



БЮЛЛЕТЕНЬ

ГЛАВНОГО

БОТАНИЧЕСКОГО

САДА

Выпуск
177

«НАУКА»



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



БЮЛЛЕТЕНЬ
ГЛАВНОГО
БОТАНИЧЕСКОГО
САДА

Выпуск

177



МОСКВА «НАУКА» 1999

УДК 58(06)
ББК 28.5
Б 98

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 *Ю.Н. Горбунов*
кандидат биологических наук *Е.Н. Зайцева*

Бюллетень Главного ботанического сада. Вып. 177. – М.: Наука, 1999 – 165 с.; ил.
ISBN 5-02-004496-2

В выпуске, посвященном 100-летию со дня рождения академика Н.В. Цицина и 50-летию издания "Бюллетеня ГБС", помимо юбилейных материалов, помещены статьи о результатах интродукции клена, жимолости, наперстянки в Москве, о систематике рода *Scorzonera*, очерк сосудистой флоры Северной Норвегии, о таксономии и биоэкологии гирканского колокольчика и водяного ореха. Изучены популяции башмачка в Подмоскowie, ладьяна – в Мурманской области и черемши – на Западном Алтае, анатомия и морфология различных видов калины, дальневосточных орхидных и ежевики в Аджарии. Помещены также материалы по озеленению, защите растений, отдаленной гибридизации, статья к 90-летию со дня рождения д.б.н. В.Н. Ворошилова и очерк памяти д.б.н. А.П. Хохрякова.

Темплан 98-II-N 246

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. *Y.N. Gorbunov*, Cand. Bio. Sci. *E.N. Zaitseva*

Bulletin of the Main Botanical Garden. Is. 177. – Moscow: Nauka, 1999. – 165 p.; il.
ISBN 5-02-004496-2

The issue dedicated to the centenary of academician N.V. Tsitsin's birth and to the 50th anniversary of edition "Bulletin of the Main Botanical Garden". Besides the jubilee materials the issue presents the papers on the results of maple, honeysuckle and foxglove introduction in Moscow, on taxonomy of the genera *Scorzonera* and *Trapa*, on taxonomy and bioecology of *Campanula odontosepala* Boiss. and the survey of vascular flora of Northern Norway. The populations of *Cypripedium calceolus* L. in the Moscow Province and *Allium microdactylon* in West Altai were studied. The data on anatomy and morphology of various species of the genus *Viburnum*, Far-Eastern orchids and Adzharian bramble are also presented. The issue contents the papers on horticulture, plant protection, remote hybridization, the materials on 90-th anniversary of Doctor of Biology V.N. Voroschilov's birth and the obituary notice of Doctor of Biology A.P. Khokhryakov.

ISBN 5-02-004496-2

© Издательство "Наука",
Российская академия наук, 1999

ЮБИЛЕЙНЫЙ ВЫПУСК
“БЮЛЛЕТЕНЯ ГЛАВНОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА”
ПОСВЯЩЕН 100-ЛЕТИЮ
СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ АКАДЕМИКА Н.В. ЦИЦИНА
И 50-ЛЕТИЮ ИЗДАНИЯ
“БЮЛЛЕТЕНЯ ГЛАВНОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА”

УДК 061.75

НИКОЛАЙ ВАСИЛЬЕВИЧ ЦИЦИН
(к 100-летию со дня рождения)

18 декабря 1998 г. исполнилось 100 лет со дня рождения академика Н.В. Цицина – выдающегося ученого-биолога, ботаника и селекционера, основателя и первого директора Главного ботанического сада.

Н.В. Цицин родился в г. Саратове. После окончания рабфака в 1923 г. он поступает в Саратовский государственный институт сельского хозяйства и мелиорации. Успешно закончив его, он работает на Саратовской сельскохозяйственной опытной станции сначала практикантом, затем лаборантом, потом научным сотрудником. В это время на станции работали такие выдающиеся ученые, как Г.К. Мейстер, А.П. Шехурдин, Н.М. Тулайков и др., общение с которыми обогатило молодого специалиста. Именно здесь, на саратовской земле, он начал свои работы по отдаленной гибридизации растений, главным образом хлебных злаков, и этому направлению исследований остался верным всю жизнь.

Поставив задачу создать принципиально новые растения и формы пшеницы с более высокой по сравнению с существующими сортами жизнестойкостью, очень высокой зимостойкостью (а по возможности даже многолетностью), устойчивостью к экстремальным условиям среды, к засухе, иммунитетом, в том числе к наиболее вредоносным патогенам, большой экологической пластичностью, обильным плодоношением, и все это в сочетании с высокими пищевыми и мукомольно-хлебопекарными качествами зерна пшеницы. Н.В. Цицин выбрал для скрещивания с ней многолетний дикорастущий злак пырей потому, что он обладает многими из перечисленных признаков.

Первые попытки скрестить пшеницу с пыреем ползучим [Агрорупон герпс (L.) Beauv.] были неудачны. В дальнейшем было установлено, что этот вид пырея не скрещивается с пшеницей. Однако эксперименты продолжались, и в 1930 г., проводя работы в совхозе “Гигант” (Северный Кавказ), где Н.В. Цицин находился в командировке, он впервые получил гибридные семена от скрещивания мягкой яровой пшеницы Лютеценс-62, с пыреем сизым [A. glaucum (Desf. ex DC.) Roem. et Schult.]. Этот успех послужил мощным стимулом для работ по отдаленной гибридизации зерновых злаков не только у нас в стране, но и во всем мире.

