
Gymnadenia conopsea (L.) R. Br.
Gypsophila altissima L.
G. muralis L.
G. paniculata L.
G. perfoliata L.
- Helianthus annuus* L.
H. strumosus L.
H. subcanescens (A. Gray) E.E. Wats.
H. tuberosus L.
Helichrysum arenarium (L.) Moench
Helictotrichon pubescens (Huds.) Pilg.
H. schellianum (Hack.) Kitag.
Hemerocallis fulva (L.) L.
Hepatica nobilis Mill.
Heracleum sibiricum L.
H. sosnowskyi Manden.
H. sphondylium L.
Hermidium monorchis (L.) R. Br.
Herniaria glabra L.
Hesperis matronalis L.
Hibiscus trionum L.
Hieracium arcuatum (Zahn) Juxip
H. × arvicola Naeg. et Peter
H. aurantiacum L.
H. bauhini Bess.
H. × brachiatum Bertol. ex DC.
H. caespitosum Dumort.
H. colliniforme (Peter) Roffey
H. cymosum L.
H. × densiflorum Tausch
H. × flagellare Willd.
H. × floribundum Wimm. et Grab.
H. × glomeratum Froel.
H. lactucella Wallr.
H. mixopolium (Dahlst.) Norrl.
- H. paragogum* Naeg. et Peter
H. pilosella L.
H. piloselliflorum Naeg. et Peter
H. × poliodermum Dahlst.
H. praealtum Vill. ex Gochn.
H. × progenitum (Norrl.) Norrl.
H. silvularum Jord. ex Boreau
H. subpellucidum (Norrl.) Norrl.
H. umbellatum L.
H. vaillantii Tausch
H. × zizianum Tausch
Hierochloa odorata (L.) Beauv.
H. repens (Host) Beauv.
Hippophae rhamnoides L.
Hippuris vulgaris L.
Hirschfeldia incana (L.) Lagr.-Foss.
Holcus lanatus L.
Hordeum bogdanii Wilensky
H. caespitosum Scribn.
H. distichon L.
H. glaucum Steud.
H. jubatum L.
H. leporinum Link
H. murinum L.
H. vulgare L.
Hottonia palustris L.
Humulus lupulus L.
Huperzia selago (L.) Bernh. ex Schrank et C. Mart.
Hydrilla verticillata (L. fil.) Royle
Hydrocharis morsus-rannae L.
Hyoscyamus niger L.
Hypericum hirsutum L.
H. maculatum Crantz
H. perforatum L.
Hypopitys monotropa Crantz
Hyssopus officinalis L.
- Iberis amara* L.
Impatiens glandulifera Royle
I. noli-tangere L.
I. parviflora DC.
Inula aspera Poir.
I. britannica L.
I. helenium L.
I. salicina L.
Ipomoea hederacea (L.) Jacq.
I. purpurea (L.) Roth
Iris germanica L.
I. pseudacorus L.
I. sibirica L.
Isatis tinctoria L.
- Jasione montana* L.
Juglans mandshurica Maxim.
Juncus articulatus L.
J. bufonius L.
J. compressus Jacq.
J. conglomeratus L.
J. effusus L.
J. filiformis L.
J. alpino-articulatus Chaix
J. gerardii Loisel.
J. tenuis Willd.
Juniperus communis L.

Knautia arvensis (L.) Coult.
Kochia scoparia (L.) Schrad.
Koeleria cristata (L.) Pers.
K. delavignei Czern. ex Domin
K. glauca (Spreng.) DC.

Lactuca sativa L.
L. serriola L.
L. tatarica (L.) C.A. Mey.
Lamium album L.
L. amplexicaule L.
L. hybridum Vill.
L. maculatum (L.) L.
L. purpureum L.
Lappula squarrosa (Retz.) Dumort.
Lapsana communis L.
L. grandiflora Bieb.
L. intermedia Bieb.
Larix decidua Mill.
Laserpitium hispidum Bieb.
L. prutenicum L.
Lathraea squamaria L.
Lathyrus hirsutus L.
L. niger (L.) Bernh.
L. palustris L.
L. pratensis L.
L. sativus L.
L. sylvestris L.
L. tuberosus L.
L. vernus (L.) Bernh.
Lavatera thuringiaca L.
Ledum palustre L.
Leersia oryzoides (L.) Sw.
Lemma gibba L.
L. minor L.
L. trisulca L.
Lens culinaris Medik.
Leontodon autumnalis L.
L. hispidus L.
Leonurus quinquelobatus Gilib.
Lepidium campestre (L.) R. Br.
L. densiflorum Schrad.
L. latifolium L.
L. perfoliatum L.
L. ruderale L.
L. sativum L.
L. virginicum L.
Lepyrodiclis holosteoides
 (C.A. Mey.) Fisch. et Mey.
Leucanthemum vulgare Lam.
Leucojum vernum L.
Levisticum officinale Koch
Leymus paboanus (Claus) Pilg.
L. racemosus (Lam.) Tzvel.
L. ramosus (Trin.) Tzvel.
Lilium martagon L.
Limonium caspium (Willd.) Gams
L. platyphyllum Linzcz.
Limosella aquatica L.
Linaria canadensis (L.) Dum.-Cours.
L. vulgaris Mill.
Linnaea borealis L.
Linum catharticum L.
L. usitatissimum L.
Liparis loeselii (L.) Rich.

Listera ovata (L.) R. Br.
Lithospermum arvense L.
L. officinale L.
Lobularia maritima (L.) Desv.
Lolium multiflorum Lam.
L. perenne L.
L. temulentum L.
Lonicera tatarica L.
L. xylostemum L.
Lotus corniculatus L.
Lunaria annua L.
L. rediviva L.
Lupinus angustifolius L.
L. polyphyllus Lindl.
Luzula luzuloides (Lam.) Dandy et
 Wilmott
L. multiflora (Ehrh.) Lej.
L. pallidula Kirschner
L. pilosa (L.) Willd.
Lychnis chalconica L.
Lycopersicon esculentum Mill.
Lycopodiella inundata (L.) Holub
Lycopodium annotinum L.
L. clavatum L.
L. complanatum L.
Lycopsis arvensis L.
L. orientalis L.
Lycopus europaeus L.
Lysimachia nummularia L.
L. punctata L.
L. vulgaris L.
Lythrum salicaria L.
L. virgatum L.

Maianthemum bifolium (L.)
 F.W. Schmidt
Malaxis monophyllos (L.) Sw.
Malva baccata (L.) Borkh.
M. domestica Borkh.
M. prunifolia (Willd.) Borkh.
Malva crispa (L.) L.
M. excisa Reichenb.
M. mauritiana L.
M. moschata L.
M. neglecta Wallr.
M. pusilla Smith
M. sylvestris L.
M. verticillata L.
Matricaria matricarioides (Less.)
 Porter
M. perforata Mérat
M. recutita L.
Matteuccia struthiopteris (L.) Tod.
Medicago falcata L.
M. lupulina L.
M. minima (L.) Bartalini
M. romanica Prod.
M. sativa L.
M. truncatula Gaertn.
Melampyrum cristatum L.
M. nemorosum L.
M. pratense L.
Melica nutans L.
Melilotus albus Medik.
M. officinalis (L.) Pall.

M. wolgicus Poir.
Melo sativus Sager. ex M. Roem.
Menococcus linifolius (Steph.) DC.
Mentha arvensis L.
M. × carinthiaca Host.
M. × gentilis L.
M. longifolia (L.) Huds.
Minuartia hybrida (Vill.) Schischk.
Menyanthes trifoliata L.
Mercurialis perennis L.
Milium effusum L.
Mimulus guttatus DC.
Moehringia trinervia (L.) Clairv.
Molinia caerulea (L.) Moench
Moneses uniflora (L.) A. Gray
Montia fontana L.
Morus alba L.
Muscari neglectum Guss.
Myagrum perfoliatum L.
Mycelis muralis (L.) Dumort.
Myosotis cespitosa K.F. Schultz
M. micrantha Pall. ex Lehm.
M. palustris (L.) L.
M. sparsiflora Pohl
M. sylvatica Ehrh. ex Hoffm.
Myosoton aquaticum (L.) Moench
Myosurus minimus L.
Myriophyllum spicatum L.
M. verticillatum L.
Myrrhis odorata (L.) Scop.

Narcissus poeticus L.
Nardus stricta L.
Naumburgia thyrsoiflora (L.)
 Reichenb.
Neottia nidus-avis (L.) Rich.
Neottianthe cucullata (L.) Schlechter
Nepeeta cataria L.
N. grandiflora Bieb.
Neslia paniculata (L.) Desv.
Nicandra physalodes (L.) Gaertn.
Nicotiana glauca Link et Otto
N. rustica L.
Nonea pulla (L.) DC.
Nuphar lutea (L.) Smith
N. pumila (Timm) DC.
Nymphaea candida J. et C. Presl
Nymphoides peltata (S.G. Gmel.)
 O. Kuntze

Odontites vulgaris Moench
Oenanthe aquatica (L.) Poir.
Oenothera biennis L.
O. cruciata Nutt. ex G. Don
O. rubricaulis Klebahn
O. stricta Ledeb. ex Link
O. villosa Thunb.
Omphalodes scorpioides (Haenke)
 Schrank
Onobrychis arenaria (Kit.) DC.
Onopordum acanthium L.
Onosma tinctoria Bieb.
Ophioglossum vulgatum L.
Orchis militaris L.
Organum vulgare L.

Orobanche bartlingii Griseb.
Orthilia secunda (L.) House
Oxalis acetosella L.
O. fontana Bunge
Oxycoccus palustris Pers.

Pachysandra terminalis Siebold et Zucc.
Padus avium Mill.
P. maackii (Rupr.) Kom.
P. serotina (Ehrh.) Agardh.
P. virginiana (L.) Mill.
Panicum capillare L.
P. miliaceum L.
Papaver dubium L.
P. rhoeas L.
P. somniferum L.
Parietaria officinalis L.
Paris quadrifolia L.
Parnassia palustris L.
Parthenocissus inserta (A. Kerner) Fritsch
Pastinaca sativa L.
Pedicularis kaufmannii Pinzg.
P. palustris L.
P. sceptrum-carolinum L.
Pepis portula L.
Persica vulgaris Mill.
Petasites albus (L.) Gaerm.
P. hybridus (L.) Gaertn., Mey. et Scherb.
P. spurius (Retz.) Reichenb.
Petroselinum crispum (Mill.) A.W. Hill
Petunia hybrida hort.
Peucedanum alsaticum L.
P. oreoselinum (L.) Moench
P. palustre (L.) Moench
Phacelia tanacetifolia Benth.
Phalaris canariensis L.
Ph. minor Retz.
Ph. paradoxa L.
Phalaroides arundinacea (L.) Rauschert
Phaseolus coccineus L.
Ph. vulgaris L.
Phegopteris connectilis (Michx.) Watt
Philadelphus coronarius L.
Phleum paniculatum Huds.
Ph. phleoides (L.) Karst.
Ph. pratense L.
Phlomis tuberosa L.
Phlox paniculata L.
Phragmites australis (Cav.) Trin. ex Steud.
Physalis alkekengi L.
Ph. ixocarpa Brot. ex Hornem.
Physocarpus opulifolius (L.) Maxim.
Phyteuma spicatum L.
Phytolacca americana L.
Picea abies (L.) Karst.
Picris hieracioides L.
P. pauciflora Willd.
Pimpinella major (L.) Huds.

P. saxifraga L.
Pinus sylvestris L.
Pisum sativum L.
Plantago arenaria Waldst. et Kit.
P. intermedia DC.
P. lanceolata L.
P. major L.
P. media L.
P. salsa Pall.
P. urvillei Opiz
Platanthera bifolia (L.) Rich.
P. chlorantha (Cust.) Reichenb.
Poa angustifolia L.
P. annua L.
P. bulbosa L.
P. chaixii Vill.
P. compressa L.
P. nemoralis L.
P. palustris L.
P. pratensis L.
P. remota Forsell.
P. supina Schrad.
P. trivialis L.
P. turfosa Litv.
Polemonium caeruleum L.
Polycnemum majus A. Br.
Polygala amarella Crantz
P. comosa Schkuhr
P. vulgaris L.
Polygonatum latifolium (Jacq.) Desf.
P. multiflorum (L.) All.
P. odoratum (Mill.) Druce
Polygonum alpinum All.
P. amphibium L.
P. arenastrum Boreau
P. argyrocoleon Steud. ex G. Kunze
P. aviculare L.
P. bellardii All.
P. bistorta L.
P. calcatum Lindm.
P. convolvulus L.
P. cuspidatum Siebold et Zucc.
P. dumetorum L.
P. hydropiper L.
P. lapathifolium L.
P. minus Huds.
P. neglectum Bess.
P. novoascanicum Klok.
P. patuliforme Worosch.
P. patulum Bieb.
P. persicaria L.
P. ramosissimum Michx.
P. sachalinense Fr. Schmidt
P. weyrichii Fr. Schmidt
Polystichum braunii (Spenn.) Fée
Populus alba L.
P. balsamifera L.
P. deltoides Marsh.
P. laurifolia Ledeb.
P. nigra L.
P. simonii Carr.
P. suaveolens Fisch.
P. tremula L.
Portulaca oleracea L.
Potamogeton alpinus Balb.

P. berchtoldii Fieb.
P. compressus L.
P. crispus L.
P. friessi Rupr.
P. gramineus L.
P. lucens L.
P. natans L.
P. obtusifolius Mert. et Koch
P. pectinatus L.
P. perfoliatus L.
P. praelongus Wulf.
P. pusillus L.
P. x sparganiifolius Laest. ex Beurl.
P. trichoides Cham. et Schlecht.
Potentilla alba L.
P. anserina L.
P. arenaria Borkh.
P. argentea L.
P. bifurca L.
P. erecta (L.) Raeusch.
P. goldbachii Rupr.
P. intermedia L.
P. norvegica L.
P. recta L.
P. reptans L.
P. supina L.
P. tergemina Soják
Poterium sanguisorba L.
Primula elatior (L.) Hill
P. veris L.
Prunella vulgaris L.
Prunus divaricata Ledeb.
P. domestica L.
P. spinosa L.
Psoralea drupacea Bunge
Ptelea trifoliata L.
Pteridium aquilinum (L.) Kuhn
Puccinellia distans (Jacq.) Parl.
P. fominii Bilyk
P. gigantea (Grossh.) Grossh.
P. hauptiana V. Krecz.
Pulmonaria angustifolia L.
P. obscura Dumort.
Pulsatilla patens (L.) Mill.
Punica granatum L.
Pyrethrum balsamita (L.) Willd.
P. corymbosum (L.) Scop.
P. parthenium (L.) Smith
Pyrola media Sw.
P. minor L.
P. rotundifolia L.
Pyrus communis L.

Quercus robur L.
Q. rubra L.

Ranunculus acris L.
R. auricomus L.
R. bulbosus L.
R. cassubicus L.
R. caucasicus Bieb.
R. flammula L.
R. friesianus Jord.
R. illyricus L.
R. lanuginosus L.

- R. lingua* L.
R. polyanthemos L.
R. polyphyllus Waldst. et Kit. ex Willd.
R. repens L.
R. sceleratus L.
R. trachycarpus Fisch. et C.A. Mey.
Raphanus raphanistrum L.
R. sativus L.
Rapistrum perenne (L.) All.
R. rugosum (L.) All.
Reseda inodora Reichenb.
R. lutea L.
Rhamnus cathartica L.
Rhinanthus aestivalis (N. Zing.) Schischk. et Serg.
R. minor L.
R. serotinus (Schoenh.) Oborny
R. vernalis (N. Zing.) Schischk. et Serg.
Ribes aureum Pursh
R. nigrum L.
R. rubrum L.
R. spicatum Robson
Robinia pseudoacacia L.
Rorippa amphibia (L.) Bess.
R. × anceps (Wahlenb.) Reichenb.
R. × armoracioides (Tausch) Fuss
R. austriaca (Crantz) Bess.
R. palustris (L.) Bess.
R. sylvestris (L.) Bess.
Rosa canina L.
R. majalis Herrm.
R. rugosa Thunb.
Rubus caesius L.
R. idaeus L.
R. nessensis W. Hall
R. saxatilis L.
Rudbeckia hirta L.
R. laciniata L.
Rumex acetosa L.
R. acetosella L.
R. aquaticus L.
R. bucephalophorus L.
R. confertus Willd.
R. crispus L.
R. longifolius DC.
R. maritimus L.
R. obtusifolius L.
R. patientia L.
R. pseudonatronatus (Borb.) Borb. ex Murb.
R. stenophyllus Ledeb.
R. thyrsiflorus Fingerh.
R. triangulivalvis (Danser) Rech. fil.
R. ucranicus Fisch. ex Spreng.

Sagina nodosa (L.) Fenzl
S. procumbens L.
Sagittaria sagittifolia L.
Salix acutifolia Willd.
S. alba L.
S. aurita L.
S. caprea L.
S. cinerea L.

S. dasyclados Wimm.
S. fragilis L.
S. lapponum L.
S. myrsinifolia Salisb.
S. pentandra L.
S. phyllicifolia L.
S. purpurea L.
S. myrsinifolia L.
S. starkeana Willd.
S. triandra L.
S. viminalis L.
Salsola australis R. Br.
S. collina Pall.
S. paulsenii Litv.
Salvia aethiopsis L.
S. nemorosa L.
S. pratensis L.
S. stepposa Shost.
S. verticillata L.
Sambucus nigra L.
S. racemosa L.
Sanguisorba officinalis L.
Sanicula europaea L.
Saponaria glutinosa Bieb.
S. officinalis L.
Saussurea amara (L.) DC.
Saxifraga hirculus L.
Scandix pecten-veneris L.
Scheuchzeria palustris L.
Schizopepon bryoniifolius Maxim.
Scilla sibirica Haw.
Scirpus lacustris L.
S. maritimus L.
S. planiculmis Fr. Schmidt
S. radicans Schkuhr
S. sylvaticus L.
S. tabernaemontani C.C. Gmel.
Scleranthus annuus L.
Scolochloa festucacea (Willd.) Link
Scopolia camiolica Jacq.
Scrophularia nodosa L.
S. scopolii Hoppe ex Pers.
S. vernalis L.
Scutellaria galericulata L.
Secale cereale L.
S. sylvestre Host
Sedum acre L.
S. maximum (L.) Hoffm.
S. spectabile Boreau
S. spurium Bieb.
S. telephium L.
Selinum carvifolia (L.) L.
Senecio erucifolius L.
S. fluviatilis Wallr.
S. jacobaea L.
S. noëanus Rupr.
S. sylvaticus L.
S. vernalis Waldst. et Kit.
S. viscosus L.
S. vulgaris L.
Sesbania exaltata (Rafin.) Cory
Seseli libanotis (L.) Koch
Setaria decipiens Schimp. ex F.W. Schultz
S. faberi Herrm.

S. pumila (Poir.) Schult.
S. pycnocoma (Steud) Henrard ex Nakai

S. verticillata (L.) Beauv.
S. viridis (L.) Beauv.
Sherardia arvensis L.
Sideritis montana L.
Siegingia decumbens (L.) Bernh.
Silene alba (Mill.) E. Krause
S. dioica (L.) Clairv.
S. noctiflora L.
S. nutans L.
S. procumbens Murr.
S. tatarica (L.) Pers.
S. viscosa (L.) Pers.
S. vulgaris (Moench) Garcke
Silphium perfoliatum L.
Silybum marianum (L.) Gaertn.
Sinapis alba L.
S. arvensis L.
Sisymbrium altissimum L.
S. loeselii L.
S. officinale (L.) Scop.
S. orientale L.
S. polymorphum (Murr.) Roth
S. strictissimum L.
S. wolgensse Bieb. ex Fourn.
Sium latifolium L.
Solanum dulcamara L.
S. melongena L.
S. nigrum L.
S. tuberosum L.
Solidago altissima L.
S. canadensis L.
S. serotinoidea A. et D. Löve
S. virgaurea L.
Sonchus arvensis L.
S. asper (L.) Hill
S. oleraceus L.
Sorbaria sorbifolia (L.) A. Br.
Sorbus aucuparia L.
Sorghum halepense (L.) Pers.
S. saccharatum (L.) Moench
S. sudanense (Piper) Stapf
Sparganium emersum Rehm.
S. erectum L.
S. glomeratum (Laest.) L. Neum.
S. minimum Wallr.
Spergularia arvensis L.
Spergularia rubra (L.) J. et C. Presl
Spiraea chamaedryfolia L.
S. salicifolia L.
Spirodela polyrhiza (L.) Schleid.
Stachys annua (L.) L.
S. palustris L.
S. recta L.
S. sylvatica L.
Stellaria alsine Grimm
S. crassifolia Ehrh.
S. graminea L.
S. hebecalyx Fenzl
S. holostea L.
S. longifolia Muehl. ex Willd.
S. media (L.) Vill.
S. nemorosa L.

- S. palustris* Retz.
Stipa capillata L.
S. pennata L.
Stipagrostis plumosa (L.) Munro ex T. Anlens.
Stratiotes aloides L.
Strigosella africana (L.) Botsch.
Suaeda altissima (L.) Pall.
S. corniculata (C.A. Mey.) Bunge
Succisa pratensis Moench
Swida alba (L.) Opiz
S. stolonifera (Michx.) Rydb.
Symphytum asperum Lepech.
S. caucasicum Bieb.
S. officinale L.
Syringa josikaea Jacq. fil.
S. vulgaris L.
- Taeniatherum asperum* (Simonk.) Nevski
Tagetes patula L.
Tanacetum vulgare L.
Taraxacum officinale Wigg.
Telekia speciosa (Schreb.) Baumg.
Tellima grandiflora (Pursh) Dougl. ex Lindl.
Thalictrum aquilegifolium L.
T. flavum L.
T. lucidum L.
T. minus L.
T. simplex L.
Thelypteris palustris Schott
Thesium arvense Horvátovszky
Thladiantha dubia Bunge
Thlaspi arvense L.
Thuja occidentalis L.
Thymus marschallianus Willd.
T. ovatus Mill.
T. serpyllum L.
Tilia cordata Mill.
T. platyphyllos Scop.
Torilis japonica (Houtt.) DC.
Tragopogon dubius Scop.
T. orientalis L.
T. pratensis L.
Trientalis europaea L.
Trifolium alpestre L.
T. arvense Z.
T. aureum Poll.
T. bonannii C. Presl
T. campestre Schreb.
T. fragiferum L.
T. hybridum L.
T. medium L.
T. montanum L.
T. pratense L.
T. repens L.
- T. resupinatum* L.
T. spadiceum L.
Triglochin maritimum L.
T. palustre L.
Trigonella caerulea (L.) Ser.
T. orthoceras Kar. et Kir.
Tripolium pannonicum (Jacq.) Dobroc.
Trisetum flavescens (L.) Beauv.
T. sibiricum Rupr.
Triticum aestivum L.
T. durum Desf.
Trollius europaeus L.
Tropaeolum majus L.
Tripa hybrida L.
Turritis glabra L.
Tussilago farfara L.
Typha angustifolia L.
T. latifolia L.
T. laxmannii Lepech.
- Ulmus carpinifolia* Rupp. ex Suckow
U. glabra Huds.
U. laevis Pall.
U. pumila L.
Urtica cannabina L.
U. dioica L.
U. urens L.
Utricularia minor L.
U. vulgaris L.
- Vaccaria hispanica* (Mill.) Rauschert
Vaccinium myrtillus L.
V. uliginosum L.
V. vitis-idaea L.
Valeriana officinalis L.
V. sambucifolia Mikan fil.
V. tiliifolia Troitzk.
V. wolgensis Kazak.
Vallisneria spiralis L.
Ventenata dubia (Leers) Coss.
Verbascum densiflorum Bertol.
V. lychnitis L.
V. nigrum L.
V. phlomoides L.
V. phoeniceum L.
V. thapsus L.
V. marschallianum Ivanina et Tzvel.
Veronica acinifolia L.
V. agrestis L.
V. anagallis-aquatica L.
V. arvensis L.
V. beccabunga L.
V. cardiocarpa (Kar. et Kir.) Walp.
V. chamaedrys L.
V. filiformis Smith
V. gentianoides Vahl
- V. longifolia* L.
V. officinalis L.
V. opaca Fries
V. peregrina L.
V. persica Poir.
V. polita Fries
V. prostrata L.
V. scutellata L.
V. serpyllifolia L.
V. spicata L.
V. teucrium L.
V. verna L.
Viburnum lantana L.
V. lentago L.
V. opulus L.
Vicia angustifolia Reichard
V. biennis L.
V. cassubica L.
V. cracca L.
V. dumetorum L.
V. hirsuta (L.) S.F. Gray
V. sativa L.
V. sepium L.
V. sylvatica L.
V. tenuifolia Roth
V. tetrasperma (L.) Schreb.
V. villosa Roth
Vinca minor L.
Vincetoxicum hirundinaria Medik.
V. rossicum (Kleop.) Barbar.
Viola arenaria DC.
V. arvensis Murr.
V. canina L.
V. collina Bess.
V. epipsila Ledeb.
V. hirta L.
V. mirabilis L.
V. odorata L.
V. palustris L.
V. persicifolia Schreb.
V. riviniana Reichenb.
V. tricolor L.
V. × wittrockiana Gamg }
Viscaria vulgaris Bernh. }
Vitis vinifera L.
- Xanthium albinum* (Wild.) H. Scholz
X. spinosum L.
X. strumarium L.
Xeranthemum annuum L.
- Zannichellia palustris* L.
Zea mays L.
Zizania latifolia (Griseb.) Stapf

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Губанов И.А., Старостин Б.А., Тихомиров В.Н. Флора и растительность Московской области (История изучения и аннотированная библиография). М.: МГУ, 1972. 288 с.
2. Кауфман Н.Н. Московская флора, или описание высших растений и ботанико-географический обзор Московской губернии. М., 1866. 737 с.
3. Петунников А.Н. Критический обзор Московской флоры. Ч. 1 // Ботан. зап., изд. при Ботан. саде СПб. ун-та. 1896. Т. 6, вып. 13. С. 1–121.
4. Петунников А.Н. Критический обзор Московской флоры. Ч. 2 // Тр. СПб. о-ва естествоиспыт. Отд. биол. 1900. Т. 30, вып. 3. С. 1–142; Ч. 3 // Там же. 1901. Т. 31, вып. 3. С. 1–187.
5. Сырейщиков Д.П. Иллюстрированная флора Московской губернии. М. Ч. I. 1906. 274 с.; Ч. II. 1907. 425 с.; Ч. III. 1910. 397 с.; Ч. IV. 1914. 191 с.
6. Ворошилов В.Н., Скворцов А.К., Тихомиров В.Н. Определитель растений Московской области. М.: Наука, 1966. 367 с.
7. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб.: Мир и семья – 95, 1995. 990 с.

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

SUMMARY

Shwetsov A.N. The synopsis of the flora in the area of Moscow

The list of the vascular plants of the city flora is presented. The list includes 1443 species belonging to 619 genera and 128 families.

ИММУНОХИМИЧЕСКИЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ЗЛАКОВ И ДВУДОЛЬНЫХ

В.Ф. Семихов, Л.П. Арефьева, О.А. Новожилова

Происхождение и эволюция цветковых растений – одна из фундаментальных проблем ботаники. В рамках этой проблемы филогенетические взаимоотношения одно- и двудольных растений продолжают оставаться остродискуссионными. Наряду с традиционной точкой зрения о происхождении однодольных от двудольных [1] обсуждаются другие гипотезы относительно происхождения однодольных и двудольных растений [2–5]. Предпринимаются попытки разделить цветковые растения на принципиально другие группы. Например, морфологический анализ цветковых растений, проведенный Н. Huber [по 6, 7] и поддержанный данными по веществам вторичного обмена [6, 7], позволил автору делить цветковые растения на две группы: Magnoliidae (Nymphaeiflorae, Magnoliiflorae, Ranunculiflorae, Caryophylliflorae) и Rosidae–Dilleniidae (в смысле Cronquist, [8]). Н. Huber отрицает, что самый большой провал среди покрытосеменных связан с однодольными, и присоединяет однодольные к первой группе. К. Kubitzki [7] показал, что Magnoliidae–Caryophyllidae–Monocotyledonae резко отличаются по составу веществ вторичного обмена от Hamamelididae–Dilleniidae–Rosidae–Asteridae, и предполагает, что обе группы возникли одновременно от общего предка. Красилов В.А. [9] развивает идею о полифилетическом происхождении цветковых растений.

Проблема взаимоотношений однодольных и двудольных требует дополнительно исследования и использования независимых подходов. Одним из них, нашедших достаточно широкое использование в систематике растений, является иммунохимический. Иммунохимические взаимоотношения между однодольными и двудольными растениями уже рассматривались в некоторых работах [10–12]. Однако в этих исследованиях антисыворотки не подвергались оценке на степень их специфичности.

Из опыта предшествующих исследований по выявлению иммунохимических отношений внутри семейства злаков было установлено, что для решения тех или иных таксономических задач первостепенное значение имеет подбор антисывороток по специфичности [13, 14]. Использование 29 антисывороток, полученных к альбуминоглобулиновой фракции белка семян (АГФ), относящихся к 14 трибам (по Н.Н. Цвелеву [15]), показало их разную специфичность. Одни дают реакцию частичной идентичности в пределах рода (антисыворотка *Brachypodium sylvaticum*), другие – специфичны для трибы (антисыворотка *Bromopsis inermis*), подсемейства (антисыворотка *Schismus arabicus*) или для группы близких подсемейств (антисыворотка *Zea mays*). Была выделена также группы неспецифичных антисывороток: к белкам семян *Trachynia distachya*, *Triticum aestivum*, *Poa pratensis*, *Festuca pratensis*, *Danthonia riabuschinskii*, дающих реакции частичной идентичности с представителями всех под-

семейств злаков. Изучение иммунохимических отношений злаков с другими однодольными [16] показало, что только неспецифичные антисыворотки дают реакцию частичной идентичности с представителями других порядков и подклассов. Более специфичные антисыворотки (к белкам семян *Olyra latifolia* и *Pleiolobus distichus* – бамбуки; *Schismus arabicus* – арундиноидные злаки) давали гетерологические реакции или демонстрировали отсутствие реакций с представителями однодольных. Была установлена еще одна очень важная деталь. Неспецифичные антисыворотки ведут себя неодинаково с представителями разных семейств и порядков однодольных. Например, антисыворотка *Trachynia distachya* дает хорошо выраженные реакции с представителями порядков *Juncales* и *Cyperales*, а антисыворотка *Dendrocalamus sikkimensis* реакций не дает. Антисыворотка *D. sikkimensis* дает мощную реакцию с представителями *Pandanales*, а антисыворотка *Poa pratensis* реакции не дает и т.д. Из экспериментов следует, что, во-первых, при уточнении иммунохимических связей с другими семействами необходимо работать только с неспецифичными антисыворотками, представляющими несколько подсемейств злаков. Во-вторых, необходимо иметь достаточно большую выборку антигенов (на родовом уровне), поскольку далеко не все роды одного семейства дают реакцию на ту или иную антисыворотку. При соблюдении этих условий можно избежать ошибочных таксономических заключений.

Имунохимическое изучение 133 видов однодольных из 31 семейства, представляющих 15 порядков (по А.Л. Тахтаджяну [1]), показало, что злаки иммунохимически достаточно тесно связаны с представителями из разных порядков, надпорядков и даже подклассов однодольных: *Liliales* (*Lilianaes*), *Juncales*, *Cyperales* (*Juncanaes*), подкласс *Liliidae*; *Areciales* (*Arecanaes*) и *Typhales* (*Typhanaes*), подкласс *Arecidae* [16]. Что касается *Commelinales*, то большинство представителей *Commelinaceae* (из 7 видов) демонстрировали очень слабые реакции, а представители *Centrolepidaceae* (2 вида) и *Restionaceae* (1 вид) реакций не давали. I. Bergner, U. Jensen [12], используя антисыворотки к белкам семян *Typha latifolia* и *Sparganium erectum*, обнаружили тесные филогенетические связи с представителями *Pandaflorae* и *Zingiberiflorae*, а также с *Juncales*, *Cyperales*, *Poales* (*Poaceae*), однако не было обнаружено иммунохимического сходства с *Commelinaceae*. Полученные иммунохимические данные не подтверждают, ни одну из ныне существующих систем однодольных, в которых злаки сближаются с ними или другими семействами и порядками. Ни у одного из таксонов, семена представителей которых использовали в эксперименте, не обнаружен компонент, идентичный тому, который был назван иммунохимическим радикалом злаков и представляет собой антиген глобулиновой природы, обнаруженной у представителей всех подсемейств злаков [17]. Правда, у отдельных однодольных имеется компонент, близкий к нему, но не идентичный. В связи с иммунохимическими данными, а также сходством аминокислотного состава семян более приемлемой кажется точка зрения, что злаки вместе с *Liliales*, *Juncales*, *Cyperales*, *Typhales*, *Areciales*, возможно, и с некоторыми другими порядками произошли из одной или группы близкородственных биохимически слабо дифференцированных таксонов более или менее одновременно.

В связи с разными мнениями о взаимоотношениях однодольных и двудольных (однодольные происходят от двудольных; двудольные происходят от однодольных; и те и другие возникли независимо от более или менее далеких или, наоборот, более или менее близких предков [2]; нетрадиционное деление покрытосеменных на другие таксоны, чем однодольные и двудольные (H. Huber [по [6]); полифилитическое происхождение порядков внутри однодольных и двудольных [9]) является целесообразным исследовать иммунохимические отношения между однодольными и двудольными, используя антисыворотки к белкам одного семейства (*Poaceae*). И на этом примере, с учетом данных по иммунохимическому взаимоотношению злаков с другими однодольными, оценить перспективность тех или иных гипотез происхождения однодольных и их взаимоотношений с двудольными.

Исследовали солерастворимые белки семян 224 видов из 89 семейств, представляющих 51 порядок двудольных [1]. Подкласс Magnoliidae. Порядок Magnoliales. Сем. Magnoliaceae (*Magnolia* (2 вида), *Magnolietia*, *Michelia*). Порядок Annonales. Сем. Annonaceae (*Annona*, *Artabotrys*, *Asimina*, *Cananga*, *Cleistopholis*, *Polyalthia* (2 вида)). Порядок Illiciales, сем. Schisandraceae (*Kadsura*). Порядок Laurales. Сем. Lauraceae (*Cinnamomum* (2), *Evodia*, *Lindera*, *Litsea*, *Machilus*, *Persea*, *Phoebe*). Порядок Piperales. Сем. Piperaceae (*Peperomia*, *Piper*). Порядок Aristolochiales. Сем. Aristolochiaceae (*Aristolochia*, *Asarum*). Подкласс Ranunculidae. Порядок Ranunculales. Сем. Lardizabalaceae (*Akebia*, *Decaisnea*, *Stauntonia*). Сем. Menispermaceae (*Stephania*, *Menispermum*). Сем. Ranunculaceae (*Aconitum*, *Actaea*, *Anemone*, *Caltha*, *Clematis*, *Pulsatilla*, *Ranunculus*). Порядок Papaverales. Сем. Papaveraceae (*Papaver*). Сем. Fumariaceae (*Dicentra*). Подкласс Caryophyllidae. Порядок Caryophyllales. Сем. Phytolaccaceae (*Hillieria*, *Phytolacca* (2), *Rivina*). Сем. Portulacaceae (*Portulaca*). Сем. Basellaceae (*Basella*). Сем. Cactaceae (*Cleistocactus*). Сем. Caryophyllaceae (*Dianthus* (2 вида)). Сем. Chenopodiaceae (*Beta*). Порядок Polygonales. Сем. Polygonaceae (*Eriogonum*). Порядок Plumbaginales. Сем. Plumbaginaceae (*Armeria*). Подкласс Hamamelididae. Порядок Trochodendrales. Сем. Trochodendraceae (*Trochodendron*). Порядок Eucommiales. Сем. Eucommiaceae (*Eucommia*). Порядок Hamamelidales. Сем. Hamamelidaceae (*Fothergilla*, *Hamamelis*). Порядок Buxales. Сем. Buxaceae (*Sarcococca*). Порядок Betulales. Сем. Betulaceae (*Betula*). Подкласс Dilleniidae. Порядок Theales. Сем. Theaceae (*Camellia*, *Eurya*, *Stewartia*), сем. Clusiaceae (*Cussonia*). Порядок Ochnales. Сем. Ochnaceae (*Ochna*). Порядок Ericales. Сем. Clethraceae (*Clethra*). Сем. Ericaceae (*Daboecia*, *Monotropa*, *Rhododendron*). Сем. Empetraceae (*Empetrum*). Порядок Ebenales. Сем. Styragaceae (*Halesia*, *Pterostyrax*, *Styrax* (2)). Сем. Ebenaceae (*Diospyros*). Порядок Primulales. Сем. Myrsinaceae (*Ardisia*). Сем. Primulaceae (*Anagallis*, *Androsace*, *Cortusa*, *Dodecatheon*, *Lysimachia*, *Primula*, *Samolus*, *Sredinskya*). Порядок Violales. Сем. Flacourtiaceae (*Olmediella*, *Poliothyrsis*). Сем. Violaceae (*Hymenanthera*, *Viola*). Сем. Passifloraceae (*Passiflora*). Сем. Caricaceae (*Carica*). Порядок Tamaricales. Сем. Frankeniaceae (*Frankenia*). Порядок Begoniales. Сем. Datisceae (*Datisca*). Порядок Capparales. Сем. Capparaceae (*Cleome*, *Dactylaena*). Сем. Brassicaceae (*Arabis* (2), *Erysimum*). Сем. Resedaceae (*Reseda*). Порядок Bixales. Сем. Bixaceae (*Bixa*). Сем. Cochlospermaceae (*Cochlospermum*). Сем. Cistaceae (*Cistus*, *Halimium*, *Fumana*, *Tuberaia*). Порядок Malvales. Сем. Elaeocarpaceae (*Elaeocarpus* (2), *Sloanea* (2)). Сем. Tiliaceae (*Hainania*). Сем. Sterculiaceae (*Abroma*, *Brachychiton*, *Firmiana*, *Hermannia*, *Melhania*, *Melochia*, *Sterculia*). Сем. Malvaceae (*Alcea*, *Althaea*, *Palaua*). Порядок Urticales. Сем. Urticaceae (*Parietaria*). Порядок Euphorbiales. Сем. Euphorbiaceae (*Acalypha*, *Aleurites*, *Antidesma*, *Baloghia*, *Beyeria*, *Croton*, *Euphorbia*, *Homalanthus*, *Mallotus*, *Manihot*, *Mercurialis*, *Picrodendron*, *Ricinus*, *Sapium*, *Securingea*). Порядок Thymelaeales. Сем. Thymelaeaceae (*Daphne*, *Pimelea*). Подкласс Rosidae. Порядок Cunoniales. Сем. Cunoniaceae (*Cunonia*). Порядок Saxifragales. Сем. Crassulaceae (*Crassula*, *Sedum*). Сем. Frankoaceae (*Frankoa*). Порядок Gunnerales. Сем. Gunneraceae (*Gunnera*). Порядок Rosales. Сем. Rosaceae (*Crataegus*, *Cercocarpus*, *Exochorda*, *Kerria*). Порядок Myrtales. Сем. Myrtaceae (*Calothamnus*). Порядок Haloragales. Сем. Haloragaceae (*Haloragis*). Порядок Fabales. Сем. Fabaceae (*Albizia*, *Cercis*, *Medicago* (2), *Moghania*, *Psoralea*, *Oxytropis*, *Rhynchosia*, *Vigna*). Порядок Sapindales. Сем. Staphyleaceae (*Staphylea*). Сем. Sapindaceae (*Xanthoceras*). Сем. Aceraceae (*Acer*). Порядок Rutales. Сем. Zygophyllaceae (*Zygophyllum*). Сем. Anacardiaceae (*Cotinus*, *Choerospondias*). Порядок Celastrales. Сем. Aquifoliaceae (*Ilex*). Порядок Rhamnales. Сем. Rhamnaceae (*Paliurus*, *Rhamnus* (2)). Порядок Vitales. Сем. Vitaceae (*Ampelopsis*, *Cayratia*, *Cissus*, *Parthenocissus*, *Vitis*). Порядок Hydrangeales. Сем. Escalloniaceae (*Escallonia*). Сем. Montiniaceae (*Montinia*). Сем. Hydrangeaceae (*Dichroa*, *Philadelphus*). Порядок Cornales. Сем. Davidiaceae (*Davidia*). Сем. Cornaceae (*Cornus*, *Swida*, *Cynoxylon*). Сем. Aucubaceae (*Aucuba*). Сем. Alangiaceae (*Alangium*). Порядок Apiales. Сем. Araliaceae (*Acanthopanax*, *Aralia*, *Brassaia*, *Fatsia*, *Hedera*, *Kalopanax*, *Schefflera*). Сем. Apiaceae (*Aegopodium*, *Aethusa*, *Athamanta*, *Angelica*, *Bifora*, *Caphopnyllum*, *Cnidium*, *Eryngium*

(2), *Levisticum*, *Smyrnium*, *Torilis*). Порядок *Dipsacales*. Сем. *Viburnaceae* (*Viburnum*). Сем. *Sambucaceae* (*Sambucus*). Подкласс *Lamiidae*. Порядок *Boraginales*. Сем. *Boraginaceae* (*Anchusa*). Порядок *Scrophulariales*. Сем. *Scrophulariaceae* (*Castilleja*, *Penstemon*, *Veronica*). Сем. *Acanthaceae* (*Acanthus*). Сем. *Gesneriaceae* (*Ramonda*, *Streptocarpus*). Порядок *Hippuridales*. Сем. *Hippuridaceae* (*Hippuris*). Порядок *Lamiales*. Сем. *Lamiaceae* (*Melissa*, *Ocimum*, *Salvia*, *Scutellaria*, *Stachys*). Подкласс *Asteridae*. Порядок *Campanuales*. Сем. *Campanulaceae* (*Campanula* (2 вида)). Порядок *Asterales*. Сем. *Asteraceae* (*Ageratum*, *Agasyllis*, *Aster*, *Centaurea*, *Chrysanthemum*, *Crepis*, *Dahlia*, *Erigeron*, *Hymenoxys*, *Pyrethrum*, *Rudbeckia*).

Семена для исследований были получены из различных источников. Основная часть получена по делектусу из двух-трех пунктов для каждого вида с тем, чтобы была возможность сравнить между собой образцы и избежать грубых ошибок. Следует отметить, что при работе методом двойной иммунодиффузии установлено, что за немногим исключением белки внутри одного рода серологически идентичны [10, 14, 18].

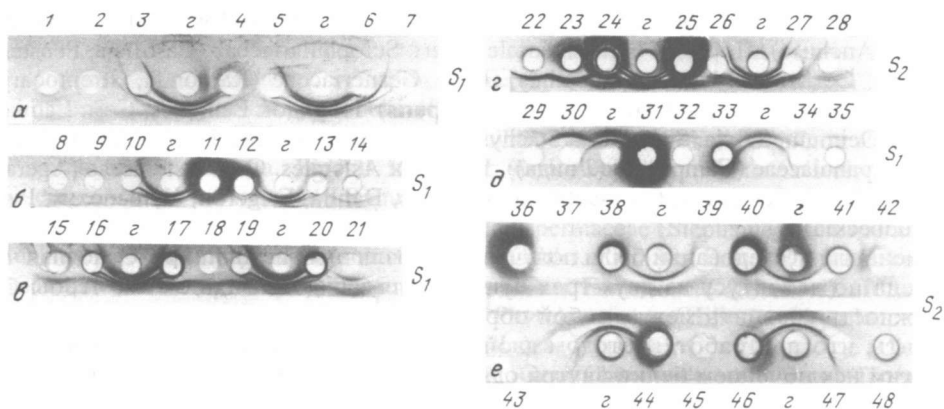
Для исследования антигенных свойств семена очищали от семенных оболочек и цветковых чешуй, размалывали на шаровой мельнице типа КМ, с тониной помола 0,5 мм. Солеорастворимую фракцию белков (альбумины и глобулины) извлекали путем двукратной экстракции 1М NaCl на фосфатном буфере (pH 7,0) при комнатной температуре и хранили в холодильнике в течение недели. Все кроличьи антисыворотки были получены в отделе биохимии ВНИИ растениеводства им. Н.И. Вавилова по схеме, принятой для растительных белков [19]. В работе использован метод двойной иммунодиффузии в геле агарозы в двух вариантах: на предметных стеклах, позволяющих одновременно проводить анализ большого числа образцов; модифицированная реакция крестом [14].

Для исследования иммунохимических отношений злаков с двудольными (по опыту работы с одидольными) были использованы три неспецифичных антисыворотки: к белкам семян *Dendrocalamus sikkimensis*, представителя самого древнего подсемейства злаков – бамбуков; к белкам семян *Danthonia giabuschinskii*, относящейся к арундиноидным злакам) (род *Danthonia* некоторые авторы [20, 21] считают очень древним); к белкам семян *Poa pratensis*, представляющего фестукоидные злаки. Эти антисыворотки проявили себя как наиболее работающие в экспериментах с однодольными. При сравнительном анализе реакции антигенов критерием идентичности служит общность их линий преципитации с гомологической реакцией. Наличие "шпор" и ослабление линий преципитации свидетельствует о частичной идентичности, а пересечение и отсутствие линий преципитации указывает на неидентичность испытуемых антигенов белкам-антисенам гомологичной реакции.

Исследование иммунохимических отношений злаков с двудольными показало, что, во-первых, двудольные дают во многих случаях хорошие реакции с использованными антисыворотками, хотя антисыворотки и существенно различаются между собой по способности давать реакции. Так, подсчет относительного числа видов, дающих реакцию частичной идентичности, показал, что антисыворотки *D. giabuschinskii*, *D. sikkimensis* и *P. pratensis* реагируют с исследованными видами неодинаково, соответственно 41, 36 и 21%. Во-вторых, реакции частичной идентичности разного качества дают представители всех подклассов *Magnoliopsida*.

В подклассе *Magnollidae* изучены семена растений 24 видов, относящихся к 6 семействам. Со всеми тремя антисыворотками имеются реакции частичной идентичности разной степени идентичности. В большинстве случаев реакции носят диффузный характер и выражены очень слабо, как, например, у представителей сем. *Magnoliaceae* и *Annonaceae* (см. рисунок, а), либо отсутствуют. В отдельных случаях получены хорошие реакции, например, у *Artobotris hexapetalus* с антисывороткой *D. sikkimensis*.

В подклассе *Ranunculidae* исследованы 14 видов, относящихся к 5 семействам.



Иммунохимический анализ АГФ белков семян двудольных (а - е)

Сем. Magnoliaceae: 1 – *Magnolia sieboldii*; 2 – *Michelia plitypetala*; 3 – *Manglietia inelgniba*; 4 – *Kadsura japonica*; сем. Annonaceae: 5 – *Cananga odorata*; 6 – *Cleistopholis patens*; 7 – *Artabotrys hexapetalus*; 43 – *Persea indica* (Lauraceae); сем. Ranunculaceae: 8 – *Pulsatilla patens*; 9 – *Ranunculus repens*; сем. Menispermaceae: 10 – *Menispermum dahuricum*; 38 – *Stephania ceperutha*; 11 – *Papaver orientale* (Papaveraceae); 12 – *Dicentra spectabilis* (Fumariaceae); 13 – *Davidia involuciata* (Davidiaceae); 14 – *Fothegilla montiega* (Hamamelidaceae); 15 – *Phytolacca esculenta* (Phytolaccaceae); 16 – *Cleistocactus smaragdiflorus* (Cactaceae); 17 – *Portulaca oleracea* (Portulacaceae); 18 – *Dianthus deltoides* (Caryophyllaceae); 19 – *Cochlospermum religiosum* (Cochlospermaceae); 20 – *Beta vulgaris* (Chenopodiaceae); 21 – *Basella rubra* (Basellaceae); сем. Flacourtiaceae; 22 – *Poliothyrsis sinensis*; 23 – *Olmediella Betschleriana*; сем. Violaceae; 24 – *Hymenanthera angustifolia*; 25 – *Viola cornuta*; 26 – *Bixa Orellana* (Bixaceae); сем. Cistaceae: 27 – *Cistus populifolius*; 28 – *Tuberaria guttata*; 41 – *Cleome spinosa* (Capparaceae); сем. Fabaceae: 29 – *Maghania strobilifera*; 30 – *Medicago granadensis*; 31 – *Psoralea americana*; 32 – *Vigna angularis*; 33 – *Phynchosia volubilis*; 35 – *Cercis canadensis*; 42 – *Albizia julibrissins*; 34 – *Montinia calabula*; сем. Asteraceae: 36 – *Centaurea americana*; 37 – *Crepis pyrenoica*; 39 – *Ageratum mexicanum*; 40 – *Salvia glutinosa*; 45 – *Stachys alupeccuros*; 46 – *Melissa officinalis*; 47 – *Scutellaria lehmanni*; 48 – *Ocinum sauctium*, 2 – гомологическая реакция

Антисыворотки на АГФ семян: S₁ – *Danthonia riabuschinskii*; S₂ – *Dendrocalamus sikkimensis*

Реакция обнаружена со всеми антисыворотками, но в большинстве случаев они выражены слабо, например, у сем. Ranunculaceae, Menispermaceae (см. рисунок, б), Lardizabalaceae, или отсутствуют.

В подклассе Caryophyllidae исследованы 12 видов из 8 семейств. Представители этого порядка (сем. Caryophyllaceae, Chenopodiaceae, Portulacaceae) дают хорошо выраженные реакции частичной идентичности прежде всего с *D. riabuschinskii* (см. рисунок, в) и *D. sikkimensis*. Все они представляют порядок Caryophyllales.

В подклассе Hamamelididae исследованы 6 видов из 5 семейств. Представители этого подкласса в ряде случаев дают слабые, но хорошо выраженные реакции (сем. Hamamelidaceae, см. рисунок, г) с сыворотками *D. riabuschinskii* и *D. sikkimensis*.

Подкласс Dilleniidae в исследованиях представлен наиболее полно: 77 видами из 29 семейств. Во многих случаях представители этого подкласса дают очень хорошие реакции, сопоставимые с реакциями однодольных со злаками (сем. Flacourtiaceae, Violaceae, надпорядок Violanae, Bixaceae, Cistaceae, надпорядок Malvanae) (см. рисунок, з), а также Theaceae, надпорядок Theanae, Ericaceae, надпорядок Ericanae. Представители сем. Euphorbiaceae, Sterculiaceae, Malvaceae и некоторые другие) дают диффузные реакции.

Подкласс Rosidae в исследованиях представлен также довольно полно: 65 видами из 27 семейств. В ряде случаев представители подкласса дают хорошие реакции частичной идентичности со всеми тремя антисыворотками, например *Maghonia strobilifera*, *Medicago granadensis* (Fabaceae). В большинстве случаев реакции со

злаковыми сыворотками слабые или диффузные, как, например, у сем. Fabaceae (см. рисунок, д), а также сем. Apiaceae, Vitaceae.

Подкласс Lamiidae представлен 13 видами из 7 семейств. Реакции со злаковыми антисыворотками либо слабые (сем. Lamiaceae, см. рисунок, е) либо отсутствуют.

Подкласс Asteridae представлен 13 видами из 2 семейств. Реакции либо диффузные (сем. Asteraceae, см. рисунок, е), либо отсутствуют.

На втором этапе исследования была проведена реакция модифицированного креста с целью выявления иммунохимического компонента, близкого к "иммунохимическому радикалу" злаков. Были использованы антисыворотки *Poa pratensis*, *Dendrocalamus sikkimensis* и *Danthonia giabuschinskii*. В качестве антигенов использовали солерастворимые белки семян видов, которые, во-первых, в реакциях двойной иммунодиффузии на предметных стеклах давали достаточно хорошо выраженные реакции частичной идентичности; во-вторых, учитывалась представленность систематических групп с целью охватить большее число видов из разных порядков.

Из двудольных были взяты 10 видов: *Michella plotyretula* (сем. Magnoliaceae); *Artabotrys hexapetalus*, *Polyaltha pumfii* (Annonaceae); *Caltha palustris* (Ranunculaceae); *Fothergilla monticola* (Hamamelidaceae); *Basella rubra* (Chenopodiaceae); *Hermannia denudata* (Sterculiaceae); *Mallotus japonicus* (Euphorbiaceae); *Rhamnus lililis* (Rhamnaceae); *Delonix regia* (Fabaceae) на антисыворотку к *Danthonia giabuschinskii*. Хорошая реакция, но не с главным компонентом, обнаружена только для *Basella rubra*; слабая реакция — для *Caltha palustris* и очень слабая для нескольких видов, в том числе *Michella plotyretula*.

Было показано, что двудольные во многих случаях дают хорошие реакции с антисыворотками, полученными к солерастворимым белкам злаков. Это согласуется с данными других авторов. Так, U. Jensen и С. Buttner [10] изучали серологические отношения 146 видов из 20 семейств покрытосеменных (в том числе из трех семейств однодольных; Araceae, Liliaceae, Poaceae) с антисыворотками к белкам семян *Aquilegia vulgaris* (Ranunculaceae) и *Digitalis purpurea* (Scrophulariaceae). Получены реакции с представителями почти всех семейств. По оценке авторов, однодольные занимают промежуточное положение по степени иммунохимической близости к Ranunculaceae (ближе, чем целый ряд семейств двудольных). В наших экспериментах уже в качестве антигенов представители Ranunculaceae дают реакции со злаковыми антисыворотками (рисунок, б). U. Jensen, В. Greven [11] с помощью антисыворотки к легиминоподобным белкам семян *Magnolia tripetala* выявляли наличие реакции с белками семян 214 видов из 92 семейств покрытосеменных (в основном двудольных). Среди однодольных высокое иммунохимическое сходство демонстрируют представители сем. Asphodelaceae. В наших экспериментах белки семян представителей сем. Magnoliaceae дают реакцию со злаковыми антисыворотками (рисунок, а). Таким образом, позитивные иммунохимические связи между однодольными и двудольными можно считать установленным фактом. Вместе с тем надо отметить, что антисыворотки на белки семян злаков по иммунохимическим признакам не выявляют деление двудольных на две резко отличающиеся группы: Magnoliidae плюс однодольные и Rosidae-Dilleniidae, как это утверждает Н. Huber [по 6]. А разные по качеству реакции с представителями подклассов Caryophyllidae и Dilleniidae, с одной стороны, (хорошо выраженные реакции частичной идентичности, близкие по качеству к реакциям злаков с однодольными) и подклассов Magnoliidae, Rosidae, Lamiidae и Asteridae, с другой, (реакции в большинстве случаев диффузные или слабые, отсутствие реакции), дают основание сомневаться в справедливости заключения В.И. Курбатского [3] о резко различающихся предшественниках двудольных и однодольных. Скорее можно предположить, что неодинаковая реакция представителей разных подклассов двудольных со злаковыми антисыворотками, как и между разными подклассами двудольных, установленная U. Jensen и С. Buttner [10], связана с тем, что подклассы двудольных и однодольные происходят

от разных групп проангиоспермовых, находящихся (или находившихся) в разной филогенетической близости друг к другу.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований. Проект № 96-04-48369.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. 439 с.
2. Хохлаков А.П. Соматическая эволюция однодольных. М.: Наука, 1975. 196 с.
3. Курбатский В.И. К происхождению однодольных // Проблемы макроэволюции. М.: МОИП, 1988. С. 76–77.
4. Nair P.K.K. Pollen morphology, plant taxonomy and evolution // *Rheede*. 1991. Vol. 2, N 1. P. 78–83.
5. Troitsky A.V., Melekhovets Yu.F., Rakhimova G.M. et al. Angiosperm origin and early stages of seed plant evolution deduced from rRNA sequence comparisons // *J. Mol. Evol.* 1991. Vol. 32, N 3. P. 253–261.
6. Kubitzki K., Gottlieb O.R. Micromolecular patterns and the evolution and major classification of angiosperms // *Taxon*. 1984. Vol. 33, N 3. P. 375–391.
7. Kubitzki K. Chemosystematische Aspekt der friihen Angiospermen–Differenzierung // *Stapfia*. 1992. Bd. 8. S. 33–58.
8. Cronquist A. An integrated system of classification of flowering plants. N.Y.: Columbia Univ. press, 1981. 1262 p.
9. Красилов В.А. Происхождение и ранняя эволюция цветковых растений. М.: Наука, 1989. 263 с.
10. Jensen U., Buttner C. The distribution of storage proteins in Magnoliophytina (Angiosperms) and their serological similarities // *Taxon*. 1981. Vol. 30, N 2. p. 404–419.
11. Jensen U., Grewen B. Serological aspects and phylogenetic relationships of the Magnoliidae // *Ibid.* 1984. Vol. 33, N 4. P. 563–577.
12. Bergner I., Jensen U. Phyto-serological contribution to the systematic placement of Typhales // *Nord. J. Bot.* Vol. 8, N 5. P. 447–456.
13. Конарев А.В., Семихов В.Ф., Примак С.П., Арефьева Л.П. Серологический подход к оценке родства видов сем. Роасеае // *Раст. ресурсы*. 1984. Вып. 1. С. 9–17.
14. Семихов В.Ф., Арефьева Л.П., Новожилова О.А., Прусаков А.Н. Серологический подход к решению проблем систематики сем. Роасеае // *Изв. АН СССР. Сер. биол.* 1990. N 5. С. 673–681.
15. Цвелев Н.Н. Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. 788 с.
16. Арефьева Л.П., Семихов В.Ф., Прусаков А.Н. Иммунохимическое изучение белков семян представителей семейств однодольных // *Систематика и эволюция злаков*. Краснодар: Кубан. ун-т, 1991. С. 11–12.
17. Арефьева Л.П., Семихов В.Ф., Новожилова О.А., Прусаков А.Н. Изучение иммунохимических отношений злаков с однодольными // *Изв. РАН. Сер. биол.* 1993. N 3. С. 376–384.
18. Гаурилюк И.П. Иммунохимия запасных глобулинов семян двудольных растений: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1986. 52 с.
19. Гаурилюк И.П., Губарева Н.К., Конарев В.Г. Выделение, фракционирование белков, используемых в геномном анализе культурных растений // *Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. ВИР*. 1973. Т. 52, вып. 1. С. 157–164.
20. De Wet J.M.J. The genus *Danthonia* in grass phylogeny // *Amer. J. Bot.* 1954. Vol. 41, N 3. P. 204–211.
21. Цвелев Н.Н. Система злаков (Роасеае) и их эволюция. Л.: Наука, 1987. 74 с.

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

SUMMARY

Semikhov V.F., Arefyeva L.P., Novozhilova O.A. On immunochemical relationships of grasses with dicotyledons

The immunochemical relations of 224 species from 89 families of all subclasses with 3 grass antisera received to salt soluble proteins of *Dendrocalamus sikkimensis* (Bambuseae), *Poa pratensis* (Festucoideae), *Danthonia riabuschinskii* (Arundinoideae) were investigated. The representatives of all Magnoliopsida subclasses were shown to give the reactions of partial identity. But the quality of these reactions differed between subclasses. The representatives of subclasses Caryophyllidae and Dilleniidae were especially distinguished because of their well, expressed reactions. The different reaction of Dicotyledons from different subclasses with grass antisera is supposed to connect with the fact that subclasses of dicotyledons and monocotyledons originate from different groups of proangiosperms with different phylogenetic proximity between these groups.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ РАЗНЫХ ФОРМ ЦЕОЛИТА В СОСТАВЕ СУБСТРАТОВ ПРИ ВЫРАЩИВАНИИ ТРОПИЧЕСКИХ РАСТЕНИЙ

Г.И. Шахова, Л.И. Возна, Е.Н. Соловьева

Цеолит – природный материал вулканогенных туфов, обладающий рядом ценных свойств, делающих его перспективным для применения в народном хозяйстве. Для цеолита характерна высокая адсорбционная и селективная ионообменная способность, что позволяет рассматривать его как почвоулучшитель сорбционного типа [1–3]. Кроме того, он содержит целый ряд элементов питания, таких как калий, кальций, магний, железо, цинк, марганец и др.

Работы по применению цеолитов в растениеводстве и животноводстве начались почти сразу после их открытия [2, 4, 8]. Имеются положительные данные по использованию цеолита в грунтовых теплицах при выращивании овощей и цветочных культур на срезку [5, 6]. В Болгарии на основе цеолита для тепличных хозяйств создан субстрат "Балканин" [3].

Перспектива использования цеолитов для приготовления субстратов в культуре закрытого грунта достаточно актуальна, поскольку все острее встает вопрос замены естественных грунтов, предотвращения вымывания элементов минерального питания из почв, а также поиска путей экономного расходования удобрений и рабочей силы. Это особенно важно для ботанических садов, где большое число ценных тропических и субтропических растений содержится в горшечной культуре.

Поиски субстратов, способных обеспечить решение этих проблем, и побудило нас к изучению возможности использования цеолитов в качестве составной части субстратов при выращивании тропических и субтропических растений в горшечной культуре. Тем более что, судя по литературе, этот вопрос малоизучен.

Мы в течение четырех лет в оранжерее ГБС РАН проводили испытания разных форм цеолита Сокирницкого месторождения: природного, необогащенного и двух форм модифицированного – обогащенного азотом (N-форма) и азотом и фосфором (NP-форма). Модифицированные цеолиты получены по технологии ГИТСХ, в основе которой лежит обработка природного цеолита фосфорнокислыми и азотсодержащими растворами [6]. Валовое содержание макроэлементов в обогащенных цеолитах следующее: N-цеолит (N-ц) – 0,48% азота; NP-цеолит (NP-ц) – 0,48% азота, 0,30% фосфора; природный, необогащенный цеолит (НОЦ) – N и P₂O₅ – следы.