Последующие 7 лет (с 1931 по 1937 гг.) ознаменованы буквально прорывом в экспериментальной деятельности Н.В. Цицина. В этот период он работает на Омской зональной опытной станции где руководит лабораторией пшенично-пырейных гибридов, затем отделом селекции. Кроме того, он заведует кафедрой селекции, генетики и семеноводства полевых культур в Омской сельскохозяйственном институте им. С.М. Кирова.



Академик Н.В. Цицин

Здесь Н.В. Цициным получены межродовые гибриды от скрещивания основных видов пшеницы: мягкой – *Triticum aestivum* L., твердой – *T. durum* Desf. и некоторых других с пятью видами пырея – *Agropyron glaucum.*, *A. elongatum* (Host) Beauv., *A. trichophorum* (Link) K. Richt., *A. junceum* (L.) Beauv., *A. repens*. В 1934 г. созданы уникальные плодовые многолетние пшенично-пырейные гибриды. Эти работы вызвали необычайный интерес ученых. В 1935 г. вышла книга Н.В. Цицина “Проблема озимых и многолетних пшениц”, в которой изложены полученные им к тому времени результаты по отдаленной гибридизации пшеницы с пыреем и дано теоретическое обоснование создания многолетней пшеницы. После выхода этой книги имя Н.В. Цицина стало известно не только отечественной, но и мировой научной общественности. Большой интерес к работам Н.В. Цицина проявил Н.В. Вавилов, который в 1936 г. организовал специальную выездную сессию ВАСХНИЛ в Омске для детального ознакомления с работами по пшенично-пырейным гибридам.

В 1936 г. за цикл работ по отдаленной гибридизации пшеницы с пыреем Н.В. Цицину была присуждена ученая степень доктора сельскохозяйственных наук без защиты диссертации. В 1937 г. Омская опытная станция при участии Н.В. Цицина была пре-

образована в Сибирский научно-исследовательский институт зернового хозяйства (СибНИИЗХОЗ), который он возглавил.

В 1938 г. Н.В. Цицин переезжает в Мосюву и продолжает интенсивно работать по проблеме отдаленной гибридизации растений на экспериментальной базе АН СССР Горки Ленинские. В том же году он назначается директором Всесоюзной сельскохозяйственной выставки (ВСХВ) и председателем Госкомиссии по сортоиспытанию сельскохозяйственных культур.

В 1938 г. Н.В. Цицин был избран академиком ВАСХНИЛ и назначен ее вице-президентом, а в 1939 г. – действительным членом Академии наук СССР. С 1940 г. по сентябрь 1949 г. – он директор Зонального института зернового хозяйства нечерноземной зоны (ст. Немчиновка Московской области), где также возглавляет лабораторию пшенично-пырейных гибридов.

В этот период были созданы сорта озимых пшенично-пырейных гибридов – ППГ-599 и ППГ-186 (совместно с Г.Д. Лапченко), районированных в Нечерноземной зоне, НППГ-1 (совместно с Ф.Д. Крыжановским), районированный в Латвийской ССР, яровой сорт ППГ-22850, районированный в Киргизской ССР, и многолетняя пшеница М-2. Впервые были получены новые межродовые пшенично-элимусные, ржано-пырейные и другие гибриды.

В 1945 г. правительство принимает решение о создании Главного ботанического сада АН СССР, руководство работой по проектированию и строительству которого поручается Н.В. Цицину. С этим учреждением – его основным детищем – были связаны вся дальнейшая жизнь и научная деятельность Николая Васильевича.

Как у многих других прогрессивных ученых того времени, в размеренную, наполненную творческими исканиями и административными заботами жизнь ворвалась августовская сессия ВАСХНИЛ 1948 г. За солидарность с прогрессивными учеными и прямую помощь некоторым из них, за взгляды на развитие биологической науки в СССР, противоречащие Т.Д. Лысенко, Н.В. Цицин был смещен со всех своих должностей, отстранен от руководства Зональным институтом зернового хозяйства нечерноземной зоны, и лишен своего селекционного материала по пшенично-пырейным и другим отдаленным гибридам.

С 1949 г. в течение нескольких лет он продолжает исследования по отдаленной гибридизации в очень ограниченном масштабе на небольшом участке на территории Главного ботанического сада АН СССР и скоро восстанавливает материал и создает ряд новых сортов на основе новых отдаленных гибридов. Требовались большие земельные массивы для окончательного испытания и размножения новых сортов.

Ценою огромных усилий Н.В. Цицин добился разрешения на организацию в Казахстане опорного пункта ГБС АН СССР с целью выделения и испытания сортов яровых пшенично-пырейных гибридов, главным образом для осваиваемых тогда целинных земель, и созданные им сорта “пошли на освоение целины”, зарекомендовав там себя с лучшей стороны. Вскоре (в 1953 г.) для расширения работ по отдаленной гибридизации в условиях, близких к реальному сельскохозяйственному производству, было создано научно-экспериментальное хозяйство “Снегири” – филиал ГБС АН СССР, находящийся в 50 км от Москвы, где стали проводиться работы по отдаленной гибридизации уже не только растений, но и животных.

Н.В. Цицин внес большой вклад в теорию и практику отдаленной гибридизации растений, в разработку фундаментальных проблем биологии на основе экспериментальной отдаленной гибридизации. Оригинальные методические приемы и принципы подбора пар при скрещивании филогенетически далеких родов и видов растений, теоретическое обоснование процессов видо- и формообразования в потомстве различных отдаленных гибридов, особенно между культурными и дикорастущими растениями, создание ценных для науки и практики форм, видов, сортов – вот далеко не полный пе-

речь вклада Н.В. Цицина в развитие работ по отдаленной гибридизации, получивших широкое признание как научной общественности, так и работников сельскохозяйственного производства.

Экспериментальным путем был создан 56-хромосомный вид пшеницы *Triticum agropyrotriticum* Cicin с двумя подвидами: *ssp. pereenne* Cicin (многолетняя пшеница) и *ssp. submittans* Cicin (зернокармливая или отрастающая пшеница). Установлена геномная структура вида. Показано, что к 42 хромосомам пшеницы добавлено 14 хромосом пырея. Пырейные хромосомы обуславливают у растений данного вида ряд морфофизиологических признаков, которые выходят за видовые рамки мягкой пшеницы. Растения нового вида обладают генетически детерминированной многолетностью. В полевых условиях они могут расти без пересева два-три года, особенно в южных регионах. В средней полосе после каждой зимовки происходит некоторое изреживание посевов. Первую после посева зиму растения данного вида переносят не только лучше любого озимого сорта пшеницы, но даже превосходят в этом отношении озимую рожь, которая считается эталоном зимостойкости среди озимых зерновых злаков.

В ходе изучения формообразовательного процесса выделено 18 разновидностей *T. agropyrotriticum*, 6 разновидностей *T. aestivum*, характеризующихся ветвистым колосом, зеленым либо коричневым зерном и другими признаками, не характерными для мягкой пшеницы.

Выведены сорта многолетней и зернокармливающей пшеницы. Один из них 'Отрастающая-38' был районирован в Липецкой, Горьковской и Белгородской областях. Еще три сорта проходят госсортоиспытания. Все они обладают одной, не характерной для обычной пшеницы особенностью, – отрастать после скашивания, что позволяет делать по два-три укоса вегетативной массы за сезон, а суммарный урожай ее достигает 600 ц/га и более. По урожаю зерна многолетние и зернокармливающие сорта еще пока уступают обычной озимой пшенице, однако уже конкурируют с сортами яровой, давая в благоприятные годы до 40 ц/га и более высокобелкового зерна.

На основании беккрасса пшенично-пырейных гибридов на мягкую пшеницу и последующих различных схем гибридизации и отбора создана серия сортов пшенично-го типа (42-хромосомных), среди них озимые ППГ, такие как ППГ-599, ППГ-186, ППГ-1, ППГ-48, Снегиревская-391, Снегиревская-397, ППГ-374, ППГ-373, ППГ-29, Снегиревка, Истринка и др. Многие из них высокоурожайны, зимостойки, болезнестойчивы (в частности, к ржавчине и головне) и характеризуются высокими мукомольно-хлебопекарными качествами. Велась большая работа по созданию и яровых ППГ пшенично-го типа (в основном для регионов Алтая и Сибири). Можно отметить такие сорта, как ППГ-56, ППГ-172, ППГ-173, Восток, Грекум-114, Радуга, Истра, Ботаническая, Ботаническая-2, Ботаническая-3 и др.

Работа по скрещиванию пшеницы и ржи, начатая при Н.В. Цицине, привела к получению высокопродуктивных (до 90 ц/га зерна и до 700 ц/га зеленой массы) сортов тритикале зернового и кормового направления, а также сортов озимой тетраплоидной ржи. Районированы по Средневолжскому региону сорт тритикале Снегиревский зернокармливающей и Центральному – Снегиревский-699, причем последний признан стандартом. Сорт тетраплоидной ржи Старт был районирован в Рязанской области. Создан также новый вид ветвистого колоса ржи – *Secale ramosum* Cicin. На основе гибридизации ржи и пырея получены формы ржи с высоким (как у пырея) содержанием вязной клейковины. Развитие этих работ может способствовать получению сортов ржи с высокими хлебопекарными качествами, тогда как из зерна обычной ржи хлеб получается низкого качества (расплывчатый, не пористый). Если учесть, что рожь значительно более зимостойка, чем озимая пшеница, ее посевы могут давать устойчивые урожаи и высококачественное продовольственное зерно далеко на востоке страны.

Н.В. Цицин не ограничивал свои работы только гибридизацией пшеницы с пыреем и рожью. Он и его ученики впервые в мире получили также пшенично-элимные и ячменно-элимусные гибриды, созданы перспективные для селекции неполные 42-хромосомные пшенично-элимусные (или пшенично-колосняковые) амфидиплоиды: АД-98, АД-99, АД-101 и др., имеющие большой колос и крупные зерна, число которых в колосе достигает 90–120, гибриды сливы с алычей, которые прекрасно зимуют не только в Подмоскowie, но даже на Алтае, и обладают лучшими качествами обоих родителей; гибриды травянистого табака *Nicotiana glauca* с древесным *N. glauca*. Созданы уникальные в декоративном отношении формы табака садового, некоторые сорта которого районированы; гибриды томатов с цифомандрой (районирован сорт Рубин). Впервые выведены уникальные гибриды черно-пестрой породы скота с азербайджанским, кубинским, индийским, новозеландским зебу и создана в Снегирях (Подмоскowie) племенная ферма гибридного зебувидного скота, обладающего повышенной жирно- и белковомолочностью и устойчивого к наиболее вредоносным патогенам, в частности к бичу современного скотоводства – лейкозу.

Созданный обширный фонд гибридного коллекционного материала ценен не только для селекции настоящего, но и будущего.