Из органических компонентов в составе субстратов использовали стандартную земельную смесь (СЗС), состоящую из торфа, песка, листовой земли и перегноя (1,5:1:2:0,5) и листовую землю (ЛЗ). Их агрохимические показатели следующие:

	pH, в KCl	NO ₃ , мг/л	NH ₄ , мг/л	P ₂ O ₅ (по Кирсанову), мг/л	K ₂ O (по Масловой), мг/л
Листовая земля	6.55	86,4	–	906,0	1296,0
Стандартная земельная смесь	6,0	119,9	210,0	553,0	592,0

Все три формы цеолита добавляли в субстраты в двух дозах – 20 и 35% от объема. Контролем служило выращивание растений по общепринятой для этих культур технологии – в стандартной земельной смеси с еженедельными подкормками в период вегетации (0,2%-ным раствором раствора марки 18:6:18).

Таблица 1

Влияние цеолитсодержащих субстратов на рост и развитие бегоний
в 1-й и 2-й год их выращивания

Вариант опыта	Площадь 1-го листа, см ²	Число листьев на 1 растение, шт.	Общая листовая поверхность, см ²	Объем корневой системы, см ³
СЗС + подкормка (контроль)	98,0*/134,8	5,3/14,5	489,9/1768,0	73,3/160,0
ЛЗ + 20% НОЦ	99,9/115,0	7,0/15,0	699,5/1725,6	113,0/220,0
ЛЗ + 35% НОЦ	102,2/126,9	4,3/7,0	439,6/876,5	81,7/120,0
ЛЗ + 20% N-ц	116,0/186,2	4,3/12,3	521,5/2372,7	87,5/150,0
ЛЗ + 35% N-ц	126,8/189,8	6,2/19,5	791,0/3926,2	113,8/170,0
ЛЗ + 20% NP-ц	140,0/171,2	5,2/16,0	730,8/2675,6	77,0/98,6
ЛЗ + 35% NP-ц	61,6/127,7	4,7/14,5	289,4/1896,7	66,6/120,0
СЗС + 20% НОЦ	94,7/126,8	4,3/8,0	410,0/1066,0	100,0/100,0
СЗС + 35% НОЦ	30,6/105,6	6,0/15,0	183,0/1455,3	30,0/73,3
СЗС + 20% N-ц	95,4/142,0	7,0/27,0	668,3/3803,0	131,2/133,0
СЗС + 35% N-ц	49,0/114,5	7,3/22,4	359,7/2353,6	62,5/100,0
СЗС + 20% NP-ц	96,1/154,8	5,5/15,2	528,0/2225,9	85,0/115,0
СЗС + 35% NP-ц	83,6/160,0	5,3/10,8	443,0/1740,7	-/90,0
N-ц	67,6/160,2	4,0/11,7	270,2/1874,8	30,0/53,0
NP-ц	69,6/169,2	2,0/5,5	139,2/1109,5	22,5/50,0

Вариант опыта	Площадь 1-го листа, в % от контроля	Число листьев, в % от контроля	Общая листовая поверхность, в % от контроля	Объем корневой системы, в % от контроля
СЗС + подкормка (контроль)	100,0/100,0	100,0/100,0	100,0/100,0	100,0/100,0
ЛЗ + 20% НОЦ	103,4/85,0	132,1/75,0	142,8/97,6	154,2/137,5
ЛЗ + 35% НОЦ	103,8/94,1	81,1/48,3	89,7/49,6	111,5/75,0
ЛЗ + 20% N-ц	118,5/138,1	84,9/84,8	106,5/134,2	119,4/93,7
ЛЗ + 35% N-ц	129,4/140,8	117,0/134,5	161,5/222,1	155,2/106,2
ЛЗ + 20% NP-ц	142,9/127,0	98,1/110,3	149,2/151,5	105,5/61,2
ЛЗ + 35% NP-ц	62,8/94,7	88,7/100,0	59,1/107,0	90,9/75,0
СЗС + 20% НОЦ	96,1/93,8	81,2/55,2	83,7/60,3	136,4/62,5
СЗС + 35% НОЦ	31,1/78,3	113,2/103,4	37,5/82,3	40,9/45,8
СЗС + 20% N-ц	96,8/105,3	132,1/186,2	136,4/215,1	179,0/83,1
СЗС + 35% N-ц	49,7/84,9	137,7/154,5	73,4/133,1	85,2/62,5
СЗС + 20% NP-ц	97,6/104,8	103,8/114,8	107,0/125,9	116,0/71,9
СЗС + 35% NP-ц	84,9/118,7	100,0/74,5	90,4/98,4	-/56,2
N-ц	69,0/118,8	75,5/80,7	55,1/106,0	40,9/33,1
NP-ц	71,0/125,5	37,7/37,9	28,4/56,6	30,7/31,2

* В числителе – однолетние, в знаменателе – двухлетние растения.

Объектом служили однолетние укорененные черенки бегонии королевской (*Begonia rex* Putz). Повторность в опытах – трехкратная, в каждой по 10 растений. Опыт продолжатся два года, опытные растения на второй год выращивали в том же субстрате без переделки и дополнительных подкормок.

В качестве показателей реакции растений на условия опыта были взяты число листьев, общая листовая поверхность одного растения, площадь одного листа и объем корневой системы.

Изучали агрохимические свойства субстратов. В начале и конце вегетации определяли рН потенциметрически, азот нитратный с дисульфифеноловой кислотой, азот аммонийный с реактивов Несслера, фосфор подвижный по Кирсанову, калий обменный по Масловой или Кирсанову. С целью определения степени вымывания питательных веществ из субстратов те же элементы определяли в фильтрах по вариантам опыта по тем же методикам.

Полученные результаты показали, что эффективность той или иной формы цеолита зависела в значительной степени от органического компонента субстрата и от дозы цеолита в нем (табл. 1).

Использование в составе субстрата необогащенного цеолита свидетельствует, что добавление к листовой земле 20% необогащенного цеолита эффективно без дополнительных подкормок лишь в первый год выращивания растений. В конце вегетации первого года в этом варианте общая листовая поверхность, число листьев и объем корневой системы были соответственно на 42,8%, 32,1% и 54,2% выше, чем в контроле.

Добавление необогащенного цеолита к стандартной земельной смеси оказалось малоэффективным, особенно при дозе цеолита – 35%.

Рост и развитие бегоний в этом варианте опыта были или близки к контрольным (при дозе цеолита – 20%), или ниже их (при 35% дозе цеолита) (см. табл. 1).

Агрохимический анализ субстратов с необогащенным цеолитом (табл. 2) свидетельствует, что добавление природного Сокирницкого цеолита к листовой земле практически не изменяет реакцию почвенной смеси как в начале опыта, так и в процессе выращивания на ней растений. При выращивании растений на субстрате, состоящем из стандартной земельной смеси и необогащенного цеолита, происходит его подщелачивание к концу второго года на 1,4 единицы рН.

Добавление необогащенного цеолита к органическим компонентам повышает в них содержание обменного калия и снижает – подвижных фосфора и азота.

Агрохимический анализ показал, что в субстратах с необогащенным цеолитом на протяжении двух лет выращивания растений содержится достаточное количество подвижного фосфора (за счет высокого его содержания в органических компонентах) и обменного калия (за счет высокого его содержания в природном цеолите) (см. табл. 2). Что же касается обеспеченности растений азотом, то в первый год опыта субстрат из листовой земли и 20% необогащенного цеолита обеспечивает растения азотом в достаточной степени. В остальных вариантах для оптимального питания растений азота не хватает.

Таким образом, можно заключить, что на субстратах с необогащенным цеолитом одной из причин, лимитирующей развитие растений, является недостаток азота и без дополнительных азотных подкормок нельзя получить растения с высокими декоративными качествами.

Данные по росту и развитию бегоний на субстратах с использованием модифицированных цеолитов формы N и NP показывают, что наиболее эффективным оказался субстрат, состоящий из листовой земли и 35% N-цеолита. Растения, росшие на этом субстрате, имели наилучшие декоративные качества как в первый, так и во второй годы выращивания. Площадь одного листа в первый год увеличилась на 29,4%, во второй год – на 40,8%, общая листовая поверхность соответственно на 61,5% и 122,1%, число листьев – на 17,0% и 34,5% по сравнению с контролем (см. табл. 1).

Эффективными оказались также субстраты из стандартной смеси и листовой земли с добавлением 20% N-цеолита.

Более высокая эффективность субстратов с использованием в их составе N-цеолита подтверждает ранее выдвинутое предположение о том, что продуктивность растений в течение двух лет определяется главным образом способностью субстрата обеспечить их азотным питанием. Это особенно важно для таких растений, как бегонии,

Таблица 2

*pH и содержание подвижных питательных веществ в цеолитсодержащих субстратах
(в мг/л абс. сух. почвы)*

Вариант опыта	pH в KCl	NO ₃	NH ₄	P ₂ O ₅	K ₂ O		Al ⁺⁺⁺ обмен. (мг/100 г)
					кислоторастворимый	обменный	
СЗС + подкормка (контроль)	6,0*/6,2	119,9/43,7	210,0/79,4	553,3/1305,9	592,5/195,6	—**	Отсутствует
ЛЗ + 20% НОЦ	6,3/6,5	86,4/28,8	—	342,0/645,9	1147,0/—	2039,4	
ЛЗ + 35% НОЦ	6,5/6,75	60,3/26,9	—	320,0/504,0	1650,0/—	5544,8	
ЛЗ + 20% N-ц	6,95/6,7	221,5/35,3	220,5/97,9	345,7/1446,8	1009,6/169,3	2131,4	
ЛЗ + 35% N-ц	6,65/5,9	145,5/22,2	240,7/166,4	578,1/812,2	669,2/199,2	4893,7	
ЛЗ + 20% NP-ц	6,75/6,1	165,5/39,2	116,2/100,3	652,7/1179,6	999,5/189,2	3186,3	
ЛЗ + 35% NP-ц	6,45/5,75	151,9/17,6	249,1/121,0	839,6/666,6	678,3/209,2	4546,7	
СЗС + 20% НОЦ	5,4/6,7	88,6/22,2	—	401,8/843,6	615,0/—	1265,4	—
СЗС + 35% НОЦ	5,3/6,7	51,0/19,1	—	273,0/921,0	721,0/—	1974,0	—
СЗС + 20% N-ц	5,5/5,4	218,4/20,0	292,5/43,3	346,9/253,8	675,9/144,6	1725,1	Отсутствует
СЗС + 35% N-ц	5,5/4,3	181,8/13,4	427,5/69,6	427,8/292,1	519,0/193,0	2677,0	0,16
СЗС + 20% NP-ц	5,25/4,65	155,5/16,4	144,0/36,3	627,8/405,3	375,7/149,5	1994,0	1,22
СЗС + 34% NP-ц	5,2/4,45	142,8/50,9	332,0/54,4	868,5/565,1	435,5/205,4	4169,2	1,77
N-ц	5,3/3,4	отс./26,6	6496,0/2688,0	854,8/248,2	650,7/316,1	7713,0	7,9
NP-ц	5,4/3,55	отс./37,1	7910,0/5080,0	1157,8/309,6	581,6/262,6	6412,0	8,0

* В числителе — в начале, в знаменателе — в конце опыта.

** В конце опыта.

травянистые растения с высокой активностью роста и высокой потребностью в элементах питания, в первую очередь в азоте.

В вариантах с использованием в субстратах обогащенного NP-цеолита независимо от органического компонента отмечена та же тенденция – более высокие показатели роста и развития имели бегонии в варианте с дозой цеолита 20% и наблюдалось значительное их уменьшение при увеличении дозы цеолита до 35%.

Сравнительный анализ результатов опыта показал также, что субстраты из стандартной земельной смеси с модифицированным и N и NP-цеолитами оказались менее эффективными по сравнению с субстратами, в состав которых входила листовая земля.

В процессе выращивания растений происходит взаимодействие цеолитов с органическими компонентами субстратов, что оказывает влияние на их агрохимические свойства, на характер распределения компонентов минерального питания и вымывания питательных веществ из субстратов.

При добавлении обогащенных цеолитов к листовой земле в процессе выращивания растений реакция смесей почти не меняется (см. табл. 2). Однако при добавлении обогащенных цеолитов к стандартной земельной смеси происходит их подкисление (на 0,5 единиц pH), которое существенно увеличивается в процессе выращивания. Добавление NP-цеолита в состав субстратов в большей степени повышает их кислотность, чем добавление N-цеолита. В субстратах из стандартной земельной смеси с NP-цеолитом в конце опыта обнаружен обменный алюминий, который, как известно, токсичен для растений. При наличии в субстрате обменного алюминия в первую очередь страдает корневая система. По-видимому, это можно объяснить уменьшением объема корневой системы при увеличении содержания NP-цеолита в субстрате (см. табл. 1). Подтверждением этому может служить также и плохое развитие корневой системы растений на второй год их выращивания на цеолитсодержащих субстратах.

Благодаря большим потенциальным запасам в обогащенных цеолитах катионов NH_4^+ , K^+ , Ca^+ и др. при добавлении обогащенных цеолитов все субстраты обогащаются подвижными питательными веществами. В течение двух лет они содержат больше по сравнению с контролем количества азота, как аммиачного, так и нитратного. Во всех субстратах значительно повышается содержание обменного калия и подвижного фосфора. Однако эффективность цеолитсодержащих субстратов зависит от характера взаимодействия компонентов и скорости вымывания из них питательных веществ.

Для оценки эффективности цеолитсодержащих субстратов изучали характер вымывания из них питательных веществ. Оказалось, при добавлении к органическим компонентам необогащенных цеолитов вымывание питательных веществ из них уменьшается, особенно калия (см. рисунок). При добавлении в состав смеси модифицированных цеолитов увеличивается вымывание таких элементов питания, как нитратного азота, фосфора (особенно из субстратов с NP-цеолитом), аммиачного азота, при дозе цеолита 35% и уменьшается вымывание калия и аммиачного азота при 20%-ной дозе обогащенных цеолитов. В наибольшей степени из субстратов с обогащенными цеолитами вымывается азот, в наименьшей – калий. Интенсивность вымывания фосфора зависит как от вида модифицированного цеолита, так и от реакции субстрата: с повышением реакции субстрата увеличивается вымывание фосфора [7, 8]. Именно поэтому из субстратов с обогащенными цеолитами и стандартной земельной смесью фосфора вымывается значительно больше, чем из субстратов этих же цеолитов с листовой землей.

Следует отметить, что в целом из листовой земли с обогащенными цеолитами вымывание питательных элементов происходит в меньшей степени, чем из субстратов со стандартной земельной смесью, что обеспечивает лучшее питание растений в вариантах с листовой землей. Именно меньшим вымыванием питательных веществ из субстратов, состоящих из листовой земли и модифицированных цеолитов, частично можно объяснить более высокие результаты по росту и развитию бегонии на них.

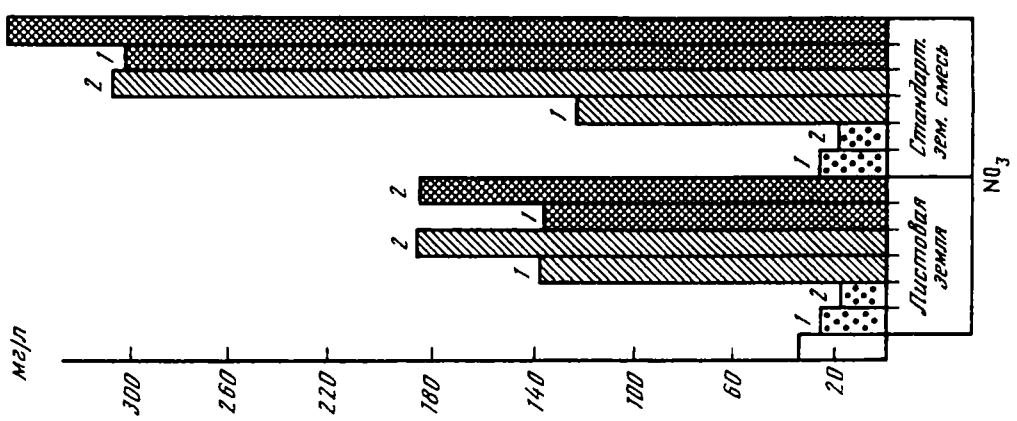
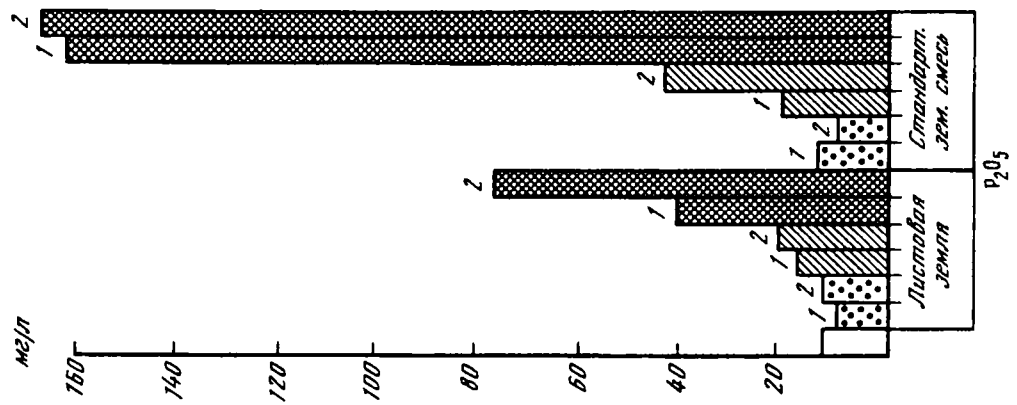
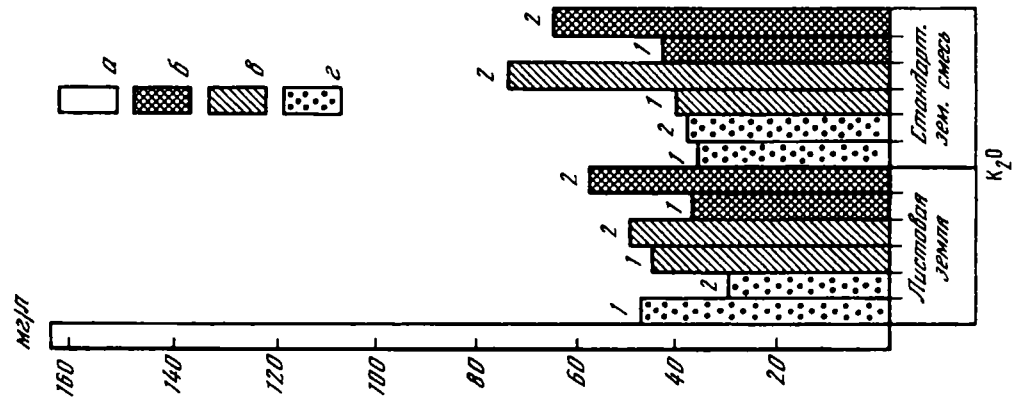


Таблица 3

Степень разложения клетчатки через 1,5 мес.
в цеолитах и цеолитсодержащих субстратах

Вариант опыта	Разложение клетчатки		Вариант опыта	Разложение клетчатки	
	%	интенсивность		%	интенсивность
НОЦ	0,0	Очень слабая	ЛЗ = НОЦ (2 : 1)	89,0	
Н-й	5,0	То же	ЛЗ + N-ц (4 : 1)	82,0	
NP-ц	23,0	Слабая	ЛЗ + N-ц (2 : 1)	90,0	
СЗС	100,0	Очень слабая	ЛЗ + NP-ц (4 : 1)	78,0	Сильная
СЗС + НОЦ (4 : 1)	100,0	То же	ЛЗ + NP-ц (2 : 1)	83,0	"
СЗС + НОЦ (2 : 1)	100,0	"	BT	0,0	Очень сильная
СЗС + N-ц (4 : 1)	100,0		BT + НОЦ (4 : 1)	0,0	То же
СЗС + N-ц (2 : 1)	100,0		BT + НОЦ (2 : 1)	0,0	"
СЗС + NP-ц (4 : 1)	100,0		BT + N-ц (4 : 1)	0,0	
СЗС + NP-ц (2 : 1)	100,0		BT + N-ц (2 : 1)	0,0	
ЛЗ	100,0		BT + NP-ц (4 : 1)	0,0	
ЛЗ + НОЦ (4 : 1)	95,0		BT + NP-ц (2 : 1)	5,0	

В литературе [1] указывается, что цеолит способствует активизации микробиологической деятельности, а следовательно, должен повышать биологическую активность субстратов. С целью проверки этого факта в оранжерее отдела тропических растений ГБС РАН была заложена клетчатка в горшки с разными субстратами: чистым небогащенным цеолитом, обогащенными N и NP-цеолитами и цеолитсодержащими субстратами, которые использовали в наших опытах, т.е. листовая земля, стандартная земельная смесь. Кроме того, в этот опыт в качестве органического компонента был включен кислый верховой торф "Новобалт" (BT) с pH соевым 2,6–2,9. Повторность опыта трехкратная. Через полтора месяца определили степень минерализации клетчатки и по ней судили об интенсивности микробиологических процессов в субстратах.

Результаты опытов свидетельствуют, что через полтора месяца в горшках с небогащенным цеолитом клетчатка даже не была затронута разложением, в горшках с N-цеолитом было разложено лишь 5% клетчатки, больше всего было разложено клетчатка – 23% – в горшках с NP-цеолитом (табл. 3).

Биологическая активность цеолитсодержащих субстратов, как показали наши опыты, зависит в большей степени от органического компонента субстрата. Так, в наибольшей степени разложение клетчатки наблюдалось в цеолитсодержащих субстратах со стандартной земельной смесью – 100%, несколько меньше, но достаточно высокое – в смесях с листовой землей 78–95% и отсутствовало в смесях с верховым торфом. Низкую биологическую активность цеолитсодержащих субстратов, где в качестве органического компонента использовали верховой торф, можно объяснить высокой его кислотностью, которая ингибирует деятельность микроорганизмов.

На основании проведенных опытов можно заключить, что чистый цеолит имеет низкую биологическую активность, невысока она и у обогащенных цеолитов. Определяется она главным образом качеством органического компонента.

Вымывание NO_3 , P_2O_5 и K_2O (в мг/л) из цеолитсодержащих субстратов по вариантам опыта за вегетационный период

a – контроль; б – субстрат с цеолитом NP; в – с цеолитом N; г – субстрат с небогащенным цеолитом; 1 – 20%, 2 – 35% цеолита в субстрате

Выводы

Природный Сокирницкий цеолит может быть использован в составе субстратов как источник питания калием. На субстрате из листовой земли и 20% необогащенного цеолита можно выращивать растения хороших декоративных качеств без дополнительных подкормок в течение одного года.

Использование субстрата с модифицированными N и NP-цеолитами позволяет изменить технологию выращивания горшечных тропических растений: в течение двух лет их можно выращивать без пересадки и без дополнительных минеральных подкормок в течение вегетации. Из испытанных форм модифицированных цеолитов наиболее эффективной оказалась форма N-цеолита: в смеси с листовой землей в дозе 35% от объема, в смеси со стандартной земельной смесью в дозе 20%.

Из органических компонентов в составе субстратов эффективнее всего листовая земля.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алексеева Т.Н., Конусова О.А., Кравченко О.В. Изучение свойств торфяных субстратов при внесении различных доз цеолита // Использование цеолитов Сибири и Дальнего Востока в сельском хозяйстве. Новосибирск: ВАСХНИЛ, 1988. С. 81–82.
2. Грабовенский И.И., Каланчук Г.И. Цеолиты и бентониты в животноводстве. Ужгород: Карпаты, 1988. 72 с.
3. Природные цеолиты. София: БАН, 1986. 559 с.
4. Челищев Н.Ф. Ионообменное свойство природных высококремнистых цеолитов. М.: Наука, 1988. 127 с.
5. Романов Г.А. Природные цеолиты в сельском хозяйстве // Агротром. комплекс России. 1989. № 9. С. 28–29.
6. Романов Г.А., Рябых Р.С., Байкова С.Н. Опытнo-промышленное испытание и использование природных цеолитов в агропромышленном комплексе РСФСР // Перспектива применения цеолитсодержащих туфов Забайкалья. Чита, 1990. С. 104–113.
7. Хуццева Н.В., Аренс В.Ж., Кузьмич Л.С. и др. Агрохимическая оценка цеолита Тедзамского месторождения, насыщенного фосфором и калием // Агрохимия. 1987. № 6. С. 21–29.

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

SUMMARY

Shakhova G.I., Vozna L.I., Solovyeva E.N. The application of different forms of zeolite in substratum compositions in tropical plant cultivation

Different forms of zeolite: natural one and two modified ones (enriched either with nitrogen or with nitrogen and phosphorus) were tested during fouryear experiment of *Begonia* spp. cultivation in the Fund Green-house of the Main Botanic Garden (Moscow). The number of leaves, total leaf area of a single plant, area of a single leaf and root system volume were used as criteria of plant reaction. The best substratum was zeolite enriched with nitrogen and the best organic component was foliar soil.

СТРУКТУРА, РАЗВИТИЕ И СИЛЛЕПТИЧЕСКОЕ ВЕТВЛЕНИЕ ВЕГЕТАТИВНЫХ ПОБЕГОВ *BETULA PENDULA* ROTH

О.Б. Михалевская, В.Б. Костина

Березе бородавчатой (*Betula pendula* Roth.) посвящено много литературы. Описаны возрастные изменения архитектуры кроны дерева, разнообразие побегов [1, 2], структура почек [3], исследована динамика изменения соотношения разных типов побегов в кроне и предложена модель для составления прогноза продуктивности дерева [4]. Однако многое в развитии почек и побегов березы еще остается не исследованным, в частности, развитие боковых силлептических побегов, часто образующихся у молодых деревьев.

Целью настоящей работы было исследование структуры и развития вегетативных почек и побегов разного типа, в том числе силлептических. Материал был собран в 1993–1995 гг. в естественных насаждениях и в городских посадках Москвы и Подмосковья. На протяжении года периодически брали пробы почек, которые исследовали под бинокулярной лупой.

В кроне березы бородавчатой наблюдается четыре типа побегов: укороченные вегетативные, укороченные генеративные с женскими соцветиями, удлинённые вегетативные и удлинённые генеративные с мужскими соцветиями [1–3]. Укороченные побеги имеют только верхушечные почки, пазушные почки у них не развиваются. Но если в верхушечной почке закладывается зачаток соцветия, то в пазухе верхнего листа формируется единственная на укороченном побеге пазушная почка, из которой на следующий год продолжается нарастание оси побега. Удлиненные побеги в противоположность укороченным не имеют верхушечных почек, но в пазухах всех их листьев, за исключением самых нижних, формируются пазушные почки. Отсутствие верхушечных почек на удлинённых побегах связано с тем, что по окончании роста побега верхушки вегетативных удлинённых побегов отмирают, а у генеративных побегов апекс превращается в зачаток мужского соцветия, которое после цветения опадает. Нарастание многолетней оси удлинённых побегов происходит симподиально за счет побега, развивающегося из верхней пазушной почки. Симподиальное нарастание оси укороченных побегов наблюдается только при образовании на них женских соцветий. У вегетативных укороченных побегов нарастание моноподиальное [1–3]. Моноподиальное нарастание иногда наблюдается и у мощных удлинённых побегов, у которых верхушка не опадает и формируется верхушечная почка [2].

Покоящиеся почки березы защищены кожистыми чешуями, которые формируются из прилистников. Исследование покоящихся зимующих почек, проведенное нами, показало, что почки на побегах разного типа имеют разную структуру. Это различие заключается в характере развития первых зачатков листьев, находящихся в почке. В верхушечных почках укороченных побегов три нижних зачатка листа не имеют пластинок, которые либо совсем не закладываются, либо, начав развиваться, очень

рано отмирают. Прилистники этих трех зачатков образуют шесть наружных чешуй почки. Под этими чешуями находятся зачатки листьев с прилистниками и нормально развитыми пластинками. Зачаток пластинки снаружи прикрывается одним из прилистников. Второй прилистник располагается под пластинкой и чуть сбоку от нее. Оба прилистника имеют такую же длину, как и пластинка, или немного длиннее. Под первым зачатком листа расположены еще два (реже три) зачатка листа. Обычно число их в верхушечных почках укороченных побегов не превышает четырех. Первые два зачатка имеют довольно крупные листовые пластинки. А пластинки следующих за ними одного или двух зачатков – гораздо меньше. Этот переход от крупных зачатков к мелким происходит не постепенно, а достаточно резко. Примордиев дочерних пазушных почек в верхушечных почках укороченных побегов нет. И в дальнейшем при распускании почки весной в ней не формируются зачатки пазушных почек, за исключением тех почек, у которых апекс превращается в зачаток женского соцветия. У таких генеративных почек в пазухе верхнего зачатка листа формируется зачаток пазушной почки.

На удлинённых побегах образуются только пазушные почки. Верхушечные почки встречаются в очень редких случаях на интенсивно растущих побегах молодых деревьев или поросли. Покоящаяся пазушная почка удлинённого побега имеет одну пару мелких наружных чешуй, возникающих из прилистников первого листового примордия, у которого не развился зачаток пластинки. Все последующие пары чешуй формируются из прилистников примордиев с зачатками пластинок. Зачатки пластинок у второго и третьего примордиев крупные, а у последующих мелкие. И этот переход от крупных к мелким происходит так же резко, как и в почках укороченных побегов. Зачатков листовых пластинок в пазушных почках удлинённых побегов имеется обычно больше, чем в верхушечных почках укороченных побегов. Примордиев дочерних пазушных почек в почках удлинённых побегов также нет, как и в почках укороченных побегов. В этом отношении исключения составляют только редко образующиеся верхушечные почки удлинённых побегов. У них имеются примордии дочерних почек в пазухах первых двух-трех нижних зачатков листьев. Кроме того, верхушечные почки удлинённых побегов отличаются от других почек березы еще и тем, что нижняя пара их чешуй имеет нормально развитый зачаток пластинки, хотя и несколько меньшего размера, чем последующие. Этими особенностями своей структуры верхушечная почка удлинённого побега напоминает структуру растущей верхушки удлинённого побега в тот период, когда она еще представляет собой открытую почку. Несколько нижних метамеров ее всегда имеют нормально развитые зачатки листовых пластинок и примордии пазушных почек. Сравнение верхушечных почек удлинённых побегов с верхушечными почками укороченных побегов выявляет между ними существенные различия по наличию примордиев пазушных почек и по развитию нижних листовых примордиев. На укороченных побегах верхушечные почки не имеют примордиев дочерних пазушных почек и у трех их нижних листовых примордиев редуцированы пластинки.

Изучение развития почек у другого вида березы, *B. papyrifera* Marsh., проведенное канадскими исследователями [5, 6], показало, что три нижних листовых зачатка верхушечных почек укороченных побегов закладываются не на последнем году жизни этих побегов, а в предыдущем году – как последние зачатки листьев в верхушечных почках. При распускании этих почек весной следующего года развиваются только нижние зачатки листьев, а три верхних зачатка с недоразвитыми пластинками становятся нижними парами чешуй верхушечной почки следующего поколения [5]. Анализ развития побегов у *B. pendula* дает основание считать, что то же самое наблюдается и у этого вида. После распускания почек в мае молодые укороченные побеги *B. pendula* имеют два-три развернувшихся листа и верхушечную почку, емкость которой равна трем-четырем метамерам. В таком состоянии видимый рост укороченных побегов прекращается и в дальнейшем происходит только медленное

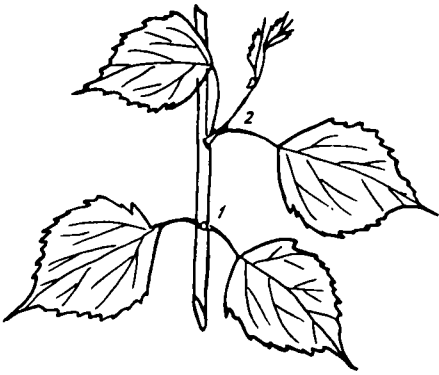


Рис. 1. Укороченный (1) и удлиненный (2) побеги *Betula pendula* после окончания роста ранних листьев в конце мая



Рис. 2. Боковые симпетические побеги *Betula pendula* в начале развития

увеличение емкости верхушечной почки, которая к концу вегетационного периода достигает пяти-семи метамеров. Пазушных почек на укороченных побегах не образуется, как и их примордиев в верхушечных почках этих побегов.

Молодые удлиненные побеги в начале их видимого роста в мае также имеют по два-три развернувшихся листа (рис. 1). В отличие от укороченных побегов их верхушка продолжает рост, но следующие листья появляются не сразу после развертывания первых листьев, а с некоторой задержкой. Поэтому их можно считать поздними листьями в отличие от первых двух-трех листьев, которые можно считать ранними. Такая классификация листьев по времени их развертывания используется при описании роста побегов тополя и некоторых других пород [7, 8].

Пазушные почки удлиненных побегов появляются в первой половине мая в виде меристематических бугорков в пазухах развертывающихся листьев молодого побега. Перед распусканием почки, из которой начал расти этот побег, примордиев пазушных почек не было. У ранних листьев они появляются после развертывания листьев, а у поздних – перед развертыванием, когда листья находятся еще в открытой растущей

верхушечной почке формирующегося удлинённого побега. Развитие примордиев пазушных почек происходит ускоренными темпами. В июне ёмкость их достигает трёх метамеров. Затем в течение лета увеличение ёмкости происходит несколько медленнее, а к концу вегетационного периода (в ноябре) она составляет пять-девять метамеров.

Продолжительность роста удлинённых побегов значительно больше, чем укороченных. Некоторые из них растут до конца августа и образуют по 20–30 узлов. При прекращении роста побегов верхушки их, содержащие два-три неразвернувшихся листа и апекс с бугорком примордия листа, отмирают и опадают. На многих удлинённых побегах число узлов значительно больше, чем число зачатков метамеров, содержащихся в почках, из которых развились эти побеги. Число узлов в побегах может достигать 20–30, в то время как ёмкость их материнских почек равна семи-девяти. Из этого следует, что в развитии удлинённых побегов наблюдается неоформация. Их нижние семь-девять метамеров преформированы в материнской почке, а все выше расположенные метамеры неоформированы. Укороченные побеги, наоборот, демонстрируют преформацию. Число узлов в укороченных побегах не превышает пяти-семи, из которых три-четыре входят в почечное кольцо, а два-три дают зелёные листья. Развиваются укороченные побеги из почек, ёмкость которых тоже равна пяти-семи метамеров.

Покоящиеся зимующие верхушечные почки укороченных побегов и пазушные почки удлинённых, незначительно различаясь по величине ёмкости, сильно различаются по числу метамеров с редуцированными пластинками. Если в верхушечных почках укороченных побегов такие метамеры составляют около 50% (3 из 5–7), то в пазушных почках удлинённых побегов только 12% (1 из 7–9).

На верхушках растущих удлинённых побегов вновь заложенные зачатки метамеров сразу же переходят в стадию видимого роста, не проходя периода внутрипочечного эмбрионального развития. У них разворачиваются листья и начинают формироваться пазушные почки. На некоторых интенсивно растущих удлинённых побегах молодых деревьев зачатки почек в пазухах самых верхних ещё разворачивающихся листьев начинают сразу прорастать, не проходя стадии внутрипочечного развития. Их них развиваются боковые силлептические побеги, растущие одновременно с главным побегом. Рост такого бокового побега начинается тогда, когда ещё растёт междоузлие главного побега, расположенное под ним, а также кроющий лист, из пазушной почки которого растёт этот силлептический побег (рис. 2). Сама распускающаяся пазушная почка содержит около пяти зачатков метамеров с прилистниками и зачатками листовых пластинок. Междоузлие, расположенное ниже первого зачатка листа (гипоподий), немного вытягивается, достигая 2–5 мм. Но следующее, второе междоузлие, вытягивается гораздо сильнее. Потом на сформированном силлептическом побеге это междоузлие оказывается самым длинным из всех междоузлий побега. Прорастание пазушных почек в силлептические побеги обычно происходит на нескольких последовательно расположенных узлах главного побега. В какой-то момент это прорастание прекращается и на следующих узлах уже формируются нормальные пазушные почки. Это прекращение прорастания пазушных почек совпадает с началом снижения скорости роста главного побега, о чём свидетельствует уменьшение длины междоузлий и размеров листьев у верхних метамеров главного побега, расположенных над метамерами с боковыми силлептическими побегами. Прекращение роста и опадение верхушек главного и боковых силлептических побегов происходит почти одновременно или чуть раньше у силлептических побегов. Число узлов у силлептических побегов обычно немного меньше числа узлов на той части главного побега, которая находится выше узла с силлептическим побегом. Эта разница составляет от одного до четырёх узлов, что свидетельствует об отставании бокового силлептического побега от главного на один – четыре пластохрона.

Структура боковых силлептических побегов отличается от структуры боковых

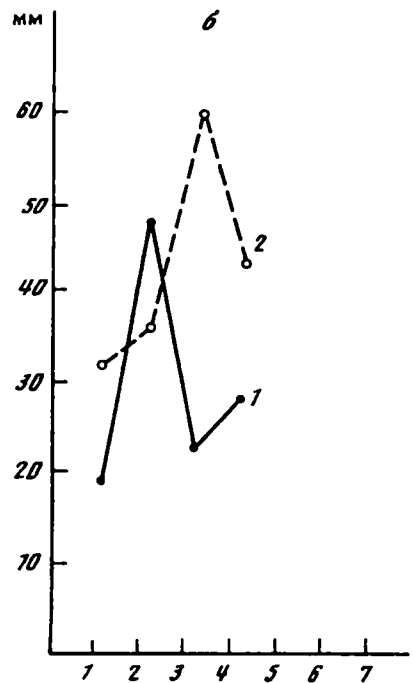
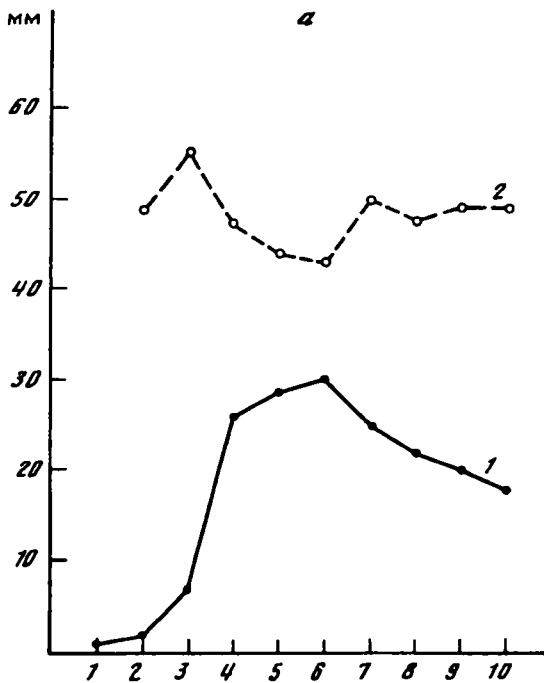


Рис. 3. Изменения длины междоузлий и листьев в пределах побега у пролептических и силлептических боковых побегов *Betula pendula*
 а — пролептический, б — силлептический побеги; по оси абсцисс — номер метамера побега; ординат — длина междоузлия (1) и листа (2)

побегов, выросших на следующий год после прохождения пазушными почками периода зимнего покоя (рис. 3). Такие побеги многие авторы называют пролептическими [9, 10, 13–15]¹. Междоузлия первых двух-трех метамеров пролептических побегов всегда очень короткие, часто меньше 1 мм. У первого метамера лист и пазушная почка редуцированы. На нем развиваются только два прилистника, служащие первой парой чешуй пазушной почки. На втором и третьем метамерах формируются ранние листья побега, а на последующих метамерах, несущих зачатки листьев меньшего размера, формируются поздние листья. В пазухах ранних и поздних листьев развиваются пазушные почки. Длина междоузлий метамеров, несущих поздние листья, значительно превышает длину междоузлий первых метамеров побега с ранними листьями. Однако размеры листовых пластинок у поздних листьев не больше, а часто даже меньше, чем у ранних листьев.

У силлептических боковых побегов в отличие от пролептических первый метамер имеет нормально развитый лист с пластинкой, пазушную почку и междоузлие (гипоподий), длина которого варьирует от 2 до 30 мм. Длина второго междоузлия силлептического побега всегда значительно больше, чем длина первого. В большин-

¹ Разные авторы дают несколько различающиеся определения пролептических побегов. Немецкий ботаник Гельмут Шпет, предложивший этот термин, пролептическими побегами считал побеги, развивавшиеся из почек, которые распускались преждевременно, т.е. не весной после зимнего покоя, а еще до его наступления летом или осенью, но всегда после некоторого периода покоя почки, сформировавшейся на побеге текущего года [11, 12]. Позднее вслед за Т. Томлинсоном многие ботаники пролептическими называют любые побеги, развившиеся из почек, прошедших некоторый период покоя, в том числе из почек, распустившихся весной [9, 10, 13–15]. Силлептическими боковыми побегами все авторы считают боковые побеги, развивающиеся одновременно с главным побегом.

стве случаев это самое длинное междоузлие побега. Размеры листьев у второго и третьего метамеров также больше, чем у первого. У последующих метамеров размеры листьев и длина междоузлий обычно начинают постепенно уменьшаться. Длина второго самого длинного междоузлия силлептического побега различается у соседних силлептических побегов, образующихся в соседних узлах главного побега. Она всегда меньше у самых нижних, увеличивается у выше расположенных, а затем опять уменьшается у самых верхних. В соотношении размеров междоузлий и листьев на силлептических побегах наблюдается постоянная закономерность: уменьшение длины междоузлия, которое обычно наблюдается у третьего метамера, сочетается с увеличением размеров листа на этом метамере.

Структура боковых силлептических побегов *V. pendula* отличается от структуры силлептических побегов других видов. Так, у *Persea* и *Cinnamomum* гипоподий силлептического побега имеет большую длину и часто является самым длинным из междоузлий этого побега [9, 10, 13]. Такая же особенность отмечается у силлептических побегов *Cornus controversa* и *Clethra barbinervis* [14]. У *V. pendula* самым длинным междоузлием силлептического побега является второе междоузлие, а первое междоузлие (гипоподий) всегда короче, часто около 2 мм. Однако и такой короткий гипоподий силлептических побегов все же длиннее, чем гипоподий ее пролептических побегов, длина которого составляет доли миллиметров. Аналогичные особенности силлептических побегов отмечены у *Magnolia grandiflora* и *M. tripetala*, у которых гипоподий, расположенный ниже рубца от первого редуцированного листа-чешуи силлептического побега, всегда во много раз короче второго очень длинного междоузлия [15]. Таким образом, утверждение, что для силлептических побегов характерен длинный гипоподий [9, 10], оказывается справедливым не для всех видов. Но тем не менее удлинение нижних междоузлий силлептических побегов, первого (гипоподия) или второго и третьего, наблюдается у всех видов. Особенности структуры силлептических побегов у разных древесных видов определяются, вероятно, различиями в морфогенезе на первых этапах развития примордия пазушной почки.

Подводя итог рассмотрению особенностей структуры и развития разных типов побегов *V. pendula*, можно проследить тесную связь между структурой побега и динамикой его развития. Структура вегетативных укороченных побегов, характеризующаяся очень короткими междоузлиями, отсутствием пазушных почек и наличием верхушечной почки с большей долей метамеров с редуцированными листьями, сочетается с коротким периодом их видимого роста и с преформацией в развитии побега. Такие особенности укороченных побегов свидетельствуют о раннем торможении их роста уже на первых этапах фазы видимого роста, что обеспечивает преформацию в развитии побега. Торможение наблюдается также и в фазе эмбрионального роста побега. Это проявляется в увеличении числа редуцированных зачатков листьев (без пластинок) в верхушечной почке.

Структура удлинённых побегов, характеризующаяся большим числом метамеров с пазушными почками и длинными междоузлиями, отсутствием верхушечной почки из-за абортации верхушки побега при окончании его роста, а также силлептическим ветвлением некоторых особенно интенсивно растущих побегов, сочетается с длинным периодом видимого роста удлинённых побегов и с неоформацией в их развитии. Такие особенности их свидетельствуют об отсутствии торможения роста в начальный период фазы видимого роста. Торможение начинается значительно позже, после того как развернутся все заложенные в материнской почке зачатки метамеров и часть неоформированных метамеров, заложенных уже в фазе видимого роста молодого побега. Это позднее торможение роста обеспечивает осуществление неоформации в развитии побега. Оно же, вероятно, приводит и к абортации верхушки побега из-за нехватки ресурсов для формирования верхушечной почки. Лишь некоторые удлинённые побеги с повышенным потенциалом роста оказываются в состоянии сформировать верхушечную почку.

Высокий потенциал роста некоторых удлиненных побегов обеспечивает им в период их наиболее интенсивного видимого роста формирование боковых силлептических побегов, которые начинают свое развитие сразу с фазы видимого роста. Рост их с самого начала очень интенсивен, что проявляется в большой длине междоузлий и полном развитии зачатков листьев у первых метамеров побега, чем они отличаются от боковых пролептических побегов, проходящих фазу эмбрионального роста. Все боковые силлептические побеги *B. pendula* оказываются неоформированными. Их рост протекает синхронно с ростом их главного побега, начинаясь в период наиболее интенсивного роста главного побега и заканчиваясь почти одновременно с ним. Это дает основание считать их вместе с главным побегом единым разветвленным элементарным побегом, развившимся за один цикл роста.

Таким образом, анализ всего разнообразия развития и структуры у разных типов побегов *B. pendula* дает основание считать, что динамика развития побега определяет его морфологическую структуру.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Сов. наука, 1952. 391 с.
2. Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М.: Высш. шк., 1962. 378 с.
3. Артюшенко З.Т., Соколов С.Я. Формирование почек и развитие годичных побегов некоторых древесных пород // Сообщ. АН СССР. Сер. 6. 1955. Вып. 4. С. 139–156.
4. Mailette L. Structural dynamics of silver birch. 1. The fate of buds. 2. A matrix model of the bud population // J. Appl. Ecol. 1982. Vol. 19, № 2. P. 203–238.
5. Macdonald A.D., Mothersill D.H. Shoot development in *Betula papyrifera*. 1. Short-shoot organogenesis // Canad. J. Bot. 1983. Vol. 61, № 12. P. 3049–3065.
6. Macdonald A.D., Mothersill D.H., Caesar J.C. Shoot development in *Betula papyrifera*. 3. Long-shoot organogenesis // Ibid. 1984. Vol. 62, № 3. P. 437–445.
7. Zimmermann M.H., Brown C.L. Trees structure and function. N.Y.: Springer, 1974. 336 p.
8. Крамер П.Д., Козловский Т.Т. Физиология древесных растений. М. 1983. 464 с.
9. Tomlinson P.B., Gill A.M. Growth habit of tropical trees: Some guiding principles // Tropical forest ecosystems in Africa and South America: A comparative review. Wash. (D.C.). 1974. P. 129–143.
10. Tomlinson P.B. Branching and axis differentiation in tropical trees // Tropical trees as living systems. Cambridge: Univ. press, 1978. P. 187–207.
11. Späth H.L. Der Johannisried. В.: Parey, 1912. 91s.
12. Грудзинская И.А. Летнее побегообразование у древесных растений и его классификация // Ботан. журн. 1960. Т. 45, № 7. С. 968–978.
13. Михалева О.Б., Земцов А.Ю. Структура и ветвление вегетативных побегов у трех видов коричника // Бюл. Гл. ботан. сада. 1994. Вып. 170. С. 85–94.
14. Zhou T.S., Hara N. Shoot development and branching in *Cornus controversa* and *Clethra barbinervis* // Phytomorphology. 1990. Vol. 40, № 1/2. P. 103–112.
15. Михалева О.Б., Либацкая Т.Е. Сравнительная характеристика побегов и почек вечнозеленого и листопадных видов магнолии // Бюл. Гл. ботан. сада. 1991. Вып. 161. С. 53–58.

Московский государственный педагогический университет

SUMMARY

*Mikhalevskaya O.B., Kostina V.B. Structure, development and silleptic branching of vegetative shoots in *Betula pendula* Roth*

The structure and development of different types of vegetative buds and shoots in *Betula pendula* Roth. are studied. It is shown that structure of buds and shoots is caused by dynamics of their development. The early brake action of embryonic growth in buds and visible growth of shoots after budburst are characteristic for short shoots. These peculiarities cause preformation of short shoots, inhibited development of axillare buds and lead to formation of terminal bud with great number of reduced primordial leaves. The late growthbracke action is characteristic for long shoots and causes neofomation of their upper metamers, formation to axillare buds in almost all metamers and tip shoot abortion. Long shoots with increased growth potential form the lateral silleptic shoots and sometimes terminal bud. Lateral silleptic shoots differ from lateral proleptic ones by greater length of lower internodes, the internode of second metamer being the longest. The main shoot and its lateral silleptic shoots develop simultaneously and represent the united branched elementary shoot developing within one growth cycle.

МОРФОГЕНЕЗ ГЕНЕРАТИВНЫХ ПОЧЕК АБРИКОСА В МОСКВЕ

Л.А. Крамаренко

Изучение процессов морфогенеза в годичном цикле развития плодового дерева необходимо для понимания биологической природы зимостойкости растений, основанной на соответствии ритмов роста и развития особенностям климата того или иного района. Особый интерес для изучения представляют интродуцированные растения, находящиеся в несвойственных для них условиях обитания.

Источником материала для исследования послужила культурная популяция абрикоса в отделе флоры Главного ботанического сада РАН, созданная проф. А.К. Скворцовым в результате отбора в нескольких поколениях и насчитывающая около 200 плодоносящих деревьев. Исследовали деревья, выделенные нами как претенденты в сорта (таковых 8–10). Исходя из отличительных свойств этих деревьев и для удобства описания им даны названия: "Алеша", "Шарик", "Лель", "Варяг", "Ураган", "Айсберг", "Графиня", "Царский" и др.

Генеративные почки собирали с 1987 по 1996 г. с июля по май всегда с одной и той же стороны дерева, фиксировали в 70%-ном спирте. Следует оговорить, что в 1988/1989 и 1990/91 гг. сборов не было, а в 1991/1992, 1992/93 и в 1995/96 гг. их проводили нерегулярно.

Почки собирали в начале дифференциации через 3–5 дней, зимой временной интервал увеличивался до 2–3 нед., и весной, особенно перед цветением, опять сокращался до 5–3 дней. В каждом сборе с одного дерева просматривали от 5 до 25 почек. Ежегодно исследовали от двух до десяти деревьев. Препарирование генеративных почек и приготовление препаратов пыльцы проводили по методике И.С. Исаевой [1]. Все данные измерений представлены только по фиксированному материалу (в живом состоянии величина почки, цветка и его органов приблизительно на 6% больше).

Метеоданные получены с метеостанции ВВЦ (ВДНХ).

Генеративные почки абрикоса могут закладываться на букетных веточках, шпорцах и однолетних побегах от 10 до 50 см. Чем длиннее годичный побег, тем меньше на нем заложится цветочных почек. С возрастом дерева его годичные побеги становятся короче и генеративных почек на них образуется больше. У старого дерева уже трудно найти длинный однолетний побег с одними вегетативными почками.

Каждому исследованному дереву абрикоса присущ свой характер заложения генеративных почек. Так у "Алеша" они закладываются, в основном, на коротких годичных побегах от 1 до 10 см. На самых коротких побегах до 1 см в пазухе каждого листа (обычно их три) закладывается лишь по одной генеративной почке. На побегах от 3 до 10 см часто закладывается по две-три цветочные почки в пазухе каждого листа. На более длинных и мощных побегах в группах пазушных комплексов, как правило, центральная почка бывает вегетативной, а одна или две боковые – генеративными.

У "Шарика" реже встречаются пазушные комплексы, состоящие только из генеративных почек. Чаще центральная почка вегетативная, а боковых генеративных бывает от одной до четырех (чаще две-три). Этот сорт склонен к образованию сильно укороченных побегов (букетных веточек) с чрезвычайно сближенными междоузлиями, так, что сформированные на нем, в основном, генеративные почки образуют как бы "шарик", или "ежик".

"Ураган" образует пазушные комплексы с большим числом почек: центральная, обычно, вегетативная, а боковых генеративных – от двух до шести, в основном три-пять. Кроме этого, в одной почке часто образуются два или даже три цветка, а в них чаще чем у всех других деревьев, можно наблюдать два (реже три) пестика.

После заложения пазушных почек их размеры продолжают увеличиваться за счет образования и роста чешуй. Затем верхушечная меристема прекращает образование филломов и начинает формировать органы цветка. С этого момента число чешуй не изменяется, меняется их структура, форма и размеры.

В зрелой почке наружные чешуи бурые, у одних сортов с желтоватым, у других – с красноватым оттенком. Эпидерма имеет хорошо развитую кутикулу, покрытую воском. Мезофилл состоит из клеток с толстыми одревесневшими оболочками, за счет чего наружные чешуи к осени становятся плотными, кожистыми. Степень одревеснения чешуй с продвижением к центру почки уменьшается. Средние чешуи одревесневают только в верхней части. Внутренние чешуи – светло-зеленые, с неодревесневающими оболочками клеток мезофилла.

Осенью, с наступлением отрицательных температур в неодревесневших базальных частях почечных чешуй (за исключением самых внутренних чешуек) образуются крупные полости вследствие расхождения слоев мезофилла. Полости служат резервуаром воздуха, необходимого для дыхания живых тканей почки зимой, теплоизолирующей воздушной прослойкой для защиты их от холода и для оттока воды из клеток [2].

Самые наружные почечные чешуи небольшие, короткие, налегают друг на друга подобно черепице. Следующие за ними чешуи по мере роста охватывают верхушку почки, образуя шлем. С ростом почки осенью и весной число чешуек со шлемом сокращается за счет их распрямления. Почечные чешуи у абрикоса голые, у самвих внутренних часто имеются по краю реснички. Основной рост чешуй происходит летом и ранней осенью, зимой из-за низких температур практически прекращается и возобновляется весной.

Каждому дереву присуще свое число чешуй, размеры и форма, что определяет и форму генеративной почки. Так, у "Алеши" и "Варяга" почки длинные и узкие, у "Шарика" – округлые, длина их ненамного превышает диаметр. У "Айсберга" почки изящной формы с широким основанием и тонко заостренной верхушкой. Больше всего почечных чешуй имеет "Ураган" – 25, меньше всего "Варяг" – 17. В среднем у генеративных почек исследованных абрикосов по 20–22 чешуйки, вегетативные почки содержат до 30 и более чешуй.

Число чешуй различается на разных по расположению генеративных почках. Больше всего чешуй образуют центральные почки пазушного комплекса, состоящего из двух и трех генеративных почек, и одиночные цветочные почки. Разница между центральной генеративной почкой и ее боковыми составляет, в среднем, четыре чешуи, причем есть сорта, где эта разница невелика: у "Шарика" всего две, тогда как у "Графини" – шесть чешуй. Если пазушный комплекс содержит много почек, где центральная – всегда вегетативная, то число чешуй у боковых генеративных почек уменьшается с возрастанием их порядка (почки, заложившиеся позже, имеют меньше чешуй). Как правило, цветочные почки на букетных веточках и шпорцах имеют, в среднем, на две чешуи больше, чем на длинных годичных приростах. Число почечных чешуй сокращается от основания побега к его верхушке.

Ежегодными наблюдениями отмечено, что при зимних повреждениях в пазушных комплексах, состоящих только из генеративных почек, сохраняются прежде всего центральные, гибель боковых наблюдается чаще. Так, весной 1994 г. цветение центральной генеративной почки отмечалось в три раза чаще, чем боковых. Поскольку центральная почка всегда имеет большее число чешуй, то возникает вопрос о корреляции числа чешуй с зимостойкостью генеративных почек. Ответить на этот вопрос пока трудно, ясно, что такую зависимость лучше искать в пределах одного дерева (сорта), так как разные сорта проявляют зимостойкость, никак не связанную с числом чешуй генеративных почек: самым выносливым сортом является "Варяг", цветочные почки которого содержат наименьшее число чешуй.

Таблица 1

*Сроки начала и завершения образования органов цветка абрикоса
в разных районах его выращивания*

Место произрастания	Дифференциация генеративных почек		Литературный источник
	начало	окончание	
Юго-Западная Туркмения г. Кара-Кала	I-II декады августа	Октябрь	Э.Н. Ломакин [3]
Узбекистан г. Ташкент	III декада июля Начало августа	Конец октября Конец сентября-ноябрь	Д.И. Тупицын [4] З.М. Пашенко [5]
Армения Арагатская долина	Конец июля-начало августа	Октябрь	З.В. Садоян [6]
Грузия г. Тбилиси	август		Н.И. Габелашвили [7]
Северный Кавказ г. Краснодар	Вторая половина июля-начало августа		Е.М. Алехина [8]
Крым Южный берег Крыма	II-III декады августа II-III декады августа	Конец октября Октябрь	С.И. Елманов [9, 10] К.А. Сергеева, И.В. Кандарова [11]
предгорный Крым	I-II декады августа Конец июля-начало августа	Конец сентября- октябрь Октябрь-ноябрь	К.А. Сергеева, И.В. Кандарова [11] А.М. Шолохов [12]
Украина Киевская область степная часть юга Украины	III декада июля-первая половина августа Конец июля - начало августа Конец июля - I декада августа	Конец сентября- начало октября Начало октября Конец сентября	Н.Г. Загородная [13] Н.П. Березенко [14] Г.А. Федченкова [15]
Поволжье г. Самара	I декада и середина августа	Наступление устойчивых морозов	В.А. Молчанов [16]
Москва	Начало августа	Октябрь-ноябрь	Данные автора

Интересно отметить число чешуй у других косточковых: у черемухи обыкновенной 10-12 чешуй, у вишни войлочной - 14, у вишни бессея - 12. У персика 11-12 чешуй, но они очень толстые и покрыты снаружи густым войлочным опушением. У черешни чешуй столько же, сколько и у абрикоса - примерно 20-22, но они имеют изнутри густое войлочное опушение, которое отмечается, начиная с 12-14-й наружных чешуек, постепенно возрастая с продвижением к центру почки¹.

Вопрос о зависимости числа почечных чешуй и их анатомического строения от степени защищенности зачаточного цветка и его органов в зимнее время требует более подробных исследований.

Дифференциация генеративных почек абрикоса в Москве, считая от уплощения конуса нарастания и образования цилиндра наступает в начале августа - в те же сроки, что и в других регионах бывшего СССР (табл. 1). Разница в сроках начала дифференциации в зависимости от метеоусловий года составляет примерно 10 дней.

¹ Черешня и персик растут в отделе флоры ГБС РАН. Коллекция черешни создана М.В. Костиной на основе теоретических разработок проф. А.К. Скворцова. Единственное дерево персика выращено из семян, полученных из Рижского университета и высеянных в 1984 г.

Так, в годы с теплым летом (1988, 1989, 1992, 1995) образование цилиндра отмечалось в последних числах июля. В годы с холодным дождливым летом (1987, 1993, 1994) образование органов цветка наблюдалось в конце I декады – середине августа. Разница в сроках начала дифференциации у разных сортов может достигать месяца.

Этапы органогенеза цветков абрикоса в Москве проходят в следующие сроки:

– уплощение конуса нарастания, образование цветоложа ("цилиндра") – I декада августа;

– образование зачатков чашелистиков и лепестков, которые появляются почти одновременно, – II и III декады августа;

– образование зачатков тычинок – III декада августа;

– образование бугорка пестика – конец августа – начало сентября;

– появление в пестике полости завязи – середина сентября – I–II декады октября;

– появление бугорков семяпочек – октябрь – ноябрь.

Разновременность начала дифференциации в пределах кроны (раньше в нижних ее частях) на разных типах побегов и по длине одного побега абрикоса наблюдается в Москве точно так же, как и в других регионах нашей страны [3, 8, 14, 15].

Интересно отметить разницу в начале образования органа цветка в пределах пазушного комплекса, состоящего из двух или трех генеративных почек (без вегетативной). В 70% случаев дифференциация начинается раньше в боковых генеративных почках по сравнению с центральной. Разница может составлять до двух фаз органогенеза. Например, если в боковых генеративных почках уже заложились бугорки тычинок, в центральной можно наблюдать только зачатки чашелистиков. Однако такая разница существует недолго – до образования бугорка пестика. К началу этой стадии или во время ее центральные генеративные почки догоняют боковые и на дальнейших этапах дифференциации чаще опережают их.

Метеоусловия оказывают влияние на наступление всех этапов органогенеза цветка и длительность их прохождения. Так, лето 1989 г. было жарким, осень теплой, и в I декаде октября уже наблюдали заложение бугорков семяпочек в полости завязи. Лето 1993 г. было холодным и дождливым, осень прохладной, с заморозками в конце сентября – начале октября, и бугорки семяпочек в пестиках цветков тех же сортов можно было увидеть лишь во второй половине ноября.

Наступление устойчивого похолодания прекращает органобразовательные процессы на том этапе, на котором они были застывнуты холодами. В Москве дифференциация цветков почти у всех абрикосов доходит до образования бугорков семяпочек. Размеры почек при этом составляют, в среднем, $3,6 \times 2,2$ мм, цветка – $1,1 \times 1,0$ мм (отношение длины к диаметру) и пестика 0,6–0,7 мм. У сорта Ураган образуется множество генеративных почек в пазушных комплексах, а дифференциация частей цветка начинается почти на месяц позже остальных деревьев. Большинство его цветков зимует в той стадии, когда пестик меньше 0,4 мм и в нем не всегда образуется даже полость завязи. Однако зимостойкость цветочных почек у этого сорта ничем не отличается от зимостойкости почек других деревьев. Можно предположить, что часть питательных веществ, не затраченная на окончательную дифференциацию органов цветка, была израсходована на излишнее ветвление генеративных почек "Урагана", и последние ушли в зиму в конечном счете с таким же запасом углеводов, что и почки сортов, дифференциация генеративных органов которых дошла до образования бугорков семяпочек.