Кроме работ по отдаленной гибридизации и селекции растений, Н.В. Цицин внес большой вклад в развитие теоретических основ интродукции и акклиматизации, репродукции, охраны редких и исчезающих видов растений.

Под непосредственным руководством и при активном участии Н.В. Цицина создан Главный ботанический сад АН СССР – крупнейший в Европе. Коллекции ГБС, насчитывающие более 9500 видов и около 9300 сортов растений, являются прекрасной экспериментальной базой для научной и просветительской работы.

Сад стал одним из ведущих научно-исследовательских учреждений, решающих фундаментальные вопросы экспериментальной ботаники.

Одновременно с широкомасштабными научными исследованиями Н.В. Цицин вел разностороннюю научно-организационную работу. По его инициативе и при непосредственном участии в 1952 г. был организован Совет ботанических садов СССР, который объединял и координировал деятельность всех ботанических садов страны. Н.В. Цицин был бессменным председателем этого Совета до конца своих дней. Кроме того, он был членом Научного совета по проблемам генетики и селекции при Президиуме Академии наук СССР, членом Бюро Отделения общей биологии АН СССР, членом президиума Всесоюзной академии сельскохозяйственных наук им. В.И. Ленина, вице-президентом Всесоюзного общества генетиков и селекционеров, членом Высшей аттестационной комиссии, членом Комитета по присуждению Ленинских и Государственных премий СССР за лучшие работы по сельскому хозяйству, членом редакционных коллегий многих книг и журналов, ответственным редактором “Бюллетеня Главного ботанического сада”.

Н.В. Цицин опубликовал свыше 400 научных работ, среди которых много фундаментальных трудов, в том числе монографий. Результаты его научной деятельности, особенно по отдаленной гибридизации имеют международное значение и принесли славу отечественной науке.

Н.В. Цицин пользовался огромным уважением за рубежом. Он был почетным членом Румынской академии наук, Академии сельскохозяйственных наук Чехословакии, членом-корреспондентом Академии сельскохозяйственных наук ГДР, иностранным членом академии естествоиспытателей “Леопольдина”, Академии наук ГДР, Венгерской академии наук, членом Сербской академии наук и искусств, ему присуждена степень почетного доктора наук Йенского университета им. Ф. Шиллера (ГДР). В 1969 г. в г. Сياتле (США) Н.В. Цицин был избран президентом Международной ассоциации ботанических садов (МАБС) – центра международного сотрудничества и обмена опытом ботанических садов и арборетумов мира. Междуна-

родное признание заслуг Н.В. Цицина в области генетики и селекции выразилось в избрании его президентом XIV Международного генетического конгресса, проходившего в Москве в 1978 г.

Необходимо отметить, что с Н.В. Цициным было очень приятно общаться. Внимательный и доброжелательный человек, прекрасный рассказчик, он притягивал к себе людей, располагал к непринужденной беседе. Он был превосходным докладчиком. О своих работах говорил увлеченно и убедительно, приводя многие интересные примеры из практики. Он обладал тонким юмором и наблюдательностью, имел много друзей как среди биологов, так и среди крупных ученых других специальностей, деятелей культуры и искусства. Разносторонняя одаренность его проявилась также и в том, что он хорошо рисовал, писал стихи, любил музыку, замечательно пел, особенно хорошо исполнял старинные романсы, разбирался в архитектуре. Его многогранный природный дар и художественный вкус особенно ярко проявились при проектировании и строительстве Всесоюзной сельскохозяйственной выставки и Главного ботанического сада АН СССР.

Правительство по достоинству оценило заслуги Н.В. Цицина. Ему дважды присвоено звание Героя Социалистического Труда, он был лауреатом Ленинской и Государственной премий, кавалером семи орденов Ленина, орденов Октябрьской Революции и Трудового Красного Знамени, многочисленных медалей СССР, а также наград иностранных государств. Он избирался депутатом Верховного Совета СССР нескольких созывов. В Саратове на родине Н.В. Цицина установлен бронзовый бюст в ознаменование его трудовых заслуг.

Н.В. Цицин относился к тем людям, которых окружающие оценивают в полной мере лишь после их ухода, причем с годами чувство утраты обостряется.

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

Редколлегия

SUMMARY

Nikolai Vasiljevich Tsitsin (Centennial Birthday anniversary)

The paper traces the formation of career of academician N.V. Tsitsin, outstanding botanist, geneticist, selectionist, the founder and the first director of the Main Botanical Garden. The principal directions of his many-sided activities are given.