В 1995 г. весна, лето и осень были необычайно теплыми, но накопленный избыток питательных веществ был израсходован деревьями на чрезмерное ветвление генеративных почек. Число цветочных почек в пазушных комплексах увеличилось у всех деревьев. Так, у "Урагана" комплексы состояли из шести-восьми генеративных почек с центральной вегетативной, помимо этого он раньше приступил к дифференциации органов цветка, и если 12.1.95 г. средняя длина пестиков его цветков составляла 0,38 мм, то 19.9.96 г. она равнялась 0,55 мм.

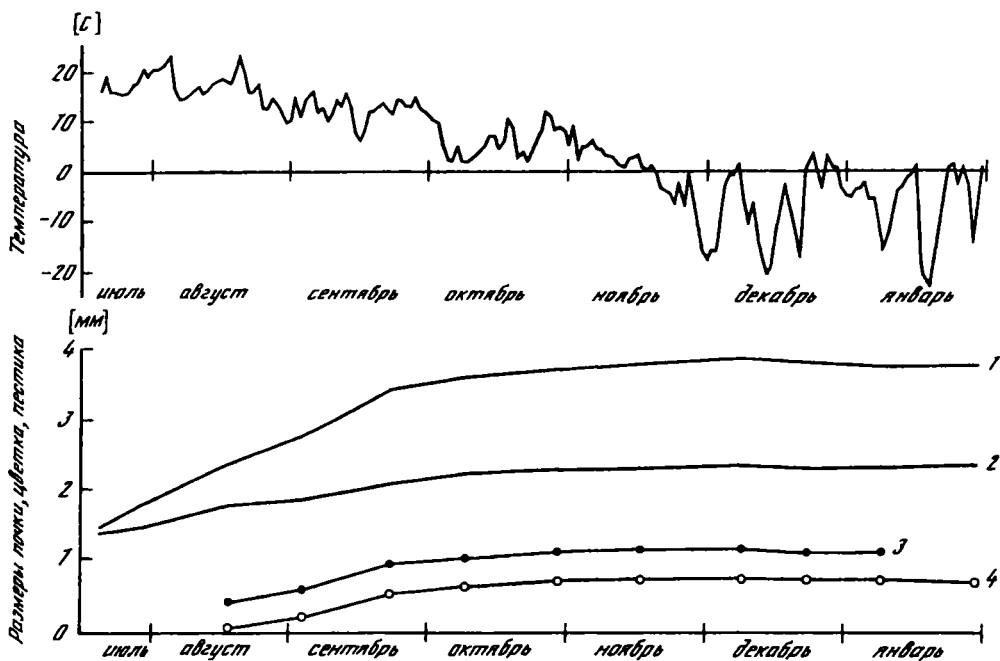


Рис. 1. Суммарный график развития почек пяти сортов абрикоса в 1989–1990 гг.
 1 – длина почки, 2 – диаметр почки, 3 – диаметр цветка, 4 – длина пестика (в мм)

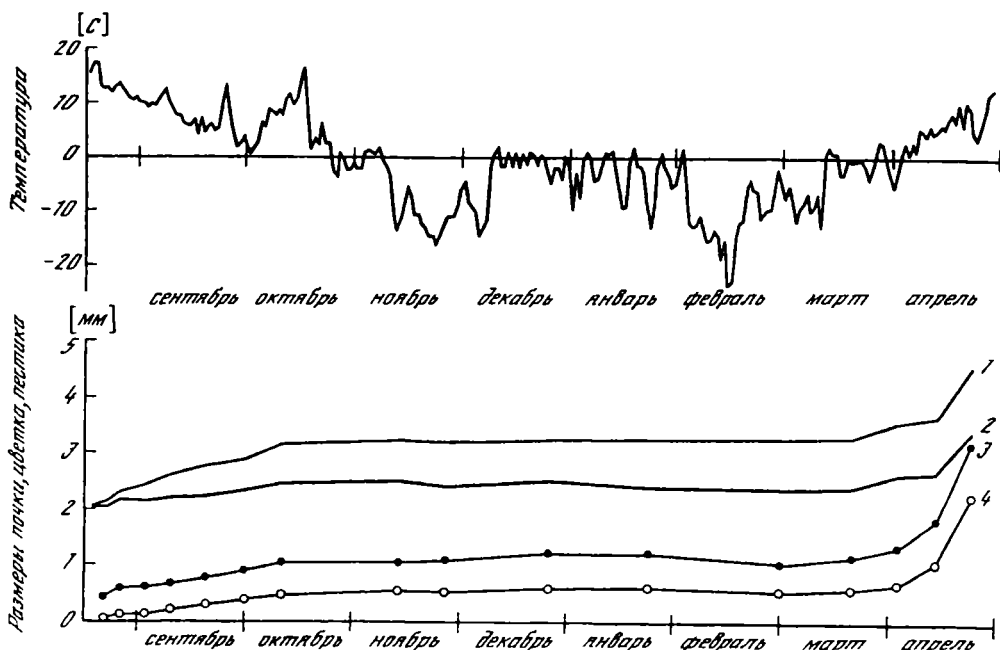


Рис. 2. Развитие генеративных почек сорта Шарик в 1993–1994 гг.
 Усл. обозн. см. рис. 1

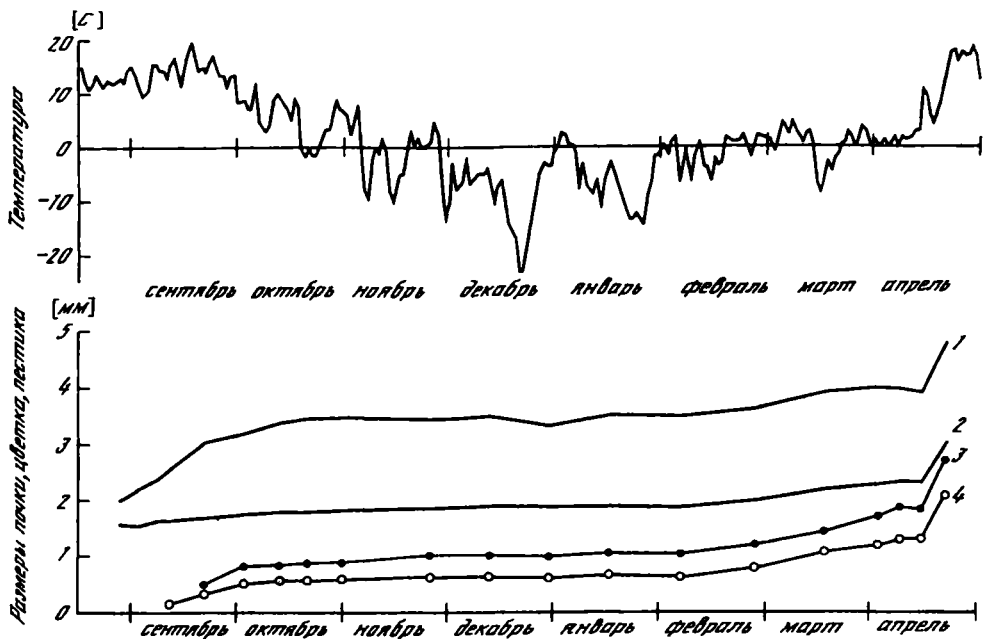


Рис. 3. Развитие генеративных почек сорта Алеша в 1994–1995 гг.
Усл. обозн. см. рис. 1

Излишек питательных веществ, накопленный теплым летом 1989 г., был потрачен на некоторое "переразвитие" органов цветка: увеличилась длина пестиков всех исследуемых деревьев до 0,7–0,8 мм. Однако, по нашему мнению, не это явилось причиной их гибели в январе 1990 г., о чем будет сказано ниже.

Вследствие разновременности образования генеративных почек в пазухах листьев "Урагана" степень дифференциации его цветков сильно варьирует: например, в начале зимы в один и тот же день сбора можно обнаружить пестики длиной 0,13 мм (маленький бугорок) и 0,55 мм (началось образование археспориальной ткани). Но в зимы 1989/90 и 1990/1991 гг. цветки с низкой степенью дифференциации погибли наравне с высокодифференцированными. Таким образом, степень сформированности цветка не может служить надежным критерием зимостойкости генеративных почек, которая определяется прежде всего физиологическими особенностями каждого генотипа.

Ростовые процессы в генеративных почках прекращаются с наступлением устойчивых отрицательных температур в ноябре и возобновляются, в основном, в конце марта, с переходом температуры через 0°. Анализ хода роста почки, цветка и пестика в течение осени, зимы и весны показал, что в зимнее время заметны некоторые уменьшения в размерах, особенно цветка и пестика при сильных морозах (рис. 1–3). Отклонения эти малы и исчисляются сотыми долями миллиметра, что может включать в себя ошибку измерения, но все же уменьшение величины зачаточных органов (за счет потери воды) повторяется каждый год и совпадает с низкими температурами, что подтверждает данные И.С. Руденко [17] и И.С. Исаевой [18].

В южных районах выращивания абрикоса ростовые процессы в генеративных почках идут в зимнее время [17]. Наши попытки выяснить этот вопрос не дали достоверных результатов. Вполне вероятно, что и в Москве при оттепелях может происходить незначительный рост органов цветка хотя бы за счет увеличения размеров клеток, но доказательств этому мы предоставить пока не можем.

Во время оттепелей с активизацией физиологических процессов в почках происходит гидролиз олигосахаров, накапливаются моносахара, углеводы расходуются на дыхание, интенсивность которого повышается, таким образом, запас питательных веществ, необходимых для защиты почек от морозов, уменьшается. Если затем происходит постепенное понижение температуры, то необходимые для образования защитных веществ биохимические реакции успевают произойти, и почки благополучно переносят морозы. Кроме того, при замерзании лед сначала образуется в чешуях, а не в зачатках цветка; при этом медленное охлаждение способствует миграции воды из зачатков цветка в чешуи, которые в отличие от первых вполне выдерживают внеклеточное замерзание [19]. Так, в конце ноября 1989 г. (рис. 1) после постепенного понижения температуры до $-18-20^{\circ}$ погибло всего 5% генеративных почек. Затем после оттепели и декабрьских морозов до $-17-20^{\circ}$ погибло 16,7% почек. Эти понижения были более или менее постепенными – проходили за 4–6 дней. Затем началась длительная оттепель с температурами до $4,5^{\circ}$, вслед за которой 12 января после $0,1^{\circ}$ днем произошло резкое падение температуры ночью до -24° , а 13 и 14 января до -25 и -27° соответственно. Погибли абсолютно все генеративные почки. Весной 1990 г. на двухстах деревьях не было ни одного цветка. Лишь на единственной очень низкой ветке одного дерева, находившейся всю зиму под снегом, процвело несколько цветков.

Зимой 1990/91 г. температура в самом конце января снижалась от -1° до -26° в течение семи дней, но все же минимальные температуры $-26...-30^{\circ}$, державшиеся в течение трех дней, погубили почти все генеративные почки абрикоса. Весной 1991 г. наблюдались лишь одиночные цветки и только на молодых, мало плодоносивших деревьях.

В зимы 1993/94 и 1994/95 гг. (рис. 2 и 3) были похолодания до -25° , но они проходили постепенно: за 12 дней в феврале 1994 г. и за 15 дней в декабре 1994 г. – существенного ущерба генеративным почкам не было нанесено. Снижение температуры в декабре 1994 г. было более длительным и начиналось с небольших отрицательных температур, что привело к гибели 26% генеративных почек. Похолодание в феврале 1994 г. прошло в более короткие сроки и начиналось с небольших положительных температур. Гибель почек при этом составила 35%. Во все годы исследований наименьший процент повреждения генеративных почек отмечен у "Варяга".

Мы полностью согласны с мнением А.М. Шолохова [19] и многих других авторов, что самым губительным для генеративных почек абрикоса являются не сами экстремальные температуры, а взаимодействие обоих факторов (минимальных и максимальных температур): влияние одного из них неодинаково при разных значениях другого.

Важным этапом в морфогенезе генеративных почек абрикоса является развитие археспориальной ткани. Этот период, считая от заложения первых клеток археспория и до редукционного деления, проходит в южных регионах нашей страны, в среднем, за 110–150 дней, диапазон колебаний составляет от 46 до 210 дней (вычислено нами, исходя из календарных данных, приведенных в литературе). В Москве развитие археспориальной ткани у абрикоса продолжается 180–200 дней.

Считается, что образование археспория начинается с понижением температуры. На Северном Кавказе – это конец сентября – начало октября [8], в Крыму – октябрь (скорее его конец) – ноябрь [9, 10, 19, 20]. Но, на наш взгляд, начало образования археспория может просто совпадать с понижением температуры, и связано со степенью дифференциации органов цветка, в частности с длиной пестика. Так, А.М. Шолохов [19] отмечает, что у абрикоса сибирского в Крыму зафиксирована ранняя дифференциация цветочных почек и развитие археспориальной ткани начинается в середине августа.

В Москве образование археспория наблюдается, в основном, в начале октября. В это время пыльник дифференцируется на микроспорангии, длина которых достигает

Таблица 2

Рост клеток спорогенной ткани двух сортов абрикоса в 1994–1995 гг.

Дата сбора	Размеры клеток спорогенной ткани, мкм		Дата сбора	Размеры клеток спорогенной ткани, мкм	
	"Алеша"	"Шарик"		"Алеша"	"Шарик"
10.X.1994	20×12	18×10	12.I.1995	26×24	24×21
18.X.1994	22×19	19×15	1.II.1995	25,5×22	25×21,5
28.X.1994	22×20	22×20	22.II.1995	28×22	25×22
22.XI.1994	24,5×23	23×21	14.III.1995	28×25	25,5×24,5
9.XII.1994	25×22	24×19	27.III.1995	Редукционное деление	
26.XII.1994	25×23	24×22,5			

0,23–0,25 мм, а длина пестика 0,5–0,55 мм. При меньшей длине пестика и при недифференцированном пыльнике клетка археспория на давленных препаратах пыльников не видны. В теплое лето 1995 г., когда дифференциация генеративных почек началась раньше обычного срока, пестики достигли длины 0,5 мм уже к середине сентября, тогда же началось и образование археспориальной ткани, хотя среднесуточные температуры сентября были довольно высокими. В пыльниках цветков "Урагана", большинство генеративных почек которого начинает дифференциацию намного позже остальных сортов, несмотря на понижение температуры, не образуется археспориальной ткани, если пестики его цветков не достигли длины 0,5–0,55 мм.

Конечно же форма и длина пестика являются сортовыми признаками. И тем не менее наступление определенных фаз морфогенеза связано с размерами зачаточных органов. Например, у "Шарика" пестики зачатков цветков заметно короче, чем у других сортов, и, хотя органобразование цветка начинается у него одновременно со всеми, начало образования археспория в его пыльниках задерживается, пока пестики не достигнут определенной длины.

Нами установлены следующие закономерности развития генеративных почек у абрикосов, растущих в Москве, на которые не влияют сортовые особенности и температурные факторы:

полость завязи образуется, когда длина пестика достигнет 0,4 мм;

дифференциация пыльников на микроспорангии и образование археспориальной ткани начинается при длине пестика не менее 0,5 мм;

меристематические бугорки семязпочек появляются в полости завязи пестика длиной не менее 0,6 мм.

Одновременно с дифференциацией пыльника на микроспорангии происходит образование очень короткой нити пыльника. Последняя так коротка, что ее трудно измерить, однако она позволяет выделять пыльники из цветка препаровальной иглой. До образования тычиночной нити отделить пыльники от лепестков почти невозможно. Таким образом, длина пестика 0,5 мм, четырехкамерность пыльника и легкость его выделения из цветка могут служить надежными показателями начала образования археспория (без приготовления препаратов пыльников).

О развитии спорогенной ткани в зимнее время можно судить по нарастанию числа археспориальных клеток и по увеличению их размеров. Рост клеток археспория происходит с момента их образования и до устойчивого похолодания. Увеличение размеров клеток спорогенной ткани возобновляется весной, обычно с конца марта, а в 1995 г. – с конца февраля (табл. 2). Изменяется и форма археспориальных клеток: из угловатых они становятся более округлыми (рис. 4, а, б).

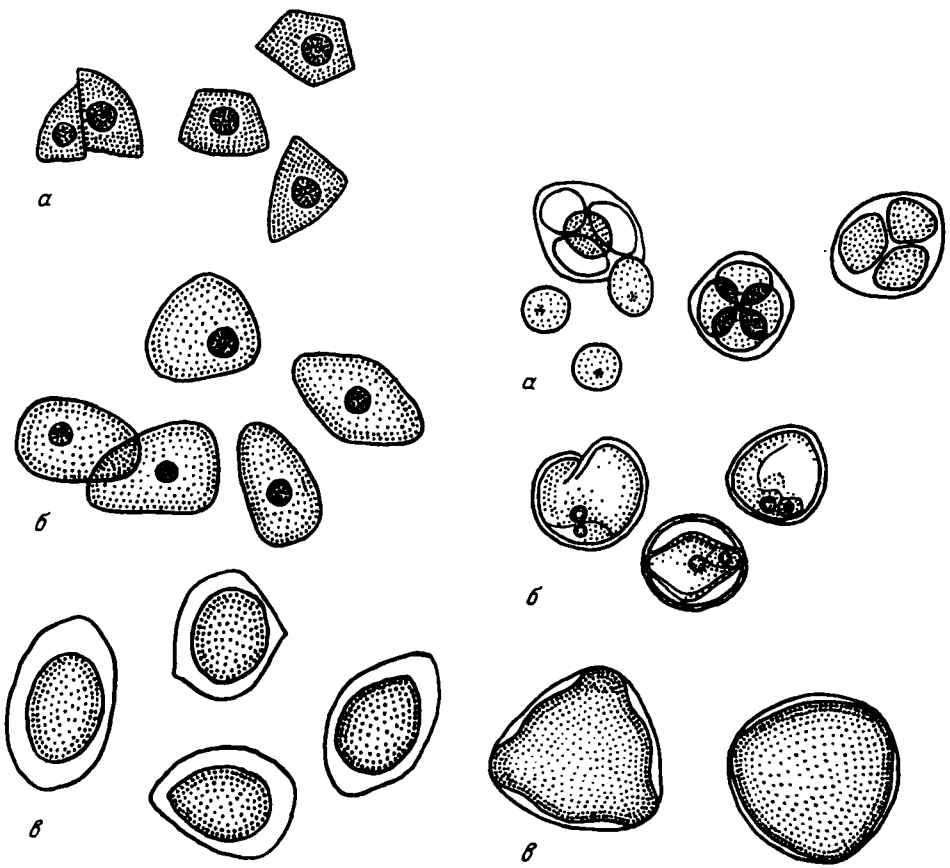


Рис. 4. Спорогенные клетки абрикоса

a – археспориальная клетка (в среднем 18×15 мкм), *б* – микроспорозиты перед редукционным делением (в среднем 28×22 мкм), *в* – микроспорозиты в каллозной оболочке (начало мейоза)

Рис. 5. Образование пыльцы абрикоса

a – редукционное деление (тетрады), *б* – только что образовавшаяся двухклеточная пыльца (в среднем 26×25 мкм), *в* – зрелая пыльца абрикоса (в среднем 50×50 мкм)

К началу редукционного деления почечные чешуи слегка расходятся, почка становится "рыхлой"; пестики, в основном, достигают длины 1,1–1,2 мм и на завязи появляется едва заметное опушение, а верхние пыльники имеют длину 0,6 мм и еще не окрашены. Размеры пестика и пыльников не являются строгими критериями для начала мейоза, имеются сортовые различия. Так, в цветках сорта Графиня пыльников меньше, чем у всех других сортов, микроспорангии короткие и широкие, редукционное деление проходит при длине верхних пыльников 0,5 мм и пестика 1,05 мм с неопушенной завязью. У "Айсберга" к началу мейоза верхние пыльники имеют длину 0,7 мм, а пестик 1,45 мм и густое опушение на завязи.

В ранней профазе I микроспорозиты изолируются утолщенными каллозными оболочками с ограниченной проницаемостью (рис. 4, в). Первое митотическое деление приводит к формированию диады. Затем образуется тетрада микроспор, которая также окружена сплошной толстой каллозной оболочкой (рис. 5, а).

Наступление и скорость прохождения мейоза зависят от температуры: редукционное деление может длиться от нескольких часов до нескольких дней. Поскольку с начала зимы абрикосы находятся в состоянии вынужденного покоя, сроки наступления

весеннего роста зависят только от температуры. В 1995 г. среднесуточная температура перешла через 0° уже в середине февраля, тогда же началось и развитие генеративных почек (рис. 3), чего не наблюдалось ни разу, начиная с 1987 г. Редукционное деление началось в середине марта (вместо обычной второй декады апреля), но очень низкая положительная температура второй половины марта с частыми заморозками замедлила течение мейоза, и тетрады на препаратах пыльников можно было наблюдать более 2 нед.

Следует отметить разноразличность пыльников в пределах одного цветка. Меристематические бугорки верхних пыльников закладываются раньше, чем нижних, и первые в своем развитии все время опережают последние. Верхние пыльники на 0,1–0,2 мм больше нижних. Редукционное деление наступает раньше в верхних пыльниках, но как раз на этой стадии начинается их физиологическое выравнивание. Мейоз в нижних пыльниках может начаться прежде достижения микроспорангиями требуемой длины (даже при величине 0,4 мм), если в верхних пыльниках уже идет редукционное деление. Образование двухклеточной пыльцы в верхних и нижних пыльниках происходит уже одновременно, хотя разница в размерах сохраняется. Во время цветения нижние пыльники раскрываются первыми.

После растворения оболочки тетрада распадается на микроспоры. Они быстро увеличиваются в размерах и покрываются довольно толстой экзиной. В это время наблюдается некоторое торможение роста почки и ее органов, не зависящие от погодных условий. По всей вероятности, это связано с отвлечением части питательных веществ на образование пыльцы.

В отличие от делений мейоза, которые протекают более или менее одновременно во всех микроспороцитах одного пыльника, деление внутри микроспор – митоз – лишено такой синхронности, и в одном и том же пыльцевом гнезде можно видеть различные стадии деления и развития.

Во время деления ядра микроспоры и образования двухклеточного пыльцевого зерна розовый купол из сомкнутых чашелистиков возвышается над раздвинувшимися чешуйками почки на 1–2 мм, пестик достигает длины 2,2–2,5 мм, верхние пыльники – 1,0 мм. Размер только что образовавшегося пыльцевого зерна 25×25 мкм (рис. 5, б), а интегументы наполовину покрывают нуцеллус.

Пыльники из полупрозрачных бесцветных становятся чуть желтоватыми во время мейоза и желтыми непрозрачными при образовании двухклеточных пыльцевых зерен.

Образовавшиеся два ядра двух клеток – вегетативной и генеративной – можно видеть в пыльцевом зерне очень недолгое время. Пыльцевые зёрна быстро растут, оболочка их еще больше утолщается и становится непрозрачной: ядра различаются с трудом, а ко времени окончательного созревания пыльцы не видны совсем.

В момент раскрытия цветка пестики в зависимости от сорта имеют длину от 14 до 17 мм и густое опушение на завязи, степень которого соответствует будущей опушенности плода; верхние пыльники выпрямлены – 1,5 мм длины, нижние согнуты под углом 90° по отношению к тычиночной нити и имеют длину 1,25 мм. Интегументы полностью покрывают нуцеллус.

Размеры зрелой пыльцы, в среднем, 50×50; 60×40 мкм, а форма представлена на рис. 5, в. Форма пыльцы и даже начинающей прорастать пыльцевой трубки специфичны для каждого сорта. У "Графини" во многих цветках нижнего яруса кроны пыльники белого цвета со сплюснутыми микроспорангиями: пыльца в них не образуется, развитие останавливается на стадии редукционного деления.

Появление аномалий цветков связано прежде всего с сортовыми особенностями, т.е. зависит от генотипа. Например, отсутствие пестика в цветке обнаруживается только у "Шарика", а самую большую склонность к образованию двух пестиков имеют "Ураган" и "Царский". Всегда только один пестик у "Варяга".

Число цветков, сформировавших два или три пестика, зависит также от погодных условий, сложившихся в самом начале образования органов цветка. Во все годы

Таблица 3

Сроки цветения абрикоса в разных районах его выращивания

Место произрастания	Время цветения	Литературный источник
Узбекистан	Март	Д.И. Тупицын [4]
	Первая половина марта	Н.В. Ковалев, А.С. Татаурова [22]
Таджикистан	Вторая половина марта	У.М. Усманов [23]
	Конец марта – I декада апреля	А.П. Пулатов [24]
Грузия	I декада марта	М.Д. Самушиа [25]
Северный Кавказ	Конец марта – конец апреля	Е.М. Алехина [8]
	I декада апреля	Т.П. Лебедева [26]
Крым	Конец марта – начало апреля	А.М. Шолохов [19]
Южный берег Крыма	I–II декады апреля	С.И. Елманов [9, 10]
Предгорный Крым	III декада марта – I декада апреля	И.М. Хлопцева [20]
Белоруссия	Середина апреля – I декада мая	Н.Н. Дилендик [27]
Среднее Поволжье	Конец апреля – I декада мая	В.А. Молчанов [16]
Москва	I–II декады мая	Данные автора

наблюдений появление цветков с двумя пестиками составляло от 0,6 до 1,6%. Необычайно щедрым на подобное отклонение оказался 1994 г. – 8,9%.

Наблюдается преимущественная тенденция образования цветков с несколькими пестиками в почках определенного положения в пазушном комплексе.

Цветки, содержащие два и три пестика, образуются:

в центральных генеративных почках пазушных комплексов, состоящих из двух-трех цветочных почек, – 47,5%;

в боковых генеративных почках этих же комплексов – 5%;

в одиночных генеративных почках – 10%;

в почках пазушных комплексов, где центральная – вегетативная, – 37,5%, причем этот процент снижается по мере увеличения порядка почки в комплексе.

Наступление и продолжительность всех фаз весеннего развития цветка определяется погодными условиями. Обычно редуцированное деление проходит в пыльниках цветков абрикоса в Москве во второй декаде апреля, двухклеточная пыльца начинает образовываться в третьей декаде апреля, а цветение наступает в начале мая и продолжается до его середины. По наблюдениям с 1984 г. пик цветения обычно приходится на 8–10 мая. Самое значительное смещение сроков цветения было необычайно ранней и теплой весной 1995 г., когда мейоз начался в третьей декаде марта, а цветение наступило 24 апреля. Первыми зацветают сорта: Алеша, Варяг, Шарик, Лель, на 3–6 дней позже – Графиня, Ураган, Айсберг. Самым последним цветет Зевс.

В наиболее южных районах – в Средней Азии – цветение наступает в марте и с продвижением на север смещается на конец апреля – начало мая (табл. 3).

Цветение у абрикосов наступает сначала в верхней части кроны. После зимних повреждений лучше всего сохраняются генеративные почки на сильнорослых молодых годичных побегах от 20 до 60 см длиной, в основном, по периферии кроны. На самых коротких плодовых образованиях (шпорцах и маленьких букетных веточках) цветки зимуют лучше, если эти короткие побеги располагаются ближе к центру кроны.

В пазушных комплексах почек более зимостойкими чаще оказываются центральные почки, если комплекс состоит только из генеративных почек. Если в центре комплекса – вегетативная почка, а вокруг нее много генеративных, то более зимостойкими оказываются те цветочные почки, которые заложены и сформировались раньше. Как правило, у этих более устойчивых к повреждениям почек

больше почечных чешуй, они имеют большую склонность к образованию в цветках двух и трех пестиков. Все это говорит о том, что такие почки располагают большим запасом питательных веществ, что и позволяет им лучше переносить неблагоприятные условия зимнего времени.

В южных районах выращивания абрикоса часто случаются неурожаи вследствие гибели генеративных почек весной от возвратных морозов [22, 26]. Наибольшая опасность повреждения цветочных почек – на стадии редуccionного деления (которое может происходить на юге в январе, феврале, марте) и на всех последующих этапах, включая цветение: уязвимость почек по мере их развития повышается [8, 12].

В Москве мейоз наступает лишь во второй декаде апреля, сильных морозов во второй половине апреля и начале мая почти не бывает. И хотя повреждения генеративных почек весной иногда и случаются, 100% их гибели не наблюдалось в это время ни разу за 12 лет наблюдений. Как уже отмечалось выше, генеративные почки у абрикоса в Москве могут погибнуть лишь от резких колебаний температур в зимнее время. Тем не менее полное отсутствие урожая было в Главном ботаническом саду РАН за указанный период только два раза: в 1990 и 1991 гг.

Несколько иная картина наблюдается в разных районах Московской области, куда были переданы сеянцы наших абрикосов и наши сорта: выживание генеративных почек определяется микроклиматом конкретного района. Так, в Волоколамском районе, в низком месте, куда стекает холодный воздух, весной 1995 г. во время цветения абрикосов температура падала до -10° : погибли все цветки на шести деревьях. В этом же году цветение трех деревьев абрикоса в Люберецком районе, недалеко от окружной дороги, прошло благополучно, и урожай был гораздо больше, чем в ботаническом саду.

Для абрикоса характерно заложение большого числа генеративных почек, и хотя в разные годы множество их гибнет в зимнее время, все же цветение и урожай бывают. В Москве особенно обильными урожаями отличались 1984, 1986, 1988, 1989, 1996 гг. У некоторых плодовых пород, например у яблони, периодичность плодоношения определяется периодичностью заложения генеративных почек: в годы с большим урожаем цветочных почек закладывается мало. У абрикоса обильные урожаи лишь немного уменьшают заложение генеративных почек. Если бы не происходило гибели части или даже всех цветочных почек в зимнее время, то, вероятно, мы бы имели щедрые урожаи абрикоса в Москве каждый год. Но это привело бы к скорому истощению растений и их преждевременной гибели. Так что отсутствие урожаев или их сокращение в отдельные годы – явление нормальное, продлевающее срок жизни этих замечательных деревьев.

Выводы

Детально исследованы этапы и установлены сроки морфогенеза генеративных почек абрикоса в Москве за период с 1987 по 1996 гг.

Дифференциация генеративных почек в Москве начинается в начале августа, как и почти во всех других регионах его выращивания.

Выявлена связь наступления следующих этапов морфогенеза с определенной длиной пестика, не зависящая от сортовых особенностей и погодных условий: гнездо завязи образуется при длине пестика 0,4 мм; образование археспориальной ткани начинается при длине пестика 0,5 мм (при этом пыльник дифференцируется на четыре микроспорангия и образуется очень короткая тычиночная нить); меристематические бугорки семязпочек появляются в иолости завязи при длине пестика 0,6 мм.

Установлено, что степень сформированности цветка не может являться надежным критерием зимостойкости генеративных почек.

Число почечных чешуй коррелирует с зимостойкостью цветочных почек только в пределах каждого сорта (генотипа).

Изменения в размерах пестика, цветка и почки в зимнее время имеют место, но настолько малы, что пока не могут считаться вполне достоверными.

В конце осени – начале зимы генеративные почки абрикоса выходят из состояния глубокого покоя, рост и развитие их прекращается низкими зимними температурами. Начало и ход весеннего развития, включая и цветение, определяются только метеоусловиями.

Выявлена не слишком строгая корреляция (зависящая от сортовых особенностей) между размерами пестика и пыльников и этапами микроспорогенеза и образования зрелой пыльцы: мейоз происходит, в основном, при длине пестика 1,1–1,2 мм и едва заметном опущении на завязи и при длине верхних пыльников 0,6 мм, почка при этом становится "рыхлой"; двухклеточная пыльца начинает образовываться при длине пестика 2,2–2,3 мм, верхних пыльников – 1,0 мм, микроспоры при этом достигают размеров 25×25 мкм, а купол из розовых чашелистиков возвышается над чешуйками почки на 1–2 мм.

Зимостойкость генеративных почек находящихся в разных частях кроны, на различных типах побегов, в разных частях побега и по-разному расположенных в пазушных комплексах неравноценна и зависит от определенного запаса питательных веществ, получаемых каждой почкой в соответствии с интенсивностью всех жизненных процессов, зависящих в свою очередь от совокупности множества факторов окружающей среды и генотипа.

В связи с особенностями московского климата повреждения генеративных почек абрикоса происходят, в основном, в зимнее время. Вероятность гибели цветочных почек весной намного меньше, чем в традиционных районах выращивания абрикоса, вследствие чего плодоношение в Москве происходит чаще.

Автор выражает признательность кандидату биологических наук, старшему научному сотруднику кафедры высших растений МГУ Е.А. Седовой за консультационную помощь в работе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Исаева И.С. Биологический контроль за плодовыми растениями. М.: ВНИИТЭИСХ, 1975. 58 с.
2. Зелинская Л.П. Морфолого-анатомические особенности годичных побегов интродуцированных в условиях Москвы видов яблони: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1987. 23 с.
3. Ломакин Э.Н. Особенности биологии абрикоса в Юго-Западной Туркмении: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1970. 25 с.
4. 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.
5. Пащенко З.М. Особенности развития генеративных почек некоторых плодовых пород в условиях Ташкента // Науч. труды. Биология. 1962. Вып. 210. С. 109–132.
6. Сидлян З.В. Агротеморологические особенности дифференциации генеративных органов цветка абрикоса в Араратской равнине // Биол. журн. Армении. 1978. Т. 31, N 11. С. 1226–1227.
7. Габелашвили Н.И. Динамика развития цветочных почек абрикоса и персика. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тбилиси, 1955. 21 с.
8. АLEXИНА Е.М. Особенности развития генеративных почек и плодоношение абрикоса различных эколого-географических групп: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Нальчик, 1973. 30 с.
9. ЕЛМАНОВА С.И. Зимнее развитие цветочных почек персика и абрикоса // Тр. Гос. Никит. ботан. сада. 1959. Т. 29. С. 251–268.
10. ЕЛМАНОВА С.И., ШОФЕРИСТОВА Е.Г. Цитозембриологические исследования абрикоса, алычи и их гибридов // Там же. 1970. Т. 46. С. 159–172.
11. СЕРГЕЕВА К.А., КАНДАРОВА И.В. Изучение дифференциации генеративных почек древесных растений // Морфогенез растений. М.: Изд-во МГУ, 1961. Т. 2. С. 221–224.
12. ШОЛОХОВА А.М. Изучение сравнительной зимостойкости сортов абрикоса в связи с биологическими особенностями развития цветковых почек: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1963. 40 с.
13. ЗАГОРОДНАЯ Н.Г. Изучение биологии развития цветковых почек абрикоса в связи с селекцией на зимостойкость: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Махачкала 1969. 23 с.
14. БЕРЕЗЕНКО Н.П. Морфогенез и условия развития генеративных органов у косточковых пород: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1963. 16 с.

15. Федченкова Г.А. Цикл роста и формирования генеративных почек абрикоса в степной части юга Украины // Бюл. ВИР. 1973. Вып. 30. С. 68–71.
16. Молчанов В.А. Абрикосы Самары. Самара: Кн. изд-во, 1992. 77 с.
17. Руденко И.С. Осенне-зимнее развитие цветочных почек черешни. Кишинев: АН МССР 1972. 76 с.
18. Исаева И.С. Морфобиология плодовых растений. М.: Изд-во МГУ, 1974. 135 с.
19. Шолохов А.М., Саввина Т.М. Абрикос. М.: Агропромиздат, 1989. С. 35–64.
20. Хлопцева И.М. Продолжительность периода покоя и прохожденье фенологических фаз абрикоса в предгорном Крыму // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1977. Т. 59, вып. 2. С. 44–54.
21. Витковский В.Л. Морфогенез плодовых растений. Л.: Колос, 1984. 207 с.
22. Ковалев Н.В., Татаурова А.С. Устойчивость видов и сортов абрикоса к зимним и весенним морозам // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1953. Т. 30, вып. 1. С. 137–170.
23. Усманов У.М. Крымские сорта абрикоса в Ленинабадской области // Сел. хоз-во Таджикистана. 1973. N 1. С. 34–35.
24. Пулатов А.П. Итоги работ по выявлению и изучению поздноцветущих форм абрикоса в северном Таджикистане // Садоводство и виноградарство на грубоскелетных почвах. Душанбе, 1977. С. 20–35.
25. Самушина М.Д. Цитозембриология некоторых сортов абрикоса: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тбилиси, 1972. 30 с.
26. Лебедева Т.А. Гистохимическое изучение генеративных почек абрикоса в связи с их зимостойкостью: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ростов н/Д, 1969. 27 с.
27. Дилендик Н.Н. Абрикос в Белоруссии. Минск: Урожай, 1986. 48 с.

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

SUMMARY

Kramarenko L.A. Morphogenesis of generative buds of apricot in Moscow

The stages of morphogenesis of generative buds of apricot in Moscow conditions were studied and their dates within the period 1987–1996 years were determined. The differentiation of apricot generative buds started in Moscow in the first days of August similarly to all other regions of apricot cultivation. The beginning of every stage was connected with the certain pistil length of rudimentary flower and was not depend on sort features or weather conditions. A degree of flower development couldn't be a reliable criterion of generative buds winter hardiness. None too strict correlation (dependent on sort features) was determined between dimension of pistil and anthers and stages of microsporogenesis and mature pollen development. Winter hardiness of generative buds was conditioned by physiological peculiarities of each three. Because of Moscow climate damages of generative buds took place in winter on the whole. The probability of generative buds destruction in spring was far less than in traditional regions of apricot cultivation.

УДК 581.445:582.734.5

© М.В. Костина, 1997

МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ГОДИЧНЫХ ПОБЕГОВ У НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА PRUNUS

М.В. Костина

Большинство представителей рода *Prunus* s. l. (*Rosaceae*) произрастают в умеренном климате (за исключением подрода *Laurocerasus* Koehne., виды которого распространены в субтропиках и тропиках Старого и Нового Света) и представляют собой небольшие деревья и кустарники. У многих из них, помимо весеннего роста побегов, имеет место летнее побегообразование, при котором можно наблюдать разнообразие процессов и формирующихся структур. Полагая, что более детальное изучение этих процессов и структур может послужить как для уточнения морфологических и таксономических характеристик отдельных видов, так и для оценки поведения растений при интродукции, мы предприняли такое исследование.

Образование побегов второй генерации может быть связано как с деятельностью верхушечных, так и пазушных меристем. Если образование годичного побега, т.е. побега, цикл развития которого длится один вегетационный период [1], связано с деятельностью только верхушечной меристемы, то в течение одного вегетационного периода развивается одноосный годичный побег [2]. Этот побег может состоять из одного или нескольких элементарных побегов, т.е. побегов, развивающихся за один период видимого роста [3]. Если элементарные побеги заканчиваются верхушечными почками, то морфологическая граница между элементарными побегами (зона торможения) выражена отчетливо. В зоне торможения развиваются чешуевидные филломы, междоузлия укорочены [3]. В этом случае элементарный побег второй и последующих волн роста называют ивановым побегом. Однако, если верхушечный рост побега немного замедлился или после очень непродолжительной остановки возобновился вновь, то морфологически граница между элементарными побегами выражена нечетко [3, 4]. В зоне торможения развиваются переходные образования от чешуй к листьям и междоузлия лишь немного укорочены по сравнению с соседними участками годичного побега. В этом случае говорят об образовании скрытых "ивановых" побегов.

При формировании силлептических (боковые побеги, развивающиеся из пазушных почек без периода покоя и одновременно с продолжающимся ростом материнского побега) и пролептических побегов (боковые побеги, формирующиеся на главном материнском побеге в том же году, но после периода ростового покоя материнской почки, в течение которого созревает пазушная почка) развивается разветвленный годичный побег [1, 3]. Для определения типа пазушных побегов второй генерации Р.В. Tomlinson [5] предложил использовать такие признаки, как характер предлистьев (первые два филлома, формирующиеся на боковой оси) и их положение на оси пазушных побегов. Предлистья силлептических побегов, как правило, имеют листовидный характер и располагаются на некотором расстоянии от основания этих побегов; предлистья пролептических побегов обычно имеют чешуевидный характер и находятся в основании побегов. Однако эти морфологические признаки не всегда совпадают с данными динамики развития пазушных побегов второй генерации и материнского побега.

Если понятие "годичный побег" отражает основную особенность умеренного и холодного климата, а именно, его периодичность, то интенсивность образования и характер побегов второй генерации во многом определяется внутренними ритмами, специфичными для каждого вида [3, 6]. Внешние факторы (резкие нарушения условий среды, повреждения растений) также влияют на этот процесс, приводя к образованию нехарактерных для вида побегов второй генерации.

Наиболее интенсивно образование побегов второй генерации происходит до вступления растений в генеративный период, когда им свойствен усиленный рост побегов, а также на побегах, выполняющих функцию омоложения побеговой системы [3, 7].

Для многих видов рода *Pinus* s. l. характерно летнее побегообразование [7–11]. В.Л. Витковский [8] показал, что почки, формирующиеся у них на годичных побегах, различаются по способности к преждевременному прорастанию; по сочетанию верхушечных и пазушных почек, которые могут формироваться на годичных побегах, он различает следующие типы побегов:

- 1) с зимующей верхушечной и пазушными почками первой генерации;
- 2) с незимующей верхушечной почкой, ее коротким летним покоем, повторным возобновлением роста и зимующими пазушными почками;
- 3) с частью незимующих пазушных почек и незимующей верхушечной почкой, их коротким летним покоем и повторным возобновлением роста;
- 4) с зимующей верхушечной почкой и частью незимующих пазушных почек, их коротким летним покоем и повторным возобновлением роста;
- 5) с незимующими, с продолжающимся ростом без летнего покоя верхушечной и частью пазушных почек.

В.Л. Витковский выделяет еще и шестой тип годичных побегов, формирующихся при развитии пролептических побегов в результате различного рода повреждений верхушечной меристемы. Он отмечает, что у *Prunus* вне зависимости от места произрастания годичные побеги могут развиваться по всем шести вариантам, но силлептические побеги обычно образуются на побегах формирования.

Пролептические побеги у слив могут формироваться в верхней трети материнского побега, а также в центральной и нижней третях побега [8]. У абрикоса ежегодно образуются как "ивановы" побеги, так и силлептические побеги [9].

Помимо образования побегов второй генерации, в роде *Prunus* широко распространена еще одна форма преждевременного ветвления – ветвление пазушных почек [7, 8, 12–15]. Суть этого явления заключается в том, что у пазушных почек, формирующихся на растущем годичном побеге, в пазухах их нижних почечных чешуй образуются конусы нарастания, которые в том же году дифференцируются в самостоятельные почки. В результате чего в пазухе листа за один вегетационный период образуется группа почек, из которых одна является материнской, а остальные дочерними. На следующий год весной из этих почек одновременно развиваются генеративные и вегетативные побеги. Дочерние почки обычно бывают генеративными, а материнская – может быть как генеративной, так и вегетативной. Чаще всего дочерние почки развиваются в пазухах предлистьев материнской почки, реже они могут формироваться также и в пазухах расположенных выше чешуй материнской почки.

Следует отметить, что если образование побегов второй генерации наблюдается у большинства древесных растений умеренного климата, то ветвление пазушных почек встречается у значительно меньшего числа видов.

У деревьев и кустарников умеренного и холодного климата проявление внутренних ритмов, специфичных для каждого вида, происходит в строго ограниченных климатическими факторами временных параметрах, т.е. в рамках годичных побегов. Нам представилось интересным рассмотреть структуру годичных побегов в целом, но в отличие от В.Л. Витковского характеризовать годичные побеги не по характеру покоя почек, а по положению, интенсивности образования, морфологическим и ритмологическим признакам побегов второй генерации. Кроме того, определенный интерес представляют собой и взаимоотношения между двумя формами преждевременного ветвления – образованием побегов второй генерации и ветвлением пазушных почек.

Наблюдения мы проводили в основном в ГБС РАН с 1987 по 1995 гг., а также на Крымской опытно-селекционной станции ВИР (Северный Кавказ), в Никитском (Ялта), Центральном сибирском (Новосибирск), Центральном республиканском (Киев) ботанических садах, в садах Кубанского (Краснодар) и Московского университетов.

Объектами исследования были: *Prunus padus* L. (черемуха обыкновенная), *P. virginiana* L. (черемуха виргинская), *P. serotina* Ehrh. (черемуха поздняя), *P. laurocerasus* L. (лавровишня аптечная), *P. pensylvanica* L. (вишня пенсильванская), *P. maackii* Rupr. (черемуха Маака), *P. fruticosa* Pall. (вишня кустарниковая), *P. avium* L. (черешня), *P. cerasus* L. (вишня обыкновенная), *P. domestica* L. (слива домашняя), *P. cerasifera* Ehrh. (альча), *P. spinosa* L. (терн), *P. armeniaca* L. (абрикос), *P. persica* (L.) Batsch. (персик), *P. tomentosa* Thunb. (вишня войлочная), *P. japonica* Thunb. (вишня японская).

Все эти виды, за исключением черемухи обыкновенной, интродуцированные, их естественный и культивируемый ареалы находятся в более мягком, по сравнению с Московской областью, климате.

Для определения характера годичного побега в конце вегетационного периода измеряли длину междоузлий, отмечали характер развивающихся на годичном побеге филломов, судьбу терминальной почки, наличие или отсутствие зон торможения, местонахождение и длину побегов второй генерации, характер и расположение формирующихся на них предлистьев. Детально календарную динамику роста побегов не изучали. Отмечали только общую продолжительность верхушечного роста и время появления побегов второй генерации.

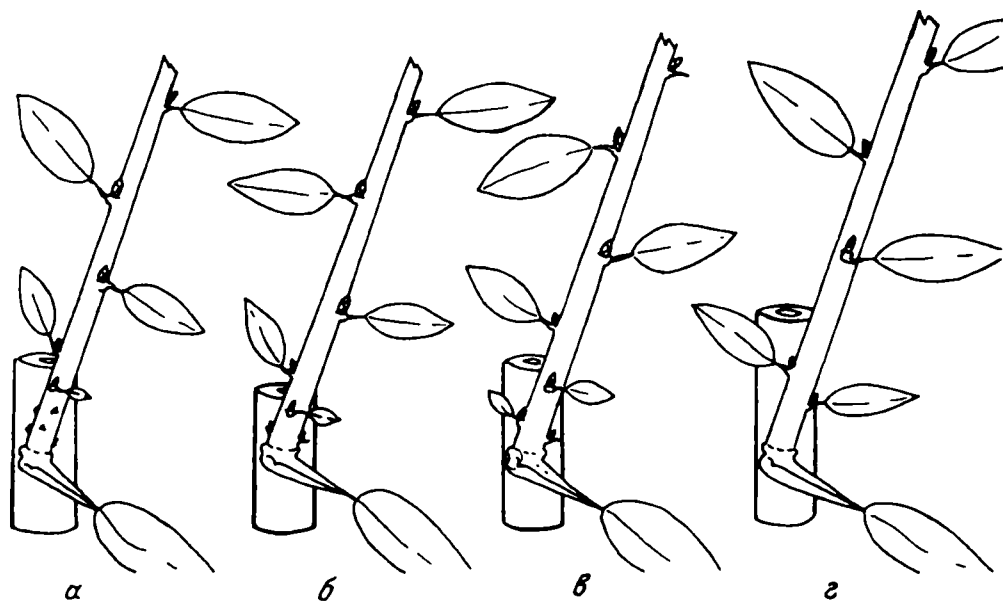


Рис. 1. Характер и положение предлистьев на побегах второй генерации
Объяснение см. в тексте

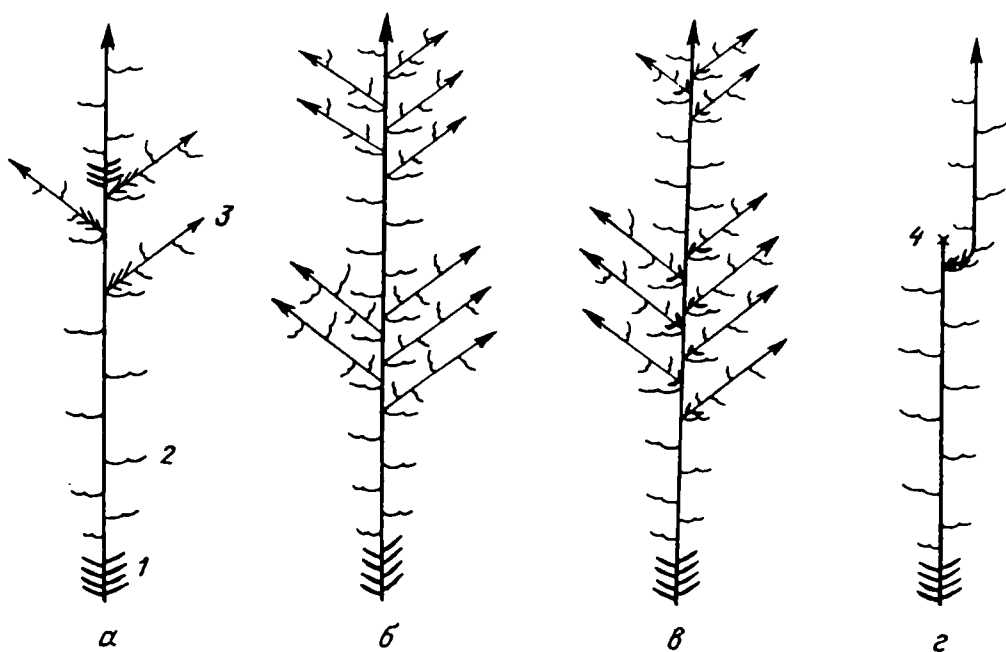


Рис. 2. Основные варианты строения разветвленного годичного побега
Объяснения см. в тексте
1 – чешуевидный филлом, 2 – листовидный филлом, 3 – продолжение верхушечного роста, 4 – гибель верхушечной меристемы

У изученных нами видов *R. prunus* предлистья, развивающиеся на пазушных побегах второй генерации, могут иметь чешуевидный или листовидный характер, располагаться в основании этих побегов или на некотором расстоянии. Основные варианты следующие.

1. Предлистья и несколько расположенных выше филломов этого же побега имеют чешуевидный характер и располагаются в основании побега второй генерации (рис. 1,а). Чешуевидный характер могут иметь только предлистья, расположенные в основании побега второй генерации (рис. 1,б).

2. Первый чешуевидный предлист расположен в основании побега второй генерации. Второй предлист представляет собой небольшой быстропадающий лист, расположенный на некотором расстоянии (до 1–2 см) от основания побега второй генерации, или оба предлиста представляют собой небольшие быстропадающие листья (рис. 1,в).

3. Предлистья представляют собой вполне развитые листья, которые отличаются от расположенных выше по оси побега второй генерации несколько меньшими размерами (иногда, впрочем, даже эти различия трудно заметить). В этом случае предлистья вынесены по оси побега второй генерации на расстояние до 10–15 см (рис. 1,г).

При втором и третьем вариантах самым длинным междоузлем у побегов второй генерации является расстояние между вторым предлистом и расположенным выше листом (эпиподий). При третьем варианте на особенно мощных побегах расстояние между основанием побега второй генерации и первым предлистом (гипоподий) иногда бывает больше других междоузлий. Такая картина иногда наблюдается у вишни пенсильванской и персика. Расстояние между предлистьями (мезоподий) всегда значительно меньше эпиподия.

У всех рассмотренных видов *R. prunus* третий филлом как в пазушных почках, так и на пазушных побегах второй генерации, всегда повернут в сторону кроющего листа, но несколько смещен от его оси влево или вправо. С третьего филлома и начинается присущий роду *R. prunus* филлотаксис 2/5. Интересно отметить, что у вишни пенсильванской на наиболее мощных побегах второй генерации второй предлист расположен не строго напротив первого предлиста, а его положение приближается к нормальному для рода листорасположению. Иное листорасположение имеет *R. laurocerasus*. У этого вида не только предлистья, но и расположенные выше почечные чешуи занимают трансверсальное положение (двурядное листорасположение), а филлотаксис 2/5 начинается с листовидных филломов или прицветников (у генеративных побегов).

Принимая во внимание все перечисленные выше признаки, мы выделили восемь вариантов развития годичных побегов, из них в первых двух формируется одноосный (моноподальный) годичный побег, в остальных – развивается разветвленный годичный побег.

1. Верхушечный рост годичного побега примерно в середине вегетационного периода заканчивается. Пазушные побеги второй генерации не образуются. Верхушечная меристема, как в этом, так и в других вариантах, в зависимости от характера для каждого вида способа нарастания (моноподального или симподиального) может сформировать полноценную почку или погибнуть. У сливы, алычи, терна, абрикоса верхушечная почка обычно не формируется, для остальных изученных видов возможно моноподальное нарастание. Этот вариант развития годичных побегов – самый распространенный, особенно после вступления растения в генеративный период.

Все остальные варианты развития встречаются в основном у молодых растений или на побегах формирования.

2. В течение одного вегетационного периода развивается побег, состоящий из двух, реже большего числа элементарных побегов, или наблюдается длительный, до конца вегетационного периода, без заметных морфологически периодов торможения рост годичных побегов. При развитии годичного побега по этому варианту пазушные

побеги второй генерации не образуются. Побеги с длительным верхушечным ростом можно встретить у всех рассмотренных нами видов. Формирование "ивановых" и скрытых "ивановых" побегов было отмечено у черемухи обыкновенной, виргинской, поздней. У сливы, алычи, вишни войлочной, терна мы наблюдали образование скрытых "ивановых" побегов.

Следует отметить, что у всех изученных нами видов можно встретить побеги, на которых имеются участки с несколькими укороченными по сравнению с соседними участками междоузлиями и небольшими листьями. Однако в этих случаях трудно решить, являются ли эти участки нерезко выраженными зонами торможения между элементарными побегами или представляют собой случайное сочетание нескольких немного укороченных междоузлий.

3. Верхушечный рост годовичного побега в июне–июле завершается образованием терминальной почки. Повторное возобновление верхушечного роста происходит в июле–августе. Под отчетливо выраженной зоной торможения после возобновления верхушечного роста развивается один или несколько пазушных побегов второй генерации, предлистья и несколько расположенных выше филломов которых чешуевидные (рис. 2,а). Данные пазушные побеги второй генерации по всем критериям подходят под определение пролептических побегов. Эти побеги начинают развиваться после возобновления верхушечного роста и имеют чешуевидные предлистья. У черемухи обыкновенной и черемухи виргинской развитие побегов второй генерации происходит крайне редко (образование побегов второй генерации можно наблюдать примерно у 1 из 10 экземпляров) и в основном по второму или третьему вариантам. У черемухи поздней, для которой характерно более интенсивное развитие побегов второй генерации, данный вариант развития годовичного побега встречается у растений, вступивших в период цветения и плодоношения.

Кроме того, у всех изученных нами видов черемухи, а также у сливы, алычи, терна, вишни войлочной можно наблюдать образование скрытых "ивановых" побегов, причем под зонами торможения в этом случае развиваются пазушные побеги второй генерации с чешуевидными предлистьями или предлистьями, представляющими собой небольшие быстропадающие листочки.

4. Верхушечный рост длительный, пазушные побеги второй генерации имеют листовидные предлистья, вынесенные на значительное расстояние от основания этих побегов (рис. 2,б). Этот вариант развития можно наблюдать у всех изученных нами видов, но с разной степенью выраженности и частоты. Особенно интенсивное развитие пазушных побегов второй генерации, когда предлистья, представляющие собой листья срединной формации, вынесены на расстояние до 10–15 см от основания этих побегов, наблюдается у вишни пенсильванской, персика, вишни обыкновенной и степной, несколько реже у черемухи Маака, вишни японской. У черешни образование побегов второй генерации происходит редко и чаще всего по этому варианту.

Пазушные побеги второй генерации обычно располагаются на материнском побеге неравномерно, группами: участки материнского побега, на которых пазушные почки прорастают в удлиненные побеги второй генерации, чередуются с участками, на которых пазушные почки в рост не трогаются или образуются укороченные побеги второй генерации. На особенно интенсивно растущих материнских побегах может образоваться до трех таких групп, состоящих обычно из четырех–семи удлиненных побегов второй генерации, которые разделены участками из четырех–семи непрорастающих пазушных почек или укороченных побегов. При этом самые нижние побеги второй генерации развиваются в середине–конце мая и находятся в пазухах пятого–седьмого листовидных филломов материнского побега (не считая почечных чешуй). У перечисленных выше видов можно наблюдать образование третьей, а иногда и четвертой генерации побегов с листовидными предлистьями. На менее мощных побегах образуется одна–две группы пазушных побегов второй генерации, которые могут располагаться в нижней, средней или верхней части материнского побега.

У остальных видов данный вариант развития годичных побегов встречается крайне редко. Так, у черемухи обыкновенной и черемухи виргинской побеги второй генерации с листовидными предлистьями образуются в исключительных случаях на особенно мощных порослевых побегах, образование которых стимулировано обрезкой. При этом небольшие листовидные предлистья не выносятся далеко (до 2–3 см) от основания побегов второй генерации. У сливы, алычи, терна, абрикоса, вишни войлочной в отличие от черемухи виргинской и черемухи обыкновенной хотя и происходит интенсивное образование пазушных побегов второй генерации, однако побеги с листовидными предлистьями развиваются очень редко, только на очень мощных побегах. Развитию таких побегов может предшествовать сильная обрезка растения.

Пазушные побеги второй генерации, образующиеся при этом варианте развития годичного побега, можно назвать силлептическими, так как они развиваются одновременно с продолжающимся ростом материнского побега и имеют листовидные предлистья. Расположение силлептических побегов на материнском побеге группами, что особенно отчетливо выражено у вишни пенсильванской, указывает на определенную ритмичность процессов, приводящих к их образованию.

5. Верхушечный рост прекращается к середине вегетационного периода. На материнском побеге, имеющим по сравнению с четвертым вариантом развития небольшие размеры, образуется одна, реже две группы пазушных побегов второй генерации с листовидными предлистьями. Этот вариант развития встречается у вишни пенсильванской, персика и особенно часто у вишни обыкновенной и степной после вступления в генеративный период.

6. Верхушечный рост длительный, без заметных зон торможения. Наблюдается высокая интенсивность образования пазушных побегов второй генерации, которые обычно располагаются на материнском побеге группами. Самые нижние пазушные побеги второй генерации могут, как и в предыдущем варианте, образоваться в пазухе пятого-седьмого листовидных филломов материнского побега. Предлистья, развивающиеся на этих побегах, имеют чешуевидный характер, реже представляют собой небольшие быстропадающие листочки. Нередко можно наблюдать образование третьей генерации пазушных побегов с чешуевидными предлистьями (рис. 2,а).

По этому варианту обычно развиваются разветвленные годичные побеги у сливы, терна, алычи, абрикоса, вишни войлочной. У сливы, алычи, терна, абрикоса небольшие пазушные побеги второй генерации часто превращаются в колючки.

При данном варианте развития пазушные побеги второй генерации занимают промежуточное положение между силлептическими и пролептическими побегами, так как с одной стороны имеют чешуевидные предлистья, а с другой – образуются одновременно с продолжающимся ростом материнского побега.

7. Верхушечный рост в середине вегетационного периода приостанавливается или верхушечная меристема погибает. После остановки верхушечного роста начинают развиваться пазушные побеги второй генерации, один из которых принимает направление главной оси, т.е. происходит перевершинивание и в течение одного вегетационного периода формируется симподий (рис. 2,б). У сливы, терна, алычи и особенно часто у абрикоса пазушный побег, принимающий направление главной оси, располагается в непосредственной близости от погибшей верхушки, так что эта верхушка почти незаметна. При этом формируется структура, которая внешне напоминает годичный побег, состоящий из нескольких элементарных побегов. Многие исследователи описывали такие годичные побеги как "ивановы" побеги [9]. Однако у перечисленных выше видов мы ни разу не наблюдали образования подобных годичных побегов. У абрикосов развитие годичного побега по этому варианту происходит довольно часто, причем в течение одного вегетационного периода гибель верхушечной меристемы с последующим развитием пазушного побега второй генерации, принимающей направление главной оси, может происходить до трех раз. Но нередко отмирает или замирает не только верхушечная почка материнского побега, но и несколько

расположенных ниже почек, отчего верхушка материнского побега хорошо заметна. Пазушные побеги второй генерации в этом случае обычно имеют чешуевидные предлистья. Правда, один раз, у вишни пенсильванской на особенно мощных побегах второй генерации, образование которых было стимулировано сильной обрезкой, под погибшей верхушкой мы наблюдали развитие пазушного побега второй генерации с листовидными предлистьями.

У остальных исследованных нами видов также можно наблюдать развитие годичных побегов по этому варианту. Но чаще всего этот вариант развития годичного побега наблюдается у видов, для которых характерно симподиальное нарастание (абрикос, слива, терн, алыча).

8. У видов *Rubus* при повреждении побегов часто наблюдается образование регенерационных пазушных побегов с чешуевидными предлистьями. Образование таких побегов обычно происходит при повреждении верхушки побега. В этом случае одна или несколько пазушных почек, расположенных под поврежденной верхушкой, могут прорасти по пролептическому типу. Другой вариант развития регенерационных побегов мы наблюдали у черемухи обыкновенной и черемухи виргинской после того, как у нескольких экземпляров в мае срезали верхнюю часть двулетней ветви с самыми мощными побегами текущего года. При этом у расположенных ниже и уже успевших к этому времени заложить терминальную почку укороченных побегов наблюдалось повторное возобновление верхушечного роста. Некоторые из этих побегов ветвились с образованием под зоной торможения пазушных побегов второй генерации с чешуевидными предлистьями. В данном случае обрезкой было стимулировано образование второго элементарного побега и пролептических побегов второй генерации. Образование побегов второй генерации можно наблюдать также у сеянцев и двух-трехлетних растений черешни, черемухи поздней при повреждении молодых листочков тлей. После уничтожения тли обычно происходит активное возобновление верхушечного роста, иногда с образованием под поврежденной зоной пазушных побегов с чешуевидными предлистьями.