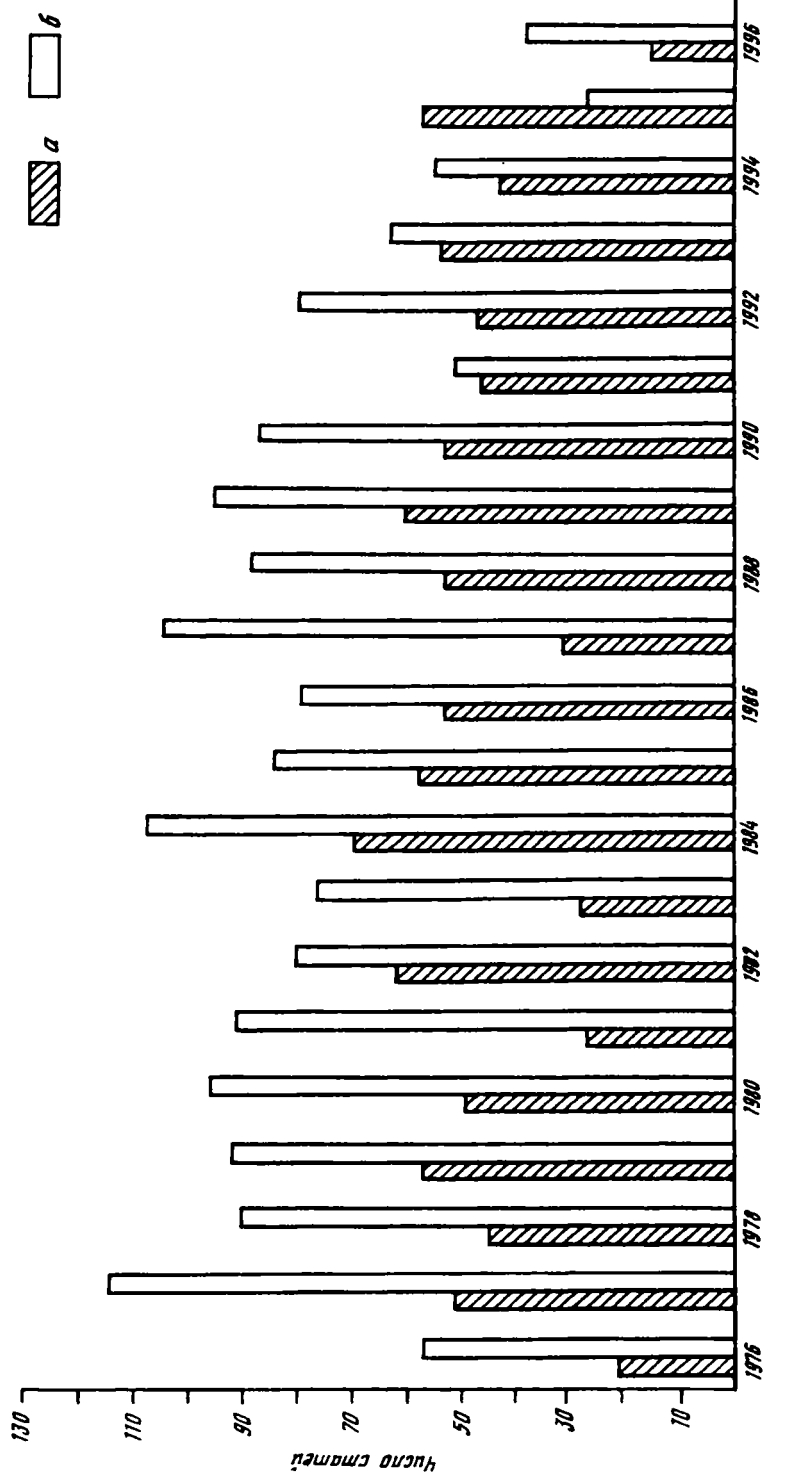
“БЮЛЛЕТЕНЮ ГЛАВНОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА” – 50 ЛЕТ

В 1998 г. исполнилось 50 лет со дня основания “Бюллетеня Главного ботанического сада”, первый выпуск которого увидел свет в 1948 г.

“Бюллетень ГБС” был задуман как печатный орган, отражающий результаты деятельности ботанических садов страны, и был призван содействовать их единению и координации научных исследований.

После 1952 г., когда был учрежден Совет ботанических садов СССР, “Бюллетень ГБС” стал официальным и единственным печатным органом всех ботанических садов страны, каковым он остался и по сей день. На его страницах публикуются труды научных сотрудников ботанических садов, ботанических институтов, университетов, научно-исследовательских институтов биологического профиля, а также сельскохозяйственных и педагогических институтов, опытных станций.

До 1972 г. ежегодно выходило в свет от 3 до 5 выпусков “Бюллетеня ГБС”, в период с 1972–1992 гг. – по 4 выпуска, а начиная с 1993 г. по настоящее время – по 2 вы-



Соотношение авторского состава статей в "Бюллетене ГБС" за 1976–1998 гг.
 а – статьи сотрудников ГБС, б – других учреждений

пуска. Всего за 50 лет вышли в свет 177 выпусков общим объемом 1825 п.л., в которых опубликовано примерно 4300 статей научных сотрудников из ботанических учреждений России, практически всех республик бывшего СССР, а также из США, Великобритании, Италии, Дании, Швеции, Польши, Болгарии, Венгрии, Чехии, Словакии, Бангладеш и др. стран.

Анализ авторского состава “Бюллетеня ГБС” за последние 20 лет показывает (см. рисунок), что примерно половина статей написана сотрудниками Главного ботанического сада, другая половина – сотрудниками других ботанических учреждений России, стран СНГ и различных зарубежных стран.

“Бюллетень Главного ботанического сада” рассылается в 24 организации в пределах Российской Федерации, в 11 стран СНГ (20 организаций), в 16 зарубежных стран (26 организаций), включая США, Германию, Австрию, Испанию, Японию, Китай, Чехию, Румынию, Польшу и др.

Ведущая рубрика “Бюллетеня ГБС” – “Интродукция и акклиматизация” отражает одно из основных направлений научных исследований ботанических садов. Именно здесь опубликованы работы ведущих ученых страны, разрабатывающих теорию и методы интродукции (М.В. Культиасов, Ф.Н. Русанов, К.А. Соболевская, Н.В. Цицин, Н.А. Базилевская, П.И. Лапин и многие другие). Помимо теоретических, опубликовано множество статей, в которых подведены итоги интродукции как групп, родовых комплексов, так и отдельных видов растений в различных регионах, изучена реакция интродуцированных растений на новые условия, выявлены лимитирующие факторы, препятствующие нормальному росту и развитию и предложены меры по их преодолению.

Рубрика “Охрана растительного мира” отражает поиски в решении актуальной проблемы охраны природы, сохранения биологического разнообразия. Так, 95-й выпуск “Бюллетеня” целиком посвящен материалам специализированной сессии Совета ботанических садов, на которой обсуждались проблемы охраны растительного мира. Важное место занимает эта рубрика и в 100-м выпуске, где опубликованы материалы Пленарной сессии Международной ассоциации ботанических садов. Здесь опубликованы статьи о результатах изучения популяций редких и исчезающих видов в природе, о путях их охраны, методах изучения и культивирования в ботанических садах.

Результаты полевых и экспедиционных исследований сотрудников ботанических садов публикуются в разделе “Флористика и систематика”. Это описания новых таксонов, сведения о новых флористических находках для того или иного района, конспекты флоры отдельных местностей, уточнение таксономического положения отдельных видов растений и т.п.

Значительное место на страницах “Бюллетеня ГБС” занимает рубрика “Отдаленная гибридизация” – направление, разрабатываемое академиком Н.В. Цициным и его последователями. Здесь опубликованы как теоретические работы Н.В. Цицина, так и описания полученных новых сортов и гибридов, главным образом злаков, результаты изучения их свойств.

Кроме перечисленных направлений, в “Бюллетене ГБС” освещаются результаты работ по семеноведению, физиологии и биохимии, иммунологии, защите растений от болезней и вредителей, морфологии, анатомии, озеленению и цветоводству. “Бюллетень ГБС” регулярно информирует читателей о международных и региональных ботанических съездах, конгрессах, совещаниях и симпозиумах, деятельности Совета ботанических садов, отмечает юбилеи ведущих ученых-ботаников, а также и потери науки, помещает рецензии на новые книги.

Некоторые выпуски “Бюллетеня ГБС” – тематические. Так, 95-й выпуск отведен материалам сессии Совета ботанических садов, посвященной 250-летию Академии наук СССР и проблеме охраны растительного мира, 97-й выпуск посвящен 30-летию Главного ботанического сада, 100-й выпуск – материалам Пленарной сессии Междуна-

родной ассоциации ботанических садов, 166-й выпуск – материалам IV Конференции Европейско-средиземноморского отделения МАБС, 171-й выпуск – 50-летию ГБС им. Н.В. Цицина РАН, 173-й выпуск – материалам Международной конференции “Роль ботанических садов в современном мире”.

Таким образом, “Бюллетень Главного ботанического сада” выполняет свое предназначение, задуманное его основателями, – служить летописью, отражающей работу ботанических садов на территории бывшего СССР.

И.А. Иванова, В.Г. Шатко

SUMMARY

Ivanova I.A., Shatko V.G. The 50th anniversary of ‘Bulletin of the Main Botanical Garden’.

The brief analysis of publications for fifty years is presented: 177 issues with total volume in 1800 quires including about 4300 scientific papers from botanical gardens and institutes of Russia, states of the SNG, the USA, Great Britain, Italy, Sweden, Poland, Bulgaria and other states have been published. The Bulletin has been circulated in 11 states of the SNG and in 16 foreign states.

ИНТРОДУКЦИЯ И АККЛИМАТИЗАЦИЯ

УДК 631.529:634.017(470)

РОЛЬ ИНТРОДУКЦИИ В ОБОГАЩЕНИИ ДЕНДРОФЛОРЫ ФЛОРИСТИЧЕСКИХ РАЙОНОВ РОССИИ

Л.С. Плотникова

Согласно флористическому районированию бывшего СССР [1], территория России включает 39 флористических районов.

В задачу входило выявить таксономический состав природной и интродуцированной дендрофлоры России как в целом, так и по отдельным флористическим районам.

При определении общего и порайонного состава природной и интродуцированной российской дендрофлоры, были привлечены многочисленные литературные источники [1–10], а также использованы личные наблюдения в ботанических садах, городских насаждениях страны и сведения, почерпнутые из делектусов. Полученные таким образом данные о местонахождениях аборигенных и интродуцированных растений России были нанесены на карту флористического районирования и установлена численность аборигенов и интродуцентов в каждом из 39 районов [11–12]. Это дало возможность сравнить численный и таксономический составы природной и интродуцированной дендрофлоры и сделать определенные выводы о роли ботанических садов в обогащении флористических ресурсов как страны в целом, так и отдельных районов. Как оказалось, далеко не всегда богатые во флористическом отношении районы являются средоточием наибольшего числа интродуцированных растений¹. Это дает основание заключить, что природные условия не являются определяющим показателем успеха или неудачи интродукционного эксперимента.

Природная дендрофлора России насчитывает 755 видов, которые по районам распределяются очень неравномерно. Наиболее богатыми районами, насчитывающими свыше 200 видов, являются Уссурийский (255 видов) и Предкавказский (201 вид). В районах, не полностью заходящих на территорию России, были учтены лишь виды, ареалы которых хотя бы частично расположены в пределах страны. От 100 до 200 видов имеют 16 районов. Это, в основном, Кавказ, Сибирь и Дальний Восток. Наименьшее число видов (менее 100) характерно для европейской части и севера России (см. таблицу).