Таким образом, принимая во внимание характер и расположение предлистьев, а также особенности верхушечного роста, можно уточнить и дополнить варианты строения и развития годичных побегов, выделенные В.Л. Витковским [8], и добавить к ним еще два:

с непрерывным, без видимого торможения верхушечным ростом, который сочетается с образованием пазушных побегов с чешуевидными предлистьями (6-й вариант);

с формированием симподия в течение одного вегетационного периода (7-й вариант).

Характер развития побегов второй генерации у изученных нами видов во многом определяется внутренними ритмами, присущими каждому виду. Так, у абрикоса, сливы, алычи, терна, вишни войлочной развитие разветвленных годичных побегов происходит в основном по шестому или седьмому выделенным нами вариантам, у вишни пенсильванской, персика, черешни, черемухи Маака, вишни обыкновенной и кустарниковой, вишни японской – по четвертому и пятому вариантам, черемух виргинской и обыкновенной – по 3 варианту. Исключение составляет черемуха поздняя. У этого вида после вступления в генеративный период развитие обычно идет по третьему варианту. Однако у молодых растений черемухи поздней можно наблюдать образование разветвленных годичных побегов по всем другим выделенным нами вариантам развития.

Развитие годичного побега может сначала идти по одному, а затем по другому варианту. Чаще всего в этом случае в начале вегетационного периода развитие годичного побега идет по наиболее характерному для вида варианту развития, а затем происходит гибель верхушечной почки и образуется симподий (седьмой вариант). У абрикоса, алычи на материнском побеге сначала может образоваться группа пазушных

побегов второй генерации с листовидными предлистьями, а предлистья расположенных выше пазушных побегов второй генерации будут иметь чешуевидный характер.

Интенсивность образования пазушных побегов второй генерации зависит прежде всего от видовой принадлежности. Наиболее интенсивно летнее побегообразование происходит у вишни пенсильванской, вишни обыкновенной, вишни кустарниковой, вишни войлочной, вишни японской, персика, алычи, терна, сливы домашней, абрикоса, черемухи поздней. Очень редко образование побегов второй генерации можно наблюдать у черемухи обыкновенной, черемухи виргинской, черешни.

На характер и интенсивность образования побегов второй генерации влияет также и та роль, которую играет тот или иной побег в построении кроны древесного растения. Побеги молодых растений, а также побеги формирования имеют тенденцию к более длительному верхушечному росту, более интенсивному образованию пазушных побегов второй генерации. При этом у видов, для которых характерны чешуевидные предлистья, могут сформироваться пазушные побеги второй генерации с листовидными предлистьями, вынесенными на некоторое расстояние от основания этих побегов. А у видов, для которых характерны силлептические побеги, предлистья и гипоподий достигают максимальных размеров. На побегах ветвления у растений, вступивших в период цветения и плодоношения, пазушные побеги второй генерации развиваются редко.

Кроме того, на интенсивность образования побегов второй генерации положительно сказываются хорошие условия выращивания (плодородная почва, обильный полив и т.д.).

У черемухи поздней – североамериканского широкоареального полиморфного вида, южная граница естественного ареала которого расположена в субтропическом поясе, была отмечена зависимость интенсивности образования побегов второй генерации от происхождения образцов. У сеянцев, выращенных из семян, привезенных из южных районов естественного ареала этого вида, наблюдалось более интенсивное летнее побегообразование, чем у растений, выращенных из семян более северного происхождения.

На характер развития годичных побегов, по нашим наблюдениям, не влияет географическое положение места выращивания. Например, у интродуцированных в Москве черешни, абрикоса, персика сохраняются все особенности развития и строения побегов второй генерации, присущие этим видам в районах их промышленного выращивания. А особенности роста интродуцированного вида вишни пенсильванской сохраняются как в Москве, так и в Новосибирске, Краснодаре, Риге.

Близкие по строению и ритму развития побеги второй генерации формируются у видов, обладающих сходной жизненной стратегией. Так, многие виды косточковых, для которых характерно летнее побегообразование, относятся к быстрорастущим, недолговечным светолюбным породам. Однако можно отметить, что у вишни пенсильванской, вишни обыкновенной, персика в отличие от алычи, терна, абрикоса, происходит более быстрое оголение ветвей и вынос листьев на периферию кроны. Возможно, одна из причин такого различия связана с тем, что у этих видов образуется меньшее число спящих почек. Спящие почки, как известно, формируются в пазухах почечных чешуй и соответственно сосредотачиваются в основании побегов. Они являются основными резервными центрами роста при естественном старении побегов, всевозможного рода повреждениях и т.п. А у вишни обыкновенной, персика, вишни пенсильванской в основании довольно многочисленных побегов второй генерации спящие почки не формируются. В то время как у алычи, терна, сливы, абрикоса из почек, расположенных в пазухах предлистий пазушных побегов второй генерации, могут развиваться побеги или колючки.

Виды, у которых образование побегов второй генерации происходит редко (черемуха обыкновенная, виргинская, черешня), произрастают в основном под пологом леса.

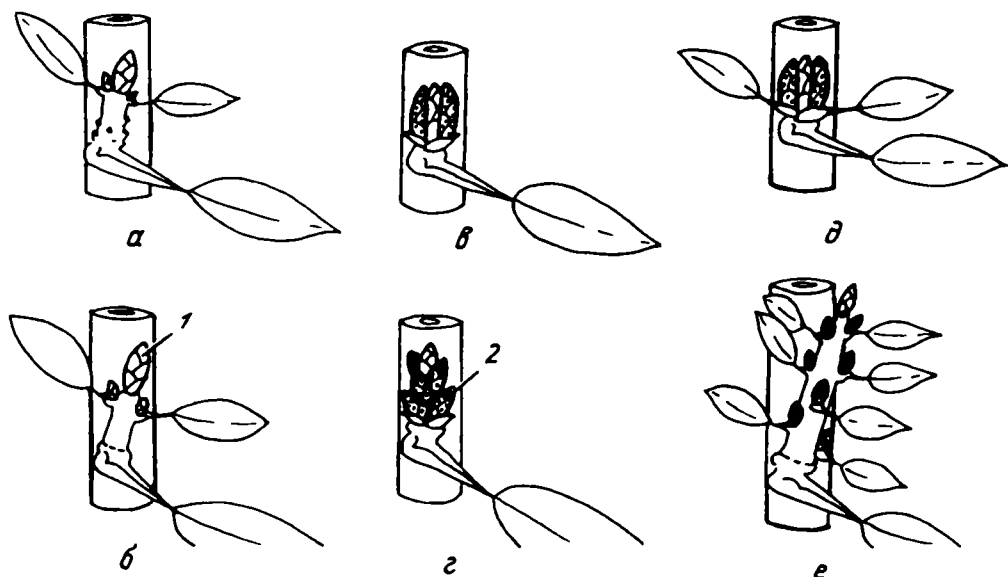


Рис. 3. Разнообразие структур, формирующихся в результате двух форм ветвления (ветвления годовичного побега и ветвления пазушных почек)

1 – вегетативная почка, 2 – генеративная почка

Не всегда интенсивное ветвление годовичных побегов благоприятно сказывается на растении в целом. Так, в 1990 г. у двулетних экземпляров вишни пенсильванской наблюдалось образование трех-четырех генераций пазушных побегов и за один вегетационный период сформировались 2,5–3-метровые сильноразветвленные растения. Однако все эти растения на следующий год погибли, несмотря на относительно благоприятные условия перезимовки. То же самое можно наблюдать и у сильноветвящихся экземпляров черемухи поздней.

Теперь остановимся на взаимоотношениях между двумя формами ветвления, происходящего без периода покоя или после кратковременного периода покоя, т.е. образованием пазушных побегов второй генерации и ветвлением пазушных почек.

Образование побегов второй генерации, как уже отмечалось выше, чаще происходит у растений до вступления в генеративный период или у молодых генеративных растений. Ветвление пазушных почек, наоборот, характерно для растений, вступивших в период цветения и плодоношения. В результате двух форм преждевременного ветвления могут образоваться сходные по строению структуры, а также структуры, сочетающие признаки обеих форм преждевременного ветвления.

У изученных нами видов помимо удлиненных побегов второй генерации можно наблюдать образование укороченных побегов второй генерации, а равно и побегов промежуточного характера. Укороченные побеги второй генерации состоят из двух-пяти сближенных филломов. У большинства видов предлистья обычно чешуевидные, расположенные выше филломы также могут быть чешуевидными (рис. 3,а). У вишни пенсильванской, вишни обыкновенной, вишни кустарниковой, черемухи Маака, персика предлистья укороченных побегов обычно имеют листовидные предлистья и несколько удлиненный гипоподий (рис. 3,б). В пазухах предлистий удлиненных и укороченных побегов развиваются, как правило, спящие почки.

При ветвлении пазушных почек, которые могут быть как вегетативными, так и генеративными, обычно образуется одна-две дочерних генеративных почки (рис. 3,в), реже – большее число дочерних почек (рис. 3,г). В этом случае ветвящаяся почка напоминает небольшой побег (до 1 см длиной).

По строению укороченные пазушные побеги второй генерации и ветвящиеся почки во многом похожи – состоят из небольшого числа пазушных почек, имеют укороченные междоузлия.

Помимо укороченных пазушных побегов второй генерации и ветвящихся почек, у одного и того же вида могут формироваться промежуточные структуры. Так, у вишни пенсильванской, вишни кустарниковой предлистья ветвящейся пазушной почки чешуевидные, хотя и несколько утолщены по сравнению с расположенными выше чешуями материнской почки. Промежуточные структуры имеют листовидные предлистья, в пазухах которых находятся генеративные почки (рис. 3,д).

Кроме того, у изученных нами видов на одном материнском побеге могут формироваться укороченные и удлиненные побеги второй генерации, ветвящиеся почки и развиваться промежуточные структуры. Так, у вишни пенсильванской встречаются годовичные побеги, у которых в нижней и средней части материнского побега развиваются удлиненные и укороченные побеги второй генерации с листовидными предлистьями. Выше по оси материнского побега формируются промежуточные структуры, описанные выше. В верхней части материнского побега развиваются ветвящиеся почки с чешуевидными предлистьями. Похожую картину можно наблюдать у персика.

У вишни кустарниковой и вишни обыкновенной на одном и том же материнском побеге можно встретить все переходы от укороченных побегов второй генерации к удлиненным побегам. Предлистья укороченных и удлиненных побегов представляют собой небольшие зеленые листья. Причем, до определенной длины таких побегов (5–7 см) все пазушные почки, включая и почки в пазухах предлистьев, являются генеративными (рис. 3,е), а на более длинных побегах генеративные почки развиваются только в верхней части побега второй генерации. В верхней части материнского побега обычно располагаются ветвящиеся почки с чешуевидными предлистьями.

При прорастании материнской (ветвящейся) почки в удлиненный побег, что обычно происходит во второй половине вегетационного периода, дочерние почки, расположенные в пазухах чешуевидных предлистьев, в рост обычно не трогаются. Таким путем у видов, для которых характерны силлентические побеги, например у вишни пенсильванской, могут образоваться пролептические побеги.

Выводы

Использование признаков, связанных с характером и расположением предлистьев пазушных побегов второй генерации, ритмом развития и положением этих побегов на материнском побеге, поведением верхушечной меристемы, позволяет более точно описать структуру годовичных побегов видов рода *Prunus* s.l. и выявить дополнительные варианты строения и развития годовичных побегов.

Интенсивность образования побегов второй генерации, а также строение и положение этих побегов на материнском побеге у видов рода *Prunus* определяется прежде всего видовой принадлежностью. У каждого из рассмотренных нами видов, развитие и строение годовичного побега обычно происходит по нескольким, но не по всем возможным вариантам. Кроме того, на образование и характер побегов второй генерации влияет та роль, которую играет годовичный побег в построении многолетней осевой системы растения, а также условия выращивания и происхождение того или иного растения. Сходство строения и развития годовичного побега в пределах рода *Prunus* определяется сходством жизненной стратегии и экологических ниш.

Две формы преждевременного ветвления, встречающиеся у видов рода *Prunus*, накладываясь друг на друга, создают большое разнообразие морфологических структур.

1. *Серебряков И.Г.* Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Сов. наука, 1952. 387 с.
2. *Гатцук Л.Е.* Геммаксиллярные растения и система соподчиненных единиц их побегового тела // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79, вып. 1. С. 100–113.
3. *Грудзинская И.А.* Летнее побегообразование у древесных растений и его классификация // Ботан. журн. 1960. Т. 45, № 7. С. 968–978.
4. *Кузнецова В.М.* Ритм роста и развития некоторых древесно-кустарниковых пород различного географического происхождения в условиях Южного берега Крыма: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1975. 24 с.
5. *Tomlinson P.B.* Branching and axis differentiation in tropical trees // Tropical trees as living systems. Cambridge: Univ. press, 1978. P. 187–206.
6. *Михаленская О.Б., Земцов А.Ю.* Структура и ветвление вегетативных побегов у трех видов коричника (*Cinnamomum*) // Бюл. Гл. ботан. сада. 1994. Вып. 170. С. 85–94.
7. *Шитт П.Г.* Учение о росте и развитии плодовых и ягодных растений. М.: Сельхозгиз, 1958. 448 с.
8. *Витковский В.Л.* Морфогенез плодовых растений. Л.: Колос, 1984. 207 с.
9. *Ломакин Э.Н.* Рост и развитие почек абрикоса в юго-западной Туркмении // Тр. Туркм. станции ВИР. 1967. Вып. 4. С. 272–289.
10. *Буланая М.В.* Биология и фитоценотическая роль черемухи обыкновенной (*Prunus padus* L.) в разных частях ареала: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1989. 17 с.
11. *Фаустов В.В., Усевич Т.Е.* К биологии скороспелости почек у плодовых растений // Докл. ТСХА. 1968. Вып. 143. С. 11–17.
12. *Алексеев Ю.Е.* Образование коллатеральных почек у степной вишни // Вестн. МГУ. Сер. VI. 1960. № 6. С. 50–54.
13. *Канаева Н.В.* Формирование одиночных и групповых пазушных почек на годичных побегах алычи в условиях Абхазии // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1976. Т. 57, вып. 1. С. 82–85.
14. *Федченкова Г.А.* Некоторые особенности биологии абрикоса в условиях юга степной зоны Украины // Интенсификация садоводства. Киев: Наук. думка, 1974. С. 142–146.
15. *Ломакин Э.Н.* Особенности формирования пазушных почек у абрикоса // Мировые растительные ресурсы в Средней Азии. Ташкент, 1978. С. 86–91. (Сб. тр. Среднеаз. станции ВНИИР им. Н.И. Вавилова; Вып. 5).

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

SUMMARY

Kostina M.V.* Morphological diversity of annual shoots in some species of genus *Prunus

The article presents the results of long and laborious study of shoot morphological diversity in some representatives of extensive genus *Prunus*. Significant and interesting distinctions and specific features of separate groups were discovered within genus *Prunus* s.l.

УДК 582.472–148:581.8

© В.М. Тарбаева, 1997

СТРОЕНИЕ СЕМЯН РАСТЕНИЙ СЕМЕЙСТВА PODOCARPACEAE

В.М. Тарбаева

Порядок Podocarpaceales включает в себя 140–150 видов, которые объединены в семейства Podocarpaceae Endl. и Phyllocladaceae Core (Nakai), последнее характеризуется некоторыми промежуточными признаками между семействами Taxaceae и Podocarpaceae [1–3]. Филлокладиевые во многих системах описывают в ранге рода в семействе Podocarpaceae. Целесообразность такой классификации доказывают последние данные К. Квина [4], обоснованные на наличии у филлокладиевых, как и у всех ногоплодни-

ковых, трехрядного проэмбрио, у которого Е-клетки – двухъядерные. Существует также еще несколько систем ногоплодниковых, в которых помимо двух упомянутых выше семейств, выделяются семейства *Saxegothaesaceae* и *Pherosphaeraceae* [5–8]. Такое многообразие ревизий семейства подокарповых связано, что это – полиморфные хвойные растения.

В семействе *Podocarpaceae* выделяют от 9 до 15 родов. Это разделение базируется, в основном, на морфологии женских шишек. Основными систематически значимыми признаками являются ориентация семяпочки, происхождение семенной чешуи, число фертильных брактей в шишке, степень слияния различных частей шишки. В таких относительно небольших родах, как *Acropyle* Buch. et Johns, *Saxegothaea* Lindl., *Microcachrys* Hook, *Microstrobos* Gard. et Johns, *Pherosphaera* Arceve, обнаружены морфологические признаки вегетативной и репродуктивной сферы, которые коррелируют с признаками строения шишки.

Род *Podocarpus* включает около 115 видов. В более ранних системах его подразделяли на два подрода: *Stachycarpus* и *Podocarpus*. Подрод *Stachycarpus* включал секции *Stachycarpus*, *Afrocarpus* и *Sundacarpus*. В состав подрода *Podocarpus* входили секции *Microcarpus*, *Nageia*, *Polypodiopsis*, *Dacrycarpus*, *Eupodocarpus* [9, 10]. В последней системе Д. Лаубенфельда [11, 12] род *Podocarpus* разделен на пять самостоятельных родов: *Dacrycarpus* (Endl.) de Laub., *Decussocarpus* de Laub., *Prumnopitys* Phil., *Podocarpus* L'Herit ex Pers., *Parasitaxus* de Laub.

Второе место по численности видов после подокарпа занимает *Dacrydium* (около 30), который является очень гетерогенным. Например, ориентация зрелой семяпочки (основной систематический признак) варьирует внутри рода от полностью обращенной через косорасположенную до прямой. Причем эти различия возникают на более поздних стадиях развития семяпочки. Р. Флорин [9] делит *Dacrydium* на три секции: А, В и С, отмечая при этом большую гетерогенность секции С. К. Квин [13, 14], основываясь на данных анатомии листа и древесины [15, 16], эпидермы листа [9], хромосомного набора [17], морфологии пыльцы [19, 15, 18], эмбриологии [13, 20–22] и состава бифлавоноидов [23] провел ревизию рода *Dacrydium* и выделил четыре самостоятельных рода: *Dacrydium* Sol. ex Zamb. (16 видов), *Lagarostrobos* Quinn (2), *Halocarpus* Quinn (2), *Lepidothamnus* Phil. (2 вида).

Однако во всех системах ногоплодниковых практически отсутствуют систематически значимые признаки строения семени и семенных покровов. Имеется только одна работа о строении семени *Podocarpus henkelii* [24], где авторы отмечают, что "существует удивительно малое количество подробной информации об анатомии зрелого семени и его прорастания и ногоплодниковых" (С. 174).

В связи с этим, а также с целью выявления новых признаков и возможности их применения для систематики нами были проведены морфолого-анатомические исследования семян и семенных покровов у отдельных представителей ногоплодниковых: *Podocarpus macrophyllus* (Thunb.) Don ex Lam., *Prumnopitys ferruginea* Phil., *Dacrycarpus dacrydioides* (A. Rich.) Laub., *Lepidothamnus intermedius* (F. Kirk) Quinn, *Dacrydium cupressinum* Sol. ex Lamb., *Phyllocladus trichomanoides* Don. Материал был собран в Сочинском дендрарии и любезно прислан профессором П. Томлинсоном (Гарвардский университет, США) и доктором Т. Такасо (университет Виктория, Канада). Семена фиксировали в смеси Навашина. Постоянные препараты готовили по обычной гистологической методике [25]. Фотографии поверхности семян получены с помощью сканирующего электронного микроскопа Tesla BS-300.

По морфологическому строению семени все изученные виды различаются в значительной степени по размерам, форме, окраске, форме и размерам микропиле, степени обрастания эпиматием, и сходны только по консистенции и характеру поверхности семени. У *Dacrydium cupressinum* семя созревает за один год. Зрелое семя косорасположенное, мелкое, слегка сжатое, темно-коричневое, окружено эпиматием до 1/3 высоты. Эпиматий представлен кожистым асимметричным воротничком.

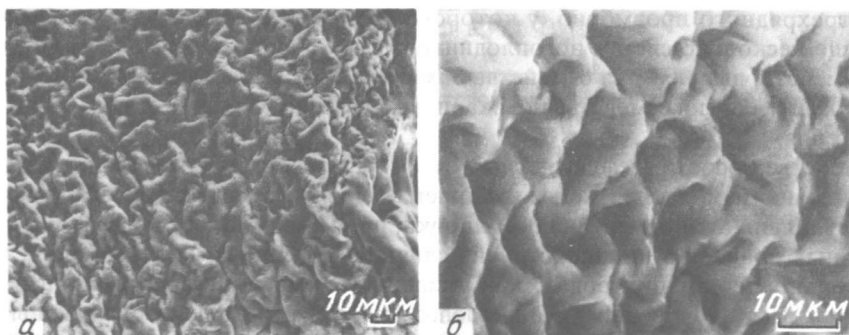


Рис. 1. Наружная поверхность эндосперма
 а – *Lepidothamnus intermedius*, б – *Dacrycarpus dacrydioides*

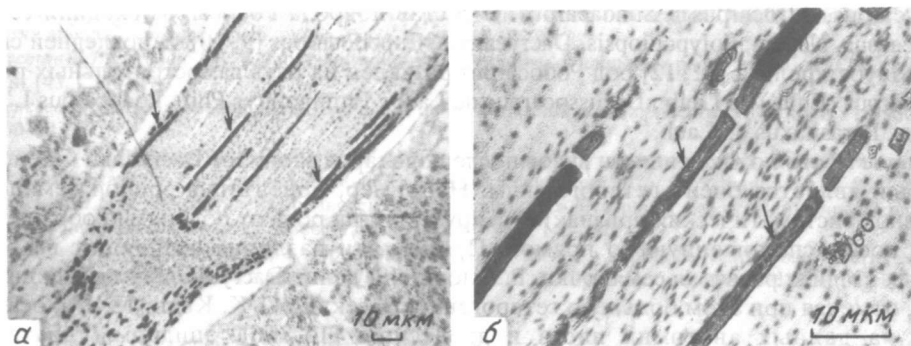


Рис. 2. Секреторные включения в тканях зародыша
 а – *Podocarpus macrophyllus*, б – *Podocarpus totara*

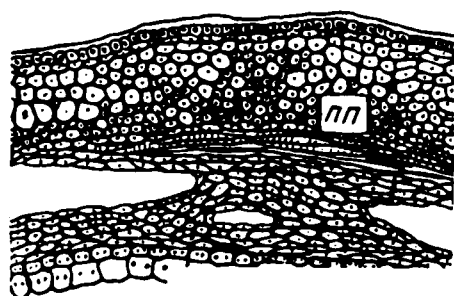
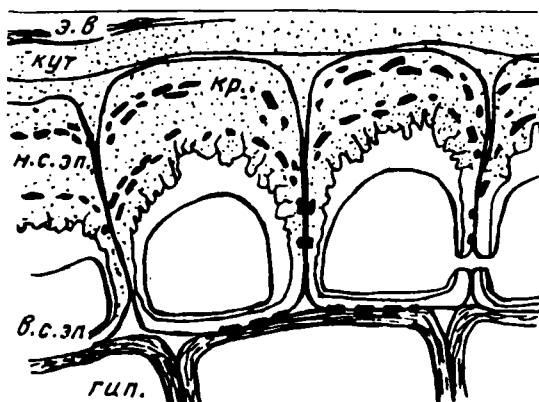
Шишковые чешуи мясистые, ярко-красные. У *Lepidothamnus intermedius* семена созревают на второй год. Зрелое семя прямое, округлое в поперечном сечении, мелкое, от темно-коричневых до черных тонов, с крючковидным микропилярным концом, окружено эпиматием до 1/3 высоты. Эпиматий представлен кожистым асимметричным воротником. Шишковые чешуи мясистые, ярко-красные. У *Lepidothamnus intermedius* семена созревают на второй год. Зрелое семя прямое, округлое в поперечном сечении, мелкое, от темно-коричневых до черных тонов, с крючковидным микропилярным концом, окружено эпиматием до 1/4 высоты. Эпиматий представлен кожистым асимметричным воротником. Шишковые чешуи мясистые, пурпурные или красные.

У *Dacrycarpus dacrydioides* семена при созревании инвентрируются. Зрелое семя средних размеров, темно-коричневое, округлое в поперечном сечении. Эпиматий обрастает семя полностью, образуя так называемый карпидий [14]. Семя висит на мясистом светло-коричневом бородавчатом рецептакулуме. У *Podocarpus macrophyllus* семя также висит на сочном мясистом темно-синем гладком рецептакулуме. Зрелое семя подокарпа – крупное (до 15 × 13 мм), шаровидное, серо-зеленое с толстым синеватым восковым налетом. Эпиматий полностью окружает семя, срастаясь с интегументом.

У *Prumnopitys ferrugines* семя по морфологии сходно с семенем подокарпа, однако рецептакулум отсутствует. Семя сидит на чешуйчатой ножке, так называемой "педункулум" [14]. У *Phyllocladus trichomonoides* семя сжато в латеральном направлении, черное, на 2/3 высоты окружено белым ариллусом, который, в свою очередь, окружен на 2/3 высоты чашеобразной структурой, образованной брактееми.

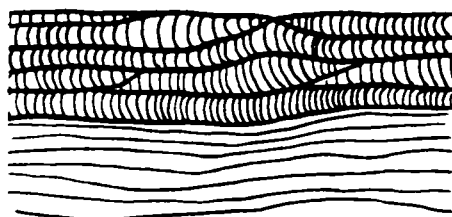
Рис. 3. Схема строения эпидермы *Podocarpus macrophyllus*

э.в. – эпикутикулярный воск, н.с.эп – наружная стенка эпидермы; в.с.эп – внутренняя стенка эпидермы, кут. – кутикула, гип. – гиподерма, кр. – кристаллы



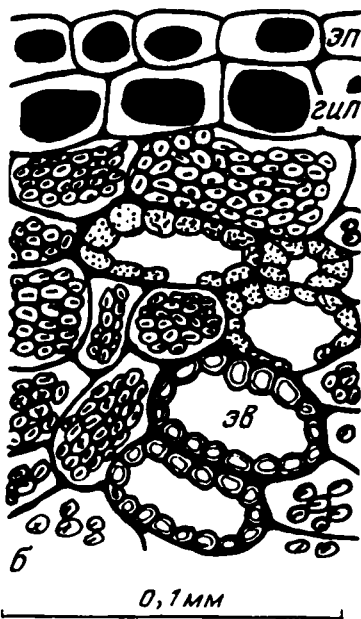
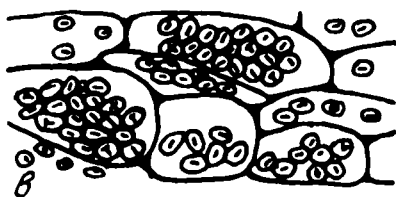
а

1 мм



z

0,1 мм



б

0,1 мм

Рис. 4. Строение семенных покровов *Podocarpus macrophyllus*

а – поперечный срез эпиматия и семенной оболочки, б – поперечный срез наружной части эпиматия, в – поперечный срез средней части эпиматия, z – проводящий пучок, пп – проводящий пучок, эп – эпидерма, гип – гиподерма, эв – эфиромасличные вместилища

Строение эндосперма и зародыша у этих видов показало большое сходство. В эндосперме выделяется периферический слой, состоящий из мелких, практически лишенных запасных веществ четырехугольных клеток, и мощная запасающая ткань, сложенная более крупными, как правило, двух-четырёхъядерными клетками, заполненными крахмалом и крупными алейроновыми зёрнами. У филлокладуса эндоспермальные клетки содержат весьма крупные жировые глобулы. В некоторых из этих клеток насчитывается до девяти [26] ядер. Эндосперм у всех изученных ногоплодниковых руминированный (рис. 1, а, б). Зародыш занимает около 1/4–1/5 объёма семени и имеет две семядоли, в каждой из которых проходит по одному проводящему пучку. Вокруг прокамбиальных тканей зародыша видны характерные для хвойных смоляные ходы. Под эпидермисом также выделяются железы, представляющие собой разросшиеся по типу млечников клетки. Содержимое их представляет собой красновато-коричневое труднорастворимое вещество, в состав которого входят танины (рис. 2).

Строение семенных покровов у изученных ногоплодниковых различается в значительной степени. У *Podocarpus macrophyllus* семя полностью окружено, как уже указывалось выше, эпиматием, сросшимся с интегументом. Одни исследователи [27–29], основываясь на расположении проводящих пучков в чешуях и семяпочке, считают, что эпиматий является сильно метаморфизированной семенной чешуей. Другие [30] рассматривают эпиматий, учитывая его постовулярное (post-ovular) развитие как возникший в группе ногоплодниковых новый орган.

Снаружи эпиматий у подокарпа имеет крупный эпидермис, покрытый толстой кутикулой и эпикутикулярным воском и заполненный темноокрашенным содержимым. Наружная тангентальная стенка клеток эпидермы сильно утолщена (до 12 мкм) и пронизана широкими простыми порами с короткими ветвящимися поровыми каналами. Тангентальная и радиальная стенки состоят из двух слоев – наружного слоя, представленного сильно кутикулированной ламеллой, и гомогенного некутикулированного внутреннего слоя, обращенного к полости клетки (рис. 3). В наружном слое встречаются кристаллы оксалата кальция. Снаружи эпидермиса располагаются редкие стъица, погруженные в конические ямки, которые обычно закрыты эпикутикулярным воском. Устьичные ямки окружены серией щелей, расположенных по кругу и проникающих в кутикулу. Через эти щели, вероятно, идет газо- и водообмен. Под эпидермисом выделяется слой гиподермальных клеток, сходных по строению с эпидермальными (рис. 4). Под гиподермой лежат четыре-пять слоев паренхимных клеток с толстыми ламеллярными нелигнифицированными стенками (рис. 4, б). Клетки содержат многочисленные неправильно дисковидные хлоропласты и крахмальные зёрна (рис. 4, д). Клеточные стенки пронизаны простыми порами. Внутренняя зона эпиматия, слившаяся с интегументом, имеет клетки с гораздо более тонкими стенками и большие межклетники. Среди них встречаются склереиды, а также проводящие пучки (рис. 4, з). По линии контакта эпиматия с интегументом лежат секреторные полости и маленькие смоляные или млечные каналы.

Ультраскульптура поверхности эпиматия квадратно-ячеистая, сложена четырехугольными клетками (70 × 40 мкм). Антиклинальные стенки этих клеток сильно утолщены и образуют валики, шириной 7 мкм, а периклинальные стенки погружены в полость клетки (рис. 5, а). Ультраскульптура эпиматия у *Dacrydium* и *Prumnopitys* отличается более широкими антиклинальными стенками, которые практически закрывают периклинальную стенку (рис. 5, б). У *Prumnopitys* поверхность эпиматия густо покрыта волосками (рис. 5, в, з). На срезе эпиматия хорошо видны проводящие пучки (рис. 5, д). Сходную с эпиматием ультраструктуру имеет рецептакулум, что, возможно, подтверждает происхождение эпиматия от семенной чешуи. У подокарпа поверхность рецептакулума – четырехъчеистая, антиклинальные валики более широкие, чем у эпиматия, но менее высокие и покрыты тонкими восковыми тяжами (рис. 6, а). У *Dacrydium* на валиках клеток рецептакулума располагаются сферические бугорки, покрытые многочисленными волосками (рис. 6, б, в).

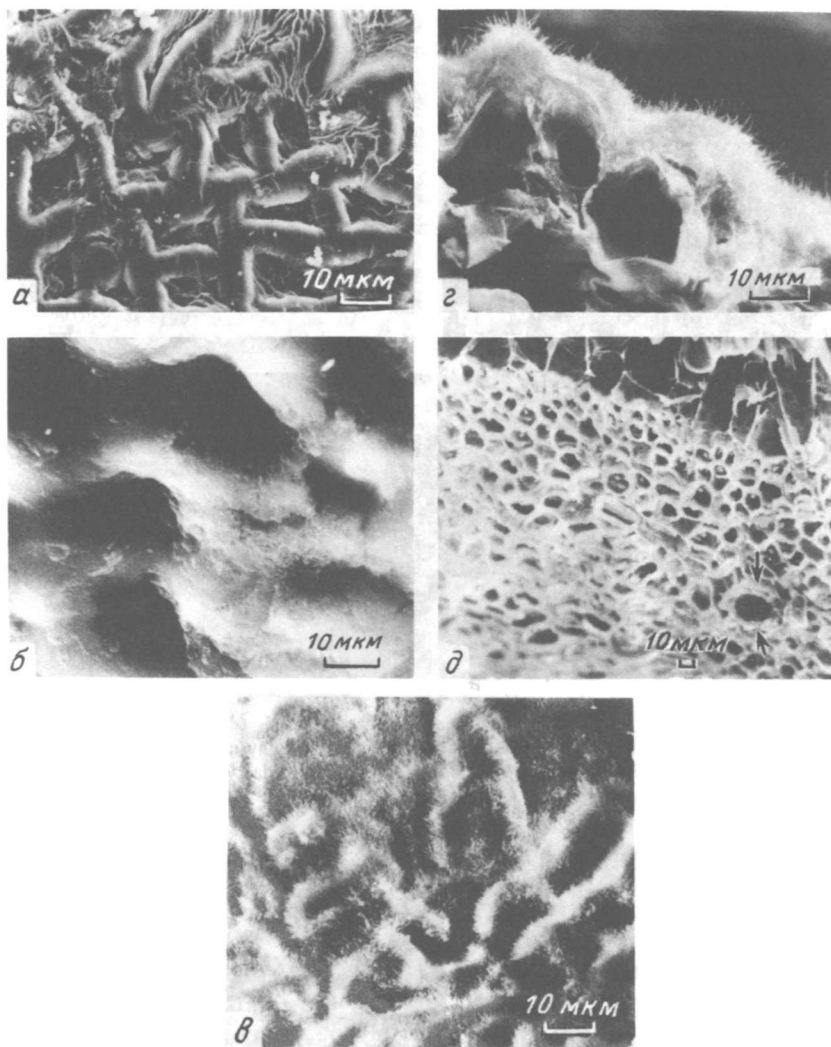


Рис. 5. Ультраскульптура поверхности эпиматия (а – в) и поперечный срез эпиматия (з, д)
 а – *Podocarpus macrophyllus*, б – *Dasycarpus dacrydioides*, в – д – *Prumnopitys ferruginea*. Стрелками показан проводящий пучок

Под эпиматием у изученных ногоплодниковых располагается склеротеста, состоящая из экзо-, мезо- и эндотесты. У *Podocarpus*, *Prumnopitys* и *Dasycarpus* экзотесты не выражена. Наружный слой склеротесты у них образован столбчатыми каменными клетками, пронизанными порами (рис. 7,а). Поверхность склеротесты представлена деструктурированными стенками клеток паренхимы эпиматия и трахеидами (рис. 7,б). У *Dasycydium*, *Lepidothamnus* ультраструктура экзотесты удлиненно-бороздчатая: она сложена продольно вытянутыми клетками, у которых выступающая часть антиклинальных стенок сильно утолщена и полость клетки выглядит как борозда (рис. 8,а, б). Устья экзотесты имеют вид продольно вытянутых углублений (рис. 8,в). Наружный слой мезотесты у *Dasycydium* представлен на срезе столбчатыми клетками, в то время как у *Lepidothamnus* прямоугольными (рис. 8,з). У *Dasycarpus* в основании семени

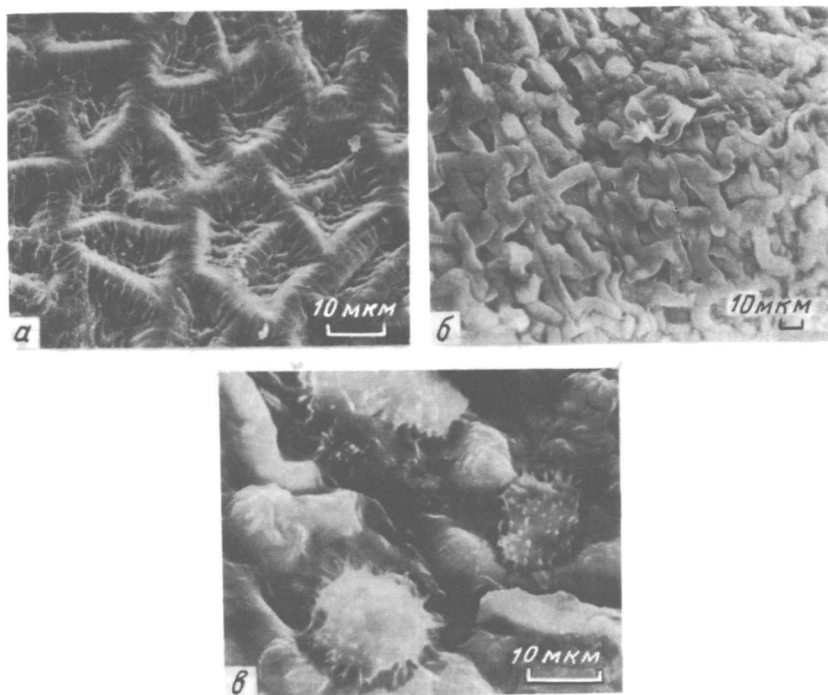


Рис. 6. Ультраскульптура поверхности рецептакула
а – *Podocarpus macrophyllus*, *б, в* – *Dacrycarpus dacrydioides*

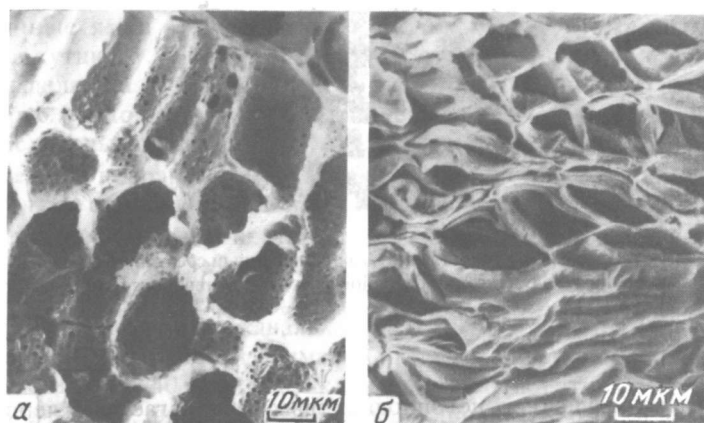


Рис. 7. Строение склеротесты (скл) *Prumnopitys ferruginea*
а – скл, *б* – наружная поверхность

между эндотестой и мезотестой имеются лакуны (воздушные пространства) (рис. 8,д). Вероятно, как и у *Phyllocladus*, нуцеллус у *Dacrycarpus* свободен в основании, что и приводит к образованию таких лакун.

Наружная поверхность эндотесты различается в значительной степени у всех изученных ногоплодниковых: у *Podocarpus* поверхность очень тонкой эндотесты образована деструктурированными стенками клеток фибрилл целлюлозы (рис. 9,а). У

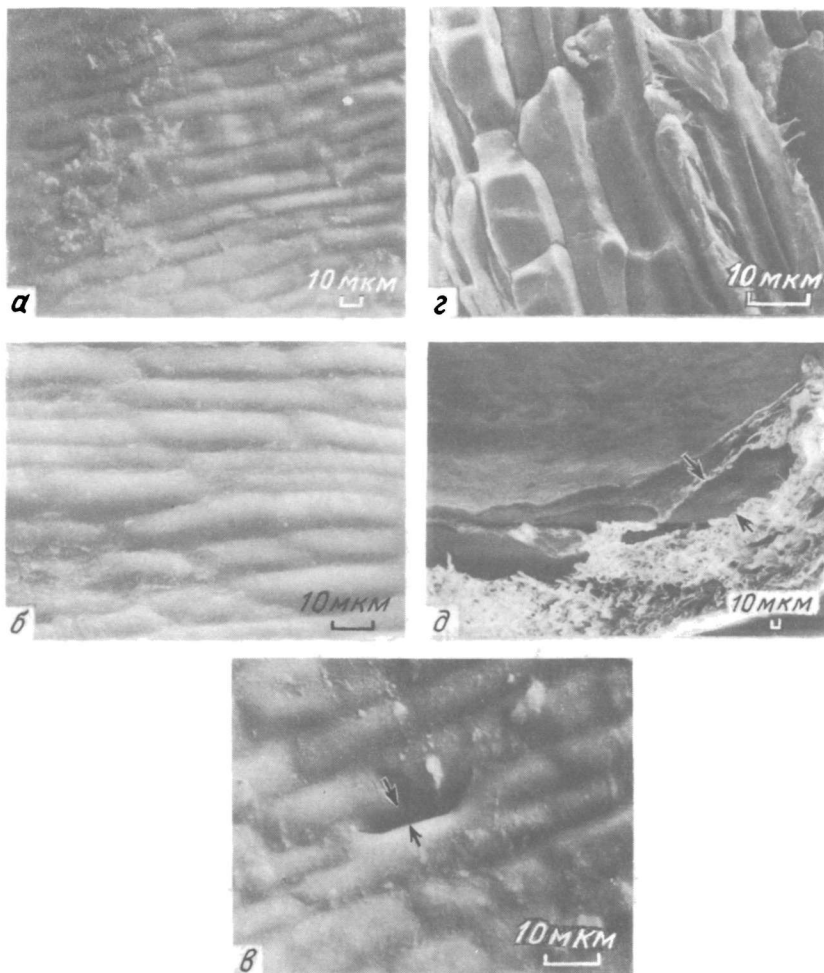


Рис. 8. Ультраскульптура поверхности экзотесты (а – в) и поперечный срез семенной оболочки (z, д)
 а, в, д – *Dacrydium cupressinum*, б, z – *Lepidothamnus intermedius*.
 Стрелками показаны устьице и лакуны

Lepidothamnus ультраскульптура эндотесты удлиненно-ячеистая и сплошь покрыта сферическими бугорками, представляющими собой огромные скопления восковых пластинок (рис. 9,б, в). У *Dacrydium* поверхность эндотесты извилисто-ячеистая (рис. 9,з), у *Dacrydium* – удлиненно-бороздчатая, у *Prumnopitys* – четырехугольно-ячеистая (рис. 9,д, е).

У *Phyllocladus* семя окружено ариллусом. По мнению некоторых авторов [27, 28, 29], эпиматий у филлокладуса полностью редуцирован, и ариллус является совершенно новой структурой, т.е. органом "sui generis" [26, 31]. Ариллус у филлокладуса на поперечном срезе представлен 10 слоями клеток. Эпидермис имеет толстую наружную стенку, покрытую мощной кутикулой. Апикальная часть ариллуса лопастная (рис. 10,а, б). Семенная оболочка филлокладуса состоит из экзо-, мезо- и эндотесты и имеет толщину до 35 слоев клеток. Экзотеста – из трех слоев клеток. Эпидермис на продольном срезе представлен одним слоем продольно вытянутых клеток с сильно утолщенными тангенциальными стенками, покрытых толстой кутикулой. Ультра-

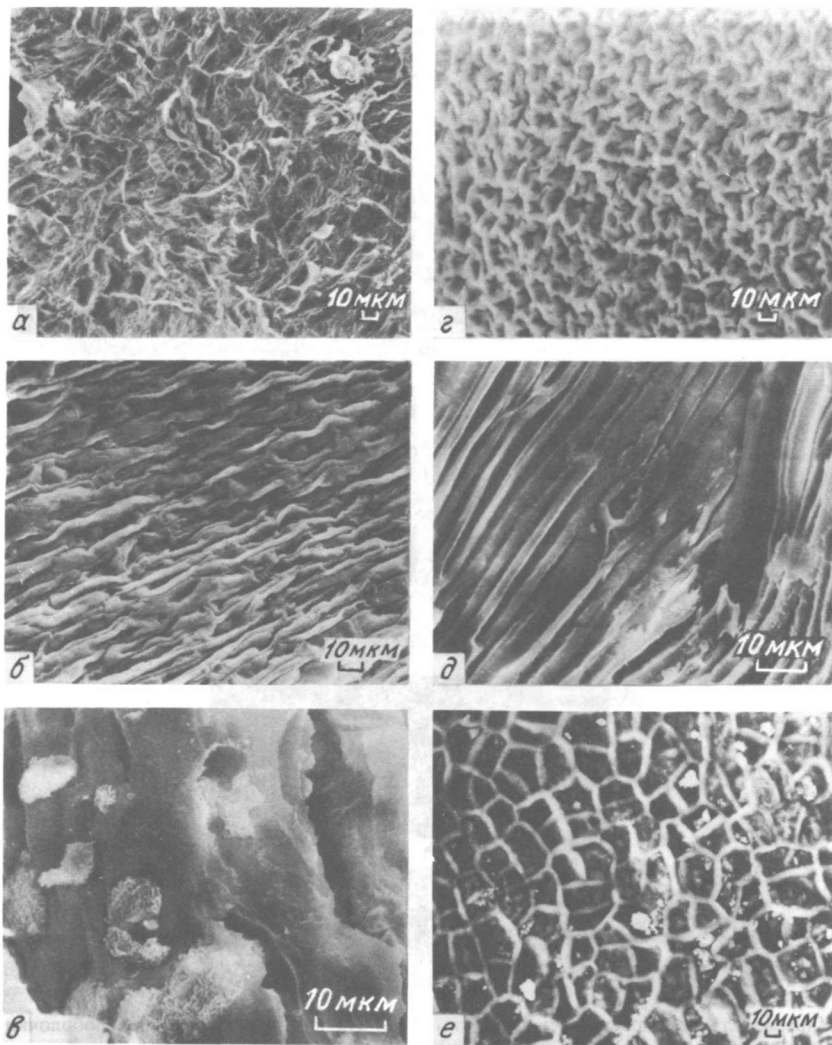


Рис. 9. Ультраскульптура поверхности эндотесты

а – *Podocarpus macrophyllus*, *б, в* – *Lepidothamnus intermedius*, *з* – *Dacrycarpus dacridioides*, *д* – *Dacrydium cupressinum*, *е* – *Prumnopitys ferruginea*

скульптура эпидермы бугорчато-волнистая, с редкими выпуклыми устьицами (рис. 10, *в*). Под экзотестой располагается слой радикально вытянутых клеток с толстой лигнифицированной радиальной и тонкими (внутренней и наружной) тангентальными стенками. Некоторые клетки этого слоя содержат кристаллы (рис. 10, *з, д*). Под этим слоем лежат 2–5 слоев маленьких, сильно сжатых в продольном направлении клеток. В халазальной части семенной оболочки выделяется слой палисадных клеток, по которому семя отделяется от брактей в процессе опадания (рис. 10, *е, ж*). За палисадой следует участок плотных маленьких клеток, со скульптурными стенками, которые соответствуют элементам трахеид (рис. 10, *е, ж*). Этот участок клеток имеет название "трахеидная пластинка" [26]. Сама же зрелая семенная оболочка и ариллус не имеют проводящей системы.



Рис. 10. Строение семенных покровов *Phyllocladus trichomonoides*

а – поперечный срез семяпочки, б – продольный срез семяпочки, в – ультраструктура поверхности ариллуса, г – продольный скол семенной оболочки, д – столбчатые склеренхимные клетки гиподермы, ж, е – продольный срез халазальной части семенной оболочки, ар. – ариллус, скл. – склеротеста, н – нуцеллус, ж.г. – женский гаметофит, пал. – палисадная склеротеста омфалодия, трах. – трахеиды

Проведенные анатомо-морфологические исследования семян видов порядка Rodosagpales позволили выявить систематические значимые признаки строения семян и уточнить систематическое положение отдельных таксонов ногоплодниковых.

Систематически значимыми признаками строения семени у видов Rodosagraceae явились форма, окраска и размер семени, наличие рецептакулума и эпиматия, их анатомическое строение и ультраструктура, наличие экзотесты, анатомия и ультра-

скульптура склеро- и эндотесты, строение семядолей зародыша. С учетом этих выявленных признаков были проанализированы таксоны, спорные в систематическом плане.

Во многих системах ногоплодниковых виды *Dacrycarpus dacrydioides*, *Prumnopitys ferruginea* и *Podocarpus macrophyllus* объединены в один род *Podocarpus*. Однако наши исследования показали, что эти виды отличаются друг от друга по происхождению, окраске, анатомии и ультраскульптуре эпиматия и рецептакулума, количеству смоляных ходов и проводящих пучков в семядолях, а также по строению и ультраскульптуре эпи- и гиподермы листа. Все перечисленные выше отличия доказывают нецелесообразность объединения этих видов в один род.

Виды *Dacrydium cupressinum* и *Lepidothamnus intermedius* (*Dacrydium laxifolium*) во всех существующих системах (кроме К. Квина [14]) объединены в один род и одну секцию. Полученные нами данные показали, что эти два вида различаются по ориентации семяпочек, продолжительности созревания семян, степени обрастания семени эпиматия, анатомии ультраскульптуры склеро- и эндотесты. Кроме того, *Dacrydium cupressinum* и *Lepidothamnus intermedius* различаются по строению древесины, листа [14] и хромосом [32], а также по развитию женского гаметофита и эмбриогенеза [21]. Все это служит основанием для выделения *Lepidothamnus intermedius* в самостоятельный род.

Семена *Phyllocladus trichomanoides* сходны в значительной степени с семенами *Dacrydium cupressinum* по морфологическому и анатомическому строению, а также по ультраскульптуре семенных оболочек. Основное различие заключается в происхождении наружного покрова семени: у *Phyllocladus* – это ариллус, а у *Dacrydium* – пиматий. По наличию "трахеидной пластинки" *Phyllocladus* сходен с *Taxus*. Однако процессы развития женского гаметофита и эмбриогенеза протекает у *Phyllocladus* сходным образом, как и у многих родов *Podocarpaceae* [4]. Несмотря на все эти сходные черты, *Phyllocladus* целесообразно выделить в самостоятельное семейство.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Keng H. A new scheme of classification of the conifers // *Taxon*. 1975. Vol. 24. P. 289–292.
2. Keng H. *Phyllocladus* and its bearing on the systematics of conifers // Kubitzki K. *Flowering plants: evolution and classification of higher categories*. N.Y.: Springer, 1977. P. 235–251.
3. Тахтаджян А.Л. Высшие таксоны сосудистых растений, исключая цветковые // *Проблемы палеоботаники*. Л.: Наука, 1986. С. 135–142.
4. Quinn C.J. Embryology in *Phyllocladus* // *N.Z.J. Bot.* 1986. Vol. 24. P. 575–579.
5. Keng H. On the family *Phyllocladaceae* // *Taiwania*. 1973. Vol. 18. P. 142–145.
6. Козубов Г.М., Муратова Е.Н. *Современные голосеменные*. Л.: Наука, 1986. 191 с.
7. Gaussen H. Les Gynnospermes actuelles et fossiles: Les *Podocarpaceae* // *Trav. Lab. For. Toulouse*. 1974. Fasc. 13. P. 1–208.
8. Woltz Ph. Les *Podocarpus* (s. 1) origines et evolution: Etude des plantules, comparaison avec les familles de coniferes de l'hemisphere sud: These Univ. Aix; Marseille, 1986. Vol. 3. 90 p.
9. Florin R. Untersuchungen zur Stammesgeschichte der Coniferales und Cordaitales. 1. Morphologie und Epidermisstruktur der Assimilationsorgane bei den rezenten Koniferen // *Kgl. sven. vetenskapsakad. handl.* 1931. Vol. 10. P. 1.
10. Buchholz J., Gray N. A taxonomic revision of *Podocarpus*. 1, 2 // *J. Arnold Arboretum Harvard Univ.* 1948. Vol. 29. P. 49–76.
11. De Laubenfels D.J. A revision of the Malasian and Pacific reinfrest conifers. 1. *Podocarpaceae* // *Ibid.* 1969. Vol. 50. P. 274–369.
12. De Laubenfels D.J. Evolution in the *Podocarpaceae* // *Amer. J. Bot.* 1989. Vol. 76, suppl. P. 220.
13. Quinn C.J. Generic boundaries in the *Podocarpaceae* // *Proc. Linn. Soc. N.S.W.* 1970. Vol. 94. P. 166–172.
14. Quinn C.J. Taxonomy of *Dacrydium* Sol. ex Lamb. emend. de Laub. (*Podocarpaceae*) // *Austral. J. Bot.* 1982. Vol. 30. P. 311–320.
15. Tengner J. *Dacrydium* – anatomy and taxonomy // *Bot. Notic.* 1965. Vol. 118. P. 450–452.
16. Patel R.N. Wood anatomy of *Podocarpaceae* indigenous to New Zealand. 1. *Dacrydium* // *N.Z.J. Bot.* 1967. Vol. 5. P. 171–184.
17. Hair J.B., Beuzenberg E.J. Chromosomal evolution in the *Podocarpaceae* // *Nature*. 1958. Vol. 181. P. 1584–1586.

18. *Cranwell L.M.* Pollen grains of the New Zealand conifers // *N.Z.J. Sci. and Technol.* 1940. Vol. 22b. P. 1–17.
19. *Pocknall D.T.* Pollen morphology of New Zealand species of *Dacrydium* Solander, *Podocarpus* L'Heritier and *Dacrycarpus* Endl. (*Podocarpaceae*) // *N.Z.J. Bot.* 1981. Vol. 19. P. 67–95.
20. *Quinn C.J.* Gametophyte development and embryogeny in the *Podocarpaceae*. 1. *Podocarpus*. Section *Dacrycarpus* // *Phytomorphology*. 1964. Vol. 14. P. 342–351.
21. *Quinn C.J.* Gametophyte development and embryogeny in the *Podocarpaceae*. 2. *Dacrydium laxifolium* // *Ibid.* 1965. Vol. 15. P. 37–45.
22. *Quinn C.J.* Gametophyte development and embryogeny in the *Podocarpaceae*. 3. *Dacrydium bidwillii* // *Ibid.* 1966. Vol. 16. P. 81–91.
23. *Quinn C.J., Gadek P.* Biflavones in *Dacrydium sensu lato* // *Phytochemistry*. 1981. Vol. 20. P. 677–681.
24. *Noel A., Van Staden J.* Seed coat structure and germination in *Podocarpus henkelii* // *Ztschr. Pflanzenkrankh.* 1976. Bd. 77. S. 174–186.
25. *Прошина М.Н.* Ботаническая микротехника. М.: Высш. шк., 1960. 206 с.
26. *Holloway J.T.* Ovule anatomy and development and embryogeny in *Phyllocladus alpinus* (Hook) and in *P. glaucus* (Carr) // *Trans. Roy. Soc. N.Z.* 1937. Vol. 67. P. 149–165.
27. *Sinnot E.W.* The morphology of the reproductive structures in the *Podocarpaceae* // *Ann. Bot.* 1913. Vol. 27. P. 39–82.
28. *Wilde M.H.* A new interpretation of coniferous cones. 1. *Podocarpaceae* (*Podocarpus*) // *Ibid.* 1944. Vol. 8. P. 1–41.
29. *Florin R.* Evolution in cordaites and conifers // *Acta hort. berg.* 1951. Vol. 15. P. 285–388.
30. *Vishnu-Mittre.* Studies of the fossil flora of Nipania // *Paleobotanist*. 1957. Vol. 6. P. 82–112.
31. *Tomlinson P., Takaso T.* Cone and ovule ontogeny in *Phyllocladus* (*Podocarpaceae*) // *Bot. J. Linn. Soc.* 1989. Vol. 99. P. 1–20.
32. *Hair J.B.* Cytogeographical relationships of the southern podocarps // *Dressitt J. Pacific basin biogeography – Antarctica.* Honolulu, 1963. P. 401–414.

Институт биологии КомиНЦ УрО РАН, Сыктывкар

SUMMARY

Tarbaeva V.M. Structure of seeds and seed coat of species from *Podocarpaceae* family

The features of anatomical and morphological structure of seeds and seed coat ultrasculpture of species from 6 genera of *Podocarpaceae* family were examined. All studied species of *Podocarpaceae* were noted to be distinguished according to many anatomical and morphological signs. On the basis of obtained data and literary information concerning vegetative organs anatomy, caryology, embryology and biochemistry the revision of *Podocarpaceae* family was offered. In consequence the distinctions of *Lepidathamnus* as a separate genus from genus *Dacrydium* and *Dacrycarpus* and *Prumnopitys* as separate genera from genus *Podocarpus* were confirmed to be expedient. At the ascertained to be similar to genus *Dacrydium* in seed anatomy and embryology and thus it was unexpedient to distinguish genus *Phyllocladus* as a separate family.

УДК 582.739 : 537.533.35

© В.В. Ворончихин, 1997

АНАТОМИЯ И УЛЬТРАСТРУКТУРА СЕМЕННОЙ КОЖУРЫ НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДОВ *LATHYRUS* И *OROBUS*

В.В. Ворончихин

Род *Lathyrus* L. s.l (включая секцию *Orobus*) насчитывает согласно "Флоре СССР" [1] около 50 видов и относится к трибе *Vicieae* (Adans.) DC. Он разбит на 7 секций, которые различаются главным образом по окраске цветков, жизненным формам, а иногда по строению плодов. Центром происхождения видов этого рода считается Восточная Азия [2]. Этому роду посвящена большая литература. Насколько известно, род *Lathyrus* является естественной, выдержанной, генетической однородной группой [3, 4], что подтверждает также работа М.А. Гуленковой [5]: естественность этой группы нередко затрудняет выделение внутривидовых, соподчиненных таксонов и уста-

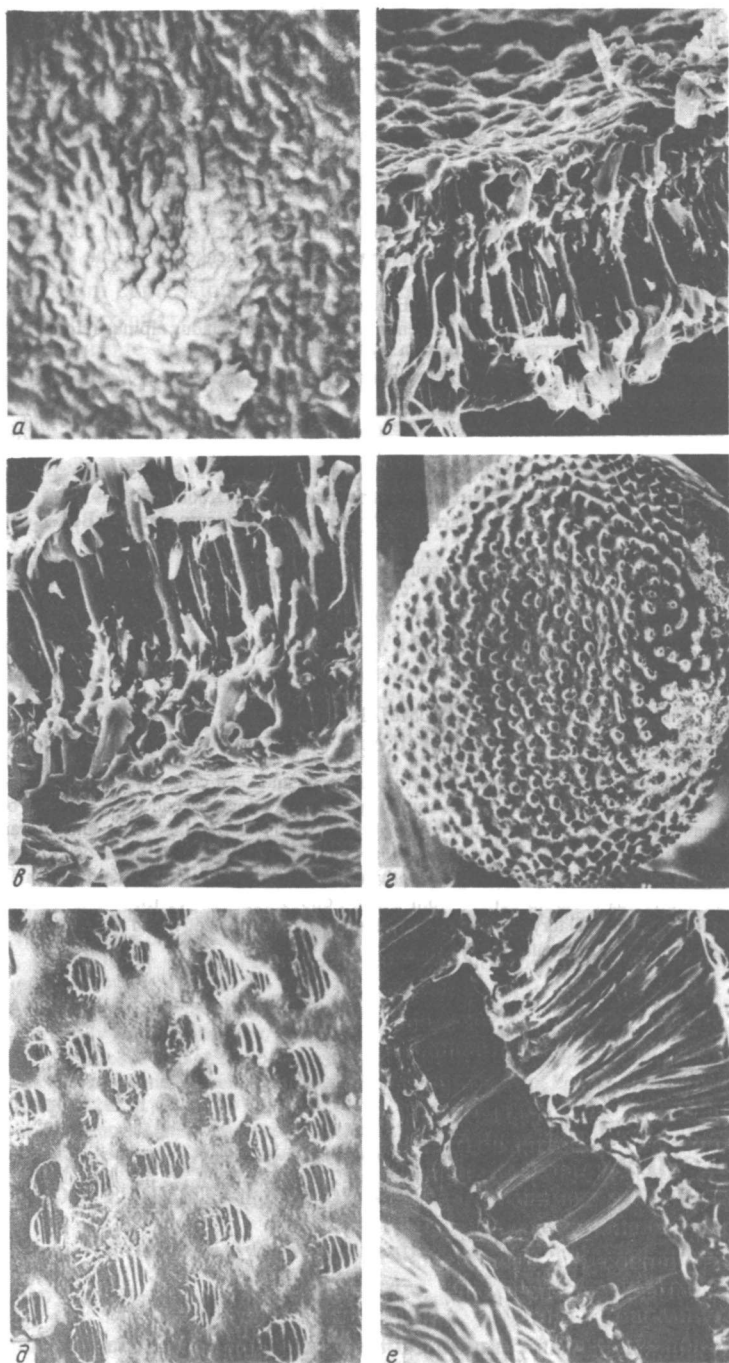


Рис. 1. *Lathyrus aphaca*

a – поверхность спермодермы ($\times 10000$), *б* – скол ($\times 750$), *в* – скол ($\times 1000$)

L. nissolia

z – скол, общий план ($\times 38$), *д* – поверхность спермодермы ($\times 150$), *е* – скол ($\times 750$)

новление между ними эволюционных связей, что в полной мере относится к роду *Orobus* L. Ф. Капичи [6], считает, что *Orobus* является секцией рода *Lathyrus*, М. Басслер [7] убедительно показал необходимость включения рода *Orobus* в *Lathyrus*. А.Н. Станкевич, знаток трибы *Viciae*, считает, что *Orobus* представляет собой самостоятельный род [2].

Предлагаемая работа является продолжением изучения анатомии и ультраструктуры семян представителей трибы *Viciae*, а также дальнейшей разработки выведенных нами специфических признаков строения спермодермы [8, 9]. Признаки строения семенной кожуры являются важными таксономическими признаками и отражают эволюционный процесс в таксонах. Большую помощь в установлении объема родов оказывает наличие параллельного (гомологического) сходства форм у различных родов. Следует отметить, что это в полной мере относится к признакам поверхности семян и анатомического строения спермодермы.

Из 50 видов рода *Lathyrus* было исследовано 14 видов, включая 3 вида *Orobus*, т.е. представители всех секций, представленные различными жизненными формами.

Секция 1. *Aphaca* (Adans.) Rehb.

1. *L. aphaca* L. – Чина безлисточковая.

Поверхность семян покрыта мелкими бугорками и валикообразными выростами, расположенными в различных направлениях, а также более крупными бугорками. Наблюдаются гранулы апикулярного воска (рис. 1,а).

Клетки эпидермы на поперечном срезе длинные, вытянуты в радиальном направлении, стенки клеток слабо утолщены (рис. 1,б, в). Гиподерма на поперечном срезе представлена более или менее мелкими клетками, овальными или почти прямоугольными, слегка вытянутыми в радиальном направлении. Стенки клеток слабо утолщены (рис. 1,б, в). Индекс эпидерма/гиподерма – 3/1. По своей высоте гиподермы относятся к клеткам эпидермы как 1/4. Клетки дериватов интегументальной паренхимы отсутствуют.

Секция 2. *Nissolia* (Adans.) Rehb.

2. *L. nissolia* L. – Чина ниссолия.

Поверхность семян представлена бугорками с уплощенной поверхностью, на которых располагаются прямые складки или валики в числе 4–5 шт., состоящие из эпикутикулы. Между крупными бугорками расположены более мелкие, которые плотно прилегают друг к другу, образуя так называемую бархатистую поверхность (рис. 1,г, д). Эпидерма на поперечном срезе представлена удлиненными в радиальном направлении клетками с утолщенными стенками (рис. 1,е). Гиподерма на поперечном срезе представлена крупными клетками, слегка удлиненными в радиальном направлении. Скульптурные элементы клеток хорошо выражены, стенки клеток утолщены (рис. 1,е). Индекс эпидерма/гиподерма – 3/1. По своей высоте клетки гиподермы относятся к клеткам эпидермы как 1/2. Клетки дериватов интегументальной паренхимы расположены в один слой, толстостенные, рыхлые.

Секция 4. *Cicerula* (Medik) Gren. et Godr.

3. *L. cicerula* L. – Чина нутовая.

Поверхность семян представлена звездчатыми, сосочковидными бугорками, сросшимися между собой и крупными, воронковидными ямками, стенки которых также покрыты бугорками (рис. 2,а, б).

Клетки эпидермы на поперечном срезе вытянуты в радиальном направлении, длинные, узкие, толстостенные (рис. 2,в).

Гиподерма на поперечном срезе представлена мелкими клетками, слабо вытянутыми в радиальном направлении, прямоугольными или слегка овальными. Стенки клеток гиподермы по своей толщине равны стенкам клеток эпидермы (рис. 2,в). Индекс эпидерма/гиподерма – 1/1. По своей высоте клетки гиподермы относятся к клеткам эпидермы как 1/6. Клетки дериватов интегументальной паренхимы довольно крупные, овальные, толстостенные, расположены рыхло в несколько слоев.

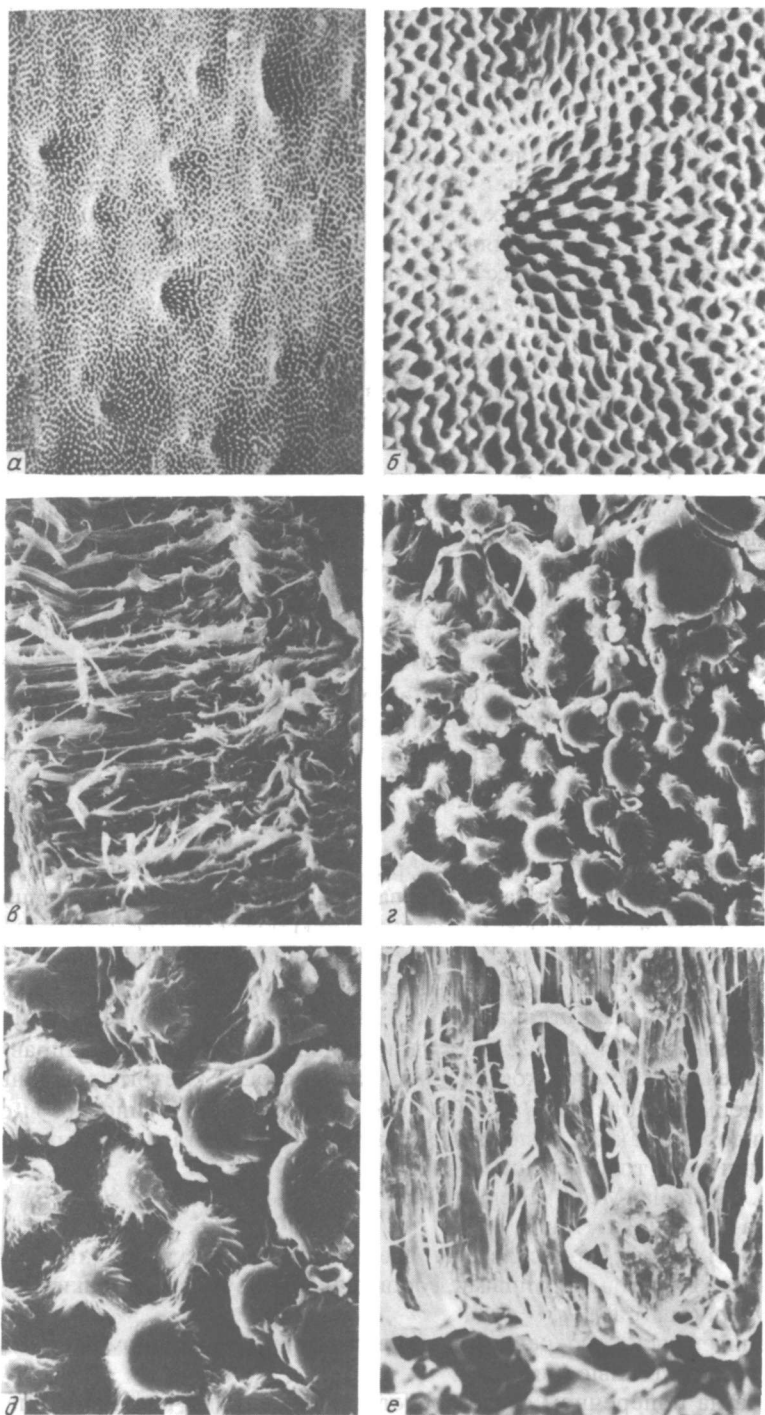


Рис. 2. *L. sicera*
 а – поверхность спермодермы (× 250), б – то же (× 1000), в – скел (× 1000)
L. odoratus
 з – поверхность спермодермы (× 1000), д – то же (× 2000), е – скел (× 750)

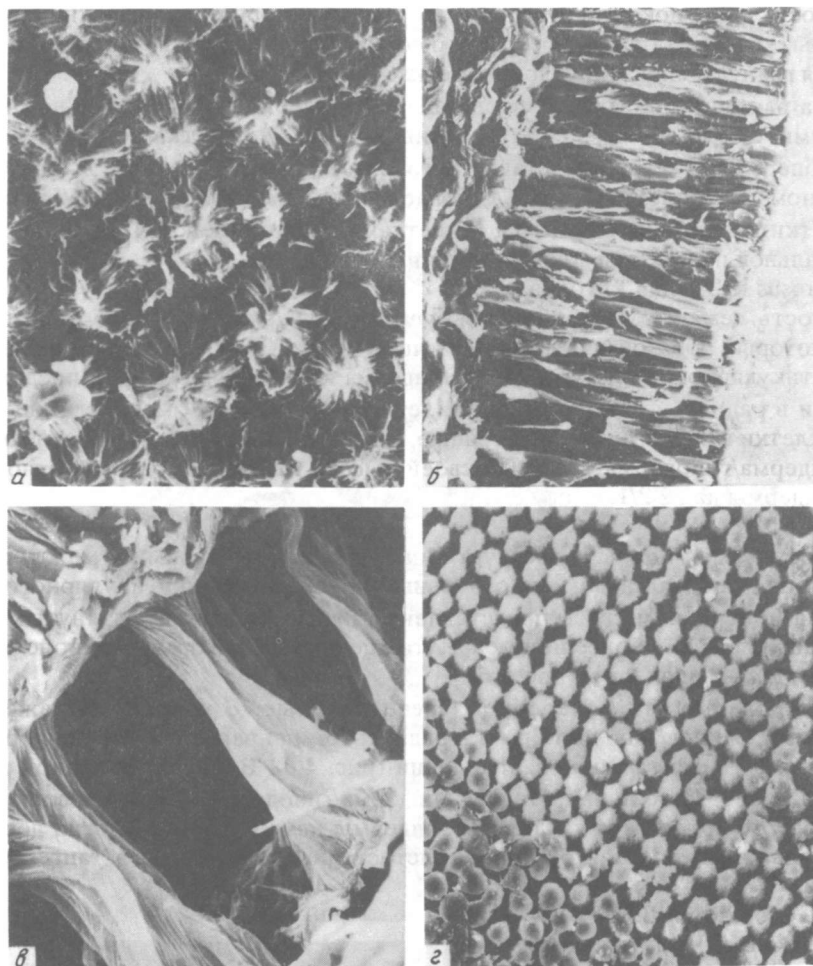


Рис. 3. *L. roseus*

a – поверхность спермодермы ($\times 2000$), *б* – скол ($\times 1000$), *в* – клетки гиподермы ($\times 2000$)
L. tuberosus
г – поверхность спермодермы ($\times 1000$)

Секция 5. *Lathyrus* Serg.

4. *L. odoratus* L. – Чина, душистый горошек.

Поверхность семян покрыта округлыми бугорками различных размеров, верхняя часть бугорков покрыта толстым слоем эпикутикулы, которая образует звездчатые складки (рис. 2, *г*, *д*). Эпидерма на поперечном срезе представлена длинными, узкими клетками, вытянутыми в радиальном направлении, с утолщенными стенками (рис. 2, *е*).

Гиподерма на поперечном срезе представлена мелкими клетками с сильно утолщенными стенками, слегка вытянутыми в тангентальном направлении (рис. 2, *е*). Индекс эпидерма/гиподерма – 3/1. По своей высоте клетки гиподермы относятся к клеткам эпидермы как 1/5. Клетки дериватов интегументальной паренхимы толсто-стенные, узкие, вытянуты в тангентальном направлении, расположены в несколько слоев.

5. *L. roseus* Stev. – Чина розовая.

Поверхность семян покрыта бугорками, верхушка которых покрыта толстым слоем эпикутикулы, которая образует ребра, что создает видимость "звездчатого" рисунка, встречаются гранулы эпикутикулярного воска (рис. 3,а).

Эпидерма на поперечном срезе представлена удлиненными в радиальном направлении, узкими, с более или менее утолщенными стенками клетками (рис. 3,б). Гиподерма на поперечном срезе представлена толстостенными клетками, вытянутыми в тангентальном направлении (рис. 3,в). Индекс эпидерма/гиподерма – 3/1. По своей высоте клетки гиподермы относятся к клеткам эпидермы как 1/4. Слои дериватов интегументальной паренхимы довольно плотные.

6. *L. tuberosus* L. – Чина клубневая.

Поверхность семян представлена округлыми бугорками со слабо звездчатым рисунком, который образован отложением эпикутикулы. Встречаются отдельные гранулы эпикутикулярного воска (рис. 3,г). Эпидерма на поперечном срезе представлена вытянутыми в радиальном направлении клетками с более или менее утолщенными стенками. Клетки гиподермы толстостенные, вытянуты в тангентальном направлении. Индекс эпидерма/гиподерма – 2/1. По своей высоте клетки гиподермы относятся к клеткам эпидермы как 2 2/1.

7. *L. silvestris* L.

Поверхность семян покрыта звездчатыми бугорками, сросшимися между собой у основания (рис. 4,а). Наблюдаются отдельные кристаллы эпикутикулярного воска. Эпидерма на поперечном срезе представлена узкими клетками, вытянутыми в радиальном направлении, с более или менее утолщенными стенками. В районе рубчика присутствуют 2 слоя эпидермы (рис. 4,б).

Клетки гиподермы на поперечном срезе крупные, с хорошо выраженными скульптурными элементами, вытянуты в радиальном направлении, в районе рубчика они вытянуты в тангентальном направлении (рис. 4,в). В зрелой семенной коже встречаются проводящие пучки. Индекс эпидерма/гиподерма – 3/1. По своей высоте клетки гиподермы относятся к клеткам эпидермы как 1/1, 3–1,5. Клетки дериватов интегументальной паренхимы мелкие, толстостенные, вытянуты в тангентальном направлении.

Секция 6. *Orobestrum* Boiss.

8. *L. pratensis* L. – Чина луговая.

Поверхность семян представлена невысокими валикообразными выростами различной формы и размеров, разложенными в различных направлениях (рис. 4,г). Клетки эпидермы на поперечном срезе вытянуты в радиальном направлении, толстостенные, заполнены содержимым. Видна светлая линия (рис. 4,д, е). Гиподерма на поперечном срезе представлена крупными, толстостенными клетками трапецевидной или овальной формы, слегка вытянутыми в радиальном направлении (рис. 4,д, к). Индекс эпидерма/гиподерма – 3/1. По своей высоте клетки гиподермы относятся к клеткам эпидермы как 1/3. Клетки дериватов интегументальной паренхимы мелкие, толстостенные, расположены в несколько слоев.

9. *L. pisiformis* L. – Чина гороховидная.

Поверхность семян покрыта слабо выдающимися многогранными бугорками, которые покрыты толстым слоем кутикулы и многочисленными гранулами эпикутикулярного воска, которые образуют крупночешуйчатую сетчатую поверхность (рис. 5,а, б). Клетки эпидермы на поперечном срезе узкие, длинные, с более или менее утолщенными стенками, вытянуты в радиальном направлении (рис. 5,в). Гиподерма на поперечном срезе представлена толстостенными клетками, вытянутыми в тангентальном направлении (рис. 5,г). Индекс эпидерма/гиподерма – 3/1. По своей высоте клетки гиподермы относятся к клеткам эпидермы как 1/3, 5–4. Клетки дериватов интегументальной паренхимы толстостенные, расположены плотно в несколько слоев.

10. *L. maritimus* Bigel. – Чина морская.

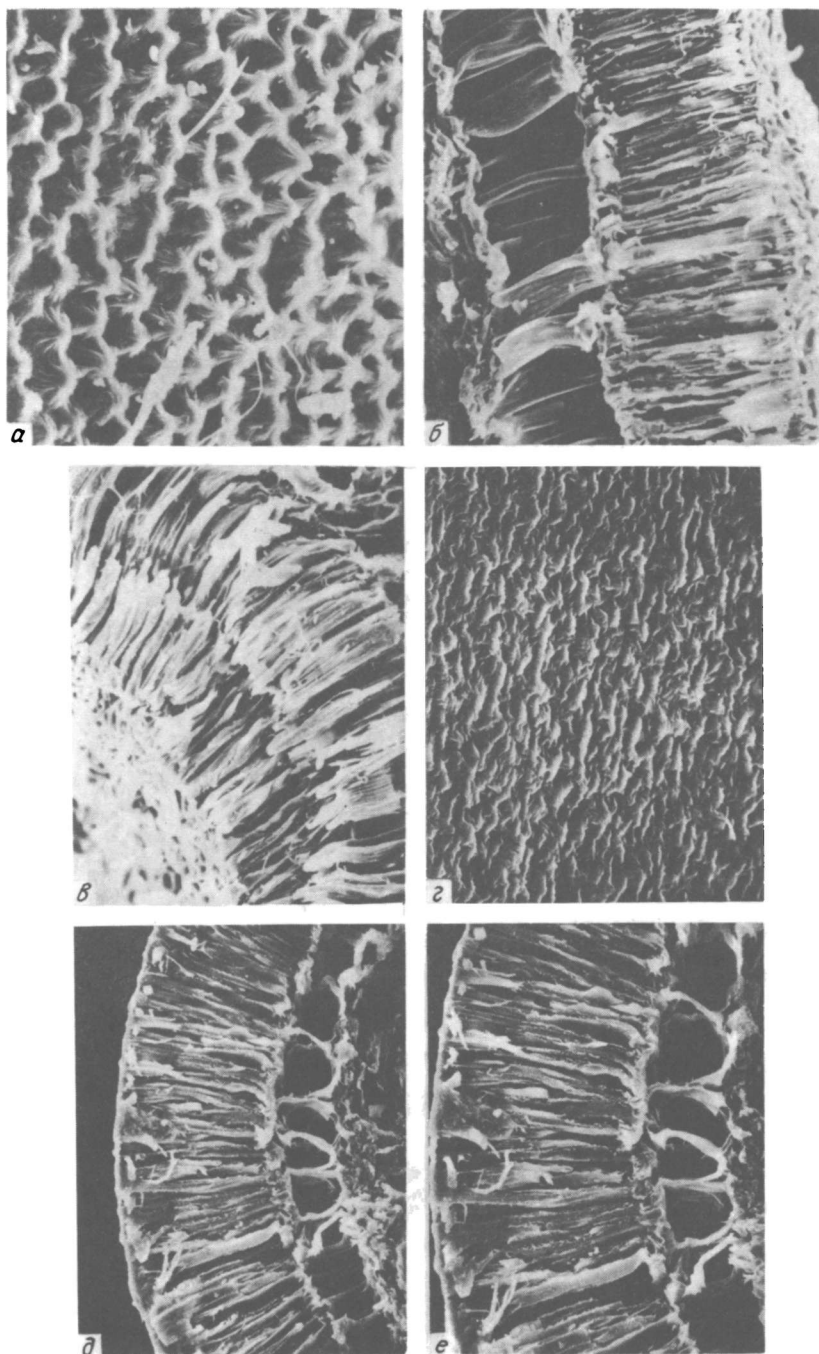


Рис. 4. *L. silvestris*
 а – поверхность спермодермы (× 1000), б – скол (× 500), в – скол (× 750)
L. pratensis
 з – поверхность спермодермы (× 1500), д – скол (× 750), е – то же (× 1000)

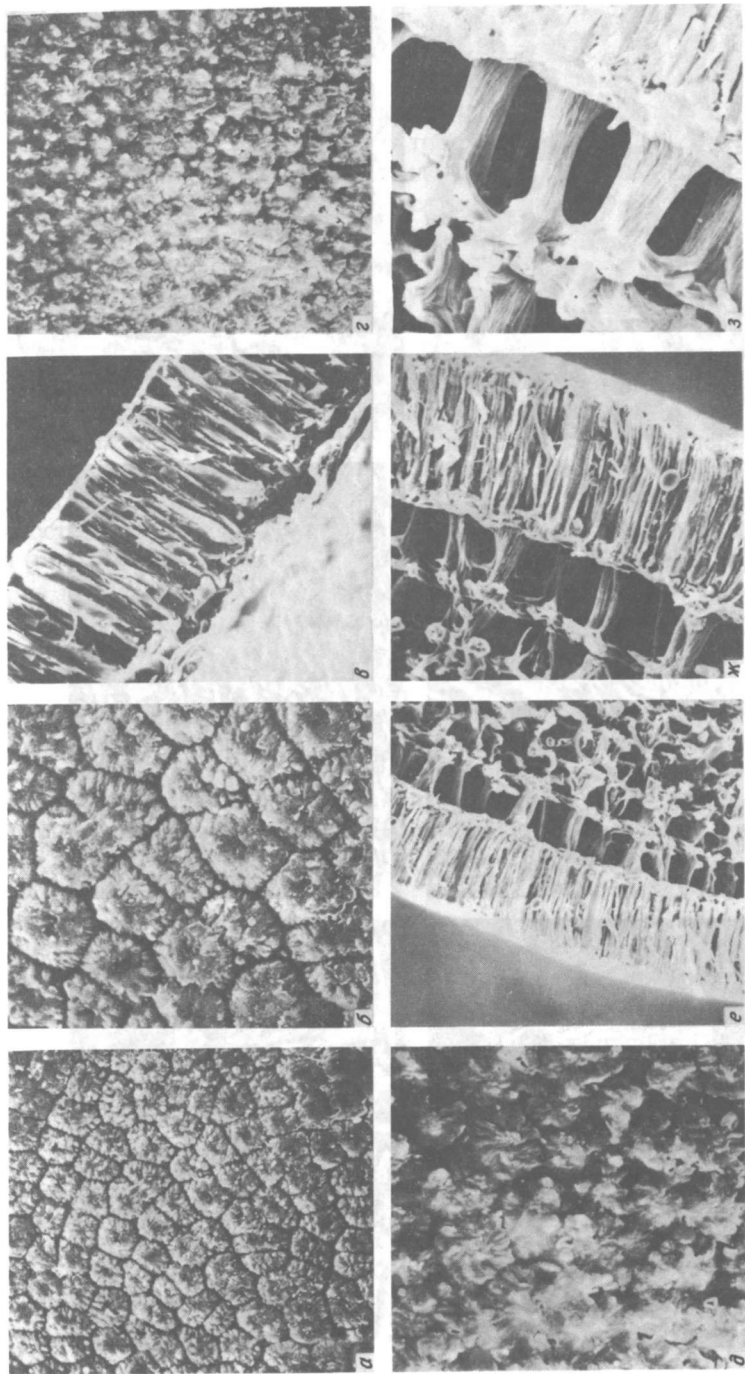


Рис. 5. *L. pisiiformis*

a – поверхность спермодермы (× 1000), *б* – то же (× 2000), *в* – скол (× 750)

L. maritimus

г – поверхность спермодермы (× 1000), *д* – то же (× 2000), *е* – скол (× 300), *ж* – скол (× 500), *з* – скол (× 1000)

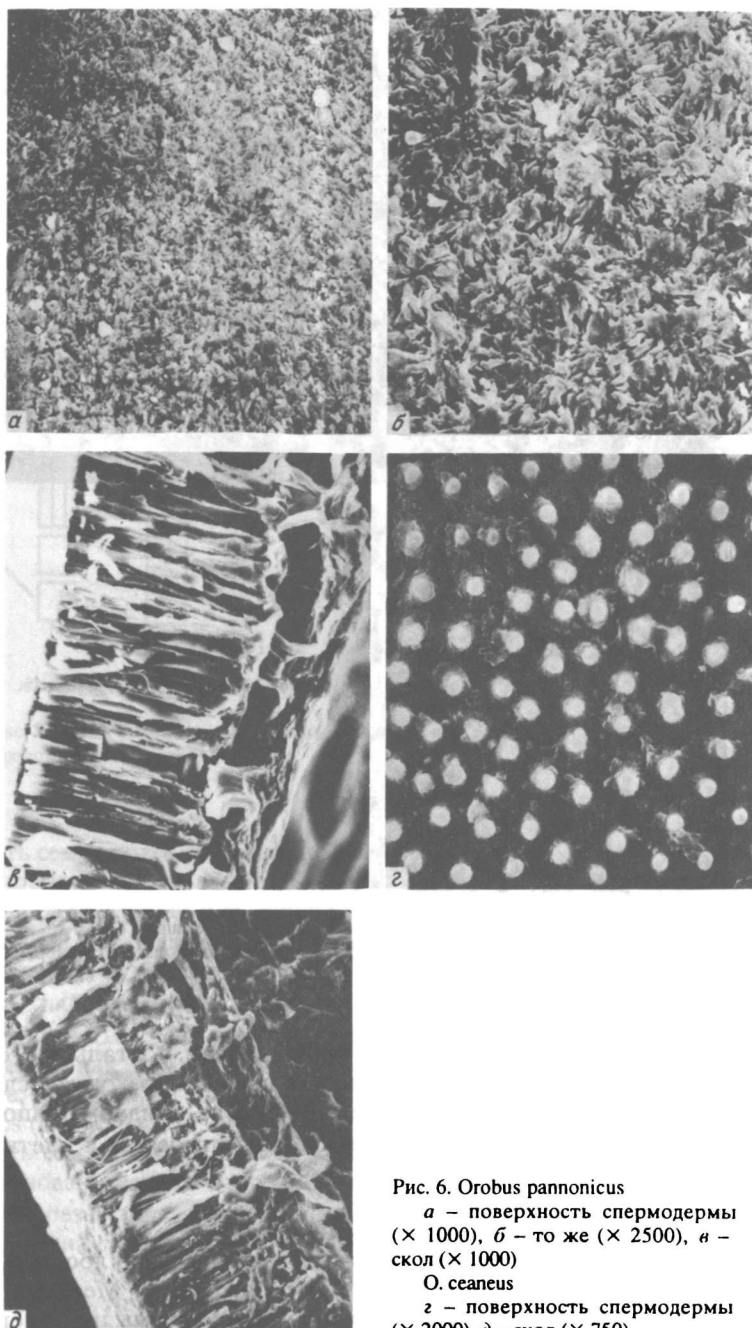


Рис. 6. *Orobolus pannonicus*
 а – поверхность спермодермы
 (× 1000), б – то же (× 2500), в –
 скол (× 1000)
O. ceaneus
 г – поверхность спермодермы
 (× 2000), д – скол (× 750)

Поверхность семян представлена слабо звездчатыми уплощенными бугорками различных размеров. Верхняя часть бугорков покрыта эпикутикулой (рис. 5, г, д). Эпидерма на поперечном срезе представлена длинными, узкими клетками со слабо утолщенными стенками, вытянутыми в радиальном направлении (рис. 5, е, ж). Гиподерма на поперечном срезе представлена несколькими слоями клеток. Два верхних слоя представлены крупными клетками с хорошо выраженными скульптурными

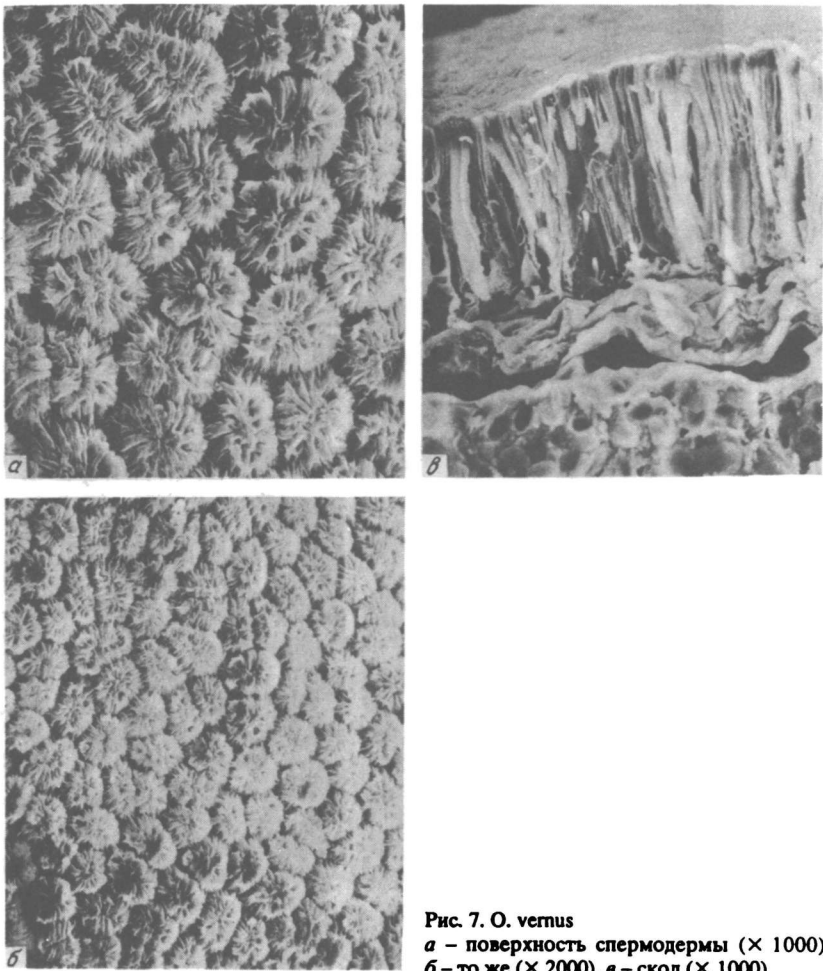


Рис. 7. *O. vestus*
 а – поверхность спермодермы ($\times 1000$),
 б – то же ($\times 2000$), в – скол ($\times 1000$)

элементами, вытянутыми в радиальном направлении. Остальные слои с более мелкими клетками различной формы, которые плавно переходят в слои дериватов интегументальной паренхимы (рис. 5, ж, з). Индекс эпидерма/гиподерма – 3/1. По своей высоте клетки внешнего слоя гиподермы относятся к клеткам эпидермы как 1/2.

Секция 7. *Orobolus* L.

11. *O. rannonicus* (Jacq.) Gareke – Оробус венгерский.

Поверхность семян представлена чешуеобразными выпуклостями, покрытыми толстым слоем кутикулы, различных размеров и формы. Местами встречаются отложения эпикутикулярного воска (рис. 6, а, б). Эпидерма на поперечном срезе представлена вытянутыми в радиальном направлении узкими клетками с утолщенными стенками. Клетки заполнены содержимым (рис. 6, в). Гиподерма на поперечном срезе представлена крупными толстостенными клетками с хорошо выраженными скульптурными элементами, вытянутыми в тангентальном направлении (рис. 6, в). Индекс эпидерма/гиподерма – 3/1. По своей высоте клетки гиподермы относятся к клеткам эпидермы как 1/4. Клетки дериватов интегументальной паренхимы расположены в один слой, толстостенные.

12. *O. cyanus* (Stev.) C. Koch. – Оробус голубой.

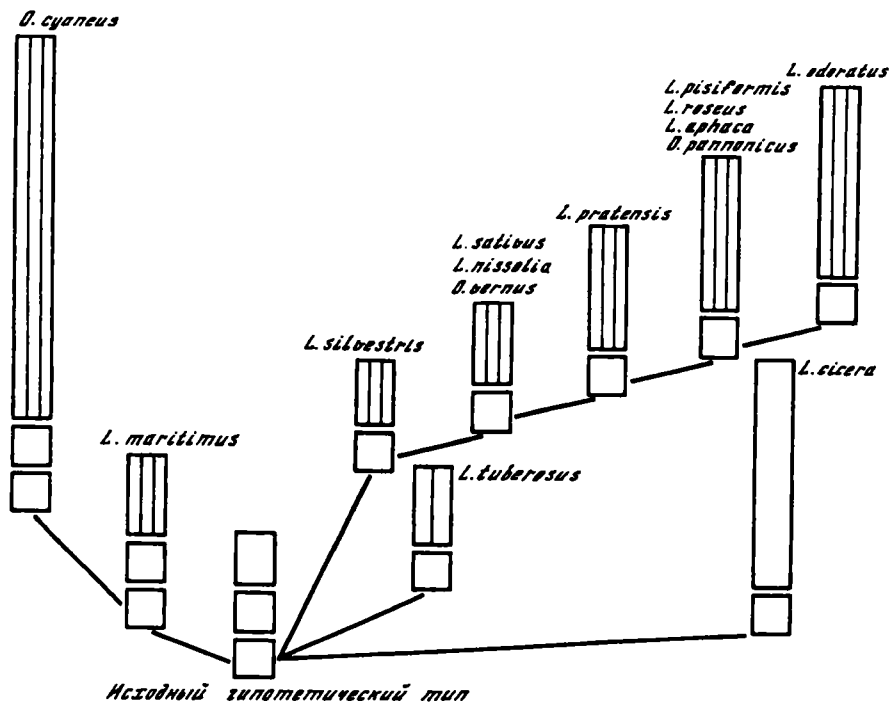


Рис. 8. Схема возможных направлений специализации структур спермодермы представителей рода *Lathyrus*

Поверхность семян покрыта довольно крупными бугорками, редко отстоящими друг от друга и покрытыми толстым слоем кутикулы. Часто встречаются крупные гранулы эпикутикулярного воска (рис. 6,з). Эпидерма на поперечном срезе представлена узкими клетками со слабо утолщенными стенками, вытянутыми в радиальном направлении (рис. 6,д). Гиподерма на поперечном срезе представлена 2 слоями клеток, вытянутых в тангентальном направлении с утолщенными стенками (рис. 6,д). Индекс эпидерма/гиподерма – 3/1. По своей высоте клетки гиподермы внешнего слоя относятся к клеткам эпидермы как 3/10. Клетки дериватов интегументальной паренхимы мелкие, толстостенные, расположены рыхло.

13. *O. vernus* (L.) Bernh. – Орбус весенний.

Поверхность семян покрыта звездчатыми бугорками различных размеров, ребра звездочек образованы за счет отложения эпикутикулы (рис. 7,а, б). Клетки эпидермы на поперечном срезе узкие, более или менее тонкостенные, вытянуты в радиальном направлении. Видна светлая линия (рис. 7,в). Гиподерма на поперечном срезе представлена крупными толстостенными клетками с хорошо выраженными скульптурными элементами, вытянутыми в радиальном направлении (рис. 7,в). Индекс эпидерма/гиподерма – 3/1. По своей высоте клетки гиподермы относятся к клеткам эпидермы как 1/2. Клетки дериватов интегументальной паренхимы довольно мелкие, толстостенные, расположены в один слой.

Таким образом, для всех исследованных видов *Lathyrus* и *Orobus* характерен довольно консервативный тип строения семенной кожуры, что выражается стабильным индексом эпидерма/гиподерма – 3/1. Исключением являются *L. tuberosus* (2/1) и *O. cicera* (1/1). Отношение высоты клеток гиподермы к клеткам эпидермы варьирует от 1/1,5 до 1/5, кроме *O. cyaneus* (1/10) и *L. cicera* (1/6). Для большинства видов

характерен один слой гиподермы, исключение составляют *L. maritimus* – два слоя и более и *O. suapeus* – два слоя.

Для большинства видов характерна однослойная эпидерма, но у *L. silvestris* в районе рубчика имеются два слоя эпидермы.

Монотипичные секции *Aphaca* и *Nissolia* отличаются между собой по скульптуре поверхности семенной кожуры, строению клеток гиподермы и дериватов интегументальной паренхимы, а также по толщине стенок клеток эпидермы и гиподермы.

Мы считаем, что в роде имеются место следующие направления специализации структур семенной кожуры: 1) увеличение отношения высоты клеток гиподермы к клеткам эпидермы от 1/1,5 до 1/5, при индексе эпидерма/гиподерма – 3/1; 2) сокращение слоев гиподермы от двух до одного; 3) виды *L. cicera* и *L. tuberosus* представляют самостоятельные направления. При этом наблюдается усложнение скульптуры поверхности спермодермы от слабобугорчатой, волнистой к поверхности с более выраженными крупными бугорками. Схема возможных направлений специализации структур спермодермы у видов рода представлена на рис. 8.

На основании полученных данных полагаем, что род *Lathyrus* является цельным, естественным таксоном и выделение из него рода *Orobus* как самостоятельного нецелесообразно. По строению спермодермы род *Lathyrus* L. ближе к роду *Pisum* L., чем к роду *Vicia* [10]. Такого же мнения придерживался и М. Басслер. По общему плану строения семян и, особенно, спермодермы род *Lathyrus* несколько отличается от рода *Vicia*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Флора СССР. М.: Л.: Изд-во АН СССР, 1948. Т. 13. 520 с.
2. Станкевич А.Н. Род *Vicia* и его положение в трибе *Fabeae* (сем. *Fabaceae*) // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1983. Т. 79. С. 3–10.
3. Попов М.Г. Род *Cicer* L. и его виды: К проблеме происхождения средиземноморской флоры // Там же. 1929. Т. 21, вып. 1. С. 234–239.
4. Транковский Д.А. Отдаленные гибриды в роде *Lathyrus* // Морфология растений. М.: Наука, 1967. С. 62–76.
5. Гуленкова М.А. Становление жизненной формы у *Lathyrus silvestris* L. (*Fabaceae*) в онтогенезе // Ботан. журн. 1977. Т. 62, № 5. С. 704–712.
6. Kipicka F. *Vicieae* // *Advances in legume systematics*. Kew, 1981. Pt. 1. P. 377–388.
7. Bässler M. Revision der euroasiatischen Arten von *Lathyrus* L. sect. *Orobus* (L.) Gren. et Godron // *Feddes Repert.* 1973. Vol. 84. P. 329–447.
8. Ворончихин В.В. Анатомия и ультраструктура семенной кожуры представителей рода *Vicia* // Бюл. Гл. ботан. сада 1991. Вып. 160. С. 42–45.
9. Ворончихин В.В. Сравнительная анатомия и ультраструктура семенной кожуры представителей рода *Vicia* L. флоры СССР в связи с вопросом их систематики // Филогения и систематика растений: Материалы VIII Моск. совещ. по филогении растений. М.: Наука, 1991. С. 16–18.
10. Яковлев Г.П. Бобовые земного шара. Л.: Наука, 1991. 140 с.

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

SUMMARY

Voronchikhin V.V. Anatomy and ultrastructure of seed coat of some species of genera *Lathyrus* and *Orobus*

The data concerning spermoderm ultrasculpture and ultrastructure of some species of genera *Lathyrus* and *Orobus* are presented. The microphotographs of spermoderm surface and its anatomical structure are given. The scheme of possible directions of seed coat specialization based on the index epiderm hypoderm is offered.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ МЕЛКОЦВЕТКОВЫХ ХРИЗАНТЕМ, ИНДУЦИРОВАННАЯ ГАММА-ИЗЛУЧЕНИЕМ

А.И. Недолужко

Многолетний (с 1949 г.) опыт интродукции цветочно-декоративных растений в Ботаническом саду ДВО РАН показал, что условия Южного Приморья не всегда благоприятны для их хорошего роста и развития. Недостаточная устойчивость интродуцированных растений диктует необходимость селекционной работы по выведению сортов для местных климатических условий.

С 1987 г. нами начата работа по селекции мелкоцветковых хризантем. Наряду с классическими методами селекции (гибридизация и отбор) мы использовали радиационный мутагенез, применение которого уже позволило получить у хризантем новые формы по габитусу растений, окраске и форме соцветий, холодостойкости [1–5]. Обработке гамма-лучами подвергали в основном семена и укорененные черенки крупноцветковых хризантем (*Chrysanthemum morifolium* Ramat.) и лишь в отдельных случаях семена и неукорененные черенки мелкоцветковых хризантем [6].

Объектами наших исследований в 1988–1989 гг. служили "дененки" мелкоцветковых хризантем (*Ch. indicum* L.) сортов: Белочка (чисто-белая окраска соцветий), Дитя Солнца (желтая), Кэлунат (темно-малиновая), Рассвет (палево-розовая), Стелуца (красно-малиновая), гибридный сеянец № 1–78 (желтая), Смуглява Красуля (темно-красная). Облучение проводили на гамма-установке Дальневосточного государственного университета (г. Владивосток). Предварительно была уточнена оптимальная доза облучения (на сорте Стелуца); она составила 1,5 крад. Эта доза на уровне высокой выживаемости обеспечивает наибольший выход растений с мутационными изменениями. В каждом варианте было 30–40 деленок. Облученные растения (деленки) высаживали в открытый грунт по общепринятой технологии.

Примерно через месяц после высадки проводили двухкратную обрезку у основания побегов с интервалом 2–3 нед с целью расхимеривания и выявления скрытых соматических мутаций.

Наблюдения за изменчивостью растений проводили в год обработки и на следующий. Учитывали появление секторальных изменений у листьев, полностью измененные побеги и растения, а также изменения формы и окраски соцветий. Частоту изменений выражали в процентах к общему числу учетных побегов. Описание хлорофильных мутаций проводили в соответствии с классификацией Ю. Калам, Т. Орав [7].

В год обработки гамма-излучением на растениях наблюдали утолщенные деформированные листья (Смуглява Красуля, Кэлунат), фасциации и бифуркации побегов (Стелуца); пролификации соцветий (Белочка). У облученных и контрольных растений не отмечено различий в выживаемости и скорости роста побегов. Фенологические фазы у растений каждого сорта наступали одновременно.

Наибольшее число побегов с хлорофильными и морфологическими изменениями в первый год после облучения выявлено у сортов Кэлунат, Дитя Солнца (табл. 1), с изменениями по окраске соцветий – у сортов Стелуца, Рассвет (табл. 2). Не отмечено соматических мутаций у сорта Белочка и гибридного сеянца № 1–78.

На следующий год после облучения в большинстве случаев наблюдали снижение частоты изменений, т.е., возможно, соматический отбор проходит в пользу исходной ткани, подавляя или полностью исключая мутантную ткань.

Облучение растений способствовало появлению новых окрасок соцветий. На второй год у одних сортов эти изменения оставались на уровне первого года изучения, у других – превышали его. Наиболее широкий спектр изменчивости по окраске соцветий

Таблица 1

Изменчивость мелкоцветковых хризантем после обработки "деленок" гамма-излучением (доза 1,5 крад)

Сорт	Число измененных побегов, %					
	в год облучения			на следующий год после облучения		
	число измененных побегов, шт.	до цветения	в период цветения	число измененных побегов, шт.	до цветения	в период цветения
Белочка	32	0	0	59	3,4	0
Дитя Солнца	30	7,3	8,7	488	3,3	0,4
Кэлунат	23	7,8	3,0	176	0	3,0
Рассвет	28	2,1	8,6	312	2,2	9,6
Смуглява Кра-суля	30	0,7	2,7	239	1,7	0
Стелуца	29	2,8	6,2	514	0,2	6,0
Сеянец № 1-78	16	0	0	25	4	0

Таблица 2

Изменение окраски соцветий мелкоцветковых хризантем в результате обработки гамма-излучением (1,5 крад) (1988, 1989 гг.)

Сорт (окраска соцветий)	Частота побегов с изменением окраски соцветий		Окраска соцветий после облучения
	в год после облучения	на следующий год	
Стелуца (малиново-красная)	$\frac{4,8}{145}$	$\frac{3,3}{514}$	Лососево-розовая, кирпично-красная, бледно-розовая, малиновая с крапом
Дитя Солнца (желтая)	$\frac{2,7}{150}$	$\frac{0,4}{488}$	Темно-желтая
Рассвет (палево-розовая)	$\frac{6,4}{140}$	$\frac{8,0}{312}$	Сиреневая, оранжевая, лимонно-желтая, палево-розовая с желтым крапом
Кэлунат (темно-малиновая)	$\frac{0}{165}$	$\frac{0,6}{176}$	Светло-малиновая (язычковые цветы узкие)

Примечание. В числителе – частота побегов с измененной окраской соцветий, %; в знаменателе – число обследованных побегов, шт.

дали сорта Рассвет с палево-розовой окраской и Стелуца, имеющая красно-малиновые соцветия.

Выявлено 9 типов варьирования по хлорофильным мутациям (табл. 3). Одни из них сохранились в течение всей вегетации, другие исчезли, третьи – проявлялись только в период цветения растений. Большинство растений размножено, остальные (albina, chlorina, viridoalbescens, xantoalbescens) оказались менее жизнеспособны и вскоре погибли.

Таблица 3

*Хлорофильные мутации у мелкоцветковых хризантем
после обработки растений гамма-лучами (доза 1,5 крад)*

Тип мутации	Характер проявления мутации	Сорт
<i>I группа – однолетние</i>		
Clavoviridis	Светло-зеленый	Стелуца, Дитя Солнца
Chlorina	Зеленовато-желтый	Стелуца, Дитя Солнца
Albina	Белый	Стелуца
<i>II группа – нестролистныe</i>		
Punctata	На зеленых пластинках листьев имеются некрупные крапины	Кэлунат
Viridomaculata	На зеленых пластинках листьев имеются отдельные желтые или белые пятна с нечеткими краями	Стелуца
Albomaculata	На белых пластинках листьев имеются отдельные зеленые пятна с нечеткими краями	Стелуца
Albomarginata	Края листьев белые, белая окраска вдоль жилки листа	Дитя Солнца
<i>III группа – меняющиеся в течение онтогенеза</i>		
Viridovirescens	Бледно-зеленые растения к середине вегетации приобретают нормальный зеленый цвет	Стелуца, Дитя Солнца
Viridoalbescens	Зеленое растение превращается в белое	Дитя Солнца
Xanthoalbescens	Желтое растение превращается в белое	Дитя Солнца, Стелуца

Если в первый год после облучения среди растений MV₁ наблюдали химеры секторального и периклиналильного типов [8], то в последующих вегетативных поколениях – только периклиналильного типа. Снижение общей изменчивости растений на следующий год после облучения связано с расхимериванием неустойчивых типов химер при вегетативном возобновлении и элиминацией менее жизнеспособных мутантных клеток и тканей. Наличие в MV₂ и последующих поколениях только периклиналильных химер объясняется переходом нестабильных типов химер (секторальные, мериклиналильные) в указанный тип химер.

В настоящее время от полностью измененных побегов как по окраске листьев, так и по окраске соцветий получено вегетативное потомство. В дальнейшем эти растения могут быть использованы как для генетических исследований и практической селекции, так и непосредственно в декоративном садоводстве.

Полученные результаты позволяют сделать вывод о перспективности использования радиационного мутагенеза в селекции мелкоцветковых хризантем – интересной для Южного Приморья группы декоративных растений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Глазурина А.Н., Чемарин Н.Г. Мутация окраски у хризантем // Цветоводство. 1973. № 10. С. 12.
2. Глазурина А.Н., Семин В.С. Радиоселекция хризантемы (*Chrysanthemum morifolium* Ramat.) // III съезд ВОГИС им. Н.И. Вавилова. Л.: Наука, 1977. Т. 1. С. 117.
3. Глазурина А.С., Семин В.С. Действие гамма-лучей на изменчивость хризантемы // Бюл. Гл. ботан. сада. 1978. Вып. 110. С. 57–60.
4. Broertjes C., Koene P., Veen J.W. H. Van. A mutant of a mutant of a mutant of a...: Irradiation of progressive radiation-induced mutants in a mutation-breeding programme with *Chrysanthemum morifolium* Ramat. // Euphytica. 1980. Vol. 29, N 3. P. 525–530.

5. *Broertjes C.* Radiation-induced low-temperature tolerant cultivars of *Chrysanthemum morifolium* Ramat. // *Ibid.* 1983. Vol. 32, N 1. P. 97–101.
6. *Гринкевич Н.Г.* Использование гамма-облучения в селекции корейских хризантем // *Интродукционное изучение и основы селекции декоративных растений.* М.: Наука, 1988. С. 107–111.
7. *Калам Ю., Орав Т.* Хлорофильная мутация. Таллин, 1975. 58 с.
8. *Равкин А.С., Потапов С.П.* Методические указания по использованию мутагенных факторов в селекции плодовых и ягодных растений. М.: ТСХА, 1974. 35 с.

Ботанический сад ДВО РАН, Владивосток

Summary

Nedoluzhko A.I. Gamma-induced variability of small-flowered chrysanthemums

The influence of gamma-ray emission on variability of small-flowered chrysanthemums was studied. Chlorophyllous, morphological mutations and mutations of inflorescence colouration were taken into account. The varieties with the highest mutability (*Rassvet*, *Stelutsa*) were revealed. The decrease of general variability was noted the next year after radiation treatment. This fact was connected with the dechimaerization of unstable types of chimaeras and elimination of less viable. These results confirm radiation mutagenesis to be promising for such investigations. The mutants represent the valuable materials both for genetic investigations and for practical application.

РАЗВИТИЕ ВОЗБУДИТЕЛЯ ПЕРОНОСПОРОЗА НА ПОВЕРХНОСТИ ЛИСТЬЕВ МЕЖВИДОВЫХ ГИБРИДОВ ЛУКА¹

М.Н. Талиева, Е.П. Павленко

В развитии взаимоотношений между растениями и патогенами, т.е. в заболевании растений, различают четыре фазы: развитие патогена на растении до проникновения внутрь клетки и ткани, проникновение в клетки и ткани растения, реакция растения на заражение и итоговый период, характеризующийся совокупностью внешних симптомов заболевания [1]. Некоторые фитопатологи цитоморфологического направления используют понятия "эктофитная" и "эндофитная" стадии заболевания применительно к характеру развития патогена на поверхности растения или внутритканевому [2]. Роль первой линии обороны в системе защитных механизмов растений в период двух первых фаз патогенеза принадлежит покровной ткани растения, ее морфологическим, цитологическим и физиологическим особенностям. Примеры, иллюстрирующие защитную роль покровной ткани как фактора механического или структурного иммунитета многочисленны и касаются представителей различных экологических групп грибов-патогенов. Защитная функция покровной ткани лишена специфичности, пассивна, в высокой степени подвержена изменчивости под влиянием условий внешней среды.

С целью оценки общего значения барьерной функции покровной ткани в течение первой фазы патогенеза проводят цитологические и морфологические наблюдения над развитием прорастающих спор патогенов на поверхности исследуемых растений, используя метод искусственного заражения.

Изучение особенностей развития возбудителя мучнистой росы на листьях различных по устойчивости генотипов ячменя показало угнетение развития патогена на поверхности устойчивых растений (несовместимой комбинации). Это выражается в увеличении длины ростковых трубок, не формирующих аппрессориев, их израстании, отслоении лопастей аппрессориев и уменьшении числа первичных гаусториев, что ведет к снижению инфицирующей способности конидий [3]. Установлено, что реакция "неузнавания", т.е. несовместимости, у ржавчинных и мучнисторосяных грибов-патогенов обнаруживает много общего – наблюдается "израстание" ростковых трубок и аппрессориев, происходит нарушение адгезионных взаимодействий между патогеном и растением-хозяином [4]. Сравнительно цитологическое изучение развития ржавчинных грибов в эктофитной стадии позволило разграничить такие понятия, как устойчивость к проникновению патогена, устойчивость в инкубационном периоде, устойчивость к внутритканевому развитию. Эти категории устойчивости могут не быть представлены вместе у каждого индивидуума устойчивого растения [5].

¹ Работа выполнена на средства ГНТП "Приоритетные направления генетики".

Сорта пшеницы сильно различаются по показателю проникновения в их ткани ростковых трубок прорастающих уредоспор желтой и стеблевой ржавчины: для устойчивых он составляет 5–10% от общего числа проросших уредоспор, для восприимчивых – 27–47%. На поверхности устойчивых сортов ростковые трубки обоих видов ржавчины теряют способность к ориентированному росту [6].

Цитологическое исследование эктофитной стадии у пшеничной и ржаной форм возбудителя стеблевой ржавчины позволило установить лабильность начальных этапов морфогенеза этих патогенов. Авторы приходят к выводу о том, что онтогенез гриба, выражающийся в морфологических и цитофизиологических особенностях его клеток, находится под контролем генетической информации, заключенной в ядре. Морфологическая изменчивость инфекционных структур, процесс образования так называемых "морфотипов" сопровождается изменением функционального состояния клеток под влиянием кратного увеличения ядерного вещества гриба [7].

Задача настоящего исследования заключалась в изучении начальных этапов развития гриба *Peronospora destructor* (Berk.) Casp. – возбудителя пероноспороза луков на поверхности листьев межвидовых гибридов между *Allium cepa* L. и *A. nutans* L. и их родительских форм, а также в сопоставлении полученных результатов с характеристикой полевой устойчивости растений.

Дикорастущие многолетние луки интенсивно используются в межвидовой гибридизации с *A. cepa* как доноры зимостойкости и устойчивости к заболеваниям [8, 9]. Межвидовые гибриды обнаруживают значительные колебания в устойчивости к заболеваниям, в частности к пероноспорозу.

У растений гибридов первого поколения наблюдается широкая градация различий фенотипических признаков и полевой устойчивости к пероноспорозу. Этот уникальный селекционный материал не исследован в фитопатологическом отношении и, кроме характеристики полевой устойчивости, не получил должного освещения в литературе.

Объектами исследования были *A. cepa* L. – лук репчатый (сорт Штутгартский), *A. nutans* L. – лук слизун, многолетний и гибриды первого поколения (F_1) *A. cepa* × *A. nutans*, не дающие семян: Н5-1, Н5-6 (устойчивые) и Н6-16, Н6-18 (восприимчивые к пероноспорозу).

Листья гибридных растений и их родительских форм помещали в чашки Петри на поверхность агаризированного бидистиллята, инокуляцию проводили методом стряхивания конидий с пораженных растений *A. proliferum* на коллекционном участке луков ВНИИССОК. Инокулированные листья находились в условиях оптимальной влажности 100% и температуры 12°C. Результаты учитывали через 36 ч. Подсчеты конидий и ростковых трубок, развивающихся на поверхности листьев, проводили на препаратах фрагментов эпидермиса, механически отделенных с листьев лука, окрашенных метиленовым синим в лактофеноле и помещенных в глицерин. По каждому варианту анализировали не менее 450–500 конидий в 100–150 участках препаратов эпидермиса. Морфометрическую обработку измерений длины ростковых трубок конидий *Peronospora destructor* проводили с негативом на приборе для анализа изображений МОР-Videoplan (Reichert-Yung, Германия) на 95%-ном уровне достоверности.

Изучение развития конидий *Peronospora destructor* на поверхности листьев межвидовых гибридов лука показало, что растение-хозяин оказывает влияние на интенсивность прорастания конидий патогена, на количественную характеристику этого процесса (табл. 1). Минимальная интенсивность (69%) наблюдалась на поверхности иммунного родительского вида – *A. nutans*, максимальная (93%) – на материнском растении (*A. cepa*). Интенсивность прорастания конидий патогена на листьях гибридных растений не коррелировала с их полевой устойчивостью. Все гибридные растения обнаружили примерно одинаковую способность к подавлению прорастания конидий гриба (от 79,2% до 90,7%). Однако растения оказывали существенное влияние на дальнейшие этапы развития конидиального инокулома, его морфологическую дифференциацию и проникновение ростковых трубок в устьица. Образование аппрессориев и

Таблица 1

Особенности развития конидий *Peronospora destructor*
на поверхности листьев межвидовых гибридов лука и их родительских форм

Вид, гибрид	Характеристика полевой устойчивости	Показатели прорастания конидий				Инфицирующая активность гриба
		интенсивность прорастания, %	число конидий			
			проросших	образовавшихся ап-прессории	проникших в устьица	
А. сера	Восприимчивый	92,9	304	72*	42	114
				23,7	13,8	37,5
А. nutans	Иммунный	69,6	348	33	26	59
				9,5	7,4	16,9
Н6-16	Восприимчивый	89,8	395	118	60	178
				30,0	15,2	45,2
Н6-18		79,2	380	85	53	138
				22,3	13,9	36,2
Н5-1	Устойчивый	80,9	287	31	26	57
				10,4	9,0	19,4
Н6-5		90,7	459	23	21	44
				5,0	4,5	9,5

* В числителе – абсолютные показатели; в знаменателе – в % от числа проросших конидий.

Таблица 2

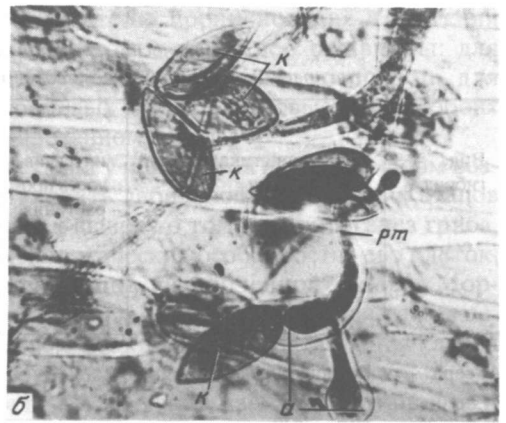
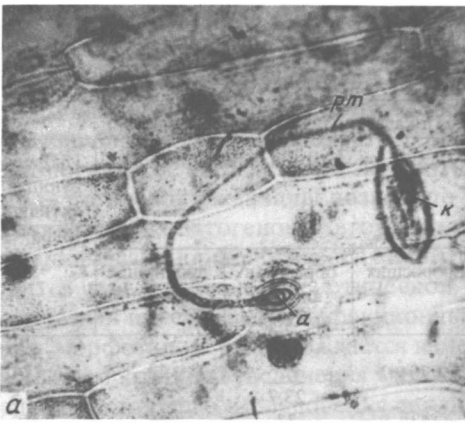
Длина ростковых трубок конидий *Peronospora destructor*
при развитии на поверхности листьев межвидовых гибридов лука и их родительских форм*

Вид, гибрид	Число устьиц на 1 мм ² листа	Длина ростковых трубок, мкм		
		минимальная	максимальная	средняя
А. сера	110	323	2501	1067 ± 47,1
А. nutans	16	268	2560	1094 ± 46,4
Н6-16	73	173	2428	817 ± 38,4
Н6-18	33	281	2603	890 ± 47,5
Н5-1	58	139	2920	950 ± 54,7
Н6-5	43	247	2116	850 ± 35,7

* По каждому варианту проведено 100 измерений.

проникновение гриба в устьица, как можно видеть, находятся в связи с устойчивостью растения-хозяина. У растений устойчивых гибридов Н5-1, Н6-5 число конидий, образовавшихся ап-прессории, было 31 и 23, а проникших в устьица соответственно 26 и 21. У восприимчивых растений Н6-16 и Н6-18 было образовано ап-прессориев 118 и 85, проникло в устьица 60 и 53 соответственно. По этим показателям гибридные растения в зависимости от степени полевой устойчивости обнаружили сходство с родительскими растениями А. сера и А. nutans.

Таким образом, инфицирующая активность патогена (или агрессивность гриба),



Прорастание конидий *Peronospora destructor* (Berk.) Casp. на поверхности листьев *Allium сера* и гибридного растения Н6=16

а – *A. сера*, б – гибридное растение Н6-16, к – конидия, рп – ростковая трубка, а – аппрессорий (× 1000)

характеризующаяся его способностью к формированию аппрессориев и проникновению через устьица в ткани, зависит от устойчивости растения-хозяина.

При развитии гриба на поверхности гибридов рост ростковых трубок гриба был значительно заторможен от 11 до 24% по сравнению с родительскими формами и не обнаруживал связи со степенью полевой устойчивости растений (табл. 2). Эти результаты кажутся несколько неожиданными, если иметь в виду резко различающуюся плотность распределения устьиц на единицу площади листа у обеих родительских форм и растений гибридов. При пероноспорозе луков устьица служат входными воротами инфекции, поэтому показатель плотности их распределения на поверхности листьев может быть решающим фактором, определяющим длину ростковой трубки проросших конидий патогена.

Морфологические особенности ростковых трубок и аппрессориев *P. destructor*, развивающихся на поверхности гибридных растений как устойчивых, так и восприимчивых, резко отличались от формирующихся на родительских растениях. В первом случае имели место anomalies морфологии ростковых трубок и аппрессориев (гибрид Н6-16 – 8,3%, Н6-5 – 11,8% от общего числа проросших конидий). При этом ростковые трубки по всей длине были четковидно утолщены, на своих апикальных окончаниях формировали мешковидные, округлые или цилиндрические утолщения, превышающие размерами конидии гриба (см. рисунок). По-видимому, эти морфологические образования возникли вместо обычных аппрессориев, и подобные отклонения в дифференциации инфекционных структур не могли не отразиться на степени агрессивности патогена, снижая его вирулентность. Развитие конидиального инокулюма на листьях устойчивых гибридов Н5-1 и Н6-5 в отличие от их родительских форм (*A. сера* и *A. putans*) показало отсутствие подавления прорастания конидий и торможения роста ростковых трубок. Интенсивность прорастания конидий на листьях *A. putans* (устойчивый вид) была ингибирована на 23% по сравнению с восприимчивым материнским растением – *A. сера* и составляла соответственно 69,6 и 92,9%. Защитная роль покровной ткани у устойчивых гибридов проявлялась в подавлении формирования аппрессориев и их проникновении в ткани растения через устьица. Вероятно, у этих растений в качестве фактора устойчивости могли иметь значение анатомические особенности устьичного аппарата и физиолого-биохимические особенности их покровной ткани. Анатомио-гистохимическое изучение покровной ткани гибридных растений показало, что устойчивые к пероноспорозу гибриды имеют хорошо

Таблица 3

Характеристика фунгитоксичных свойств листьев *Allium*

Вещество	<i>A. cepa</i>	<i>A. nutans</i>
"Твердый воск" (парафин)*	0,48	0,31
"Мягкий воск" (масла)*	0,35	0,57
Сумма кислот*	0,18	0,40
Общие липиды листьев**	0,0018	0,0071
Эпикуткулярный воск**	0,0017	0,0008
Субкутикулярный воск + липиды**	0,0001	0,0063

* В мг/г сырого вещества листьев;
 ** В г/г сырого вещества листьев.

развитую кутикулу, отличающуюся четкой слоистостью, высокое содержание фосфолипидов и лишь следы пективных веществ. Обнаружено, что ширина и длина эпидермальной ямки коррелирует со степенью устойчивости лука. Для устойчивых растений характерна овальная форма устьиц, более глубокие эпидермальные ямки, растения восприимчивых гибридов отличаются узкими и мелкими эпидермальными ямками [10]. Очевидно, что структура элементов устьичного комплекса, параметров эпидермальных ямок, заднего и переднего двориков, наряду с числом устьиц на единицу площади листа, имеют большое значение в осуществлении инфекции, способствуя или препятствуя проникновению патогена в растение.

Проведенное ранее изучение кутикулярного воска у луков, различающихся устойчивостью к пероноспорозу, показало количественные и качественные различия эпикутлярного и субкутикулярного воска [12–13]. Для устойчивых и слабо поражаемых растений характерно высокое содержание субкутикулярного воска, липидных веществ и фракции кислот, обладающих фунгитоксическим действием. Фунгитоксический эффект кутикулярных восков, их химических компонентов проявлялся в частичном или полном подавлении прорастания и изменении морфологических особенностей прорастающих конидий и их ростковых трубок. Было высказано предположение о том, что фунгитоксический эффект восков кутикулы может иметь значение физиологического фильтра в отборе вирулентных форм патогена и их дальнейшей специализации.

Родительские виды исследуемых гибридов резко отличаются по составу эпикуткулярного воска, его фракций, а также по содержанию липидных соединений покровной и субэпидермальной тканей (табл. 3).