Количественное распределение интродуцированных растений по районам иное. Так, в трех районах (Новоземельском, Верхневилуйском, Витимском) интродуценты полностью отсутствуют. В 20 районах севера европейской и азиатской части России, почти во всех районах Дальнего Востока, в большинстве районов Восточной Сибири интродуцированных растений меньше, чем аборигенных².

¹ Среди интродуцентов учитывались лишь виды флоры России.

² Однако численность введенных в культуру растений севера азиатской части России и районов Восточной Сибири, очевидно, несколько занижена из-за скудных сведений, имеющих в литературе [14–18].

*Число видов природной и интродуцированной дендрофлоры
по флористическим районам России*

Район	В природе	Интродуцировано	
		всего видов России	видов данного района
Арктический пояс европейской части	65	10	4
Новоземельский	16	—	—
Арктический пояс Сибири	60	3	2
Чукотский	59	5	5
Анадырский	68	2	2
Карело-Лапландский	75	215	46
Двинско-Печерский	87	257	57
Прибалтийский	92	269	51
Ладого-Ильменский	75	280	48
Верхневолжский	81	501	72
Волжско-Камский	102	134	31
Волжско-Донской	101	274	72
Заволжский	78	3	1
Нижедонской	94	154	58
Нижеволжский	62	56	19
Предкавказский	201	254	115
Дагестанский	146	38	25
Западнокавказский	179	212	99
Обский	106	219	69
Верхнетобольский	106	173	51
Иртышский	131	311	80
Алтайский	165	163	54
Енисейский	82	15	13
Алданский	116	2	1
Центральнаякутский	81	92	42
Верхневиллоийский	73	—	—
Оленекский	67	1	—
Яно-Индигирский	85	2	2
Кольымский	76	6	4
Витимский	115	—	—
Ангаро-Саянский	165	179	65
Даурский	168	70	35
Камчатский	84	10	10
Охотский	96	11	10
Зее-Буреинский	149	81	58
Удский	145	6	5
Уссурийский	225	234	140
Сахалинский	161	64	21
Курильский	138	3	1

Только в 16 районах число интродуцентов преобладает, а иногда очень значительно, над числом видов природной дендрофлоры. Это все районы европейской части (кроме Заволжского и Нижневолжского), районы Кавказа (кроме Дагестанского), все районы Западной Сибири (кроме Алтайского, в котором число видов природной и интродуцированной дендрофлоры практически одинаково), а также Ангаро-Саянский район Восточной Сибири и Уссурийский район Дальнего Востока.

Анализ причин подобного распределения интродуцентов показал, что численность древесных растений в культуре в наибольшей степени зависит от наличия в рай-

оне интродукционных центров, главным образом ботанических садов, а также от интенсивности их деятельности. Именно этим объясняется, например, резкое преобладание интродуцентов в Верхневолжском районе по сравнению с Заволжским или Нижневолжским районами, природные условия которых не менее благоприятны. Наличие в Верхневолжском районе таких ботанических учреждений, как Главный ботанический сад РАН, ботанический сад МГУ, дендрарий ТСХА, обеспечило преобладание интродуцированной российской дендрофлоры над аборигенными видами района более чем в шесть раз (соответственно 501 и 87 видов). Почти в четыре раза больше интродуцентов по сравнению с аборигенами в Ладого-Ильманском районе, в три раза – в Карело-Лапландском, Двинско-Печерском, Прибалтийском, Иртышском, в два раза – в Обском.

Во всех перечисленных районах имеются крупные ботанические сады, активно привлекающие инорайонные растения.

Судить об интенсивности интродукционной деятельности можно и по проценту интродуцированных видов от общей численности российской дендрофлоры. Так, в 10 районах, т.е. почти четверти всех районов России, интродуцировано менее 1% всей российской дендрофлоры. Это опять-таки районы Крайнего Севера, большинство районов Восточной Сибири и часть районов Дальнего Востока, где ботанические сады отсутствуют. От 1 до 10% российских видов интродуцировано в восьми районах, преимущественно Дальнего Востока и Восточной Сибири, в которых ботанических садов очень мало. От 10 до 20% видов дендрофлоры России интродуцировано в четырех районах: Волжско-Камском, Нижнедонском, Центральная Якутском и Зее-Буреинском. От 20 до 40% интродуцировано в 12 районах европейской части России, Кавказа, Западной Сибири с широко развитой сетью ботанических учреждений. Наконец, в Иртышском и особенно в Верхневолжском районах, где много ботанических садов и дендрариев, процент интродуцированной дендрофлоры России самый высокий (41% и 66%).

Интересно проследить соотношение введенных в культуру видов данного района (аборигенов) и инорайонных растений России (“экзотов”) (см. таблицу). Как уже отмечалось в Новоземельском, Верхневолжском и Витимском районах интродуцированных растений нет совсем.

В Чукотском, Анадырском, Яно-Индибирском и Камчатском районах в культуре используются только местные виды, т.е. виды данного района, причем они исчисляются единицами. Так, в Чукотском районе их всего пять: *Alnus kamtschatica* (Regel) Kom., *Chosenia arbutifolia* (Pall.) Skvorts., *Betula middendorffii* Trautv. et Mey., *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. и *Populus suaveolens* Fisch. В Анадырском всего два вида в культуре (*Chosenia* и *Betula middendorffii*). В Яно-Индибирском – тоже два вида (*Larix gmelinii* и *Ribes triste* Pall). В Камчатском – 10 видов, в том числе также *Alnus kamtschatica*, *Chosenia arbutifolia*.