Мы не располагаем данными о содержании общего воска и субкутикулярных липидов в покровной ткани межвидовых гибридов, за исключением данных гистохимического анализа, подтверждающих высокое содержание кутикулярных и субкутикулярных липидов в ткани устойчивых гибридов. По-видимому, структура устьиц, в частности эпидермальных ямок, у устойчивых гибридов способствует заполнению их полости воском и липидами, что препятствует проникновению патогена. Возможно, что растения гибридов, в анатомической структуре покровной ткани которых доминируют признаки материнского растения *A. cepa* [10, 11], унаследовали высокую фунгитоксичность кутикулярного воска, в частности фракции кислот, отмеченную для этого вида и вызывающую резкие изменения морфологии прорастающих спор [12, 13].

Проведенные исследования позволяют объяснить особенности прорастания конидий пероноспоры на поверхности гибридных растений лука и отличия их прорастания на родительских видах.

Выводы

Проведено изучение начальных этапов развития конидиального инокулюма гриба *Peronospora destructor* на поверхности листьев межвидовых гибридов лука (*A. cepa* × *A. nutans*).

Различий в интенсивности прорастания конидий гриба и длине образовавшихся ростковых трубок на листьях устойчивых (Н5-1, Н6-5) и восприимчивых (Н6-16 и Н6-18) гибридов не установлено.

Дифференциация инфекционных структур (аппрессориев) и проникновение патогена в субэпидермальные ткани отражают степень полевой устойчивости растений гибридов.

Особенности развития патогена на поверхности гибридных растений находятся в соответствии с характеристикой их полевой устойчивости и подтверждают защитную роль покровной ткани в устойчивости к пероноспорозу.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Сухоруков К.Т. Физиология иммунитета растений. М.: Изд-во АН СССР, 1952. 147 с.
2. Андреев Л.Н., Плотникова Ю.М. Ржавивна пшеницы: Цитология и физиология. М.: Наука, 1989. 300 с.
3. Мишина Н.Г., Сережкина Г.В., Роиаль И.Д., Андреев Л.Н. Особенности развития *Erysiphe graminis* DC f. sp. *Hordei Marchal* на листьях различных по устойчивости генотипах ячменя // Микология и фитопатология. 1988. Т. 22, № 4. С. 292–395.
4. Serezhkina G.V., Andreev L.N., Mishina G.N., Paulech C. Cytological peculiarities of the powdery mildew under compatible and incompatible combinations of the parasite and the host plant // *Pathologicka fyziologia rastlin: (Zb. ref.) / UEBE*. Bratislava: SAV, 1988.
5. Андреев Л.Н., Сережкина Г.В., Бартош П., Кучера Л. Сравнительная цитология развития ржавчинных грибов пшеницы в эктофитной стадии // Микология и фитопатология. 1987. Т. 21, № 3. С. 236–268.
6. Плотникова Ю.М., Зайцева Л.Г. Развитие возбудителей стеблевой и желтой ржавчины на поверхности листьев различных по устойчивости сортов пшеницы // Физиология иммунитета культурных растений. М.: Наука, 1976. С. 64–72.
7. Карпук В.В., Плотникова Ю.М., Андреев Л.Н. Цитологическое исследование эктофитной стадии развития *Ruscinina graminis* f. sp. *secalis* и *P. graminis* f. sp. *tritici* // Облигатный паразитизм: Цитологические аспекты. М.: Наука, 1991. С. 83–93.
8. Юрьева Н.А., Титова И.В. Результаты скрещивания репчатого лука с луком слизуном и душистым луком // Селекция овощных культур: Науч. тр. ВНИИССОК. 1984. Вып. 19. С. 67–70.
9. Ерилов И.И., Юрьева Н.А. Случай экспериментального получения многоярусного лука в результате межвидовой гибридизации // Селекция овощных культур: Науч. тр. ВНИИССОК. 1985. Вып. 2. С. 117–120.
10. Павленко Е.П. Гистометрический анализ элементов покровной ткани листа межвидовых гибридов лука в связи с устойчивостью к пероноспорозу // Бюл. Гл. ботан. сада. 1993. Вып. 167. С. 88–95.
11. Павленко Е.П. Особенности покровной ткани листа межвидовых гибридов лука в связи с устойчивостью к пероноспорозу. 3 // Там же. 1993. Вып. 168. С. 65–71.
12. Талиева М.Н. Роль кутикулярного воска в устойчивости луков к пероноспорозу // Физиология иммунитета культурных растений. М.: Наука, 1976. С. 36–50.
13. Талиева М.Н., Фурст Г.Г. Пероноспороз лука. М.: Наука, 1989. 142 с.

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

Summary

Talueva M.N., Pavlenko E.P. Development of peronosporosis pathogene at leaf surface of onion interspecific hybrids

The initial stages of development of *Peronospora destructor* (Berk.) Casp. at leaf surface of interspecific hybrids *Allium cepa* L. × *A. nutans* L. and their parents were studied. The features of conidial inoculum sprouting, the differentiation of infections patterns of pathogene were investigated and morphometric study of conidial germ tubes was carried out. The features of pathogene development at leaf surface of onion hybrids were ascertained to be in accordance with field resistance of hybrids. They confirm protective role of epidermal tissue for *Peronosporoz* resistance.

ВЕРТИЦИЛЛЕЗНЫЙ ВИЛТ ОБЛЕПИХИ В РОСТОВСКОЙ ОБЛАСТИ¹

Г.Н. Мишина, Г.В. Серезкина, В.Т. Кондрашов,
Т.В. Аветисян

Введение в промышленную культуру в европейской части России облепихи, в основном алтайских сортов, при изменении почвенно-климатических условий произрастания способствовало формированию нового видового состава патогенной микрофлоры или повышению агрессивности патогенов, свойственных естественным экосистемам. Формирование антагонистической микрофлоры в новом местообитании растений происходило медленнее, вследствие чего, по-видимому, в настоящее время во многих плодопитомниках наблюдается массовое распространение инфекционного увядания растений – вилта.

До недавнего времени считалось, что облепиха слабо подвержена грибным заболеваниям и основной ущерб урожаю наносят вредители. Фитопатологическое обследование естественных зарослей облепихи в Сибири выявило высокую зараженность их патогенной микрофлорой (до 30 видов грибов), среди которых отмечены *Fusarium solani* (Mart.) App. et Wg., вызывающий инфекционное полегание сеянцев облепихи и микоз сосудов шиповника, *F. sporotrichiella* Bilai, вызывающий увядание плодов облепихи, в сосудах стеблей обнаруживаются скопления гиф патогена. На коре и под корой засохших кустов облепихи выявлен сапрофит – *Verticillium candelabrum* Bon. [1].

В промышленном облепиховодстве одной из главных проблем оказалась сильная поражаемость лучших существующих сортов вилтом на почвах тяжелого и среднего механического состава, а также при механических повреждениях корневой системы. Из больных растений в разных районах Нечерноземья были выделены *V. dahliae* Kleb. и различные виды *Fusarium*, в том числе *F. oxysporum* Schlecht. Согласно исследованиям оба патогена могут вызывать скоротечную и молниеносную формы увядания, четко различающиеся между собой [2–10]. Наблюдения и анализ литературных данных показали также, что этиология вилта на облепихе весьма сходна с таковой у косточковых плодовых культур, других древесных и даже травянистых видов растений.

Определение возбудителей инфекционного увядания облепихи в естественных ценозах Сибири и в культуре европейской части России позволило начать селекционную работу по отбору устойчивых сортов с привлечением образцов облепихи из обширной зоны естественных ареалов, включая Прибалтику, Кавказ, Сибирь, Алтай. Специфичность экологических условий этих районов обусловили формирование достаточно обособленных популяций облепихи со свойственным только им генофондом [7, 11]. Для целенаправленной селекции облепихи на вилтоустойчивость в первую очередь необходимо более глубокое изучение этиологии заболевания, учитывая широкую географическую зональность естественного и культурного ареалов облепихи, выявление приоритетности выделенных возбудителей вилта – какой из двух патогенов *Verticillium* или *Fusarium* основной и чем определяется распространение инфекции в промышленных насаждениях.

В связи с этим в задачу настоящего исследования входило выявление наиболее распространенного возбудителя вилта в питомниках облепихи в Ростовской области и

¹ Работа выполнена при финансовой поддержке ГНТП "Приоритетные направления генетики".

изучение особенностей его развития на различных по вилтоустойчивости сортах облепихи.

В течение 1991–1994 гг. исследовали пораженные вилтом растения облепихи в широком ассортименте из опытно-промышленных посадок Ростовской области (ТОО "Семикаракорский плодпитомник", АО "Милютинский", СП "Янтарный"): Новость Алтая (наиболее устойчивый сорт среди алтайской облепихи), Опылитель 6-28 (сеянец сорта Новость Алтая), Подарок Черноземью, Ранний Столовый, Великан, Десерт Масличный, Чуйская, Карамель, Превосходная, Дубовчанка, Стартовая, Золотая Коса, мужская особь формы Декоративная, Сюрприз Балтики (наиболее устойчивый сорт среди прибалтийской облепихи), Карликовая форма Калининградская, женская особь формы 20/36, гибрид 18/68 (Витаминная × прибалтийские формы).

Насаждения были заложены на предкавказском тяжелосуглинистом черноземе. Исследуемые растения до заболевания характеризовались хорошим состоянием и сильным ростом. Анализировали свежесрезанные годичные побеги и двух-четырёхлетние ветви весеннего и зимнего сборов с типичными признаками поражения. В каждом образце анализировали от трех до пяти побегов, которые промывали водой, протирали по всей длине спиртом и обжигали на пламени горелки; стерильным скальпелем снимали с них кору, древесину разрезали на 8–10 отрезков и каждый побег отдельно раскладывали во влажную камеру на стерильные фильтры в чашки Петри.

Возбудителей вилта определяли по характерному строению колоний под микроскопом МБС-1 в течение 30 дней с интервалом 5–10 дней, постоянно смачивая фильтры стерильной водой; одновременно проводился микроскопический контроль обоих патогенов *Verticillium* и *Fusarium* по спороношению и покоящимся структурам под световым микроскопом Amplival. Морфометрические измерения микросклероциев (МС), образовавшихся на фильтрах, проводили с негативов с помощью прибора для анализа изображений MOP-Videoplan ("Reichert-Jung", Германия) на 95%-ном уровне достоверности.

Для электронно-микроскопического исследования отрезки инфицированных стеблей облепихи фиксировали в 4%-ном растворе глутарового альдегида на какодилатном буфере и 2%-ном растворе тетроксид осмия, обезвоживали в серии спиртов и ацетоне, высушивали по критической точке, проводили P/C напыление и просматривали в режиме сканирующей электронной микроскопии с помощью сканирующей приставки Asid-4D TEMSCAN-100 cx (JEOL).

Поскольку вопрос об основном возбудителе заболевания облепихи остается в достаточной мере открытым, было проведено предварительное фитопатологическое обследование пораженных вилтом побегов у 30 образцов облепихи. Из большинства образцов выделялся *Verticillium dahliae* Kleb. с типичными мутовчато-разветвленными или простыми конидиеносцами, на конце которых располагались головки конидий (рис. 1, а, б). На отдельных отрезках побегов у сортов Ранний Столовый, Стартовая, Сюрприз Балтики выявлена на 20–25-й день экспозиции единичные колонии *Fusarium* sp. (колонии белого цвета, макроконидии четырехклетные, слабо изогнутые).

В связи с этим основное внимание было уделено изучению этиологии вертициллезного вилта облепихи. Имеется достаточно обширная литература о поражаемости облепихи *V. dahliae* в 1980–1990-е годы в Советском Союзе и России [2–11]. Однако в обобщающей сводке В.В. Фидиппова, Л.Н. Андреева, Н.В. Базилинской [12] облепиха не указана как питающее растение для этого патогена. Это может быть свидетельством того, что патосистема "облепиха – *V. dahliae*", сложившаяся в естественных ценозах, получила сильное развитие только в последние годы при интродукции облепихи в новые экологические условия в европейской части России при создании промышленных питомников.

Инфекционное увядание растений облепихи в полевых условиях внешне проявлялось к началу плодоношения, как правило, в двух четко различающихся формах. Скоротечное увядание повсеместно наиболее распространено. У внешне здоровых с

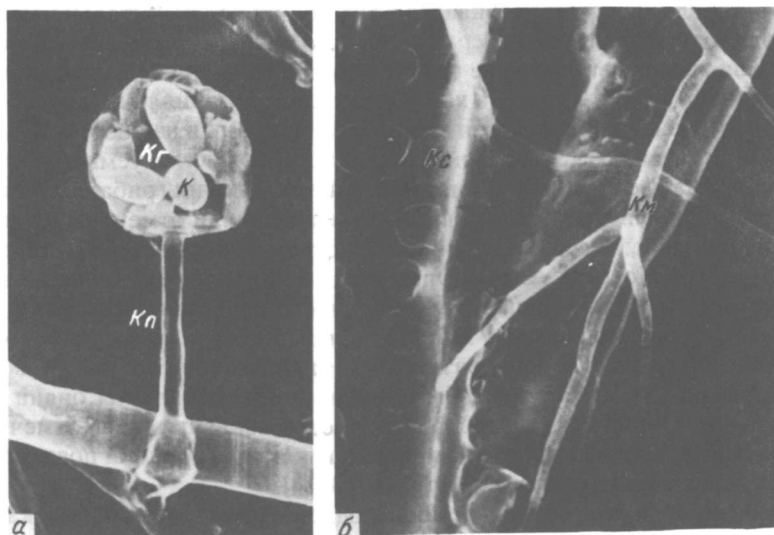


Рис. 1. Развитие возбудителя вертициллезного вилта на пораженной древесине побега облепихи, СЭМ
 а – конидиальная головка ($\times 8000$), б – конидиеносец ($\times 4000$); К – конидия, К₁ – конидиальная головка, К_м – конидиеносец мутовчатый, Кс – ксилема растения, Кп – конидиеносец простой

хорошим приростом растений листья на верхних ветвях желтели в межжилковых пространствах и, приобретая мозаичную окраску, постепенно опадали. У форм облепихи с более продолжительным вегетационным периодом (прибалтийские и кавказские популяции) мозаично пожелтевшие листья сохранялись на ветвях значительно дольше, чем у сибирской экогруппы. При молниеносном увядании у внешне здоровых растений листья по всей кроне или на отдельных скелетных и полускелетных ветвях внезапно теряли тургор и засыхали зелеными, не приобретая мозаичной окраски и не опадая. Нередко эту форму заболевания обнаруживали у однолетних сеянцев и саженцев облепихи. Обе формы заболевания могут протекать у растений облепихи в течение нескольких полевых сезонов, и тогда ежегодно погибают только отдельные ветви.

Исследуемые одно- или двухгодичные побеги облепихи ранневесеннего или зимнего сбора имели различные внешние признаки заболевания: вдавленные темно-красно-коричневые пятна или продольные полосы на коре, темно-красные бугорки, усыхание верхушек побега. При сильном внешнем локальном некрозе коры довольно часто наблюдался аналогичный некроз ксилемы. При микроскопическом анализе в ряде случаев на этих некрозах выявляли мицелий *V. dahliae*, но чаще патогена не обнаруживали. Основным критерием пораженности вилтом считали штриховатый или кольцевой некроз ксилемы побега.

При микроскопировании патоген обнаруживали на отрезках побегов в виде небольших колоний, начиная с 4–10-го дня экспозиции, у некоторых сортов в более поздние сроки. При сильном внешнем некрозе коры побега и соответственно некрозе ксилемы в более поздние сроки развития патоген может маскироваться в значительной степени сопутствующей микрофлорой, вследствие этого наблюдения проводили с интервалом 5 дней. При слабом некрозе древесины развитие патогена можно наблюдать до 30 дней при соблюдении правил асептики и, как было установлено, получить данные, определенным образом характеризующие сложные взаимоотношения патогена и растения-хозяина.

Ростовая реакция *V. dahliae* проявлялась в различной степени в зависимости от времени сбора образцов и сортовых особенностей облепихи. На образцах весеннего

сбора (март–апрель) патоген развивался более обильно, значительно меньше было сопутствующей микрофлоры по сравнению с образцами зимнего сбора (ноябрь–декабрь). Были выявлены сортовые различия в скорости и интенсивности обрастания мицелием гриба отрезков побега, в характере формирования покоящихся структур – микросклероциев как на поверхности тканей растения, так и на инертном субстрате.

По характеру развития *V. dahliae* на отрезках побегов исследуемые сорта облепили были разделены на две группы. Немногочисленные колонии гриба, появляющиеся на 20–25-й день на слабо некротизированной древесине, были отмечены у таких сортов, как Сюрприз Балтики, Десерт Масличный, Подарок Черноземью, Превосходная, Дубовчанка. У сортов Новость Алтая, Опылитель 6-28, Подарок Черноземью воздушный мицелий почти не выявлялся, на поверхности древесины находили отдельные крупные немногочисленные МС. У Дубовчанки, Десерта Масличного единичные колонии гриба образованы хорошо развитым воздушным мицелием. У Новост Алтая, Подарка Черноземью, кроме того, были обнаружены скопления оидий – дрожжеподобных клеток. Оидии как одна из форм существования патогена отмечены нами в культуре *V. dahliae*, поражающего хлопчатник, и, как правило, они появлялись на стадии освоения нового питательного субстрата [13, 14].

Инфицированность отрезков древесины в одной чашке Петри невысокая, один-два отрезка из 8–10, однако через некоторое время наблюдается увеличение их до 4-6 (у сортов Превосходная, Десерт Масличный, Дубовчанка, Ранний Столовый). Можно предположить, что патоген располагается по длине побега локально и медленно развивается на достаточно устойчивых сортах. Возможно, имеет место перезаражение соседних отрезков древесины через увлажненный фильтр, несмотря на наличие сопутствующей микрофлоры. Это явление может происходить и в почвенном горизонте, способствуя повышению его инфекционного фона.

У сортов Чуйская, Великан, Золотая Коса, Карамелька, форм Декоративная и Карликовая Калининградская, 20/36 на 5–10-е сутки экспозиции наблюдали образование большого числа колоний или обильное обрастание мицелием косых срезов древесины и как бы "стекание" мицелия на подлежащий участок фильтра. Через 10–15 дней после раскладки отрезков можно наблюдать на поверхности фильтра более или менее обильное образование МС в зоне распространения мицелия (сорта Чуйская, Великан, Карамелька, Золотая Коса, формы Декоративная, 20/36). Появление МС на поверхности фильтра наблюдали и у другой группы сортов (Десерт Масличный, Новость Алтая, Ранний Столовый). По-видимому, их развитие стимулировалось элюатами из отрезков древесины различных сортов, адсорбированных влажными фильтрами.

Формирование покоящихся структур МС на поверхности отрезков древесины в большей степени, чем развитие воздушного мицелия, связано с субстратной и сортовой специфичностью облепили. На поверхности древесины слабо некротизированных отрезков МС немногочисленные, слабо закреплены на субстрате, представлены в виде многоклетчатных темно-коричневых отдельных образований (Подарок Черноземью) или красно-коричневых, многоклетчатных образований (Новость Алтая, Опылитель 6-28). Кроме того, у этих сортов на поверхности отрезков древесины обнаруживаются МС в виде сплошных черных "корочек", образовавшихся из скоплений оидий. При сильно некротизированной древесине МС в виде округлых или продолговатых образований выявляются среди волокон древесины форм Декоративная и 20/36. У сорта Золотая Коса уже на 5-й день в воздушном мицелии образуются многочисленные, сначала бесцветные, затем быстро темнеющие бусовидные МС. Иногда форма, размер, степень меланизации МС на поверхности древесины побегов были аналогичными МС, образовавшимся на фильтрах, у соответствующих сортов (Новость Алтая, Великан, форма Декоративная).

Развитие патогена на фильтрах выявило определенную специфику взаимоотношений его с растением – хозяином на сортовом уровне (таблица). Наиболее крупные МС

*Параметры микросклероциев Verticillium dahliae Kleb.,
образовавшихся на увлажненных фильтрах под влиянием элюатов
из отрезков древесины различных сортов облепихи*

Сорт, форма	Микросклероци	
	диаметр, мк	площадь, мк ²
Чуйская	$113,0 \pm 8,6^*$ $64,5 \pm 3,8$	$6652,7 \pm 914,6$
20/36	$97,4 \pm 7,2$ $59,3 \pm 3,0$	$5417,4 \pm 527,8$
Великан	$109,7 \pm 9,8$ $57,1 \pm 3,0$	$4198,9 \pm 375,4$
Десерт Масличный	$119,8 \pm 11,0$ $36,7 \pm 2,6$	$3950 \pm 401,8$

* В числителе – максимальный, в знаменателе – минимальный диаметр

выявлены у сортов Чуйская, Великан и формы 20/36 – плотные, многоклетные, гроздьевидные, сильно меланизированные, слабо прикреплены к волокнам фильтра (рис. 2, а–г). У Десерта Масличного МС светло-коричневые, слабо меланизированные, состоят из одного- или двухрядных цепочек, как правило, плотно прикрепленных к волокнам фильтра, имеют сравнительно небольшие по площади размеры. У формы 20/36 на поверхности фильтра образуется обильный спороносящий мицелий (рис. 2, а, б), у сортов Чуйская, как и у формы Декоративная, воздушный мицелий слабо развит (рис. 2, в), у сортов Десерт Масличный, Ранний Столовый мицелий обильный, но слабо спороносящий (рис. 2, г). Следует отметить, что сорта Великан, Чуйская относятся к наиболее поражаемым сортам; форма 20/36, Десерт Масличный – среднеустойчивые.

Анализируя полученные данные, следует отметить, что среди сортов, на которых патоген развивался медленно, образовался слабо спороносящий мицелий или оидии, выделялись Новость Алтая, Опылитель 6-28, Подарок Черноземью (алтайская облепиха), Сюрприз Балтики (прибалтийская облепиха), которые согласно полевым испытаниям относятся к наиболее вилтоустойчивым [15]. Среди сортов, на которых патоген развивался обильно и в короткие сроки заселял инфицированные отрезки побегов, выделялись сорта Чуйская, Великан, Карамелька (алтайская облепиха), гибрид 18/68 (прибалтийская облепиха) как наименее устойчивые. Другие исследованные сорта занимают промежуточное положение. Таким образом, выявленная в процессе исследования корреляция роста и развития патогена с вилтоустойчивостью растения-хозяина более четко проявляется у крайних по полевой устойчивости сортов облепихи как среди алтайских, так и среди прибалтийских сортов.

Аналогичные данные были получены при изучении вертициллезного вилта хлопчатника [16]. Была установлена определенная связь устойчивости сортов хлопчатника с характером роста и развития *V. dahliae* на отчлененных инокулированных побегах. Показано, что на устойчивых сортах хлопчатника по сравнению с толерантными и восприимчивыми патоген реже выделяется, рост мицелия на срезах побегов слабый, МС – рыхлые. На восприимчивых сортах рост мицелия сопровождался, как правило, обильным образованием МС.

Изучение взаимоотношений растения и патогена при вертициллезе крайне затруднено. Между тем о специфике этих взаимоотношений можно судить по характеру

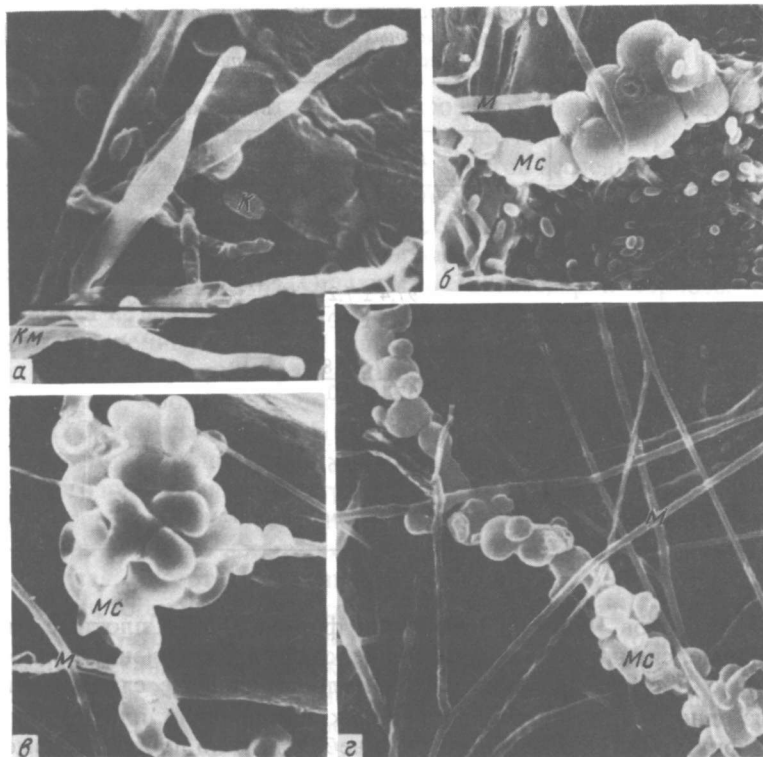


Рис. 2. Образование микросклеротиев возбудителя вертициллезного вилта на бумажном стерильном фильтре в присутствии элюатов древесины побега облепихи, СЭМ

а, б – форма 20/36 (а – $\times 4000$, б – $\times 2500$); в – сорт Чуйская ($\times 2600$); г – сорт Десерт Масличный ($\times 2000$); М – гифа мицелия, Мс – микросклеротий, остальные обозначения см. рис. 1

развития патогена на побегах различных по поражаемости сортов облепихи, по широкому спектру его полиморфизма, проявляющемуся при контакте с различными сортами облепихи.

Фитопатогенные виды *Verticillium* по терминологии Федерации британских фитопатологов отнесены к группе экологически облигатных паразитов, которые могут расти в почве, но не размножаются там из-за высокой конкуренции со стороны микроорганизмов-антагонистов [17]. При проникновении в сосудистую систему живого растения без конкуренции побочной микрофлоры, патогену наиболее доступны продукты растения-хозяина – пасока [18]. При развитии на отчлененных побегах растения *V. dahliae* использует частично продукты разложения близлежащих тканей и, как показано выше, испытывает на себе воздействие сортовой специфики облепихи.

Таким образом, проведенные исследования позволили выявить широкий морфофизиологический полиморфизм *V. dahliae* при развитии его на различных сортах облепихи. Формообразовательные процессы у возбудителя под влиянием патосистемы выявлялись в особенностях структуры МС и обусловлены сортовой специфичностью облепихи. Морфофизиологические показатели МС (степень меланизации, многоклетность, размеры), характер развития воздушного мицелия зависят от совместимости патогена и растения-хозяина, доступности пластических веществ последнего, что обеспечивает выживаемость МС патогена в почве и определяет в ней уровень инфекционной нагрузки.

1. Жуков А.М. Патогенные грибы облепиховых ценозов Сибири. Новосибирск: Наука, 1979. 240 с.
2. Облепиха / М.: Лесн. пром-сть, 1985. 183 с.
3. Петрова О.П. Возбудитель микозного увядания облепихи // Бюл. Гл. ботан. сада. 1982. Вып. 124. С. 96–97.
4. Дроздовский Э.М., Еременко И.А. К изучению причин усыхания облепихи в культуре // Докл. ВАСХНИЛ, 1983. № 7. С. 22–23.
5. Хрусталева В.А., Потемкина Г.А., Кучерявая О.А. Вредители и болезни облепихи // Защита растений. 1984. № 8. С. 52–54.
6. Лынов С.И., Мирошников В.Г., Большакова В.В. Возможности применения метода замедленной флуоресценции для диагностики функционального состояния облепихи в связи с ее усыханием // Физиология, экология, агротехника садовых культур. Новосибирск: ВАСХНИЛ, 1985. С. 45–48.
7. Кондрашов В.Т. Об усыхании облепихи // Лесн. хоз-во. 1981. № 7. С. 50–53.
8. Еременко И.А. Об усыхании облепихи // Состояние и перспективы развития культуры облепихи в Нечерноземной зоне РСФСР: (Материалы совещ., 19 февр., 1982, Москва). М.: Наука, 1986. С. 81–84.
9. Радайтене Д.И., Струкчинкас М.Т. Важнейшие возбудители корневых гнилей облепихи в Литве // Микробиологические процессы в почвах и урожайность сельскохозяйственных культур. Вильнюс: Ин-т ботаники АН ЛитССР, 1986. С. 302–303.
10. Ищенко Л.А., Ковалев С.Н., Чеснокова И.Н., Скулов Н.И. Наследование устойчивости облепихи к болезням усыхания в условиях естественного и искусственного заражения // Состояние и перспективы развития редких садовых культур в СССР // Сборник научных трудов ВНИИ садоводства им. И.В. Мичурина. Мичуринск: ВАСХНИЛ, 1989. С. 62–69.
11. Фефелов В.А., Фефелова Н.Н., Горденко В.И. Микозное усыхание облепихи в условиях Нижегородской области // Всерос. съезд по защите растений: Защита растений в условиях реформирования агропромышленного комплекса: экономика, эффективность, экологичность: Тез. докл. (Санкт-Петербург, дек. 1995 г.). СПб., 1995. С. 263–264.
12. Филиппов В.В., Андреев Л.Н., Базилинская Н.В. Распространение фитопатогенных грибов рода *Verticillium*. М.: Наука, 1978. 302 с.
13. Мишина Г.Н. Биологическая роль оидий в цикле развития гриба *Verticillium dahliae* Kleb. // Вопросы интродукции и акклиматизации растений. М.: Наука, 1971. С. 71–72.
14. Мишина Г.Н. Морфофизиологические особенности онтогенетических форм гриба *Verticillium dahliae* Kleb. // Физиология иммунитета культурных растений. М.: Наука, 1976. С. 24–30.
15. Кондрашов В.Т. Новые вилтоустойчивые сорта облепихи: (Рекомендации). Ростов н/Д. 1992. 19 с.
16. Garas N.A., Wilhem S., Sagen J.E. Relationship of cultivar resistance to distribution of *Verticillium dahliae* in inoculated cotton plants and to growth of single conidia on excised stem segments // *Phytopathology*. 1986. Vol. 76, N 10. P. 1005–1010.
17. A guide to the use of terms in plant pathology // *Fed. Brit. Plant. Pathol. Phytopathol. Pap.* 1973. N 17.
18. Рязанцева Г.Н. Влияние пасоки растений хлопчатника на прорастание спор гриба *Verticillium dahliae* Kleb. // Материалы к конф. молодых специалистов ботан. садов СССР. М.; Донецк: Совет ботан. садов СССР, 1967. С. 23–24.

Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, Москва
 Донской зональный научно-исследовательский институт
 сельского хозяйства, Ростов-на-Дону

SUMMARY

Mishina G.N., Serezhkina G.V., Kondrashov V.T., Avetisyan T.V. Verticilliosal wilt of sea-buckthorn in Rostov province

The study consisted in revealing the most widely spread wilt pathogene of sea-buckthorn in the nurseries of Rostov province and in investigating the peculiarities of its development in different cultivars. A strong morphophysiological polymorphism of *Verticillium dahliae* was revealed at many sea-buckthorn cultivars. The formbuilding processes of sea-buckthorn pathogene were conditioned by cultivar specificity.

ПРИМЕНЕНИЕ АНАЛОГА УРАЦИЛА (ДАДГТ) В ОЗДОРОВЛЕНИИ ГЕОРГИНЫ ОТ ВИРУСНЫХ БОЛЕЗНЕЙ

*В.И. Шатило, В.А. Шмыгля, Е.Л. Видехина,
Н.Л. Дьякова*

Георгина (*Dahlia variabilis*) поражается рядом вирусов, включающим широкоспециализированные и вредоносные патогены [1, 2]. К ним относятся Х вирус картофеля (ХВК) и вирус огуречной мозаики (ВОМ). Вирусные заболевания вызывают снижение декоративных качеств, ухудшение физиологического состояния растений. Накапливающаяся вирусная инфекция приводит к вырождению, часто невосполнимой потере сортов и обеднению генофонда. В настоящее время уделяется много внимания разработке менее дорогостоящих и трудоемких, чем культура меристемы, приемов оздоровления от вирусной инфекции. Одним из перспективных направлений является химиотерапия.

К химиотерапевтикам – веществам, способным ингибировать размножение вирусов, относятся антибиотики, фитогормоны, фунгициды и гербициды, а также антиметаболиты нуклеиновых кислот (НК): аналоги пуриновых и пиримидиновых оснований. Наиболее широкоизвестным и применяемым в практике препаратом пиримидинового ряда является синтезированный на основе урацила-5 азадигидроурацил (2,4 диоксогексагидро-1,3,5-триазин) или ДГТ. Его антивирусный эффект был обнаружен в 1979 г. для ХВК в системно зараженных растениях табака [3]. Впоследствии установлено, что ДГТ подавляет Y- и A-вирусы картофеля в растениях-индикаторах [4]. По наблюдениям Г. Шустер [5], препарат не полностью подавляет развитие симптомов вирусного заболевания, но снижает степень поражения растений, что приводит к повышению урожая в сравнении с зараженными растениями у бобов, зараженных карликовостью, на 8%, у томатов – на 12,5%, картофеля – на 12,6%.

В наших экспериментах использовали производное ДГТ – диацетил ДГТ (ДАДГТ). Опыты проводили на сортах георгины Первая весна, Пионер, Лыдинка и др. из коллекции ГБС РАН. При помощи иммуноферментного анализа (ИФА) были отобраны растения, зараженные ВОМ и ВОМ + ХВК. ДАДГТ использовали в виде 0,04%-ного раствора, к которому добавляли 0,15%-ный раствор натриевой соли ЭДТА для увеличения проницаемости мембран. Проводили опрыскивание ростков на клубне за три дня до их срезки. Срезанные верхушки (размером 5–7 см) укореняли. Через месяц, когда на них появлялась новая пара листьев, их тестировали ИФА на наличие возбудителей. Изучали ингибирование ДАДГТ ВОМ в моноинфекции и смешанной инфекции с ХВК.

Оказалось, что при смешанной инфекции ДАДГТ практически одинаково подавляет ВОМ и ХВК, причем достаточно эффективно (см. таблицу). Процент оздоровленных растений после обработки ДАДГТ составил 64% от ХВК и 73% от ВОМ.

Процент оздоровленных от моноинфекции вирусом огуречной мозаики растений составил 27%, что значительно ниже, чем при смешанной инфекции с ХВК.

Более высокая эффективность оздоровления от ВОМ в смешанной инфекции может объясняться антагонизмом возбудителей и, в силу этого, подавлением X-вирусом картофеля ВОМ. В результате этого мы наблюдали суммарный эффект от воздействия ХВК и ДАДГТ на ВОМ, который выражался в увеличении количества оздоровленных растений.

*Действие ДАДГТ на репродукцию ВОМ и ХВК в верхушках георгины
(по результатам ИФА – оптическое поглощение в долях
по отношению к минимальной положительной реакции)**

Повторность	ХВК + ВОМ		Повторность	ВОМ	
	исходное значение	после отделения верхушки		исходное значение	после отделения верхушки
Blejhled					
1	<u>1,03**</u> 1,06	<u>0,78</u> 0,44	1	4,67	0,97
2	<u>1,03</u> 1,06	<u>0,83</u> 0,67	2	4,04	0,72
Dahlia-70					
1	<u>1,18</u> 1,30	<u>1,39</u> 0,92	1	2,60	11,69
2	<u>1,18</u> 1,30	<u>0,44</u> 0,84	2	3,28	1,25
3	<u>1,13</u> 1,45	<u>0,06</u> 14,86			
4	<u>1,13</u> 1,45	<u>0,39</u> 0,58	1	1,94	6,83
5	<u>1,13</u> 1,45	<u>0,67</u> 0,50	2	1,94	1,11
Rotball					
Orange Huggest					
Льдишка					
1	<u>1,00</u> 2,47	<u>2,28</u> 1,97	1	1,61	1,39
2	<u>1,00</u> 1,32	<u>5,06</u> 2,22	2	1,61	1,94
Bedtion					
1	<u>1,38</u> 1,70	<u>2,28</u> 0,50	1	1,30	3,06
Bedding					
1	<u>1,28</u> 1,17	<u>0,79</u> 0,83	1	1,15	1,42
Gold Garbe					

* Значения больше 1 – положительная реакция на вирус, меньше 1 – отрицательная.

** В числителе – концентрация ХВК; в знаменателе – ВОМ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Martin C. Dahlias et les virus // Jardins Fr. 1975. N 8/9. P. 7–9.
2. Шатило В.И. Вирусные болезни георгины и оздоровление от них методом культуры ткани: Дис. ... канд. биол. наук. М., 1991. 187 с.
3. Schuster G., Horinklee W., Winter H. et. al. Antiphytoviral activity of 2,4 dioxohexahydrotriazine // Acta virol. 1979. Vol. 23. P. 412–420.
4. Schuster G., Wetzler Ch. Zur Kennzeichnung der antiphytoviralen Wirkungen von 2,4-Dioxohydrotriazine und 2,4-Dichlorophenozyessigsäure // Arch. Phytopathol. Pflanz. 1981. Bd. 17, N 6. S. 367–372.

5. Schuster G. Outline of the current status of the development of fully synthetic antiphytoviral substances and their prospective practical applications // *Zesz. probl. posterou nauk pol.* 1983. Z. 291. S. 275–289.

Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, Москва
Московская сельскохозяйственная академия им. К.А. Тимирязева

SUMMARY

***Shatilo V.I., Shmyglya V.A., Videchina E.L., Dyakova N.L.* The use of chemotherapy of viruses in Dahlia**

The antiphytoviral effect of pyrimidine compound – diacetyl – 2,4 dioxohexahydro – 1,3,5 triazine (DADHT) on potato virus X and cucumber mosaic virus (CMV) in Dahlia plants was investigated. DADHT was shown to inhibit effectively viruses in mixed infection. Effect of DADHT on CMV in mono-infection was expressed.

СЕЛЕКЦИЯ КОРМОВЫХ ПШЕНИЧНО-ПЫРЕЙНЫХ ГИБРИДОВ НА ОКТОПЛОИДНОМ УРОВНЕ

В.И. Белов

Идея создания новой многоукосной кормовой культуры с геномной структурой пшеницы и дикорастущего пырея принадлежит академику Н.В. Цицину. Первые формы такой пшеницы (34085 и 23086), способные к отрастанию и многолетности, получены в 1935 г. от скрещивания сорта яровой пшеницы Лютесценс 62 с пыреем сизым. Стерильные гибриды первого поколения были опылены пыльцой озимой пшеницы сорта Кооператорка [1].

Гибриды 34085 и 23086 имели зерно пшеничного типа со средней массой 1000 семян 25–32 г. Они обладали высокой устойчивостью против различных рас ржавчины, не поражались пыльной и мокрой головней. Для этих форм были характерны свойства пшениц – двуручек. Первые формы гибридов не обладали всей суммой признаков и свойств, необходимых культурному растению. Выявленные недостатки требовали дальнейшей селекционной работы по выведению более совершенных сортов, пригодных для возделывания в производственных условиях.

Среди большого разнообразия многолетних гибридов, полученных от гибридизации озимой пшеницы "Лютесценс 329" и пырея сизого с последующим опылением пыльцой ржано-пшеничного гибрида 46/131, в 1940 г. была выделена новая многолетняя пшеница М2 [2]. Новая форма характеризовалась длинными (18–23 см) полуостистыми колосьями с числом колосков до 25–30. От мягкой пшеницы она отличалась способностью интенсивно отрастать после уборки на зерно, а от пырея – побегами ярового типа, за два-три укоса удавалось получать до 300 ц/га зеленой массы.

Биологической особенностью М2, М34085 является открытое цветение и склонность к перекрестному опылению. Существенным недостатком М2 была слабая озерненность колосьев. Цветение у нее проходило по типу форм с мужской стерильностью, степень которой зависела от температуры и влажности воздуха в этот период [3].

Новым этапом на пути создания многоукосной пшеницы стали межгибридные скрещивания, которые широко были осуществлены в послевоенное время в Главном ботаническом саду АН СССР. В этих сложных скрещиваниях были использованы элитные растения второго года вегетации М2 и другие многолетние пшенично-пырейные гибриды. Наиболее хорошие показатели по хозяйственно ценным признакам и особенно по интенсивности летне-осеннего отрастания были у линии 1338. Она выделена из гибридной комбинации, в которой участвовал многолетний куст ППГ F₆ [F₂ (озимая пшеница "Безенчукский гибрид Мультирум 25" × пырей сизый)] × самоопыление. После четырехкратного самоопыления двухлетнее элитное растение было опылено пыльцой М2 второго года жизни. В 1972 г. сорт зернокармальной пшеницы 1338 был принят на государственное сортоиспытание под названием "Отрас-

тающая 38" [4, 5], а в 1978 г. районирован в качестве многоукосной кормовой культуры для полевого кормопроизводства на зеленую массу и сено. Этот сорт характеризуется промежуточным типом колоса, при большом сходстве с пшеницей отчетливо проявляются и пырейные признаки. При уборке на зеленый корм или сено можно за три укоса получить с 1 га до 300–400 ц зеленой массы или до 90–100 ц сена. После этого богатая белками отава может быть использована до выпадения снега на подножный корм скоту. Сено содержит 13–14% сырого протеина. По общему сбору сырого протеина с единицы площади Отрастающая 38 превосходит рожь. Урожай зерна 10–17 ц/га. Отрастающая 38 является довольно строгим самоопылителем. Создание самоопыляющихся сортов на основе промежуточных ППГ является важнейшей селекционной задачей.

По своим биологическим особенностям первый районированный сорт все же не вполне удовлетворял требованиям сельскохозяйственного производства, особенно в получении высококондиционных семян. На данном этапе селекции почти все зерно-кормовые пшеницы имеют более продолжительный вегетационный период, чем однолетние озимые пшеницы, и уступают им по урожаю зерна.

Наиболее перспективными для производства по комплексу хозяйственно ценных признаков являются сорта озимого типа развития и кормового назначения Зерно-кормовая 169 и Останкинская. Оба сорта находятся в Государственном сортоиспытании: с 1989 г. – Зерно-кормовая 169, с 1991 г. – сорт Останкинская [6, 7].

Основой сорта Останкинская послужила элита, выделенная от скрещивания многолетней пшеницы М2 второго года жизни с пшенично-пырейным гибридом F₂ [(F₁ Безенчукский гибрид 25 × пырей сизый) × свободное опыление] × 4 самоопыление × М2 × перекрестное самоопыление. Сорт Зерно-кормовая 169 был получен в результате гибридизации в 1961 г. из двух элит 1950 г. скрещивания, включающих сорта озимой пшеницы Лютесценс 329, Мильтурум 107, М2 и двух видов пырея сизого и удлиненного.

По морфологическим признакам существенных различий между двумя сортами не наблюдается. Растения этих сортов светло-зеленые, без воскового налета; высотой от 80 до 170 см. Облиственность высокая (60–70%) и равномерная по всему растению. Колос белый, без остей, длиной 10–15 см, зерно красное. По указанным морфологическим признакам колоса как бы соответствуют разновидности мягкой пшеницы – Лютесценс. По сравнению с большинством сортов мягкой пшеницы колосья отрастающей пшеницы несколько менее плотный, особенно в нижней его части. Среднее число зерновок в колосе – 40–70, на один колосок приходится 2,8–3,7 семян. Зерновка пшеничного типа удлинненно-овальной или удлинненно-яйцевидной формы с широкой, но не глубокой бороздкой. Зерна довольно плотно заключены в цветочных пленках, что иногда вызывает трудность обмолота. "Останкинская" отличается более крупным зерном и легким обмолотом, чем "Зерно-кормовая 169". Масса 1000 семян – 25–30 г. По сравнению с озимой пшеницей "Заря", "Мионовская 808" сорта промежуточных ППГ имеют превышение по содержанию белка в зерне (17–19) и клейковины в муке 36–45%.

Сорта зерно-кормовой пшеницы по темпам роста и развития отстают от озимой пшеницы. Колошение начинается с опозданием на 10–15 дней. В связи с этим гибриды несколько позже вступают в укосную спелость и пока не могут конкурировать с однолетней рожью и пшеницей в качестве источника раннего зеленого корма. Вегетационный период от начала весеннего отрастания до начала колошения 60–70 дней, до полной спелости зерна – 100–120 дней.

Как биологически озимые сорта при весеннем посеве не выколашиваются и на первом году жизни сильно кустятся.

Такие растения плохо поддаются механизированной уборке, но могут успешно использоваться для выпаса, так как имеют исключительно высокое содержание сырого протеина, достигающего 19–20%.

Многолетнее изучение биологии цветения этих сортов свидетельствует о значительном сходстве с мягкой пшеницей. Завязываемость семян от принудительного самоопыления высокая – 80–100%. По характеру цветения и реакции на самоопыление зернокармную пшеницу можно отнести к факультативным самоопылителям [8].

У сорта установлена высокая морозостойкость как в лабораторных, так и в полевых условиях. Они отнесены к группе самых зимостойких сортов озимой пшеницы.

По сравнению со стандартными сортами мягкой пшеницы характеризуются высокой комплексной устойчивостью к поражению ржавчиной, головней, мучнистой росой, сипториозом и другими болезнями даже на инфицированном фоне при искусственном заражении.

По урожаю зеленой массы пшенично-пырейные гибриды отрастающего типа, находящиеся в госсортоиспытании, значительно превосходят все ранее созданные сорта. В среднем за 10 лет (1984–1993 гг.) сорт Зернокармная 169 дал 523,8 ц/га зеленой массы или 129,9 ц/га сена, сорт Останкинская соответственно 532,4 и 141,1 ц/га. В конкурсном сортоиспытании в качестве стандарта использовали рожь сортов Кармная 61, Утро с 1985 г., а с 1990 г. тетраплоидную рожь ГАК. За период 1984–1993 гг. урожай зеленой массы у ржи составил 607,8 ц/га, сена 114,8 ц/га. По урожаю сена лидируют сорта отрастающей пшеницы, но уступают по сбору зеленой массы кармной ржи.

Сено отрастающей пшеницы, особенно при скашивании в начале колошения растений, характеризуется высоким содержанием сырого протеина до 11–14%, перевариваемостью сухого вещества 45–65%, на 5–7% имеет повышенное содержание безазотистых экстрактивных веществ по сравнению с контролем. Содержание водорастворимых углеводов – 12–20%, клетчатки – 32–36%.

Кроме того, при уборке на зерно у зернокармной пшеницы остается ценная в кормовом отношении полужелтая солома, включающая значительные проценты молодых побегов.

Селекционная работа по созданию более совершенных сортов кормового направления успешно продолжается. При изучении степени и характера послеуборочного отрастания гибридов младших поколений в 1982 г. было выделено элитное растение под селекционным номером 3202 с высокой озерненностью и легким обмолотом колосьев. Дальнейшее изучение в конкурсном сортоиспытании показало, что новый сорт обладает многими хозяйственно ценными и биологическими признаками и свойствами.

Современные сорта отрастающих пшенично-пырейных гибридов значительно превосходят по урожаю зеленой массы и сена озимую мягкую пшеницу "Заря", "Мионовская 808", которые были использованы в качестве стандартного сорта (см. таблицу). Новый сорт 3202 по выходу зеленой массы и сена не уступает лучшим сортам селекции ГС Зернокармная 169 и Останкинская, но существенно превосходит все ранее созданные сорта по урожаю семян (свыше 30 ц/га) и отличается стабильностью в различные по погодным условиям годы, что является крупным достижением в селекции этой новой сельскохозяйственной культуры. Зерно пшеничного типа (масса 1000 семян за 1990–1993 гг. – 30,6 г), высокобелковое (16–19%) с хорошими мукомольно-хлебопекарными качествами.

В сравнении с озимой рожью и пшеницей сорт отличается высокой надежностью перезимовки и комплексной устойчивостью к основным заболеваниям. Агротехнические приемы возделывания обычные, как и для озимых зернокармных культур. Но, учитывая биологические особенности сорта, рекомендуется посев проводить на 3–5 дней раньше по сравнению с оптимальным сроком, установленным для озимой пшеницы. При возделывании на семена по интенсивной технологии для предупреждения полегания рекомендуется применять ретардант ССС-Тур.

Многоукосная зернокармная пшеница 3202 передана в Государственную комиссию Российской Федерации по испытанию и охране селекционных достижений под названием "Истра-1". Дата приоритета заявки 14.11.94 г. № 9501266 для государст-

*Хозяйственно-биологическая характеристика
новых сортов кормовых промежуточных пшенично-пырейных гибридов*

Показатель	Озимая пшеница Заря					М 3202 (Истра-1)				
	1990 г.	1991 г.	1992 г.	1993 г.	среднее	1990 г.	1991 г.	1992 г.	1993 г.	среднее
Урожай зеленой массы, ц/га										
Первый укос	290,6	328	248,5	103,8	242,7	468,1	407	376,3	280	383
Второй укос	50,0	34,8	36,3	75,9	49,2	145,8	84,3	82,8	240,7	138,4
Сумма за год	340,6	362,8	284,8	179,7	292,0	613,9	492	459,1	521,6	521,6
Сено, ц/га										
Первый укос	73,8	83,7	65,0	27,9	62,6	120,9	96,5	96,5	68,9	95,7
Второй укос	13,6	11,1	10,2	18,8	13,4	40,9	24,8	26,4	53,7	36,4
Сумма за год	87,4	94,8	75,2	46,7	76,0	161,8	121,3	122,9	122,6	132,1
Содержание протеина в сене, %										
Первый укос	14,44	9,50	8,06	15,13	15,17	10,38	8,56	9,13	14,25	10,58
Второй укос	14,50	12,38	13,06	—	13,31	12,69	12,44	9,56	12,13	11,70
Урожай семян, ц/га	24,8	31,8	69,5	28,4	38,6	26,0	28,6	49,2	30,7	33,6
Масса 1000 семян, г	50,8	35,6	52,8	36,3	43,9	32,0	27,3	30,8	32,3	30,6
Содержание белка в зерне, %	15,73	15,90	13,40	16,53	15,39	18,64	16,41	16,53	16,19	16,94

Показатель	Зернокормовая 169					Останкинская				
	1990 г.	1991 г.	1992 г.	1993 г.	среднее	1990 г.	1991 г.	1992 г.	1993 г.	среднее
Урожай зеленой массы, ц/га										
Первый укос	410,8	403,3	325,3	282	355,3	405,6	437,0	299,0	273,3	353,7
Второй укос	127,0	96,4	57,3	313	148,4	209,1	135,4	79,0	285	177,1
Сумма за год	537,8	499,7	382,6	595	503,8	614,7	572,4	378	558	530,8
Сено, ц/га										
Первый укос	112,6	95,4	94,1	70,3	93,1	120,3	115,5	97,2	73,6	101,6
Второй укос	37,6	29,3	19,2	69,9	39,0	59,4	47,3	24,7	71,3	50,7
Сумма за год	150,2	124,7	113,3	140,2	132,1	179,7	162,8	121,9	144,9	152,3
Содержание протеина в сене, %										
Первый укос	11,25	8,75	8,31	—	9,44	12,37	8,13	8,38	13,69	10,64
Второй укос	11,00	10,88	8,50	—	10,13	15,00	9,63	9,00	11,56	11,30
Урожай семян, ц/га	30,6	25,7	30,3	23,2	27,5	17,1	26,8	25,4	15,4	21,2
Масса 1000 семян, г	24,3	25,4	29,7	27,0	26,6	27,3	27,5	29,2	29,8	28,5
Содержание белка в зерне, %	15,39	15,33	14,59	15,16	15,12	17,61	17,05	15,50	16,25	16,60

венного испытания в Центральном, Центральнoчерноземном, Северо-Кавказском и Уральском регионах России.

Авторы сорта: Белов В.И., Любимова В.Ф., Сыренова С.Ж.

Таким образом, результаты, достигнутые в селекции кормовых пшенично-пырейных гибридов (с использованием межгибридных скрещиваний) на октоплоидном уровне, свидетельствуют об эффективности применения метода отдаленной гибридизации. Созданные селекционерами Главного ботанического сада РАН многоукосные сорта

озимой отрастающей пшеницы зернокармowego типа являются новой сельскохозяйственной культурой.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Цицин Н.В. Проблема озимых и многолетних пшениц. М.: Сельхозгиз, 1935. 100 с.
2. Цицин Н.В. Отдаленная гибридизация растений. М.: Сельхозгиз, 1954. С. 241–288.
3. Любимова В.Ф. Мужская стерильность и формирование многопестичных цветков у многолетней пшеницы М2 // Бюл. Гл. ботан. сада. 1968. Вып. 70. С. 26–33.
4. Цицин Н.В., Любимова В.Ф. Сорт зернокармовой пшеницы Отрастающая 38. М.: ГБС АН СССР, 1972. 6 с.
5. Цицин Н.В., Любимова В.Ф., Романова Э.В. Зернокармовая пшеница как новая кармовая культура // Проблемы отдаленной гибридизации. М.: Наука, 1979. С. 21–33.
6. Любимова В.Ф., Романова Э.В. Итоги и перспективы селекционной работы по зернокармовой пшенице // Теоретические и практические аспекты отдаленной гибридизации. М.: Наука, 1986. С. 25–37.
7. Любимова В.Ф., Белов В.И. Сорта зернокармовой пшеницы Зернокармовая 169 и Зернокармовая 26: (Рекомендации по возделыванию зернокармовой пшеницы). М.: ГБС АН СССР, 1990. 12 с.
8. Цицин Н.В., Любимова В.Ф., Белов В.И. К биологии цветения многолетней пшеницы // Генетика и селекция отдаленных гибридов. М.: Наука, 1976. С. 32–37.

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

SUMMARY

Belov V.I. Selection of fodder wheat-couch grass hybrids at octoploid level

On the basis of intergeneric hybridization the new agricultural fodder crop with high productivity was created. The genome structures of soft wheat and couch grass were united in this crop. A number of many-cuttings sorts of industrial importance were created within fifty-year period of intermediate wheat-couch grass hybrids selection in the Main Botanical Garden. Especially prosperous sort at octoploid level were Zernokormovaya 169, Ostankinskaya, M 3202. They were passed to the State strain testing and were characterized by high hay capacity, good fodder qualities, resistance to diseases and environmental stressors.

III МЕЖДУНАРОДНЫЙ КОНГРЕСС "ДЕРЕВО"

А.П. Хохряков, М.Т. Мазуренко

С 11 по 15 сентября 1995 г. в г. Монпелье на юге Франции состоялся Международный конгресс, посвященный дереву (деревьям), их строению, функции и роли в экосистемах. Конгрессы такого рода проводятся один раз в 5 лет и постоянно в одном месте – г. Монпелье. Это связано с тем, что в ботаническом саду г. Монпелье и университете работает один из создателей концепции архитектурных моделей деревьев Френсис Алле (F. Halle).

Надо сказать, что французские коллеги проявили максимум желания и энергии для того, чтобы представители России смогли попасть на эту встречу. Оно выразилось в рассылке приглашений, взятии на себя всех основных расходов и, главное, содействии при получении визы.

Монпелье, судя по архитектуре центральной части, – древний средневековый город, а может быть, и античный. В центре города – большой парк с фонтанами и огромными платанами, ликвидамбрами и пальмами, которых много и в других местах. Кроме того, в городе достаточно много сосен, ливанских и гималайских кедров, альбиций. "Мимоза" (*Acacia dealbata*) встречалась редко. Обычны здесь всякого рода лианы, преимущественно винограды и плющи. Встречались вьющийся жасмин, ползущий по стенам подобно плющу карликовый фикус (*Ficus pumila*) и только в двух местах мы заметили лиановый, подобный паслену сладко-горькому *Solanum jasminoides*, но с более крупными и беловатыми цветками. Полулиановый *Plumbago capensis* с нежно-голубыми цветками у стен старой крепости в центре города вполне одичал.

Открытие конгресса (коллоквиума) состоялось утром 11 сентября в здании Института ботаники на улице Броуссоне, рядом с ботаническим садом.

Всего по программе было прочитано 46 докладов, из которых почти половина – 20 принадлежала французским авторам, по пяти – авторам из Америки, Германии и России. Другие страны были представлены одним или двумя докладами и "постерами". Доклады делались на английском и французском языках с синхронным переводом.

Первое заседание (11 сентября, до обеда) называлось "Ботаника" (*Botanique – Botany*), второе (после обеда) "Дерево и свет", третье (12 сентября, весь день) – "Ресурсы аллокации", на следующий день (13 сентября, до полудня) – "Архитектура и развитие" и после полудня – "Стрессы и дерево", 14 сентября (весь день) – "Дерево и вода" (на нем сделал свое сообщение Ю.В. Гамалей), 15 сентября утром – "Моделирование структуры дерева" (здесь делали свои сообщения Ю.Л. Цельникер и А. Гурцев), затем, до обеда – "Моделирование функции дерева" и после обеда – "Новая концепция дерева". Однако никакой новой концепции здесь мы не усмотрели, о чем можно судить и по названиям докладов: "Тропическо-альпийские деревья – экологический парадокс" (О. Хедберг, Швеция), "Биомеханика дерева" (Фурнье, Фран-

ция), "Соматическое мутирование и древесный рост" (Клековский Э., США) и "Древесная архитектура, странная привлекательность и неясная логика" (Ольдеман, Голландия), в которых больше высказывались удивление и восхищение деревом (деревьями), чем что-то объяснялось.

Доклады российских ботаников были приняты очень хорошо. Темы наших докладов для иностранных коллег были совершенно оригинальны и никак не дублировались – О.В. Смирнова и др. "Онтогенетическая концепция структуры и функции дерева", в котором, однако, речь шла не столько о проблемах онтогенеза деревьев, сколько о лесных фитоценозах; М.Т. Мазуренко и А.П. Хохряков "Типы метамеров в побеговых системах дерева".

подавляющее большинство докладов зарубежных коллег было посвящено частным вопросам. Для примера приведем некоторые доклады сессии 1 под безликим обозначением "Ботаника" – К. Лейстикова (Германия) "Филогенез корней у деревьев". Автор считает, что развитие корневых систем связано со стабильностью фиксации их на месте произрастания, чтобы противостоять гравитации следующими путями: при горизонтальном росте всего их тела; при опоре с помощью ризофоров, распростертых во все стороны параллельно поверхности почвы; при опоре с помощью подземных побегов (корневищ); прикреплением с помощью придаточных корней. Аллоризию автор пытался связать с биополярностью зародыша. Однако, благодаря легкому весу их стволков, однодольные вернулись снова к гоморизии, как то свойственно и папоротникообразным. М. Триветт (США) "Изменения архитектурной модели благодаря своевременному росту у архиптерис". Ничего нового об этом древовидном растении, занимающем промежуточное положение между папоротниками (по способу репродукции) и голосеменными (по строению древесины), что уже известно из работ С.В. Мейена и В.А. Красилова, сказано не было. П. Дель Тредиси (США) "Лигнотубер у секвойи". Подробно описано развитие лигнотубера (крупного вздутия в основании ствола) у секвойи вечнозеленой, который закладывается еще у всходов этого растения. Уже через два месяца после прорастания семян в пазухах их двух семядолей видны крупные почки и ряд коллатеральных. Лигнотубер продолжает разрастаться всю жизнь растения, формируя массивное базальное вздутие, покрытое спящими почками. Они развиваются во вторичные побеги, когда первичный ствол или корень травмируются. Таким образом, лигнотубер увеличивает стабильность и силу старых деревьев. Сходное образование с лигнотубером мы наблюдали у вечнозеленого дуба – *Quercus semp* в окрестностях Рима в 1982 г. Итальянские ботаники объясняют его наличие воздействием частых пожаров. В Греции и Турции подобных образований у этого вида мы уже не видели. Н. Ров, Т. Спек (Франция, Германия) "Рост и биомеханика растений с и без вторичного комбиального роста". Основная мысль авторов заключалась в том, что габитус растений может быть аналитически описан при наблюдении за механическими параметрами их стадий онтогенеза. Некоторые трудности возникают тогда, когда крупные растения со вторичным утолщением и несколькими стадиями онтогенеза сравнивают с более мелкими травянистыми растениями, лишенными вторичного утолщения. Последние также имеют механически значимые изменения в развитии сосудистой системы.

Помимо пленарных докладов один день (14 сентября) был посвящен стендовым сообщениям (их было около 70).

Несколько слов о ботаническом саду г. Монпелье. Судя по всему он очень старый, не моложе XVIII в. Когда-то он был, вероятно, просто городским садом, о чем могут свидетельствовать многочисленные скульптуры (или памятники?) выдающимся деятелям французского возрождения, например Ф. Рабле! В другом месте сада – целая аллея из бюстов бывших мэров Монпелье, начиная с конца XVII в. В общем – это не только ботанический сад, но и памятник культуры.

Площадь его невелика. Здесь есть небольшие систематические участки (особенно нам запомнилась коллекция пасленов, в большинстве кустарниковых), две альпийские

горки, пруд средних размеров, заросший традиционными нимфеями и лотосом, небольшие оранжереи с суккулентами и пальмами, одна стенка которых глухая, железобетонная, а другая (южная) застекленная. Но основная территория сада занята аллеями и куртинами, расположенными сообразно имеющимся входам (которых не менее четырех) и границам сада. От входа в ботанический институт поперек всего сада идет аллея старых платанов и молодых гинкго, выходящая на продольную аллею магнолий (крупноцветковых), есть аллеи хвойных (кипарисовиков, сосен, тисса). Особой экзотики в саду нет. Пальм мало, древовидных папоротников нет вовсе, нет и особо впечатляющих лиан или кактусов. Имеется лишь один экземпляр бразильской араукарии и перед выходом к ботаническому институту растет большое дерево стеркулии. По ограде сада кое-где вьются лианы, в частности какая-то мелкоцветная и мелкоплодная пассифлора. Вокруг пруда раскинулась большая поляна с дерновинами кортадерии. Цветы крупноцветные, но приземистые гибискусы. В целом картина сходна с нашим Черноморским побережьем Кавказа.

К сожалению, мы не смогли попасть на ботаническую экскурсию, которая была запланирована на 16 сентября (день нашего отлета). Однако мы вместе с О.В. Смирновой посетили пригородный лесопарк близ северной окраины города, представляющий собой участок сосняка (с небольшой примесью граба) и взятый под охрану. Сейчас он окружен городом со всех сторон. Площадь лесопарка около 10 га, рельеф более или менее ровный, поверхность каменная, местами с каменистыми пригорками и углублениями. Сосна алеппская (*Pinus halepensis*), высотой 8–10 м растет то более, то менее сомкнуто, в зависимости от чего находится и сомкнутость (густота) подлеска, который очень разнообразен и состоит из смеси вечнозеленых и листопадных кустарников высотой в среднем 2–3 м, а на более или менее открытых пространствах – и до 5 м. Основные его компоненты – вечнозеленые (*Quercus ilex* и *Q. coccifera*) и листопадные (*Q. pubescens*) дубы, а также *Viburnum tinus*. Местами много колючехвойного *Juniperus oxcedrus*, реже встречается *Phillyrea media*, еще реже *Arbutus unedo*. Листопадные кустарники представлены в основном фишашкой. Много шиповника и мушмулы. В одном месте встретились кусты пироканты с желтыми плодами. На опушках, полянах и вдоль тропинок обычны колючая лиана (*Smilax aspera*) и не колючая – квирифоль, по стволам деревьев и кустарников взбирается плющ.

Ярус кустарничков, высотой 0,5–1 м, состоит главным образом из ладанников, виды которых определить не представлялось возможным из-за отсутствия цветков, но судя по узким листьям это *Cistus monspeliensis*. Местами встречались *Jasminum fruticans*, *Colycotome villosa*, *Osiris alba*, *Coronilla emerus* и в одном месте встретилась кустарниковая володушка. В этом ярусе обычны лиановая *Asparagus* и полулиановые ежевики.

Еще ниже (на уровне 25–75 см) располагается ярус из иглицы, хорошо выраженный лишь по опушкам и под листопадными деревьями (дубом, грабом). Здесь же и на каменистых полянах концентрируются и травы. В основном они уже выгорели. Выделялись лишь *Euphorbia myrsinites*, *Psoralea bituminosa*, *Eryngium amethystinum*, *Carlina macosephala*, *C. racemosa* и др.

Мы ожидали в этом лесу встретить синюзию осеннецветущих эфемероидов, как это было до сих пор осенью в Италии, Болгарии, Испании и Греции, но ничего подобного не было. Лишь один раз встретилась осенняя сцилла (*Scilla autumnalis*).

Вторая экскурсия была совершена на северную окраину города.

После полосы новостроек и пустырей, заросших фенхелем и наголоваткой, дитрихией, высохими злаками, мы вступили в полосу низкорослых кустарников, нечто среднее между маквисом и гаригой: куртины кустов высотой в 2–3 м перемежались с зарослями кустарничков до 1 м, причем примерно одних и тех же видов (вечнозеленые дубы, каликотоме, филлиреи средняя и узколистная, фишашки, шенювники, терн – *Rupus spinosa*). При этом наибольшая амплитуда изменчивости габитуса – у колючелистного дуба, который может быть и деревцем с хорошо выраженным стволом до

5 м и стелющимся кустарничком, приподнимающимся всего на 10–15 см. Видимо, этот вид дуба – корнеотпрысковый.

Гарига в данном месте была представлена почти сплошными густыми зарослями, продвигаться по которым без тропинок практически невозможно. Помимо вышеупомянутых видов кустарников здесь были представлены ладанники, кустарниковый жасмин, дафна (*Daphne gnidium*), и эрика (*Erica multiflora*). По краям этих зарослей идет бордюр из полукустарников розмарина, лаванды, сложноцветных (*Phagnalon*, *Stachelina*) и стелющихся полукустарничков (*Helianthemum*). Здесь же встретилась и цветущая крупными нежно-розовыми цветками чина (*Lathyrus cluenum*).

Далее началась опушка сосняка, вначале разряженного, а потом и довольно густого. На опушке оказались заросли *Vupleurgn fruticosum* высотой почти в человеческий рост. Здесь же встретились кустики *Lavandula dentata*.

Подлесок в сосняке был примерно таким же, как и в городском лесопарке, с пышно разросшимися кустами калины (*Viburnum tinus*) высотой до 3 м. Однако на противоположном холме сосняк оказался почти без подлеска, с очень реденькими кустиками колючелистного дуба, но зато обильно увитый колючей сассапарилью, которая была здесь особенно урколистна.

Травяной покров, как и в городском лесопарке, выражен плохо. Даже иглица здесь отсутствовала. Но зато присутствовала какая-то многолетняя травянистая володушка с пучками кожистых (зимнезеленых?) прикорневых листьев.

Третья экскурсия была совершена уже далеко за город, примерно на 40 км северо-западнее, в предгорья Французского центрального массива, вечером 15 сентября уже после официального закрытия конгресса с любезной помощью Франсуа Гризо (*F. Grison*), служащего лесного департамента.

Склоны гор довольно крутые, 25–30°, местами 45° и круче, покрыты разреженным маквисом, в составе которого довольно большое участие принимают листопадные виды – *Acer monspessulianum*, *Carpinus betulus*, *Fraxinus ornans*, *Ostria carpinifolia*. Здесь же присутствуют и почти все виды маквиса и гариги, встречавшиеся нами ранее, по крайней мере вечнозеленые дубы, филлиреи, фисташка и, кроме того, испанский дрок. Но особенно много здесь было кустарниковой володушки, причем кусты ее здесь гораздо старше, чем в окрестностях Монпелье, с 10–15 порядками побегов ветвления в СПФ, часто только вегетативные, так что можно подозревать, что эти растения уже стареющие. Больше, чем в предыдущих местах, было и травянистых растений, особенно губоцветных, находящихся еще в цвету, таких как душица (*Origanum vulgare*), душистик (*Clinopodium vulgare*), котовники, маррибиум, микромерия и живучка (*Ajuga reptans*).

Официальное закрытие конгресса состоялось 14 сентября. Вечером был прием в мэрии, который свелся к короткой речи-поздравлению мэра и дальнейшему непри-нужденному общению участников между собой. Грустно было расставаться с нашими французскими друзьями, такими гостеприимными и душевными.

Ботанический сад Московского государственного университета
им. М.В. Ломоносова,

Ботанический сад Тверского государственного университета

SUMMARY

Khokhryakov A.P., Mazurenko M.T. The III International Congress "Tree"

The information about the III International Congress "Tree" taken place on September 11–15, 1995 at Montpellier (France) and the review of principal reports are given. The authors shared their botanical impressions from the excursions of town vicinities.

VI МЕЖДУНАРОДНЫЙ СИМПОЗИУМ ИОРВ В ТРОМСЁ (БОТАНИЧЕСКИЕ ВПЕЧАТЛЕНИЯ)

А.П. Хохряков, Ю.П. Жмылев

Международная организация биосистематиков растений (ИОРВ) была основана в 1960 г. для содействия в объединении ученых разных стран, работающих в области биосистематики. Основные формы ее деятельности – издание информационных бюллетеней с периодичностью два раза в год и организация через каждые три года международных симпозиумов. Очередной, шестой по счету, симпозиум "Изменчивость и эволюция арктических и альпийских растений" состоялся в конце июля – начале августа 1995 г. в норвежском городе Тромсё. Понятно, что такое событие вызвало большой интерес прежде всего в России, так как на долю нашей страны приходится более половины всего арктического побережья.

Из России в Норвегию прибыло 17 человек. Большая часть из них – сотрудники БИН РАН, в том числе и руководитель делегации В.Ю. Разживин. Остальные – представители учреждений Москвы, Магадана, Кировска, Новосибирска и Нижнего Новгорода. Таким образом, российскую делегацию на этом симпозиуме можно считать достаточно представительной. Этому способствовало то, что норвежская сторона и оргкомитет симпозиума (Liv Borgen, Bengt Jonsell, Ulf Molau, Arve Elvebakk, Torstein Engelskon, Brynhild Morkved, Ann-Marie Odasz) практически полностью взяли на себя расходы по ее пребыванию в Норвегии.

Наш путь к г. Тромсё проходил по южному побережью Варангер-фьорда, замечательного тем, что он имеет западно-восточное направление. Большинство же других фьордов врезаются в Скандинавский полуостров перпендикулярно его общей береговой линии, которая образует дугу, повернутую к северу. Запоминается этот фьорд также и своими довольно пологими берегами, что придает ему сходство с Кольским заливом (губой). Низкие берега покрыты разнотравными лугами, сформированными *Festuca rubra*, *Poa pratensis* и отчасти *P. arctica*.

Автобус увозил нас дальше, к низовьям р. Тана. Русло этой реки на значительном своем протяжении является границей между Норвегией и Финляндией. За окнами простирался вполне равнинный ландшафт с низкорослыми березками, под пологом которых то там, то здесь возвышались кроны сосен и елей. Напочвенный покров в этих лесах состоит преимущественно из вересковых кустарничков, шикши, карликовой березки и небольших ив (*Salix hastata*, *S. lanata*, *S. phylicifolia*). Берега реки и ее притоков заняты тундроподобными группировками с белозором, жиряницей, тофиевницей, камнеломкой и лапландской ивой на моховых подушках.

28 июля мы остановились у одного из валивов Ко-фьорда. Вода в нем вполне соленая, и на литорали росли хорошо знакомые нам по охотскому и берингийскому побережью растения: *Mertensia maritima*, *Cochlearia officinalis*, *Honkenya reploides*, *Lathyrus maritimus*, *Elymus arenarius*, *Ligusticum scoticum*. Единственное отличие – присутствие морского подорожника (*Plantago maritima*). Здесь же и в большом количестве растет морской триостренник (*Triglochin maritima*), который, наконец-то, оправдал свое "морское" название. До сих пор мы встречали его только вдали от побережья и в очень разных местах: на Русской равнине и Дальнем Востоке, в Якутии и Японии, на Аляске и в центре Анатолии. Похоже, на это растение не оказывают никакого влияния ни долгота, ни широта.

Как и на побережье Варангер-фьорда, здесь за галечниковой литоралью начинается береговой пологий склон, полностью заросший луговыми травами, среди которых выделяются тот же тысячелистник и клевер. Выше склоны более круты и

каменисты, а луговые сообщества (полянки) чередуются то с густыми, то с разреженными низкорослыми березняками. Травяной покров под пологом березы довольно густой и образован цветущей купальницей, лесной геранью, астрагалом холодным и альпийским, соссуреей альпийской (была еще в бутонах), золотой розгой, а по более сырым участкам – звездчаткой дубравной и *Cirsium helenoides*. Верхняя граница леса, судя по склонам окрестных гор, расположена здесь на уровне 250–300 м над ур. моря. Во всяком случае уже на небольших пригорках (не выше 150 м над ур. фьорда). преобладают лесотундровые редколесья. Сплошные горные тундры мы пока не видели, но попадающиеся среди редколесья фрагменты тундр позволили нам представить их облик. Основной компонент таких тундр – вересковые кустарнички: сам вереск (*Calluna vulgaris*), затем голубика, багульник, черника, брусника и *Phyllodoce coerulea*. Толокнянка очень редка и встречалась нам всего один раз. Далее по обилию идут ивы – от кустоподобных (*Salix lanata*, *S. hastata*, *S. glauca*) до стелющихся карликов (*S. reticulata*, *S. polaris*). Из других кустарничков достаточно обычна водяника и более редки диапенсия (*Diapensia lapponica*) и дриада (*Dryas octopetala*). Из числа травянистых растений обильно разрастаются на каменистых участках: *Campanula rotundifolia* (на сухих), *Viola biflora* и *Saxifraga stellaris* (на сырых), а по болотцам – *Carex irrigua* и *C. capillarıs*.

Как видно из этого краткого описания, флора березняков Северной Норвегии – чисто европейского типа, а флора тундр – евразийского, из видов в основном с очень широкими ареалами или имеющих в Азии близкие, винарирующие расы.

Далее наш путь пролегал в основном по берегам фьордов, которые, наконец-то, приобрели здесь свой типичный облик: узкие, длинные, каньенообразные заливы с крутыми, часто обрывистыми склонами гор, с многочисленными ледниками и стремительными водопадами, которые обрушиваются чуть ли не на дорогу. Отливы обнажают вполне плоское дно заливов, а сами фьорды, врезаясь в береговую линию, переходят в узкие и довольно ровные долины, поросшие лугами и лесами, со стремительно текущими речками и ручьями.

Тромсё, где проходил симпозиум, расположен на острове. Это небольшой, но очень уютный город, имеющий весьма древнюю историю и известный туристам как "Северный Париж". В окрестностях города много ненарушенных березовых рощиц с подлеском из ольхи (*Alnus incana*). В этих рощах обращает на себя внимание высокотравье до 1,5–2 м высоты, которое образовано в основном альпийской цицербитой (*Cicerbita alpina*), таволгой (*Filipendula ulmaria*), аконитом (*Aconitum septentrionale*), купырем (*Anthriscus silvestris*), купальницей, геранью и бодяком. Но самое неожиданное – видеть на улицах города, в палисадниках и по окраинам березняков гигантский борщевик (до 2,5 м высоты). Оказалось, что эта местная достопримечательность или "пальма Тромсё" – не что иное, как *Heraclеum laciniatum*, интродуцированный около 100 лет назад. Теперь этот гигант обильно разрастается не только за чертой города Тромсё, но и в других районах Северной Норвегии.

Университет г. Тромсё относительно молодой. Он был открыт в 1968 г. и в настоящее время объединяет музей, библиотеку, ботанический сад, шесть департаментов, шесть центров (включая центр Амундсена) и около 10 различных школ, институтов и колледжей, в которых учатся более 6 тыс. студентов. Все здания университетского городка достаточно крупные, высокие, с переходами и с большим числом стеклянных перекрытий. В одном из таких зданий размещаются институты медицинской школы. Здесь, в обширном конференц-зале и проходили заседания симпозиума.

Работу симпозиума открыли ректор университета и президент IOPB Питер Равен (США). Научная часть симпозиума состояла из пяти сессий: 1 – биоразнообразие в арктических и альпийских условиях, 2 – репродуктивные стратегии, демография и биология семян арктических и альпийских растений, 3 – современные молекулярные методы в популяционной биологии растений, 4 – арктика и альпы под воздействием

глобальных изменений, 5 – стендовые сообщения. Всего было заслушано 25 докладов, шесть из них сделали наши соотечественники – это В.Ю. Разживин "Приспособление жизненных форм сосудистых растений к экстремальным условиям существования в азиатской Арктике", П.Ю. Жмылев "Род *Saxifraga* во флоре Арктики: таксономическое разнообразие и полиморфизм", Б.А. Юрцев "Анализ дифференциации в некоторых ключевых аркто-альпийских таксонах", В.В. Петровский "Территории интенсивного видообразования растений в Берингийском арктическом шельфе", Е.А. Тихменев "Репродуктивные особенности северных цветковых как фактор растительного разнообразия и стабильности растительных сообществ на северо-востоке Сибири", Е.А. Ходачек "Семенная репродукция в арктических условиях". Остальные российские участники симпозиума ограничились стендовыми сообщениями, на которые было отведено достаточно времени и места. В целом таких сообщений было очень много, а среди них – немало интересных. Например, сообщения, посвященные особенностям альпийских растений южного полушария (Чили, Австралии, Аргентины).

Организаторы предложили участникам симпозиума несколько экскурсий: на о. Шпицберген (до официального открытия), на гору Флоуа, знакомство с открытой экспозицией ботанического сада университета и в шведский город Абиско (после официального закрытия симпозиума). Мы приняли участие в двух последних.

Гора Флоуа (771 м над ур. моря) расположена на материковой стороне пролива, прямо напротив г. Тромсё. Это учебный полигон университета, на котором студенты знакомятся с аркто-альпийской флорой Скандинавии. На гору можно подняться по канатной дороге, которая проведена от окраины поселка Тромсдален (пригород Тромсё) до высоты примерно 400 м над ур. моря. Склоны горы в этом месте довольно крутые и покрыты густым березовым лесом, под пологом которого буйно разрослись *Dryopteris dilatata*, *D. lineana*, *D. phegopteris*, *Athyrium filix-femina*, реже страусопер и *Polystichum lonchitis*. Подлесок местами довольно густой, и прежде всего на особенно крутых участках склона. Его образуют в основном *Ribes spicatum*, *Salix phylicifolia*, *S. hastata*, *S. nigricans*, *S. myrsinites*. Травяной покров в этих березняках типично лесной – с *Paris quadrifolia*, *Lycopodium annotinum*, *L. clavatum*, *Stellaria nemorum*, *Silene dioica*, *Geranium silvaticum*, *Actaea spicata*, *Carex pallescens*. Однако на просеках, в том числе и под канатной дорогой, в горно-лесном поясе встречаются не только луговые травы (*Ranunculus repens*, *Myosotis decumbens*, *Gnaphalium norvegicum*), но и альпийские и субальпийские растения (*Bartsia alpina*, *Saxifraga aizoides*, *S. nivalis*, *Thalictrum alpinum*, *Oxyria digyna*, *Poa alpina*, *Juncus trifidus*, *Veronica alpina*, а на сырых каменистых участках – *Salix reticulata*, *Dryas octopetala* и *Phyllodoce coerulea*). Чем ближе к верхней границе леса, тем, естественно, таких видов становилось все больше и они активнее прорастали под редующий полог березняка. Лес сменяют кустарничково-травянистые (луговые) тундры, которые покрывают большую часть пространства между одиноко стоящими березками или их небольшими группами. Злаково-осоковую основу этих лугов составляют *Antoxanthum odoratum*, *Trisetum spicatum*, *Poa alpina*, *Phleum alpinum*, *Carex bigelowii*, *Luzula spicata* и *L. arcuata*. На более сырых участках встречаются заросли лапчатки, лютика ползучего и *Alchemilla glomerulans*, а на более сухих – уже хорошо знакомая нам *A. alpina* с пальчаторазрезными листьями. Особую прелесть этим лугам придают цветущие в большом числе орхидеи (*Leucorchys staminea*, *Gymnadenia conopsea*, *Coeloglossum viride*). Из прочих трав упомянем *Huperzia selago*, *Veronica alpina*, *Epilobium anagallidifolium*, *Thalictrum alpinum*, *Saxifraga cernua*, *Pyrola norvegica*, *Arabis alpina*, *Ranunculus borealis* и *Carex atrata*.

В целом гора Флоуа – небольшой горный хребет протяженностью около 10 км, с полосами вершинами и относительно ровной поверхностью между ними, которая во многих местах ограничена от верхней границы леса полосой более или менее крутых обрывов со скалами. Так что верхняя часть склона этой горы представляет собой типичную горную каменистую тундру с грядами камней, озерными западинами и долинами ручейков.

Горная тундра – травяно(лугово)-мохово-кустарничковая и очень похожа на те тундровые сообщества, которые фрагментами встречаются у верхней границы леса. Однако здесь к кустарничкам добавляются *Cassiope hypnoides*, *Arctous alpina*, *Loiseleuria procumbens*, *Betula pana* и *Salix herbacea*, которая и вправду вполне травянистая. Изредка встречаются небольшие озера, окаймленные зарослями осок типа *Carex acuta* и пушиц (*Eryophorum angustifolium*). Из луговых трав упомянем те, которые отсутствовали на склоне. Это *Polygonum viviparum*, *Ranunculus borealis*, *R. nivalis*, *Minuartia biflora*, *Cerastium cerastoides*, *C. alpinum*, *Lychnis alpina*, *Potentilla crantzii*, *Astragalus alpinus*, *Parnassia palustris*, *Cardamine pratensis*, *C. bellidifolia*, *Pedicularis lapponica*, *Primula scandinavica*, *Viola repens* и *V. biflora*. Кроме того, то там, то здесь встречаются дернинки *Lycopodium alpinum*, желтоватые побеги *Huperzia appressa*, сизоватые латки *Gnaphalium supinum*, белоцветковая *Pinguicula alpina*, синецветковая *P. vulgaris*, а на взлобках – кошачья лапка с одной (*Anthenaria norvegica*) или с несколькими корзинками (альпийская разновидность *A. dioica*). Среди скал и на щебнистых плато гребней, обдуваемых всеми ветрами, от беглого взора скрываются дернинки *Carex pardina*, *Festuca supina*, *F. hyperborea*, *Rhodoila rosea* s.l., *Draba alpina*, *D. fladnizensis* и совсем крошечная *D. crassifolia*. Там, где более или менее крупные камни создают растениям пускай небольшую, но все-таки какую-то защиту от ветра, приютились дернинки диапенсии, дриады, сиббальдии, подушки или латки *Silene acaulis* и *Saxifraga oppositifolia*, а на сырых каменных участках – *Ranunculus glacialis* (*Beckwithia*) с бело-розовыми лепестками. В кустарничково-моховой тундре можно было видеть цветущую очень мелкими голубыми цветками однолетнюю *Gentiana nivalis*.

На горе Флоа мы еще раз убедились в том, что сходство флор Скандинавии и северо-востока Азии (Колымы, Чукотки) возрастает от нижних к верхним высотным поясам растительности. В горной тундре Флоа чрезвычайно много общих видов или замещающих рас, как, например, *Diapensia lapponica* (*D. obovata*), *Harimanella hypnoides* (*H. stelleriana*), *Dryas octopetala* (*D. punctata*), *Rhododendron lapponicum* (*R. parviflorum*), *Beckwithia gracilis* (*B. chamissonis*), *Saxifraga stellaris* (*S. redowskii*).

Вторая экскурсия была посвящена знакомству с ботаническим садом университета, который официально открыт в 1994 г. Экспозиция сада расположена на пологом южном склоне и состоит из следующих участков: 1 – Гималаи, 2 – рододендроновая долина, 3 – дружественный Кировский ботанический сад, 4 – ручей и пруд, 5 – амфитеатр, 6 – дамба, 7 – пряные культурные и традиционно садовые растения, 8 – розарий, 9 – арктический холм, 10 – специальная коллекция, 11 – растения Чили и Аргентины, 12 – растения Новой Зеландии, 13 – детский уголок и 14 – лесной массив. На первом участке собраны растения Гималаев и Центральной Азии, которые у себя на родине произрастают на высотах от 3000 до 5500 м над ур. моря. В основном это виды родов *Aster*, *Codonopsis*, *Erigeron*, *Polemonium*, *Primula* и *Mecanopsis*. Особенно красиво выглядели не крупный *M. integrifolia* с желтыми цветками и высокорослый *M. grandis* с голубыми цветками. В рододендрарии собраны в основном тоже высокогорные гималайские и китайские рододендроны (всего около 50 видов, включая садовые гибридные формы). Кроме того, здесь высажены и другие представители вересковых (*Cassiope*, *Kalmia*, *Phyllodoce*, *Vaccinium*).

Участок, посвященный Кировскому ботаническому саду, совсем крошечный и создан вероятно для того, чтобы подчеркнуть, что в настоящее время сад в Тромсё является самым северным ботаническим садом в мире.

Участки 4–6 объединены в один ансамбль, центральная часть которого представляет собой небольшой проточный пруд, в котором культивируются водные и околотовные растения. Норвежцы очень гордятся, что у них – самые северные посадки рогоза, тростника и нимфей. Но что действительно достойно внимания, так это растущий по краю пруда бамбук (*Sinaurundinaria*), который конечно имеет совершенно стелющуюся форму. На дамбе высажены представители первоцветных и лютиковых. Первые – в основном виды родов *Primula*, *Androsace* и *Dodecatheon*, как чужеземные,

так и местные. То же самое и в коллекции лютиковых, где наряду с лютиком едким, ветреницей дубравной и калужницей культивируются и садовые формы борцов, живокостей и дильфиниумов. Здесь наше внимание привлекла золотистая *Anemone variifolia*, которая как две капли воды похожа на кавказскую *Pulsatilla aurea*. Каменный склон амфитеатра украшен розами и княжиком, но не европейским, как можно было ожидать, а центральноазиатским (*Clematis tangutica*) с желтыми цветками.

Арктический холм (9 участок сада) засажен в основном растениями из окрестностей г. Тромсё и Северной Норвегии. Из тех, что мы не видели в природе, отметим: *Arnica angustifolia*, *Papaver lapponicum*, *Epilobium latifolium*, *Polemonium boreale*, *Rhododendron lapponicum* и *Cassiope tetragona*. Рядом расположена специальная экспозиция, посвященная камнеломковым, партулаковым и горечавковым. Первое семейство представлено североамериканскими родами *Heuchera*, *Peltiphyllum*, *Tellima* и, конечно же, разнообразными видами *Saxifraga*, включая и эндемик Гренландии *S. nathorstii*. Из партулаковых много представителей американского рода *Lewisia*, как, например, *L. brachycaulx* с белыми цветками и *L. cotyledon* с розовыми цветками.

С другой стороны к "арктическому холму" прилегает "антарктический холм", на котором высажены растения из Южного полушария (участок 11 и 12). Среди них выделяются южный бук (*Notophagus antarctica*), который занимает небольшую площадь, и очень декоративные кальцеоларии. Особенно пышно цвела в это время *Calceolaria biflora*. Другие травянистые растения из Южного полушария принадлежат к родам *Oxalis*, *Colobanthus* (*Caryophyllaceae*), *Asaena* (*Rosaceae*). Все они здесь вегетируют и цветут летом. И это несмотря на то, что на их родине времена года имеют противоположный, чем в северном полушарии, ход.

И, наконец, последний участок – экспозиция полезных растений. В основном здесь прямые, съедобные и витаминные растения, такие как тмин, щавели, кохлеария, ангелика, крапива и др. К нашему удивлению, в Норвегии съедобными считаются тысячелистник, пижма и трифоль.

С чувством глубокой благодарности к норвежским коллегам мы уезжали из гостеприимного г. Тромсё. Немного грустно было покидать такую благоустроенную страну, где, как нам показалось, решены все проблемы, и даже нет никакой борьбы за охрану природы.

Ботанический сад Московского государственного университета
им. М.В. Ломоносова

SUMMARY

Khokhryakov A.P., Zmylev Y.P. The VI International symposium of IOPB at Tromsø

The information about the IV International symposium of International Organization of Plant Biotaxonomists (IOPB) taken place on July, 1995 at Tromsø (Norway) is given. The Symposium was devoted to the problems of variability and evolution of Arctic and Alpine plants.

ЖИЗНЬ РАСТЕНИЙ ЮГО-ЗАПАДНОЙ АЗИИ IV СИМПОЗИУМ

*А.П. Хохряков, М.Т. Мазуренко, М.Г. Пименов,
Е.В. Ключков*

21–28 мая 1995 г. в Измире (Турция) проходил IV симпозиум "Жизнь растений Юго-Западной Азии".

Среди участников симпозиума было довольно много ботаников из бывшего Советского Союза (22 человека) и из Германии.

Если сравнивать состав нынешнего симпозиума с составом первого (по его отчетному сборнику – *Plant life of south-west Asia, 1971, Botanical society of Edinburgh*), видно, что число ботаников из азиатских стран сильно возросло. Большинство участников первого симпозиума было западноевропейцами и всего четыре человека из Азии, а сам симпозиум был организован в Эдинбурге известными знатоками флоры Турции П. Девисом (P.H. Davis) и И. Хеджем (I.C. Hedge). Нынешний симпозиум собрал ботаников из всех стран Юго-Западной и многих даже из Центральной Азии, вплоть до Монголии (из Пакистана, Ирана, Объединенных Арабских Эмиратов, Иордании, Саудовской Аравии и др.), были шведы, датчане, изучающие связи греческой флоры с анатолийской.

Турецкие участники представляли все направления ботаники, но более всего – лесоведение, что вполне соответствует прекрасному ведению и самого лесного хозяйства в Турции (охрана лесов, их эксплуатация) и лесовозобновлению. Более всего нам запомнились профессора М. Озтюрк (M. Ozturk, отдел ботаники Измирского университета), К. Альпинар (K. Alpınar, факультет фармакологической ботаники Истамбульского университета), М.Т. Бабач (M.T. Babac – специалист по базам данных биологического отделения университета в Болу), А. Гюнер (A. Guner) – флорист, биологический факультет Анкарского университета, главный редактор турецкого ботанического журнала, куда, как он объяснил, могут писать все желающие, на английском языке), Н. Зейбек (N. Zeybek, Измирский университет, автор монографии о турецких подснежниках – *Galanthus*), Х. Демириц (H. Demiriz, Стамбульский университет, автор аннотированной библиографии по турецкой флоре, включающей ровно 5000 названий, с многочисленными указателями, очень полно отражающей также и участие русских ботаников в изучении флоры Турции).

Из докладов, личного общения и знакомства с турецкой ботаникой у нас сложилось впечатление, что сами турки интенсивно изучают флору лишь западной части Анатолии, прилегающей к таким крупным центрам, как Измир и Стамбул, южная часть Турции с ее высокогорьями (Тавр и Антитавр) до сих пор достаточно интенсивно исследуются немцами. Северное (причерноморское) побережье Турции входит в орбиту Трабзоского университета и изучается главным образом молодыми аспирантами профессора Р. Аншина (R. Ansin – дендролог, специалист по дубам).

Теперь несколько слов об организации симпозиума. Из 8 дней симпозиума, обозначенных по программе, собственно симпозиуму (докладам и стендам) было уделено 4 дня, так как первый был целиком посвящен размещению и регистрации участников, последний – разъезду. Открытие состоялось 22 мая ровно в 9.30 утра. С приветствиями выступили высшие должностные лица Измира и университета, председатель оргкомитета М. Озтюрк и сопредседатель – И. Хедж. В свою очередь оргкомитет приветствовал большого знатока флоры Юго-Западной Азии, организатора и редактора "Flora Iranica" К. Рехингера (K. Rechinger, Австрия), присутствовавшего на симпозиуме.

Из многочисленных и очень разнородных докладов, что, во-первых, объясняется очень большой территорией, понимаемой оргкомитетом в качестве Юго-Западной Азии (вплоть до Монголии), и, во-вторых, широтой тематики – от биологии отдельных растений до анализа крупных флор, мы сосредоточили свое внимание на флоре самой Турции и прилежащих стран, но не входящих в состав бывшего СССР. Вот некоторые из них.

В докладе С.П. Паркса и М. Озтюрка (С.А. Parks, M. Ozturk, США и Турция) "Связи аркто-третичных элементов в Юго-Восточной Азии" говорилось о сходстве флор Юго-Западной Азии с Юго-Восточной Азией и Юго-Восточной Северной Америкой на примере *Fagus* и *Liquidambar*. Тот и другой представлены также и в Турции, но бук в основном по северному, черноморскому побережью, а ликвидамбр – на юго-западе Анатолии.

Авторы доклада "Анатолийский и восточно-эгейский элементы во флоре Хиоса (Греция)" С. и Б. Сногерупы (Snogerup S., Snogerup B., Швеция) пришли к выводу, что флора греческого острова Хиос ближе к турецко-анатолийской, чем к эгейско-греческой. В качестве примера тесных связей Хиоса с материковой Турцией они приводили *Campanula cymbalaria*, *Cirsium sfeirolepis*, *Dianthus elegans*, *Ferulago humilis*, *Festuca pseudosupina*, *Asperula nitida*, *Satureja icarica*.

Немцы очень активно изучают флору как Центральной Азии, так и современной Турции, о чем свидетельствует доклад П. Фрича (P. Fritsch, Германия): "Связи между западно-центральноазиатскими секциями луков подрода *Melanocrommyon*".

С. Колленетт (S. Collette, Англия), тема доклада которой была "Горы Саудовской Аравии – не только пустыня", зарегистрировала 2150 видов на прибрежных красноморских хребтах Аравии, достигающих более 2500 м над ур. моря.

В докладе "Водная флора и растительность Турции" О. Сечмена и И. Леблебичи (O. Secmen, E. Leblebici, Турция) сообщалось, что в Турции около 250 больших и малых озер, обладающих разнообразной водной флорой, где зарегистрировано 624 вида, из которых – 43 вида осок и 42 вида – злаков. Наиболее распространенный вид – тростник (*Phragmites*), наиболее редкие виды – *Potamogeton pectinatus*, *Schoenoplectus lacustris*, *Acorus calamus*, *Stratioides aloides*, *Sphaerophysa kotschiana*. Описан новый для науки вид – *Apera baytopiana*.

Исследования автора доклада "Ландшафтно-экологические исследования и картирование в горах Амонос на юго-западе Турции" Х. Келя (H. Kehl, Германия) охватили западную часть гор на протяжении 13 км от 250 до 2230 м над ур. моря. Основу растительного покрова здесь составляют леса из *Pinus brutia* и маквис, смешанный с листопадными, прежде всего – *Carpinus orientalis*. В глубоких влажных и тенистых ущельях сообщества из *Fagus orientalis*, *Taxus baccata*, *Ilex colchica*, наряду с *Pinus pallasiana* и *Abies cilicica*, а выше – альпийские луга. Зарегистрировано 600 видов, из которых более 40% представляют собой евро-сибирский элемент. Последнее, конечно, весьма сомнительно, так как в Турции видов со столь широким евро-сибирским ареалом крайне мало и только в высокогорьях встречаются брусника, черника, водяника, оксирия, кислица. Как мы поняли, ботаники, работающие в Турции, причисляют к евро-сибирскому элементу то, что обозначено как таковой П. Дэвисом во "Флоре Турции".

С. Паролли (S. Parolly, Германия) в докладе "Heldreichietea – новый синтаксон из Западного и Среднего Тавра" описывает новые синтаксоны растительности из субальпийского и альпийского поясов этого региона, а именно – *Lamietalia cymbalarifolii* и *Heldreichietalia*, относящиеся к классу *Heldreichietea*. Первый занимает промежуточное положение между *Drupettea spinosae* Южных Балкан и Северо-Западной Анатолии и *Heldreichietalia*.

П. Хейн, Х. Куршнер и Е. фон Рааб-Штраубе (P. Hein, H. Kurschner, E. von Raab-Straube, Германия) – авторы третьего доклада на подобную тему: "Фитосоциологические исследования в альпийской зоне на скальных и гидрофитных местообитаниях

в Тавре", на сухих солнечных склонах описывают синтаксон *Asplenietea trichomanis* с тремя альянсами: *Silenion odontopetalae*, *Onosmion mutabile*, *Drabion acaulis*. На мезо-фитных местообитаниях господствуют евро-сибирские и эвксинские гемикриптофиты, формирующие реликтовые ассоциации *Cystopterido-Campanulion symbalariae*. На месте приснежных луговин установлено пять ассоциаций, принадлежащих к синтаксону *Trifolio-Polygonatea*. Здесь доминируют различные эндемичные геофиты средиземно-морского корня.

Эти три доклада ярко демонстрируют интенсивность работы немецких ботаников в Турции, главным образом в фитосоциологическом плане в совокупности с элементами анализа флор. Последний, однако, с нашей точки зрения, в значительной мере обесценен неправильной трактовкой "евро-сибирского" элемента.

"К сохранению турецких черноморских дюн" – авторы этого доклада А. Бейфильд, Н. Озхатай (А.І. Vyfield, N. Ozhatay, Турция) прежде всего обратили внимание на то, что флора приморских дюн Турции весьма отлична от европейской, содержит довольно много эндемиков: например: *Asperula littoralis*, *Centaurea kilaea*, *Isatis arenaria*, *Silene sandaria*, *Verbascum degenii* и другие редкие виды (*Convolvulus persicus*). Так как многие из названных выше видов являются доминантами, то и слагаемые ими сообщества – уникальны и требуют охраны.

Т. Юслу, Ю. Бал (Т. Yusu, Y. Bal, Турция) "Береговые дюны в Кумпюка". Площадь этих дюн (район Анталии) с 1957 по 1992 г. уменьшилась с 1494,11 до 296,71 га, ширина их составляет от 2184 до 588 м. Здесь обнаружено 76 таксонов и описано восемь синтаксонов, из которых *Ipomeo stoloniferae–Elymetum tarcli*, *Ononidetum hispanicae*, *Scrophulario-Sarcopoterietum spinosi*, *Convolvuletum lanati*, *Critmp-Polygonetum equisetifomi* эндемичны для Турции.

Р. Аншин, С. Терзиослу (R. Ansin, S. Terzioglu, Турция): "Флора округа Трабзон-Узунгёль". Округ находится в Колхидском секторе Евро-Сибирского региона и в последнее время подвергается интенсивной рекреации, вследствие чего растительность подвергается сильной деструкции, в том числе эндемичные и реликтовые виды.

Согласно авторам доклада Ф. Караер, Х.Г. Кутбай, М. Килич (F. Karaer, H.C. Kutbay, M. Kilinc, Турция) "Фитосоциологическая структура средиземноморских анклавов вдоль рек внутренней части черноморского региона" наиболее широко распространены здесь *Pinus brutia*, *Quercus coccifera*, которые сопровождают *Arbutus andrachne*, *A. unedo*, *Olea europaea* var. *sylvestris*, *Fontanesia phillyraeoides*. Описаны ассоциации: *Querceto infectoriae – Pinetum brutiae*, *Phillyreo latifoliae – Quercetum cocciferae*, *Cotino coggygrii – Arbutetum andrachnes*, *Buxosempervirenti – Arbutetum unedus*, *Paliuro spina-christii – Fontanesetum phillyraeoidii*, *Phillyreo latifoliae – Oletum sylvestrii*. К сожалению, докладчики не указали точной географической приуроченности описываемых участков. В ответе на вопрос сообщили, что анклавы средиземноморской растительности на черноморском побережье Анатолии идут на восток вплоть до Трабзона. Мы, однако, не раз проезжая по трассе Батуми–Трабзон, можем констатировать, что крайние восточные пределы распространения довольно типичной средиземноморской флоры проникают и восточнее Трабзона, а именно, по течению рек Карадере (впадающей в Черное море близ пос. Аракли) и Солакчи-чай (пос. Оф на побережье). Правда, ассоциации здесь уже иные, обедненные (в особенности бедные – по Солакчи-чай), без *Quercus coccifera*, *Cotinus coggygria*, *Fontanesia phillyraeoides*, но зато с массой *Erica arborea*, *Ruscus aculeatus*, а местами – *Pistacia lentiscus*, *Laurus nobilis* и даже *Bruckentalia spiculiflora*. Западнее же Трабзона довольно обычным становится *Spartium junceum*.

Два дня симпозиума были посвящены экскурсиям в природу, в близлежащие заповедники, которые в Турции носят название национальных парков. Кратко остановимся на описании их растительности. Первую экскурсию мы совершили на гору Сипилдаг (1750 м на ур. моря) близ старинного города Маниса в 60 км к северо-востоку от Измира. При подъеме на гору Сипил-даг ясно различаются три пояса.

Первый пояс – пояс маквиса и ксерофитной эфемерной растительности (0–500 м). Маквис изобилует колючими кустарниками. Это был прежде всего мелколистный каликотоме (*Calicotome villosa*, из бобовых) с колючими окончаниями веток, саркопотериум (*Sarcopoterium spinosum*, розоцветное) с колючими окончаниями листьев (как у трагакантов), держи-дерево (*Paliurus aculeatus*), вечнозеленый ключелистный дуб (*Quercus coccifera*). Много испанского дрока. Лианы, оплетающие кусты маквиса (*Asparagus*, *Smilax asper*), очень колючие.

Среди русских ботаников широко распространено мнение о том, что маквис – это сообщество вечнозеленых кустарников. Но это не совсем точно. Вечнозеленые кустарники и деревья там, конечно, есть. Но столь же много также и листопадных кустарников (кроме фисташек, это может быть церцис, колючей, крушина, скумпия, держи-дерево, миндали и прочие), а также и безлистных (афильных), как испанский дрок и полупаразитный озирис (*Santalaceae*).

Второй пояс – пояс сосновых и сосново-дубовых лесов из *Pinus brutia* и *Quercus frainetto* с примесью чешуехвойных можжевельников, перемежающихся зарослями кустарников, но не вечнозеленых, а листопадных из *Lonicera*, боярышников, держи-дерева (*Paliurus aculeatus*), скумпии (*Cotinus coggygia*), слив (*Prunus*), барбарисов, рябин (типа *Sorbus torminalis*) и высокорослыми травами вдоль ручьев (*Datisca cannabina*, *Lythrum*, *Lysimachia*, *Paonia peregrina*).

Третий пояс – пояс сосняков из *Pinus pallasiana* (примерно с высоты 1300 м). Сама вершина горы занята каменистым плато и скалами с низкорослыми соснами и элементами альпийской флоры (*Aubrietia*, *Draba olimpica*, *Minuartia anatolica*, *Omphalodes luciliae*).

Вдоль долин ручьев – лужайки с осоками, злаками, незабудками, *Blysmus compressus*, *Ficaria ledebourii*, *Ranunculus pedatus*. Здесь же краса и гордость этого национального парка – тюльпан *Tulipa orphanidea*, который в пору нашего пребывания был в полном цвету, а также другие эфемероиды (*Ornithogalum*, *Muscari*, *Scilla*, *Ficaria vutillaria*). Большие площади в среднем и верхнем поясах занимают россыпи крупных камней, напоминающие курумники, но без лишайников. Для них характерен *Cardamine graeca*, напоминающий виды *Dentaria*.

Национальный парк "Варимадаси" совсем иной. Это часть побережья, оконечность одного из многочисленных полуостровов на западе Анатолии, с цепью гор посредине, высочайшая из которых достигает 1200 м над ур. моря. Мы были на северном побережье полуострова. Прибрежная более или менее равнинная очень узкая часть его занята приморскими сосняками, как это свойственно и Черноморскому побережью Кавказа (вспомним Пицунду), однако литораль здесь почему-то совершенно не выражена и кромка морских волн (прибоя) соприкасается непосредственно с береговым валом, заросшим травой (элимус) и колючей ежевикой. Из специфических прибрежных растений нам удалось обнаружить лишь *Fumaria carneolata*, весьма характерную для Средиземноморья и найденную недавно в Аджарии, а чуть дальше от берега – адамово дерево (*Vitex agnus castus*), перевитое виноградом.

Основная территория парка занята горной цепью с довольно крутыми склонами и глубокими ущельями. Склоны, за исключением совсем обрывистых, покрыты разреженными сосняками из той же *Pinus brutia* с большей или меньшей примесью листопадных (*Quercus macrolepis*, *Q. infectoria*) и вечнозеленых дубов (*Q. ilex*, *Q. coccifera*), земляничного дерева (*Arbutus unedo*, *A. andrachne*). Там, где древостой из вечнозеленых дубов сомкнутый, отсутствует какой-либо подлесок и даже травяной покров (за исключением уже увядающего цикломена). Там же, где он более или менее разрежен и где большая примесь листопадных пород (таких как *Acer sempervirens*, *Crataegus monogyna*, *Rugus amygdaliformis*, *Tilia rubra*), есть и подлесок, и подрост, и скудный папочевный покров в основном из злаков и видов, представленных на крутых обрывах (*Hypericum empetrifolium*, *Salvia* sp., *Erica arborea*, *Ficus carica*, *Calicotome villosa*, *Phlomis grandiflora*).

Флора ущелий гораздо более разнообразна. Здесь вдоль ручья с хорошо выраженной долиной росли злаки, осоки, папоротники, какие-то желтоватые сложноцветные. Кое-где встречался и красивый белоцветущий лук.

По склонам ущелья флора тоже более разнообразна, чем на открытых к побережью. Помимо тех же видов, что и там, здесь встречалась более мелкая эрика – *Erica verticillata*. К листопадным деревьям прибавились липа, платан (*Platanus orientalis*), каштан (*Castanea sativa*), к листопадным кустарникам – золотой дождь (*Anagyris foetida*), вязель (*Coronilla emerus*), стиракс – (*Styrax officinalis*), к вечнозеленым кустарникам – мирт (*Myrtus communis*) и олеандр (*Nerium oleander*), к вечнозеленым деревьям – царградские рожки (*Ceratonia siligua*) – довольно крупное дерево с типично бобовыми (непарноперистыми), но жесткими листьями и ярко выраженной каулифлорией. Здесь же изредка встречался лавр, только не с такой компактной кроной, как на нашем черноморском побережье, а с довольно разреженной, но зато с более крупными листьями.

Встречались здесь и лианы, в основном на прогалинах и по скалам. Как ни странно, роды были те же, что и на Черноморском побережье Кавказа (*Clematis*, *Smilax* и *Hedera*), но виды иные, более мелколистные – *C. flammula*, *Smilax asper*, *Hedera helix*.

По пути в этот заповедник и назад проезжали мимо древнего Эфеса с его знаменитыми храмами древнегреческих богов и некоторыми христианскими реликвиями.

Следует отметить очень хорошо организованную охрану заповедников. В местах скопления людей всегда находится полиция, следящая и за порядком и за тем, чтобы никто не рвал цветов и не ломал веток.

Заккрытие симпозиума происходило после полудня 26 мая, после чего вечером была прощальная встреча участников. На ней было объявлено, что следующий, пятый симпозиум подобного профиля пройдет через три года в Ташкенте, т.е. в 1998 г. Все мы остались очень довольны прошедшим симпозиумом и выразили свою искреннюю признательность турецким коллегам за его проведение.

Ботанический сад МГУ, Москва
Ботанический сад ТГУ, Тверь

SUMMARY

Khokhryakov A.P., Mazurenko M.T., Pimenov M.G., Kluykov E.V. "Existance of plants of South-West Asia". IV Symposium

The IV International symposium devoted to the study of plants of South-West Asia and taken place on May 21–28, 1995 in Izmir (Turkey) is reported about.

УДК 502.7:0613

© В.А. Морякина, Н.П. Кузнецова, 1997

МЕЖДУНАРОДНАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ ПО ОХРАНЕ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ

В.А. Морякина, Н.П. Кузнецова

На базе Томского государственного университета в 1993 г. создан Головной совет "Охрана окружающей среды" (решение Государственного комитета Российской Федерации от 19.01.1993 № 25) под председательством ректора Томского университета доктора физико-математических наук, профессора Г.В. Майера. Одной из задач сове-

та является обобщение опыта организации исследований и новых форм интеграции в российских и зарубежных вузах. Кроме Томского университета, некоторые направления в совете курируют ученые других вузов России (Нижегородского, Санкт-Петербургского университетов и др.).

Этот совет явился инициатором проведения Международной конференции "Охрана окружающей среды", состоявшейся в Томске в сентябре (с 12 по 15) 1995 г. В программу было включено 1012 докладов. Работа конференции проходила по девяти секциям.

1. Физико-математические проблемы охраны окружающей среды.
2. Биоэкология.
3. Физико-химические методы контроля объектов окружающей среды.
4. Химико-технологические проблемы охраны окружающей среды.
5. Технологические проблемы окружающей среды.
6. Современные проблемы геоэкологии и рационального использования природных сырьевых ресурсов.
7. Градостроительные и агроландшафтные проблемы в экологическом аспекте. Рекреационное природопользование.

8. Экономические, правовые и социальные основы рационального природопользования, экологической безопасности жизнедеятельности населения.

9. Проблемы экологического образования.

В работе конференции участвовало более 400 человек. Из них иногородних – 156, представителей дальнего зарубежья – 8 (из Австралии, Великобритании, Голландии, США, Польши, Чехии). Среди участников конференции 34 академика и членов академий, два члена-корреспондента, 103 доктора и 198 кандидатов наук. Всего было проведено три пленарных и 39 секционных заседаний. На пленарных заседаниях заслушано 12 докладов, на секционных заседаниях – 399 (в том числе 226 устных и 173 стендовых).

На открытии конференции с приветствием выступили глава администрации Томской области В.М. Кресс, член коллегии Государственного комитета РФ по высшему образованию ректор ТГАСА Г.М. Рогов, заслуженный профессор Калифорнийского университета М. Голдман (Девис, США). Директором Сибирского ботанического сада Томского университета профессором В.А. Морякиной оглашено приветствие генерального секретаря Международного совета ботанических садов по охране растений П. Джексона (Великобритания).

Изданы программа конференции и тезисы докладов в пяти томах на русском и английском языках.

В рамках конференции была организована выставка "Охрана окружающей среды", на которой было представлено 86 разработок от 23 учреждений.

В дни работы конференции проведено заседание Головного совета "Охрана окружающей среды" и координационное заседание руководителей проектов конкурса грантов по фундаментальным проблемам охраны окружающей среды и экологии человека.

На базе Сибирского ботанического сада Томского университета работала секция "Градостроительные и агроландшафтные проблемы в экологическом аспекте. Рекреационное природопользование". Председатель секции проф. В.А. Морякина. В значительной части выступлений секции были подняты ландшафтно-архитектурные проблемы городов и урбанизированных территорий, ставились вопросы рекреационного природопользования в лесных районах России. В ряде выступлений рассматривались варианты оптимизации ландшафтов, в том числе методами интродукции растений. Некоторая часть выступлений отражала направление работ по охране природных ландшафтных систем.

Участники секции (в основном сотрудники ботанических садов) отметили важность: разработки и осуществления на основе сравнительных кадастров охраны и восста-

новления сильно нарушенных и ненарушенных территорий (в том числе ботанических садов и дендрариев);

исследований в области интродукции растений, особенно редких и исчезающих видов, как одного из значительных путей сохранения растительных ресурсов планеты;

регулярного проведения семинаров по проблемам ландшафтной архитектуры и сохранения исторических ландшафтов городов, выделив особо разработку проблемы озеленения территорий с суровыми климатическими условиями.

В резолюции конференции принято решение провести следующую конференцию ПООС в 1999 г.

Томский государственный университет

SUMMARY

Moryakina V.A., Kuznetsova N.P. The International conference of environmental protection

The International conference taken place on September 12–15, 1995 in Tomsk and devoted to the problems of environmental protection is reported about.

УДК 58.006(470.23)

© Б.К. Ганнибал, А.А. Медведева, 1997

САДОВО-ПАРКОВЫЕ И БОТАНИЧЕСКИЕ ОБЪЕКТЫ ОСТРОВНОГО КОНЕВСКОГО МОНАСТЫРЯ НА ЛАДОГЕ

Б.К. Ганнибал, А.А. Медведева

В последние годы из плена забвения освобождаются многие памятники истории и культуры России. Постепенно наполняются жизнью и некоторые центры духовной культуры прошлого – церкви и монастыри, приобретает свой первоначальный смысл и растительный орнамент архитектурных ансамблей.

На первом этапе их восстановления главными являются вопросы инвентаризации ныне существующих элементов садов и парков, а также изучение архивных материалов. Этим задачам авторы, ландшафтный архитектор и ботаник, посвятили свое исследование при посещении острова Коневец в течение 1991–1995 гг.

Рождество-Богородичный Коневский монастырь был основан в конце XIV в. на окраинных новгородских землях, на территории, которая отошла к России после победы в Северной войне в 1713 г. Существующий архитектурный ансамбль сформировался в 1790–1870-х гг. и дошел до наших дней без серьезных изменений. В его проектировании и строительстве участвовали как малоизвестные архитекторы Иван Слупский и монах Сильвестр, так и знаменитый автор проектов зданий на о. Валаам – академик А.М. Горностаев. В начале XX в. в монастыре постоянно проживало более двухсот человек. После Октябрьской революции эти земли вошли в состав Финляндии, что продлило существование Коневского монастыря еще на 20 лет. Монахи покинули свою обитель, уже в третий раз, лишь после окончания советско-финской войны. В 1945 г. на острове Коневец разместилась база Военно-морского флота СССР, после чего он оставался "закрытым" на протяжении почти 50 лет (до 1994 г.).

Новой вехой в истории монастыря стал 1991 г. – большая часть зданий была

возвращена православной церкви, начались реставрационные работы и возобновилась монашеская жизнь.

Остров Коневец, давший название монастырю, расположен в Приозерском районе Ленинградской области. Этот небольшой, площадью чуть более 800 га, участок суши находится всего в 5 км от западного берега Ладожского озера, имеет общее с берегом водно-ледниковое происхождение и является частью озерной террасированной равнины на рыхлых бескарбонатных породах. Остров лежит немного южнее области выходов на поверхность пород Балтийского кристаллического щита, поэтому в ландшафтном отношении принципиально отличается от многочисленных островов северной Ладоги, в том числе от Валаамского архипелага.

Большая часть острова представляет собой песчаную террасу высотой около 10 м, резко обрывающуюся в сторону озера на южном и западном берегу. Именно здесь, на юго-западном побережье острова 600 лет назад возводятся первые монастырские постройки. Это и сейчас наиболее обжитая часть острова.

В глубине острова на фоне выровненной поверхности террасы выделяются участки песчаной гряды высотой 10 м (максимальная абсолютная отметка – 34,4 м над ур. моря). Возвышения, покрытые валунами, имеют крутые борта и вытянуты в северном направлении. Самое крупное из них по площади именуется Святой горой, лес здесь давно сведен и земли на ее плоской вершине всегда использовали под пашню и в качестве кормовых угодий для небольшого монастырского стада. Менее значительное возвышение – Змеинная гора – служило местом уединения монахов-отшельников среди девственного леса, который сохраняется и поныне.

Существующая территориальная планировка острова явилась результатом многовекового постепенного освоения ландшафта. По данным обмежевания и плана 1798 г. весь Коневский остров заключал в себе 764 десятины земли, из них распаханых – 7, луговых – 17, лесных – 635, бесплодных – 100 и путевых – 4 десятины [1]. Сейчас, как и прежде, большая часть острова Коневец покрыта густыми среднетаежными лесами: в прибрежной полосе, на местах ветровалов или прошлых рубок и в зоне так называемых охранных лесов в южной песчаной части острова преобладают черничные и брусничные сосняки, в средней и северной части острова на слабодренлируемых почвах – ельники зеленомошные и кисличные, не отличающиеся от таковых на материковом берегу Ладоги [2]. Климат района, наиболее мягкий в пределах Карельского перешейка, позволяет расти в лесах многим неморальным видам трав: медунице, перелеске благородной, первоцвету весеннему, фиалке удивительной и некоторым другим.

Участки культурной древесно-кустарниковой растительности формировались параллельно с архитектурным ансамблем. Отдельные ее элементы стали появляться возле культовых сооружений, безусловно, уже очень давно. Часть из них, например, кусты жимолости и шиповника, были принесены непосредственно из леса, другие декоративные породы привозились полонниками. Собственно садово-парковые комплексы стали оформляться только с начала XIX в. и сейчас, после длительного периода разрушения, в той или иной мере сохранились у центрального ансамбля монастыря, включая внутреннее пространство монастырского каре, кладбище, парк перед гостиницей, на Святой горе и у Коня-камня, во внутреннем дворе Коневского скита, а также на месте бывшей часовни на мысе Стрелки (рис. 1). В настоящее время приводится в порядок старый плодовый сад и создаются новые ягодники, в парке восстанавливаются альпийские горки и клумбы, появляются цветники.

Центральный ансамбль монастыря представляет собой замкнутое каре келейных корпусов, акцентированное по углам башенками. В его середине находится каменный двухэтажный пятиглавый собор, к которому от колокольни, расположенной над входными воротами в монастырь, проложена липовая аллея. На живописность ансамбля Коневского монастыря обращали внимание еще в середине прошлого века [3]. Здесь же [3] упоминаются цветочные и плодовые сады, разводимые с 1844 г. вне обители на

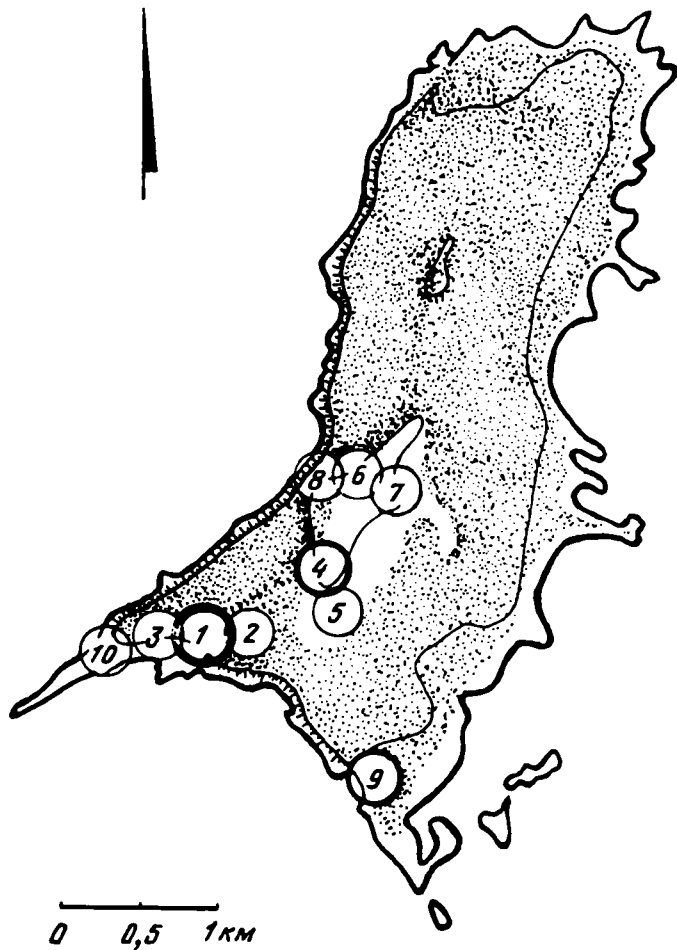


Рис. 1. План острова Коневец

1 – Рождествено-Богородичный Коневецкий монастырь, 2 – Братское кладбище, 3 – монастырский парк, 4 – Казанский скит на Святой горе, 5 – плодовый сад, 6 – родник на Святой горе, 7 – липа на Святой горе, 8 – Конь-камень, 9 – Коневский скит, 10 – посадки горной сосны (рисунок А.А. Медведевой)

северной ее стороне (позднее плодовый сад был перенесен к подножию Святой горы). В закрытом внутреннем монастырском дворе, вероятно, всегда было мало посадок, лишь невысокие кустарники и цветники вдоль келий, а также окаймлявшие собор куртины желтой акации и шиповника. Небольшие палисадники, ограниченные изгородью, были устроены и перед западным фасадом монастыря, о них ныне напоминают лишь единичные кусты шиповника (*Rosa dumalis* Bechst.)

В 1975 г. Ленинградский институт "Спецпроектреставрация", в частности, отметил техническое состояние древесных насаждений Коневского монастыря, упомянув регулярные посадки деревьев и кустарников на монастырском дворе, – один экземпляр сосны сибирской, четыре – липы мелколистной, десять – клена остролистного, пять – дуба черешчатого, пять яблонь, 128 штук желтой акации. Все сохранившиеся крупные деревья (вышеупомянутый экземпляр кедра нами не обнаружен) сейчас сосредоточены исключительно в западной части монастырского каре между храмом и трапезным корпусом и образуют живописное место. Вдоль келейных корпусов можно

видеть только остатки прошлых посадок: несколько отдельно стоящих яблонь, слив и ягодных кустов (смородины и крыжовника). В последние два года перед окнами немногих пока отремонтированных и заселенных келий стали появляться грядки с цветами (в основном финских и немецких сортов). В восточной части монастырского двора среди сорной травянистой растительности сохранились и выделяются небольшие куртины и отдельные кусты желтой акации и шиповника (в основном розы майской). Здесь же вдоль восточной стены храма в 1994 г. было высажено 7 саженцев конского каштана, завезенных на остров авторами статьи.

В юго-западном углу монастырского каре находился игуменский сад. Сейчас внутри закрытого со всех сторон высокими каменными стенами небольшого пространства еще живут и даже плодоносят две очвив старые яблони, между которыми дает обильную поросль слива и растет одна вишня. Большая часть территории сада заросла.

Монастырское братское кладбище почти примыкает к юго-восточному углу монастырского каре и представляет собой квадратную площадь, обнесенную высокой каменной оградой с башенками по углам. На плане прошлого века по периметру ограды с наружной стороны показаны деревья. На аэрофотоснимках 1930-х годов [4] видно, что внутреннее пространство кладбища заполнено сомкнутыми кронами деревьев. От прошлого "озеленения" сейчас уже ничего не осталось, а несколько среднего размера кленов – это самосев сравнительно недавнего времени. С внешней стороны вдоль ограды (с западной и южной сторон) сохранились посадки дуба. Само кладбище в настоящий момент представляет собой ровный пустырь, не имеющий не только древесной растительности, но и надгробных плит.

Главным и наиболее сохранившимся объектом садово-паркового искусства является парк перед входом в монастырские ворота. Ни годы его закладки, ни авторы проекта неизвестны. Началом формирования парка можно считать 40-е годы XIX в., когда после постройки новой гавани, дорога, ведущая от берега озера ко входу в монастырь, была обсажена по бокам молодыми кленами. На гравюрах и литографиях второй половины XIX в. видны и эта кленовая аллея, и ряд молодых деревьев, идущий от гавани по направлению к деревянной гостинице по верхнему краю откоса. Судя по всему, существующие там в настоящее время дубы представляют собой остатки этой аллеи. В целом же территория перед западным фасадом монастыря долгое время оставалась незастроенной и безлесной. В 1870-х годах была возведена трехэтажная каменная гостиница для паломников, и, вероятно, с этого времени началось планомерное освоение и оформление пространства между гаванью, монастырем и гостиницей. В книге А. Берташа и о. Арсения [5] приводятся фотографии того времени, показывающие новую гостиницу с только что посаженными вдоль стен молодыми деревьями, по виду тополями. Вероятно, это послужило вторым, после постройки гавани, толчком к созданию нового парка. О более позднем облике парка свидетельствует священник А. Ваучский, посетивший о. Коневец в 1909 г. [6]. В эти же годы (1860–1870 гг.) отмечается подъем паркостроительной деятельности в Валаамском монастыре.

Сравнение ассортимента древесных интродуцентов показало, что большинство валаамских видов имеется на о. Коневец [7].

В настоящее время на площади между так называемой "Белой" каменной гостиницей и главным фасадом монастырского каре располагается относительно небольшой (около 3 га) пейзажный парк, плавно переходящий на западе в лесной массив. Структура парка определяется существовавшей, вероятно, изначально системой радиальных дорожек, расходящихся от трех его архитектурных и пространственных ограничителей: от насовни на берегу озера, от гостиницы и от монастырских ворот. На их перекрестках и непосредственно перед входами в здания были устроены сложенные из каменных глыб альпийские горки. Дорожки в основном были вымощены булыжником и представляли собой обсаженные деревьями или кустарниками аллеи. При всех позднейших нарушениях структура парка в целом сохранилась. В настоящее



Рис. 2. Святая гора. Вид на Казанский скит со стороны яблоневого сада (рисунок А.А. Медведевой)

время в парке представлены следующие широколиственные породы деревьев: клен остролистный, липа мелколистная, дуб черешчатый, ясень обыкновенный, тополь бальзамический, а также хвойные интродуценты – пихта сибирская и бальзамическая, сосна сибирская. Финский ботаник С. Хентонен [4], побывавший на острове совсем недавно, обнаружил здесь три экземпляра ели красной, которые нами пока не идентифицированы. В парке можно встретить и представителей местной флоры – березу, сосну, ель, осину, рябину. Кустарники (два вида спиреи, дерен кроваво-красный, роза колючейшая, сирень обыкновенная, желтая акация) образуют разросшиеся куртины, часто перегораживающие аллеи, встречаются отдельные экземпляры жимолости, чубушника, розы майской. Посетивший остров в 1938 г. финский ботаник В. Рясянен [8] видел здесь деревья конского каштана (до настоящего времени не сохранились). В нижней части парка обильно представлена корневая поросль тополя бальзамического. Сюда же в 1991 г. участники Первого семинара по реставрации монастыря перенесли корневой побег от единственного сохранившегося экземпляра тополя белого, защитили оградой и постановили считать его символом возрождения Коневского монастыря.

От северо-восточных ворот монастыря прямая и широкая дорога ведет через сосновый лес к Святой горе. Организуя там пространство является Казанский скит, построенный в 1796 г. (рис. 2). Подъем дороги в гору когда-то был оформлен двумя рядами деревьев (о чем свидетельствует старая литография), от которых сейчас остались лишь единичные пни, а выросшие позднее вдоль канавы немногочисленные деревья представляют уже аборигенную флору. Перед входом в скит по обеим его сторонам сохранились два старых дерева – дуб и клен, оба в плохом состоянии. В небольшом внутреннем дворе скита посадки деревьев и кустарников отсутствуют, а на фоне очень низкого мохово-травянистого покрова выделяются многочисленные сеянцы клена остролистного. Зато с юго-восточной внешней стороны скита, по самой кромке крутого склона горы, растут крупные деревья дуба, сосны, единично – ясень, клен и лиственница. За скитом раньше располагался монастырский огород и ряд дубов (пять из них сохранились, наибольший – с диаметром ствола 1 м) отделяет до сих пор его территорию от расположенных далее полей и лугов. Вблизи скита у дороги встречаются большие куртины сирени обыкновенной, на одном из крутых склонов есть заросли барбариса. С юга под горой, защищенный от северных

ветров, прячется фруктовый сад. С трех других сторон сад ограничен аллеями смешанного состава из разновозрастных деревьев дуба, ясеня, клена, березы, пихты, ели, кедра (три экземпляра в плохом состоянии, но плодоносят), а также, по мнению финских ботаников, липы крупнолистной [4]. В саду сохранились следы дренажной сети, водоема для полива, фундамент дома садовника. Сейчас на площади 1,5 га можно насчитать более двадцати деревьев яблони. В последние два года проведена посадка молодых яблонь из финских питомников. Три сохранившихся экземпляра сливы, несмотря на свой почтенный возраст, также плодоносят.

Здесь же, на Святой горе, существовало по крайней мере еще два обжитых места, опознать которые можно по сохранившимся культурным растениям. Одно из них расположено у западного склона горы и связано с существовавшими там родниками. Сейчас, правда, эти водные источники засыпаны землей, а участок рядом с бывшим когда-то святым местом представляет собой небольшую рощицу из тополя бальзамического со сплошным покровом папоротника орляка. В другом месте (на восточном краю горы) о прошлом обитании человека напоминают больших размеров экземпляр липы мелколистной и растущие среди валунов куртины розы майской, жимолости и других кустарников.

Кроме описанных выше довольно крупных зон активного культурного освоения на острове есть и несколько более локальных садово-парковых объектов, связанных также в основном с культовыми сооружениями. Наиболее замечательным примером такого места является легендарный Конь-камень, давший название острову, – огромный, высотой более 4 м валун. В 1815 г. этот камень был "надстроен" деревянной часовней, снизу к которой вела деревянная лестница. Тогда же, наверное, началось и изменение окружающего Камень пространства. В одном из справочников начала нашего века имеется, сделанное вскользь, упоминание о существовавшем там нарке [9]. О том, что Камень был расположен в тенистом лесу уже в относительно недавнее время (30-е годы нашего века), свидетельствует финский ботаник [8]. Сейчас на поросшей папоротником поляне в непосредственной близости от Коня-камня среди замшелых валунов можно увидеть несколько достаточно навзрачных особей тополя бальзамического, дуба, ясеня, бузины, клена. В данном случае, однако, эти культурные элементы не только не украшают, но, скорее, диссоннируют со сказочного вида избушкой на камне, хорошо вписанной в естественную лесную растительность.

Другой интересный объект находится в юго-западной части острова на песчаной безлесой косе Стрелка. Сейчас на косе располагается маяк, а в свое время (вероятно, не ранее начала нашего века) там, кроме него, была поставлена деревянная часовня. Дабы ее не заносило песком, как можно предполагать, пространство вокруг здания решено было засадить деревьями или кустарниками, с одним непременным условием, чтобы они были низкорослы и не загораживали собой невысокое сооружение. С этой целью, вероятнее всего из Финляндии, завезли семена или саженцы как нельзя более подходящей для этой цели сосны горной. Ее почти стелющиеся, изгибающиеся и приподнимающиеся многочисленные стволы и ветви с темной хвоей образуют сейчас густые заросли и представляют одну из достопримечательностей острова, вполне самостоятельную при том, что самой архитектурной доминанты давно уже нет. Помимо типичной формы, имеющей высоту в среднем 2–4 м, на открытом месте вблизи от основного массива горной сосны выделяются по крайней мере два экземпляра прямостоячей и одноствольной формы высотой около 6 м. В сложном комплексе *P. mugo Turta* эти [10] экземпляры можно отнести к подвиду *P. mugo ssp. uncinata Willk.* [11], не исключено также, что это гибриды сосны горной с сосной обыкновенной. Финские ботаники относят их к *P. mugo ssp. alpestris* [4]. Довольно редкая в культуре древесная порода занимает здесь площадь около 0,5 га. Здесь же на песке обильна поросль тополя бальзамического.

Всего на острове Коневец, по последним данным, имея в виду финские источники и наши собственные наблюдения, в садах и варке, вокруг культурных и хозяйственных

объектов насчитывается 30 видов древесных интродуцентов. Из широколиственных пород это: *Aesculus hippocastanum* L., *Fraxinus excelsior* L., *Quercus robur* L., *Populus alba* L., *P. balsamifera* L., *Tilia cordata* Mill., *T. platyphyllos* Scop. Хвойные представлены следующими видами: *Abies balsamea* (L.) Mill., *A. sibirica* Ledeb., *Larix sibirica* Ledeb., *Picea rubens* Sarg., *Pinus mugo* Turra (два подвида), *P. sibirica* Du Tour, *Thuja occidentalis* L. (завезена в 1992 г.). Среди плодовых деревьев: *Cerasus vulgaris* Mill., *Malus domestica* L., *Prunus domestica* L., *Pyrus communis* L.; среди кустарников: *Berberis vulgaris* L., *Caragana arborescens* Lam., *Cotoneaster* sp., *Grossularia reclinata* (L.) Mill., *Lonicera tatarica* L., *Philadelphus coronarius* L.(?), *Rosa spinosissima* L., *R. pimpinellifolia* L., *Sambucus racemosa* L., *Spiraea chamaedrifolia* L., *S. Salicifolia* L., *Swida sanguinea* (L.) Opiz., *Syringa vulgaris* L., достаточно разнообразно представлены сорта черной и красной смородины из питомников ВИР им. Н.И. Вавилова (Санкт-Петербург) и Финляндии.

Ассортимент древесных интродуцентов острова, как уже отмечалось, сходен с таковым на Валаамском архипелаге и практически не отличается от типичного набора культурных видов в садах и парках северо-запада России и особенно Карельского перешейка [12]. Не получая новых поступлений уже в течение многих десятилетий, а также благодаря островному положению, состав культурной флоры здесь отражает, по существу, представление о парках конца прошлого – начала нынешнего века. В этом смысле характерно, например, отсутствие на острове такого ныне распространенного повсюду кустарника, как роза морщинистая, нет здесь и широко представленных в культуре на Карельском перешейке ирги и черноплодной рябины или, например, клена ясенелистного. Есть основание полагать, что, как и на Валааме, разнообразие древесных культур на острове Коневец было когда-то большим. К счастью, многие потери растений восполнимы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Историко-статистическое описание Рождественского Коневского монастыря (С.-Петербургской епархии). СПб., 1869. 80 с.
2. Бибилова Т.В. Растительность заказников и памятников природы (Моторное–Владимировка) // Очерки растительности особо охраняемых природных территорий Ленинградской области. Л., 1992. С. 67–73 (Тр. БИН РАН. Сер. 3; Вып. 5).
3. Остров Коневец и тамошний монастырь // Острова Коневец и Валаам и тамошние монастыри. СПб., 1852. С. 1–38.
4. Коневец: (Отчет Международного семинара, 7–12 июля 1991 г.). Хельсинки, 1992. 96 с.
5. Bertash A., Pappimunkki A. Konevitsan luostari. Helsinki, 1993. 203 p.
6. Ваучский А. Поездка на Валаам: (Впечатления и воспоминания о Коневской и Валаамской обителях). Новгород, 1909. 44 с.
7. Крутов В.И., Кучко А.А. Посадки интродуцентов: Аллеи и рощи // Экосистемы Валаама и их охрана. Петрозаводск: Карелия, 1989. С. 127–157.
8. Räsänen V. Eine Pflanzenexkursion zu der Klosterinsel Konevitsa // Ann. Bot. Soc. Zool. Fenn. Vanamo. 1945. Т. 20. P. 53–65.
9. Коневский Рождественский монастырь в Кексгольмском уезде // Православные русские обители. СПб., 1994. С. 112–114. Репр. изд. Сойкина, 1910.
10. Holubickova B., Stursa J. Komplex *Pinus mugo* // Zpr. Českosl. bot. spol. Mater. 1984. № 4. S. 41–46.
11. Klaus W. Mediterranean pines and their history // Plant. Syst. Evol. 1989. Т. 162, № 1/4. P. 133–163.
12. Шенников А.П., Макаревич В.Н. Краткий очерк природной флоры и растительности на территории научной опытной станции "Отрадное" // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. 1963. Вып. 14. С. 33–38.

Ботанический институт им. В.Л. Комарова, Санкт-Петербург
Санкт-Петербургский государственный академический институт
живописи, скульптуры и архитектуры им. И.Е. Репина

Gannibal B.K., Medvedeva A.A. Landscape and botanical objects of the insular Konevets Monastery at lake Ladoga

For the first time the data concerning practically all landscape objects remained at a small (about 800 ha) island at lake Ladoga (Leningrad province) after many decades of negligence and destruction are presented. The horticultural design is an important component of landscape appearance of the ancient (founded in 1393) Konevets Monastery of the Nativity of the Virgin. Most of described objects were created in XIX century. As a result of authors own investigations and archives searches, the landscape and botanical descriptions of objects and also historical reference are given. In all 30 woody introduced species including 12 species of bushes were noted in the park near the Monastery, around small and secluded monasteries and chapels, along lanes. The species composition with the exception of mugho pine is typical for estate parks laid out in the north-west of Russia at the beginning of this century.

УДК 58.006(47+57-25)

© С.А. Курганская, Т.Ю. Коновалова, 1997

**ЭКСПОЗИЦИЯ "ДИКОРАСТУЩИЕ ПОЛЕЗНЫЕ РАСТЕНИЯ"
В ГЛАВНОМ БОТАНИЧЕСКОМ САДУ РАН**

С.А. Курганская, Т.Ю. Коновалова

В отделе природной флоры ГБС имени Н.В. Цицина РАН наряду с ботанико-географическими экспозициями Восточной Европы, Кавказа, Сибири, Средней Азии и Дальнего Востока, где растения объединены в группы в соответствии с типами растительного покрова и их экологическими особенностями [1], создана экспозиция "Дикорастущие полезные растения", отражающая многообразие используемых человеком растений природной флоры. Здесь демонстрируются важнейшие дикорастущие полезные растения, а из растений, введенных в сельскохозяйственную культуру, представлены лишь те, которые встречаются в дикорастущем состоянии и мало изменены культурой.

Основы экспозиции были заложены в первые годы строительства ботанического сада, инициатором ее создания был д.б.н. В.Н. Ворошилов. При планировке экспозиции прежде всего встал вопрос о размещении растений. Ни одна из существующих классификаций полезных растений не удовлетворяла строителей экспозиции, поэтому специально для их размещения на ней Н.В. Ворошиловым была разработана оригинальная классификация полезных растений [2, 3].

Экспозиция "Дикорастущие полезные растения" имеет пять основных разделов [4]. Первый раздел включает растения, которые непосредственно служат для поддержания нормальной жизнедеятельности организма человека. Во второй раздел входят растения, которые дают пищу для полезных животных – кормовые и медоносные растения. Третий раздел включает растения, оказывающие физиологическое влияние на функции здорового и больного организма человека и домашних животных или обладающие токсическими свойствами. Сюда входят лекарственные, эфирномасличные и инсектицидные растения. В четвертом разделе представлены растения, используемые в различных отраслях техники (красильные, прядильные, дубильные, каучуконосные). И наконец, пятый раздел включает растения, которые используются для создания и улучшения среды, окружающей человека, – дикорастущие декоративные растения. Внутри каждого из основных разделов имеются подразделения, отражающие более узкую сферу применения полезных растений.

Общая площадь экспозиций 0,7 га. Участок расположен на поляне, находящейся в восточной части ботанического сада.

Основные разделы экспозиции располагаются на участке прямоугольной формы, который разбивается взаимно перпендикулярными дорогами на четыре примерно равные площадки, на которых размещены экспозиции пищевых, витаминных, кормовых и медоносных, лекарственных и технических растений, а также экспериментальный участок. Декоративные растения высажены за пределами прямоугольного участка на прилегающих к нему полянах лесных опушек. Размещение растений здесь и планировка сети дорог запроектированы таким образом, чтобы создать композиционный переход от центральной части экспозиции к окружающему лесному массиву.

В настоящее время на экспозиции представлен 561 вид растений, из них 32 вида деревьев, 55 видов кустарников, остальные виды – многолетние травянистые растения и лишь очень немногие виды – однолетники и двулетники. В разные годы число видов бывает разным, но всегда поддерживается приблизительно на таком уровне.

Деревья и кустарники размещены достаточно равномерно и так, чтобы всегда достигался декоративный эффект. В некоторых случаях деревья и кустарники посажены специально для создания тени для тенелюбивых растений. Травянистые растения высажены группами среди газона. Так как растения размещались по принципу использования, то виды разных экологических групп приходилось высаживать рядом. Предполагалось, что большинство растений, обладая широкой экологической пластичностью, будут мириться с условиями обычного, общего для всех агрофона, что и оправдалось. Посадки осуществлялись также с целью достижения наибольшего декоративного эффекта в течение всего вегетационного периода, при этом учитывали общий габитус растений, сроки цветения, краску цветков и плодов, декоративность листвы.

За годы, прошедшие с момента начала строительства экспозиции, значение различных групп полезных растений в хозяйственной деятельности человека значительно изменилось. Выявлены новые полезные растения, расширились сведения о видах, уже давно используемых. В связи с этим пополнялись и совершенствовались различные разделы экспозиции.

Самый большой раздел экспозиции – "Лекарственные, эфирномасличные и инсектицидные растения", где преобладают лекарственные растения, объединенные по принципу воздействия на организм человека. Многие виды лекарственных растений, в том числе и те, культура которых считается трудной, хорошо растут на экспозиции в течение нескольких десятилетий (например, *Adonis vernalis*, *Gentiana lutea*, *Helleborus purpurascens*). Собрана коллекция различных видов рода *Valeriana*. Из растений, которые становятся все более популярными в народной медицине в последнее время, интересны виды рода *Agrimonia*. Представлена большая группа эфирномасличных и пряных растений (*Thymus*, *Hyssopus*, *Nepeta*, *Ruta*, *Achillea*, *Lavandula angustifolia*, *Salvia officinalis*).

В разделе "Пищевые и витаминные растения" высажены традиционные дикорастущие пищевые растения, используемые человеком – это *Prunus divaricata*, *Malus sievesii*, виды родов *Fragaria*, *Rubus*, *Ribes*, различные виды дикорастущих луков, шиповники.

Из огромного числа кормовых растений на экспозиции представлены некоторые злаки, бобовые и высокотравные силосные растения. Дикорастущие медоносы актуальны как источники корма для насекомых в так называемые безмедосборные периоды, весной, до цветения садов, и в конце лета и осенью, после отцветания основных медоносов. Наблюдения, проведенные на экспозициях [5], выявили много растений, которые усиленно посещаются пчелами в это время. Наряду с известными медоносами такими растениями оказались, например, *Petasites hybridus*, *Helleborus purpurascens*, *Scilla rosenii*.

В разделе "Технические растения" представлены основные красильные, дубильные, волокнистые и каучуконосные растения природной флоры. Благодаря успехам химии и созданию новых синтетических материалов растительные продукты во многих случаях утратили свою роль в народном хозяйстве. Эта группа растений почти не пополняется новыми видами, экспозиция "Технические растения" представляет во многом лишь исторический интерес.

С целью наглядной пропаганды знаний о растениях, требующих охраны, создан новый раздел "Запрещенные для сбора полезные растения Московской области". В 1984 г. Исполнительным комитетом Московского областного и Московского городского Совета народных депутатов было принято решение "Об охране дико-растущих растений на территории г. Москвы и Московской области". Этим решением был запрещен сбор многих декоративных, лекарственных и редких растений, список которых был дан в приложении к постановлению. В новом разделе экспозиции высажены некоторые виды из числа таких растений.

С 1992 г. особое внимание уделяется созданию коллекции растений с ранне-весенними сроками цветения. Таких видов в настоящее время насчитывается 115, подавляющее большинство из них – лесные виды. 60% коллекции раздела "Декоративные растения" составляют устойчивые и высокоустойчивые в наших условиях растения, многие из которых дают самосев. Проводится работа по подбору видов, пригодных для городского озеленения, и определению оптимальных сочетаний растений с деревьями, кустарниками и поздноотрастающими многолетниками в парковых посадках. Все они должны обладать не только устойчивостью к нашим климатическим условиям, но и выдерживать усиленное антропогенное воздействие. По нашим наблюдениям, наиболее подходящим для посадок в городе являются растения с довольно мелкими и нестойкими в срезке цветками, в массе образующие красочные цветочные пятна в парковом ландшафте, но мало пригодные для сбора в букеты (*Anemone ranunculoides*, *A. nemorosa*, *Isopyron thalictroides*, *Hylomecon vernalis*, *Pachyphragma macrophylla*, *Euphorbia cyparissias*, *Dentaria quinquefolia*, *Asperula odorata*), и эфемероиды с легко обрывающимися при попытке выкопать клубнями и обильным самосевом (например, *Corydalis*).

В коллекции представлены редко выращиваемые в ботанических садах *Cyclamen abchasicum*, *Scilla autumnalis*, *Colchicum kesselringii*, *Saxifraga bronchialis*, *Orostachys spinosa*, скальные: папоротники (*Asplenium ruta-muraria*, *A. trichomanes*, *Polypodium vulgare*, *Cystopteris fragilis*) и даже плаунок (*Selaginella sibirica*).

На созданных в последние годы двух альпийских горках хорошо себя показали *Eryngium bourgatii* – высокодекоративное растение, дающее к тому же прекрасный материал для сухих аранжировок, *Symphandra hofmannii* – двухлетник, легко размножающийся самосевом, *Campanula punctata* – дальневосточный вид, *Genista sagittalis* – интересное для рокариев бобовое растение из Центральной Европы.

Экспозиция вызывает большой интерес у посетителей ботанического сада. Проводятся экскурсии для студентов-биологов различных вузов Москвы. Результаты многолетних наблюдений за известными и малоизвестными растениями природной флоры, сведения о полезных свойствах и применении в прошлом и настоящем, особенности агротехники легли в основу книги об их выращивании в парках, скверах и на приусадебных участках [6].

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Трулевич Н.В. Эколого-фитоценоотические основы интродукции растений. М.: Наука, 1991. 213 с.
2. Ворошилов В.Н. О принципах устройства экспозиции полезных растений природной флоры // Бюл. Гл. ботан. сада. 1951. Вып. 10. С. 38–42.
3. Ворошилов В.Н. О принципах классификации полезных растений // Там же. 1953. Вып. 16. С. 42–51.
4. Путеводитель по экспозициям отдела флоры Главного ботанического сада АН СССР. М.: Наука, 1981. 104 с.

5. Пономарева Е.Г., Курганская С.А., Детерлеева Н.Б. Цветущие в безмедосборные периоды интродуцированные растения и насекомые, их опыляющие // Бюл. Гл. ботан. сада. 1987. Вып. 145. С. 48–53.
6. Курганская С.А. Полезные травы и редкие цветы на садовом участке. М.: Наука, 1995. 128 с.

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

SUMMARY

Kurganskaya S.A., Konovalova T.Y. The exposition "Wild useful plants" in the Main Botanical Garden of Russian Academy of Sciences

The history and principles of establishment of "Wild useful plants" exposition in the Main Botanical Garden of RAS (Moscow) are reported about. Nowadays the exposition contents 561 plant species, including 32 tree species, 55 – shrubs, the others – perennial herbs.

УДК 061.75

© И.В. Белолопов, Ю.М. Мурдахаев,
Н.Ф. Русанов, Н.И. Штонда, 1997

К ПРАЗДНОВАНИЮ 100-ЛЕТИЯ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ АКАДЕМИКА АН РЕСПУБЛИКИ УЗБЕКИСТАН Ф.Н. РУСАНОВА

*И.В. Белолопов, Ю.М. Мурдахаев, Н.Ф. Русанов,
Н.И. Штонда*

В Ташкенте 7–8 октября 1996 г. была проведена Международная конференция "Интродукция и акклиматизация растений, пути рационального использования и воспроизводства растительных ресурсов", посвященная 100-летию со дня рождения академика Н.Ф. Русанова.

Федор Николаевич Русанов родился 29 мая 1895 г. в селе Каменка Челябинского уезда, где окончил сельское училище.

Любознательный мальчик с ранних лет проявлял интерес к природе. В школьные же годы посадил первое дерево, которое символично можно принять за начальную веху на его долгом и плодотворном пути ученого-интродуктора. Позже, будучи гимназистом, он собрал в окрестностях г. Кустаная гербарий из более чем 700 видов растений. Гербарий впоследствии был принят в БИН им. В.Л. Комарова и использован академиком Н.В. Павловым при написании флоры Центрального Казахстана.

Высшее образование, начатое в г. Перми в 1917 г., было завершено Ф.Н. Русановым лишь в 1927 г. в г. Омске, где он закончил Сибирский институт сельского хозяйства и лесоводства. В промежутке были годы службы в Красной Армии и учительство в школе.

Огромное влияние на формирование Ф.Н. Русанова как ученого-ботаника оказало участие в Казахстанской экспедиции АН СССР (1927–1928 гг.) под руководством М.М. Крашенинникова.

Дарование молодого ученого проявилось в исследовании флоры и растительных ресурсов малоизученных и труднодоступных в то время пустынных областях Устюрта, Мангышлака, Мугоджар, Кызылкумов и Чулийских гор. Природа этого сурового, но неотразимо красивого края очаровала Ф.Н., и он посвятил свою жизнь Средней Азии.

К проблемам Мангышлака Ф.Н. Русанов вернулся значительно позже, когда встал вопрос о создании там Ботанического сада. Прекрасно зная местные условия, Федор Николаевич внес значительный вклад в развитие озеленения и интродукционных работ в этом засушливом регионе.

Последующий период его научной деятельности (1929–1932 гг.) связан с работой в Институте новых лубяных культур в г. Москве. Длительные экспедиции по Юго-Восточному Казахстану, по Средней Азии и Кавказу (дельты Терека и Кубани) были посвящены изучению кендыря – растения, перспективного для получения прядильного и технического волокна, в котором нуждалась в то время текстильная промышленность страны.

Результаты этих исследований были отражены в 12 статьях и четырех монографиях, одна из которых "Дикорастущий кендырь Евразии" [1], была высоко оценена многими специалистами.

Работая с кендырем, Ф.Н. попутно начал собирать материал по тамариксам. Кандидатскую диссертацию он защитил в 1938 г. по совокупности научных трудов, а докторскую – в 1941 г. по среднеазиатским тамариксам. Его монография "Среднеазиатские тамариксы" [2] – образец неординарного подхода к вопросам систематики, критического пересмотра принятых представлений о численности видового состава и с четкими доказательствами гибридного происхождения некоторых видов. Смелость выводов вызвала неоднозначный резонанс среди ботаников-систематиков, отголоски которого и сейчас можно услышать на различных научных конференциях, посвященных вопросам гибридизации или систематики, что свидетельствует о нестареющей актуальности его исследований.

С 1934 г. у Ф.Н. начинается новый, важный этап в его жизни – он возглавляет ботанический сад Среднеазиатского государственного университета в Ташкенте, в котором в тот период в основном собирались различные полезные растения Узбекистана.

С приходом Ф.Н. Русанова начали разворачиваться работы по интродукции и акклиматизации растений. Вся его последующая жизнь до последнего дня была связана с этой проблемой – во имя обогащения природных растительных ресурсов Узбекистана.

С момента передачи ботанического сада в систему Академии наук (1943 г.) началась реализация идеи создания его на новом месте. Федор Николаевич собрал и изучил много литературы о существующих ботанических садах, старинных парках и усадьбах, созданных в различных частях мира. Полученная информация позволила ему отобрать все лучшее и рациональное для воплощения в жизнь новых методов решения проблемы "Интродукция и акклиматизация растений". Генеральный план ботанического сада был создан по его эскизам известным архитектором Узбекистана Ф.С. Сатадиновым.

С 1948 г. началась работа по накоплению посадочного материала для закладки ботанического сада на новой территории площадью в 80 га на окраине Ташкента по правому берегу р. Салар.

Всего за пять лет (1950–1955 гг.) было заложено пять экспозиций, представляющих североамериканскую, восточноазиатскую, дальневосточную и европейско-кавказскую дендрофлору. Чуть позже создавались систематический, биологический и другие участки. Тем самым был начат широкий интродукционный эксперимент, результаты которого используются сейчас для разработки научных основ строительства как ботанических садов, так и насаждений различного назначения в условиях жесткого климата Узбекистана.

Идея создания экспозиции дендрофлор по географическому признаку с размещением растений в пределах экспозиций по систематическому принципу на фоне защитных полос составила ботаническую сущность сада. Оригинальная конфигурация экспозиционных участков и удачное размещение экскурсионных дорог позволили на сравнительно небольшой площади представить значительную коллекцию экспонатов. Все это высоко оценивалось практически всеми специалистами, посетившими ботанический сад в различные годы.

Так, Э. Гиамс [3] в своей книге "Великие сады мира" ставит ботанический сад АН УзССР в Ташкенте в число ведущих центров по интродукции растений в Евразии.

К 1975 г. общий коллекционный фонд сада составил более 6 тыс. наименований растений, из которых на долю древесных растений приходилось более 2,5 тыс. Богатство коллекций сада получило широкую известность во всем мире. Талант Ф.Н. как руководителя этого сада, основателя и первого бессменного директора

проявился и в том, что в саду бы создан коллектив энтузиастов ботаников, которые на практике осуществляли идеи Ф.Н.

Обобщение первых результатов эксперимента интродукции показало, что исследования в этой области ботаники следует развивать в трех направлениях: разработка теории и методов интродукции, проведение селекционных работ как одного из методов акклиматизации растений и практическое использование растений-интродуцентов.

Успешная интродукция травянистых растений природной флоры Северной Америки из зоны прерий в условия резко континентального климата Ташкента позволила предложить Ф.Н. новый метод интродукции растений – метод идификаторов растительного покрова [4].

Этот метод правильнее считать методом выбора растений для интродукции. Действительно, идификаторы растительного покрова, обладая большой экологической лабильностью и высокой конкурентоспособностью могут быть успешно переселены в иные условия обитания.

Несомненным вкладом в науку является предложенный Ф.Н. метод интродукции растений родовыми комплексами [5].

Пример его практического применения – это работа Ф.Н. Русанова с родовыми комплексами боярышника [6], смородины, кизильника, розы [7], а также работы его учеников, исследования которых вошли в 14 томов издания "Дендрологии Узбекистана". Метод интродукции родовыми комплексами был признан на X международном конгрессе в Эдинбурге.

Всего с использованием метода родовых комплексов в саду были изучены растения, относящиеся к 1253 видам 80 родов, произрастающие в различных областях умеренной зоны.

Академик Н.В. Цицин [8], говоря о применении методов родовых комплексов для прогноза успешности интродукции пишет: "Метод родовых комплексов некоторые критики называют эмпирическим, но на наш взгляд, он имеет весьма ценные качества, так как только при сравнении родственных форм можно надежно определить амплитуду и направление изменчивости признаков, в том числе признака экологической приуроченности и пластичности, а это, конечно, важно для прогнозирования в интродукции" (с. 4). В настоящее время этот метод интродукции прочно завоевал признание во многих ботанических садах.

Ф.Н. успешно работал и в области экспериментальной систематики, например таких сложных полиморфных видов родов, как тамарикс, дуб, юкка, гибридные гибискусы.

Последние три десятилетия Ф.Н. успешно работал в области отдаленной гибридизации растений. Большое внимание при этом он уделял изучению внутривидового состава и разнообразия интродуцируемого родового комплекса, выявляя разнообразные формы, полезные для перспективных скрещиваний и последующих отборов высокодекоративных растений. Работы Ф.Н. по гибридизации и селекции видов рода Гибискус и Юкка при интродукции в резко континентальные условия г. Ташкента получили широкую известность и признание [9, 10].

Ф.Н. удалось путем длительной селекции (более 30 лет) вывести юкку с розовыми цветками и крупным соцветием. "Розовым чудом" окрестил это удивительное растение известный ботаник из Англии Мартин Рикс, посетивший ботанический сад АН УзССР и поместивший фотографию этого уникала в монографию "Декоративные многолетники", вышедшую в Лондоне в 1984 г. У гибридного гибискуса, выведенного Н.Ф., диаметр цветка достигает 28 см. Его гибридные гибискусы и юкки неоднократно получали золотые и серебряные медали на ежегодных выставках цветов в г. Эрфурте и на ВДНХ в г. Москве.

Ф.Н. много лет занимался селекцией и отбором форм дуба пирамидального, успев за свою жизнь проследить за растениями до третьего поколения. Отобранные формы дуба широко используются в озеленении Ташкента [11].

Используя свой богатый практический опыт в области интродукции растений, Ф.Н. вкладывал свой определенный смысл в научные термины "интродукция", "акклиматизация", "натурализация", "одомашнивание" и др. Он активно участвовал во всех научных дискуссиях по терминологии и выступал на различных конференциях и совещаниях, разъясняя свои представления об интродукции как ботанической проблеме, решение которой возможно лишь в комплексе и должно быть основано на эксперименте, связанном с изучением живого растения в тех или иных почвенно-климатических условиях. Теоретические предпосылки, вкладываемые им в понятие "акклиматизация", включают в себя процесс генетического формообразования, а гибридизация – один из методов его проявления. Творческая мысль Ф.Н. постоянно будоражила умы ботаников-интродукторов, вызвала многочисленные и бурные дискуссии по терминологии в области интродукции растений. Все это, конечно, способствовало развитию теоретических основ интродукции растений как особого раздела экспериментальной ботаники, в которой активную роль катализатора играли идеи и работы Ф.Н. В 1974 г. вышла книга "Теория и опыт переселения растений в условия Узбекистана" [12], где были обобщены его выступления и работы, посвященные этому вопросу. Основные положения данной публикации являются программными документами для многочисленных учеников и последователей школы Ф.Н. Русанова, занимающихся интродукцией растений как в Узбекистане, так и за его пределами.

Развитие зеленого строительства в Узбекистане всегда интересовало Федора Николаевича. Вопросы озеленения он решал как архитектор-ландшафтник, уделяя много внимания ассортименту как древесных, так и цветочно-декоративных растений. Его фундаментальные работы по интродукции в резко континентальных условиях Узбекистана существенно обогатили и значительно расширили ассортимент растений, применяемых в озеленении городов и населенных пунктов Узбекистана [11].

Аспект научной деятельности академика Ф.Н. Русанова был широк и весьма разнообразен. Считая одной из основных задач ботанического сада популяризацию биологических и экологических знаний о природе, он написал несколько путеводителей по саду.

Всего им опубликовано по разным направлениям около 200 работ, из которых около 50 по теоретическим вопросам, связанным с проблемой интродукции и акклиматизации растений.

Неутомимый путешественник, Ф.Н. организовал многочисленные экспедиции для поиска интересных растений по Средней Азии, Дальнему Востоку, Крыму и Кавказу. Он побывал в Китае и США, был в Индии, Чехословакии, Польше, Франции и отовсюду привозил целые коллекции семян для ботанического сада.

Ф.Н. Русанов принимал участие в различных международных дендрологических симпозиумах и конгрессах, в союзных и региональных совещаниях и конференциях.

Заслуги Ф.Н. были высоко оценены Республикой Узбекистан. Среди его наград пять орденов, несколько медалей, ему было присвоено звание заслуженного деятеля науки.

В 1956 г. Ф.Н. был избран членом-корреспондентом, а в 1966 г. – действительным членом АН УзССР.

Ф.Н. Русанов вел большую общественную работу. Он был почетным членом различных обществ, председателем Совета ботанических садов Среднеазиатского региона, научного совета по проблеме интродукции и акклиматизации в отделении химико-технологических и ботанических наук АН УзССР, членом Научно-проблемного совета по биологическим основам рационального использования, преобразования и охраны растительного мира, членом Президиума узбекского отделения ботанического общества, членом Президиума республиканского общества охраны природы. Неоднократно избирался депутатом районного и городского советов в Ташкенте.

Ф.Н. Русанов был всесторонне образованным человеком, любившим искусство, литературу, классическую музыку, он коллекционировал граммпластинки всех известных композиторов-классиков, писал немного маслом. Любил весенние цветы и различные небольшие изящные растения.

Своими аспирантами руководил мягко, ненавязчиво направляя их, но никогда ничего за них не делая. Если работа оказывалась не по силам и человек уходил, Ф.Н. в таких случаях говорил: "Наука – это бушующий океан и не каждый сможет приплыть к берегу". В период руководства аспирантом или соискателем никогда не ставил свою фамилию в статьях учеников и вообще не уважал коллективное соавторство.

Он был трудолюбив и унорен в достижении поставленной цели. Обладал даром убеждения, и это особенно проявлялось в период оформления и развития идеи создания ботанического сада на новой территории. Благодаря своей одержимости и убежденности в том, что создаваемый им ботанический сад будет одной из интереснейших достопримечательностей г. Ташкента, Ф.Н. смог в момент организации сада привлечь для оказания помощи строительству сада ряд государственных деятелей.

Он умел говорить образно и красиво, всегда призывал своих учеников учиться культуре речи и умел делать хорошие доклады. Любил физический труд, сам постоянно участвовал во всех массовых работах: посадках, вырубках, копке канала, различных субботниках.

Образ Федора Николаевича Русанова, отдавшего всю свою большую и яркую жизнь делу служения науке, никогда не изгладится из памяти многочисленных учеников и последователей, составляющих его научную школу.

В память о выдающемся ученом ботаническому саду присвоено имя академика АН УзССР Ф.Н. Русанова.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Русанов Ф.Н. Дикорастущий кендыть Евразии // Тр. Ин-та нов. луб. сырья. 1933. Т. 7, № 5.
2. Русанов Ф.Н. Среднеазиатские тамариксы. Ташкент: Изд-во АН УзССР, 1949. 157 с.
3. Huans E., MacQuinty W. (photografer). Great Botanical Garden of the World. 1969. Printed and bound in Italy.
4. Русанов Ф.Н. Новые методы интродукции растений // Бюл. Гл. ботан. сада. 1950. Вып. 7. С. 31–36.
5. Русанов Ф.Н. Метод родовых комплексов в интродукции растений и его дальнейшее развитие // Там же. 1971. Вып. 81. С. 15–20.
6. Русанов Ф.Н. Интродуцированные боярышники Ботанического сада АН УзССР // Дендрология Узбекистана. Ташкент: Фан, 1965. Т. 1. С. 8–255.
7. Русанов Ф.Н. Виды рода роза, интродуцированные в г. Ташкент // Дендрология Узбекистана. Ташкент: Фан, 1972. Т. 4. С. 5–195.
8. Цицин Н.В. О развитии поиска, испытания и введения в культуру хозяйственно ценных растений природной флоры // Бюл. Гл. ботан. сада. 1972. Вып. 83. С. 3–9.
9. Русанов Ф.Н. Первичная интродукция видов рода Юкка в Узбекистане. Ташкент: Изд-во АН УзССР, 1959. 110 с.
10. Русанов Ф.Н. Гибридные гибискусы, их выведение и культура. Ташкент: Изд-во АН УзССР, 1958. 67 с.
11. Русанов Ф.Н. Ведущий и перспективный ассортимент растений для озеленения реконструируемого г. Ташкента, УзССР. Ташкент: Фан, 1968. 14 с.
12. Русанов Ф.Н. Теория и опыт переселения растений в условия Узбекистана. Ташкент: Фан, 1974. 109 с.

Ботанический сад им. Ф.Н. Русанова АН Республики Узбекистан,
Ташкент

SUMMARY

Belolipov I.V., Murdakhaev Y.M., Rusanov N.F., Schtonda N.I. In commemoration of the centenary of the birthday of Academician Fedor N. Rusanov

In connection with the centenary of the birthday the biography of Fedor N. Rusanov, academician of Uzbekistan Academy of Sciences, one of the most outstanding botanists in the field of plant introduction is related. F.N. Rusanov – is known as geobotanist, taxonomist and creator of the Botanic Garden of Uzbekistan Academy of Sciences which is deservedly considered to be one of the chief centres of plant introduction.

УДК 061.75

ПАМЯТИ ВАЛЕРИЯ ИВАНОВИЧА НЕКРАСОВА

31 января 1996 г. на 73-м году жизни скончался доктор биологических наук профессор В.И. Некрасов.

Валерий Иванович Некрасов родился 4 ноября 1923 г. В 1941 г. окончив десятилетку, вчерашний школьник стал солдатом. Следующие пять лет он воевал, получил три ранения. Стал студентом в 1948 г. в возрасте 25 лет, имея за плечами нелегкий жизненный опыт.

В 1952 г., окончив Московский лесотехнический институт (ныне Московский университет леса), был зачислен в аспирантуру Института леса АН СССР.

Его дипломная работа была посвящена вопросам интродукции древесных растений, а кандидатская диссертация – предпосевной обработке семян древесных пород и ее влиянию на рост сеянцев.

Два эти научные направления – интродукция древесных растений и семеноведение – были главными в его исследованиях по всей дальнейшей научной деятельности.

В 1956 г. Валерий Иванович защитил диссертацию на соискание ученой степени кандидата биологических наук.

Четыре года он работал в лаборатории лесной селекции Института леса АН СССР. Аспирантура и работа в Институте леса, общение с такими выдающимися учеными, как В.Н. Сукачев, Л.Ф. Правдин, Е.Г. Минина, Н.В. Дылис, создали прочный фундамент для творческой работы, выработали вкус и привычку к систематическому труду, грамотной постановке задач, предварительному прогнозированию результатов и всестороннему анализу по их получению.

С 1960 г. В.И. Некрасов начал работать в отделе дендрологии Главного ботанического сада АН СССР, и с ним была связана вся его дальнейшая научная деятельность.

Здесь В.И. Некрасов нашел счастливое соответствие своих научных интересов главной тематике сада – интродукции растений. Свою работу в ГБС В.И. Некрасов начинал уже сложившимся специалистом по семеноведению, и естественным продолжением его исследований стало изучение семенного размножения интродуцированных растений, его значения для успеха интродукции.

Новое направление в области общего семеноведения – семеноведение интродуцируемых древесных растений, предложенное им, возникло на стыке теории интродукции, лесной селекции и семеноводства, популяционной генетики.

Важное место в исследованиях В.И. Некрасова занимала разработка методов определения жизнеспособности семян древесных растений, повышения их качества, а также способов их хранения и предпосевной подготовки. По инициативе Валерия Ивановича для анализа жизнеспособности семян была использована рентгенография. Им и его сотрудниками была модифицирована методика дешифрирования рентгенограмм семян для лиственных древесных растений. Эти исследования завершились

созданием официально утвержденного отраслевого стандарта, используемого сейчас лесными контрольно-семенными станциями страны.

Несколько исследований было посвящено значению качества пыльцы, сравнительному изучению формирования семян в разных условиях и экспериментальному испытанию потомства интродуцируемых растений.

Интродукция растений, по В.И. Некрасову, – это искусственная географическая изоляция группы особей определенной природной популяции. Отбор в ряде семенных поколений выполняет функцию формообразования, в чем и заключается эволюционное значение интродукции. В.И. Некрасов показал, что в результате микроэволюционного процесса адаптации интродуцированных растений к новым природно-климатическим условиям могут формироваться интродукционные популяции, эволюционирующие в процессе акклиматизации, которая возможна лишь при семенном размножении растений.

В 1969 г. В.И. Некрасову было присвоено звание старшего научного сотрудника, а в 1973 г. в Институте леса и древесины АН СССР он защитил докторскую диссертацию "Биологические основы размножения древесных растений при интродукции", ставшую вместе с монографией "Основы семеноведения древесных растений при интродукции" самым крупным обобщением его многолетних исследований. Вскоре после этого Валерий Иванович стал заведующим отделом мобилизации растительных ресурсов, переименованным в отдел семеноведения и мобилизации.

Изучение семенного размножения растений, сравнительное исследование растений разных генераций и различного происхождения способствовали возрастающему интересу В.И. Некрасова к вопросам генетики и привели к выводу о необходимости углубленного знания генетики специалистами в области лесоведения и интродукции. Однако самообразованию путем использования специальной литературы препятствует обилие терминологии, и для устранения этого В.И. Некрасов в соавторстве с С.Н. Нестеркиным и И.А. Смирновым задумал издание "Терминологического справочника по лесной генетике, селекции, семеноводству и интродукции в лесоведении". Над этой рукописью он работал до последних дней своей жизни. Публикация этого труда – долг друзей и коллег В.И. Некрасова перед его памятью.

Исследовательская деятельность была не единственным владом Валерия Ивановича в отечественную науку. Его всегда отличало стремление привлечь к решению изучаемых проблем широкий круг специалистов, обмениваться мнениями и идеями с коллегами, и единственным следствием этого стало его участие в работе Совета ботанических садов. В.И. Некрасовым и его единомышленниками была создана при СБС комиссия по семеноведению, которую он возглавил. Работа комиссии по единодушному мнению исследователей, занимавшихся семеноведением в ботанических садах, была весьма плодотворной. Объективное свидетельство этого – регулярно проводившиеся семинары-совещания и публикации тезисов и сборников докладов таких совещаний.

Еще один аспект деятельности В.И. Некрасова – его педагогическая работа. Под руководством Валерия Ивановича было подготовлено и защищено восемь диссертаций на соискание ученой степени кандидата биологических наук, а число консультаций и советов, помогавших молодым (и не очень молодым) коллегам в их научной работе, сосчитать невозможно. Признанием заслуг В.И. Некрасова в деле подготовки научных кадров было присвоение ему звания профессора.

В.И. Некрасов был очень активным членом ученого и диссертационного совета ГБС, а также диссертационного совета Московского университета леса, где, как и в ГБС, часто выступал оппонентом.

С Главным ботаническим садом РАН Некрасов был связан 36 лет, как раз половиной своей жизни. Он был председателем профкома и секретарем патбюро, ездил в экспедиции, участвовал в спортивных соревнованиях. И всегда вокруг него были люди. Как-то получалось, что он оказывался в центре событий, был душой

разнообразных мероприятий – от серьезных заседаний до веселых капустников.

Сотрудники и аспиранты ГБС, коллеги из других ботанических садов знали его как отзывчивого человека, всегда готового помочь словом и делом, инициатора многих начинаний, таких, например, как организация конкурса научных работ, ставших систематическими мероприятиями в жизни сада.

В экспедициях Валерий Иванович брался выполнять и делал любую работу: ставил палатки, разгружал машину, перекладывал гербарий, отмывал семена...

Он всегда горячо отстаивал свое мнение в спорах как научных, так и житейских, но умел признать правоту оппонента, коль скоро тот мог быть убедительным и хорошо аргументировал свою точку зрения.

Валерий Иванович Некрасов был принципиальным, порядочным и очень добрым человеком. Всем, кто знал его, будет трудно смириться с тем, что его нет среди живых.

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

SUMMARY

In commemoration of Valeriy I. Nekrasov

The article is dedicated to the memory of V.I. Nekrasov (1923–1996), Doctor of Biology, professor, one of the chief specialists of the Main Botanical Garden of RAS.

УДК 061.75

ПАМЯТИ ВЛАДИМИРА НИКОЛАЕВИЧА БЫЛОВА

15 апреля 1996 г. скоропостижно скончался Владимир Николаевич Былов, крупный ученый в области интродукции и селекции цветочно-декоративных растений, доктор биологических наук, член-корреспондент Российской академии сельскохозяйственных наук.

Владимир Николаевич Былов родился 14 марта 1918 г. в г. Москве в семье служащих. Отец его был врачом, а мать работала учительницей.

В 1936 г. после средней школы он поступил на учебу на агрономический факультет Московской сельскохозяйственной академии им. К.А. Тимирязева, которую окончил в 1941 г., получив диплом (с отличием) агронома-селекционера. Последний государственный экзамен В.Н. Былов сдал 22 июня 1941 г., а 9 июля надел военную форму курсанта Артиллерийской академии им. Ф.Э. Дзержинского. После окончания четырех месячных курсов в г. Москве был направлен в спецотделение академии, которую к этому времени передислоцировали в г. Самарканд. В марте 1942 г. в звании техника лейтенанта уехал на фронт, где находился до окончания Великой Отечественной войны, завершив свой боевой путь в звании гвардии капитана, освобождая Венгрию. За участие в боях В.Н. Былов награжден тремя орденами Красной Звезды и медалями "За победу над Германией в Великой Отечественной войне 1941–1945 гг." и "За взятие Будапешта". Позже ему был вручен орден Великой Отечественной войны первой степени.

В октябре 1946 г. он демобилизовался из армии и в 1947 г. поступил в аспирантуру Научно-исследовательского института зернового хозяйства Нечерноземной полосы (ст. Немчиновка Московской области), где его научным руководителем был академик Н.В. Цицин. В 1951 г. на заседании Ученого совета ТСХА В.Н. Былов защитил диссертацию на соискание ученой степени кандидата биологических наук по отдаленной гибридизации растений. После этого был направлен на работу в Монгольскую сельскохозяйственную экспедицию Академии наук СССР на должность научного сотрудника растениеводческого отряда для изучения древних очагов земледелия и возделываемых там сельскохозяйственных растений.

В 1952 г. по приглашению академика Н.В. Цицина В.Н. Былов пришел на работу в Главный ботанический сад АН СССР. С ботаническим садом тесно связана вся его дальнейшая жизнь – он был ученым секретарем (1952–1956 гг.), а с 1956 по 1988 г. – заведующим отделом цветоводства, в ГБС В.Н. Былов стал одним из ведущих ученых нашей страны в области декоративного садоводства и цветоводства.

За время работы в Главном ботаническом саду им совместно с сотрудниками созданы крупнейшие в стране коллекции цветочно-декоративных растений, насчитывающие свыше 8 тыс. видов и сортов. По ряду ведущих в цветоводстве культур (розы, тюльпаны, нарциссы, лилии, гладиолусы, пионы, ирисы) в коллекционных насаждениях представлены лучшие отечественные и зарубежные сорта, послужившие исходным материалом для создания коллекционных фондов многих ботанических садов, а также источником снабжения сортовым посадочным материалом опытных станций и питомников.

Коллективом отдела под его руководством созданы оригинальные экспозиции декоративных растений "Сад непрерывного цветения" (7,5 га), "Розарий" (2,5 га) и ряд других, принципы планировки которых и их ассортимент демонстрировались на ВДНХ СССР и используются специалистами по озеленению и ландшафтными архитекторами.

Итоги интродукционных исследований, выполненных В.Н. Быловым и коллективом сотрудников, обобщены в ряде крупных, имеющих теоретическое и практическое значение, работ: "Декоративные многолетники: Краткие итоги интродукции в Главном ботаническом саду АН СССР" (1960, 333 с.), "Розы: Итоги интродукции" (три издания – 1960, 359 с.; 1972, 304 с.; 1988, 440 с.), "Сирень: Краткие итоги интродукции" (1974, 120 с.), "Лучшие сорта цветочно-декоративных растений для приусадебного участка" (1968, 141 с.), "Сад непрерывного цветения: Альбом-справочник" (1979, 208 с.).

На основании многолетних исследований по интродукции и сортоизучению В.Н. Быловым разработана новая, более совершенная система сравнительной сортооценки декоративных растений по комплексу декоративных и хозяйственно-биологических признаков, которая легла в основу его докторской диссертации, защищенной в 1977 г. Эта система до сего времени используется в государственном сортоиспытании.

Совместно с Ассоциацией голландских цветоводов разработана современная технология выгонки в зимнее время луковичных растений (тюльпаны, нарциссы, гиацинты), значительно повышающая выход срезанных цветов высокого качества и позволяющая получать их в заранее планируемые сроки (январь, февраль, март, апрель, май). Технология получила широкое распространение в оранжерейных хозяйствах России. Существенным вкладом в увеличение числа выгоночных культур и их продуктивности явилась также разработанная в ГБС светокультура гладиолусов, роз, гвоздики и ксифиумов в закрытом грунте, дающая возможность иметь цветочную продукцию хорошего качества в нужные сроки.

Важное место в исследованиях В.Н. Былова занимала селекционная работа. Им внесен значительный вклад в селекцию декоративных растений. Помимо разработки ряда методических вопросов, при его непосредственном участии получены новые отечественные сорта роз – 6, сирени – 4, пионов – 8; гладиолусов – 4, флоксов – 5, корейских хризантем – 8. Созданные сорта характеризуются высокими декоративными

качествами и продуктивностью. Методом отдаленной гибридизации от скрещивания гладиолуса с ацидантерой получена группа гладиолусов, отличающаяся ароматом. По результатам научных исследований В.Н. Быловым опубликовано 150 работ, в том числе 15 монографий и брошюр.

В.Н. Былов осуществлял большую работу по подготовке научных кадров в области декоративного садоводства. Им подготовлено 18 кандидатов наук.

Много сил и времени он уделял научно-организационной и общественной работе. В течение долгих лет он входил в состав бюро Совета ботанических садов СССР, был членом редколлегий "Бюллетеня Главного ботанического сада", журналов "Цветоводство" и "Растительные ресурсы", являлся членом ученых советов ГБС и ТСХА, членом Пленума Госкомиссии по сортоиспытанию сельскохозяйственных растений и Технического совета МСХ СССР.

Большой вклад в ботаническую и сельскохозяйственную науки, активная научно-организационная и общественная работа В.Н. Былова стали основанием для избрания его в 1982 г. членом-корреспондентом ВАСХНИЛ. В связи с 250-летием Академии наук СССР он награжден орденом "Знак Почета". За достижения в области декоративного садоводства и цветоводства награжден Главвыставкомом ВДНХ 2 золотыми и 4 серебряными медалями.

В.Н. Былов прожил долгую, трудную и счастливую жизнь. Высокая гражданская позиция и ответственность отличали Владимира Николаевича. Он не был простым наблюдателем событий, происходящих в стране, а активным ее строителем и защитником, не оставался равнодушным к судьбам своего Отечества и болезненно переживал наступившие сейчас трудные времена как в целом для государства, так и для науки.

Владимир Николаевич Былов навсегда останется в нашей памяти принципиальным и ответственным человеком. Его долго будут помнить все, кто работал вместе с ним, кто обращался к нему за советом и поддержкой, кому довелось общаться с ним.

З.Е. Кузьмин

SUMMARY

In commemoration of Vladimir N. Bylov

The article is dedicated to the memory of V.N. Bylov (1918–1996), Doctor of Biology, Corresponding Member of Russian Academy of Agriculture, notable scientist in the field of introduction and selection of decorative flower plants, one of the oldest officials of the Main Botanical Garden of RAS.

СО Д Е Р Ж А Н И Е

Интродукция и акклиматизация

<i>Демидов А.С., Коровин С.Е.</i> Дидиеровые в коллекции Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН.....	3
<i>Тюрина Е.В.</i> Ритм сезонного развития и периодичность плодоношения горичника Морисона (<i>Peucedanum morisonii</i> Bess.) в условиях культуры	8
<i>Байкова Е.В.</i> Интродукция некоторых видов шалфея в Центральном Сибирском ботаническом саду	14
<i>Двораковская В.М.</i> Перспективность интродукции растений из различных флористических районов Дальнего Востока	24
<i>Ёзиев Л.Х.</i> Особенности формирования и качество семян интродуцированных древесных растений Южного Узбекистана	28

Флористика и систематика

<i>Скворцов А.К., Виноградова Ю.К.</i> Изменчивость <i>Leontodon hispidus</i> L. и конкурентные отношения между контрастными морфами этого вида	35
<i>Сагалаев В.А.</i> Луки флоры Нижнего Поволжья	41
<i>Швецов А.Н.</i> Конспект флоры г. Москвы	47

Физиология, биохимия

<i>Семихов В.Ф., Арефьева Л.П., Новожилова О.А.</i> Иммунохимические взаимоотношения злаков и двудольных	58
<i>Шахова Г.И., Возна Л.И., Соловьева Е.Н.</i> Использование разных форм цеолита в составе субстратов при выращивании тропических растений	65

Анатомия, морфология

<i>Михалевская О.Б., Костина В.Б.</i> Структура, развитие и силлептическое ветвление вегетативных побегов <i>Betula pendula</i> Roth	73
<i>Крамаренко Л.А.</i> Морфогенез генеративных почек абрикоса в Москве	80
<i>Костина М.В.</i> Морфологическое разнообразие годичных побегов у некоторых представителей рода <i>Prunus</i>	93
<i>Тарбаева В.М.</i> Строение семян растений семейства <i>Rododendraceae</i>	104
<i>Ворончихин В.В.</i> Анатомия и ультраструктура семенной кожуры некоторых представителей родов <i>Lathyrus</i> и <i>Orobus</i>	115
<i>Недолужко А.И.</i> Изменчивость мелкоцветковых хризантем, индуцированная гамма-излучением ...	127

Защита растений

<i>Талиева М.Н., Павленко Е.П.</i> Развитие возбудителя пероноспороза на поверхности листьев межвидовых гибридов лука	131
<i>Мишина Г.Н., Сережкина Г.В., Кондрашов В.Т., Аветисян Т.В.</i> Вертициллезный вилт облепихи в Ростовской области	137
<i>Шатило В.И., Шмыгля В.А., Видехина Е.Л., Дьякова Н.Л.</i> Применение аналога урацила (ДАДГТ) в оздоровлении георгины от вирусных болезней	144

Отдаленная гибридизация

<i>Белов В.И.</i> Селекция кормовых пшенично-пырейных гибридов на октоплоидном уровне	147
---	-----

Информация

<i>Хохряков А.П., Мазуренко М.Т.</i> III Международный конгресс "Дерево"	152
<i>Хохряков А.П., Жмылев Ю.П.</i> VI Международный симпозиум IOPB в Тромсё (ботанические впечатления)	156
<i>Хохряков А.П., Мазуренко М.Т., Пименов М.Г., Ключиков Е.В.</i> "Жизнь растений Юго-Западной Азии". IV симпозиум	161
<i>Морякина В.А., Кузнецова Н.П.</i> Международная конференция по охране окружающей среды	165
<i>Ганнибал Б.К., Медведева А.А.</i> Садово-парковые и ботанические объекты островного Коневского монастыря на Ладoge	167
<i>Курганская С.А., Коновалова Т.Ю.</i> Экспозиция "Дикорастущие полезные растения" в Главном ботаническом саду РАН	174

Юбилей и даты

<i>Белолопов И.В., Мурдахаев Ю.М., Русанов Н.Ф., Штонда Н.И.</i> К празднованию 100-летия со дня рождения академика АН Республики Узбекистан Ф.Н. Русанова	178
--	-----

Потери науки

Памяти Валерия Ивановича Некрасова	183
Памяти Владимира Николаевича Былова	185

CONTENTS

Introduction and acclimatization

<i>Demidov A.S., Korovin S.E.</i> Didiereaceae in collection of the Main Botanical Garden named after N.V. Tsitsin of Russian Academy of Sciences	3
<i>Tyurina E.V.</i> Seasonal development and fruiting periodicity of <i>Peucedanum morisonii</i> Bess. in culture	8
<i>Baikova E.V.</i> Introduction of some species of <i>Salvia</i> at the Central Siberian Botanical Garden	14
<i>Dvorakovskaya V.M.</i> Prospects of introduction from some floristic regions of Far East	24
<i>Eziev L.Kh.</i> Peculiarities of seed formation and seed quality of woody plants introduced in Southern Uzbekistan	28

Floristics and taxonomy

<i>Skvortsov A.K., Vinogradova Y.K.</i> Variability of <i>Leontodon hispidus</i> L. and competitive relations between its contrasting morphs	35
<i>Sagalaev V.A.</i> Onions of the Lower Volga Region flora	41
<i>Shwetsov A.N.</i> The synopsis of the flora in the area of Moscow	47

Physiology, biochemistry

<i>Semikhov V.F., Arefyeva L.P., Novozhilova O.A.</i> On immunochemical relationships of grasses with dicotyledons	58
<i>Shakhova G.I., Vozna L.I., Solovyeva E.N.</i> The application of different forms of zeolite in substratum compositions in tropical plant cultivation	65

Anatomy, morphology

<i>Mikhalevskaya O.B., Kostina V.B.</i> Structure, development and silleptic branching of vegetative shoots in <i>Betula pendula</i> Roth	73
<i>Kramarenko L.A.</i> Morphogenesis of generative buds of apricot in Moscow	80
<i>Kostina M.V.</i> Morphological diversity of annual shoots in some species of genus <i>Prunus</i>	93
<i>Tarbaeva V.M.</i> Structure of seeds and seed coat of species from Podocarpaceae family	104
<i>Voronchikhin V.V.</i> Anatomy and ultrastructure of seed coat of some species of genera <i>Lathyrus</i> and <i>Orobus</i>	115
<i>Nedoluzhko A.I.</i> Gamma-induced variability of small-flowered chrysanthemums	127

Plant protection

<i>Talieva M.N., Pavlenko E.P.</i> Development of peronosporosis pathogene at leaf surface of onion interspecific hybrids	131
<i>Mishina G.N., Serezhkina G.V., Kondrashov V.T., Avetisyan T.V.</i> Verticilliosal wilt of sea-buckthorn in Rostov province	137
<i>Shatilo V.I., Shmyglya V.A., Videchina E.L., Dyakova N.L.</i> The use of chemotherapy of virusess in <i>Dahlia</i>	144

Distant hybridization

<i>Belov V.I.</i> Selection of fodder wheat-couch grass hybrids at octoploid level	147
--	-----

Information

<i>Khokhryakov A.P., Mazurenko M.T.</i> The III International Congress "Tree"	152
<i>Khokhryakov A.P., Zmylev Y.P.</i> The VI International symposium of IOPB at Tromsø	156
<i>Khokhryakov A.P., Mazurenko M.T., Pimenov M.G., Kluykov E.V.</i> "Existance of plants of South-West Asia". IV Symposium	161

<i>Moryakina V.A., Kuznetsova N.P.</i> The International conference of environmental protection	165
<i>Gannibal B.K., Medvedeva A.A.</i> Landscape and botanical object of the insular Konevets Monastery at lake Ladoga	167
<i>Kurganskaya S.A., Konvalova T.Y.</i> The exposition "Wild useful plants" in the Main Botanical Garden of Russian Academy of Sciences	174

Jubilees and dates

<i>Belolipov I.V., Murdakhaev Y.M., Rusanov N.F., Schtonda N.I.</i> In commemoration of the centenary of the birthday of Academician Fedor N. Rusanov	178
---	-----

Obituary

In commemoration of Valery I. Nekrasov	183
In commemoration of Vladimir N. Bylov	185

Научное издание

**Бюллетень
Главного ботанического сада**

Выпуск 174

Утверждено к печати
Ученым советом
Главного ботанического сада
им. Н.В. Цицина
Российской академии наук

Заведующая редакцией
"Наука – биология, химия"
Е.В. Тихомирова

Редактор *Г.П. Панова*
Художественный редактор *В.Ю. Яковлев*
Технический редактор *Т.А. Резникова*
Корректоры *Н.Л. Голубцова, А.В. Морозова, Е.Л. Сысоева*

Набор и верстка выполнены в издательстве
на компьютерной технике

ЛР № 020297 от 27.11.1991

Подписано к печати 24.03.97. Формат 70×100 1/16
Гарнитура Таймс. Печать офсетная
Усл.печ.л. 15,6. Усл.кр.-отт. 15,8. Уч.-изд.л. 18,6
Тип. зак. 157.

Издательство "Наука"
117864 ГСП-7, Москва В-485, Профсоюзная ул., 90

Санкт-Петербургская типография № 1 РАН
199034, Санкт-Петербург В-34, 9-я линия, 12