В Алданском и Даурском районах число аборигенных и инорайонных видов в культуре одинаково, однако оно невелико. Так, в Алданском районе из инорайонных введен в культуру только *Populus nigra* L., а из местных – *Populus suaveolens*. В Даурском районе из 70 используемых в культуре видов 35 инорайонных и 35 местных.

В восьми районах местные виды в культуре преобладают. Объясняется это тем, что в таких районах, как Арктический пояс Сибири, Енисейский, Колымский, Охотский, Зее-Буреинский и Удский, при отсутствии ботанических садов идет стихийная интродукция местных растений, которые и используются в озеленении городов. В Усурийском и Дагестанском районах местные виды также преобладают, но в данном случае как результат целенаправленной деятельности ботанических садов по сохранению в культуре местных растений.

В остальных 22 районах России, главным образом европейских, кавказских и западносибирских, “экзоты” преобладают над культивируемыми аборигенными видами, что, с одной стороны, объясняется бедностью местной дендрофлоры, а с другой – активной деятельностью многочисленных ботанических садов и дендрариев.

Причины отсутствия в культуре 95 видов дендрофлоры России (12,6%), перечисленных ниже, были подробно изложены ранее [19]:

- Astragalus arbuscula* Pall.
A. amacanthoides Boriss.
A. caspicus Bieb.
A. cornutus Pall.
A. denudatus Stev.
A. fruticosus Pall.
A. majevskianus Kryl.
A. mugodsharicus Bunge
A. veresczaginii Kryl. et Sumn.
Atraphaxis canescens Bunge
A. compacta Ledebour
A. decipiens Jaub. et Spach
A. laetevirens (Ledebour) Jaub. et Spach
Cassiope ericoides (Pall.) Don
C. hypnoides D. Don
C. redowskii (Cham. et Schlecht.) D. Don
Chamaecytisus borysthenicus (Gruner) Kláskova
Ch. litwinowii (V. Krecz.) Kláskova
Ch. zingeri (Nenuk.) Kláskova
Colutea acutifolia Shap.
Cotoneaster antoninae Juz. ex Orlova
C. meyeri Pojark.
C. morulus Pojark.
Daphne circassica Woronow ex Pobed.
D. pseudosericea Pobed.
Dryas crenulata Juz.
D. integrifolia Vahl
Ephedra pseudodistachya Pachom.
Eremosparton aphyllum (Pall.) Fisch. et Mey.
Fraxinus lanuginosa Koidz.
Genista angustifolia Schischk.
G. compacta Schischk.
Halocnemum strobilaceum (Pall.) Bieb.
Halostachys caspica (Bieb.) C.A. Mey.
Hedysarum fruticosum Pall.
Kalidium foliatum (Pall.) Moq.
Larix ochotensis Kolesn.
Lonicera subhispida Nakai
Onobrychis cornuta (L.) Desv.
Ononis pusilla L.
Oxytropis aciphylla Ledebour
O. histrix Schrenk
O. polyphylla Ledebour
O. tragacanthoides Fisch.
Populus amurensis Kom.
Reaumuria songarica (Pall.) Maxim.
Rhamnus depressa Grub.
Rhododendron burjaticum Malysch.
Ribes kolymense (Trautv.) Kom.
Rosa brotherorum Chrshan.
R. didoensis Boiss.
R. hirtissima Lonacz.
R. koreana Kom.
R. prokhanovii Galushko
R. publicaulis Galushko
R. teberdensis Chrshan.
Rubus cartalinicus Juz.
R. mesogaeus Focke ex Diels
R. platyphyllos C. Koch
Salix alaxensis Cov.
S. apoda Trautv.
S. arctica Pall.
S. armeno-rossica A. Skvorts.
S. boganidensis Trautv.
S. brachycarpa Nutt.
S. chamissonis Anderss.
S. darpirensis Jurtz. et Khokhr.
S. dshugdshurica A. Skvorsts.
S. elbursensis Boiss.
S. fuscescens Anderss.
S. gilgiana Seemen
S. jurtzevii A. Skvorts.
S. khokhriakovii A. Skvorts.
S. kurillensis Koidz.
S. nakamura Koidz.
S. nasarovii A. Skvorts.
S. ovalifolia Trautv.
S. pantosericea Goerz
S. pentandroides A. Skvorts.
S. phlebophylla Anderss.
S. pseudodepressa A. Skvorts.
S. sajanensis Nas.
S. sphenophylla A. Skvorts.
S. tschuktschorum A. Skvorts.
S. turczaninowii Laksch.
S. vestita Pursh
S. vinogradovii A. Skvorts.
S. vilpina Anderss.
Sasa kurilensis (Rupr.) Makino et Shibata
S. nipponica (Makino) Makino
S. spiculosa (Fr. Schmidt) Makino
S. veitchii (Carr.) Rehd.
Sorbus anadyrensis Kom.
Vaccinium axillare Nakai
V. jatabei Makino

Это виды, либо недавно описанные, либо виды, самостоятельность которых спорна, либо виды с труднодоступными местообитаниями и виды с узкой экологической специализацией (т.е. стенотопные), культивирование которых требует специфических экологических условий.

Однако сравнимая существующий ныне ассортимент интродуцированных древесных растений с ассортиментом, приводимым А.В. Гурским [20] для территории Советского Союза, следует констатировать, что он увеличился за счет стенотопных расте-

ний из родов *Cassiope*, *Gaultheria*, *Loiseleuria*, *Phyllodoce*, а также редких растений из родов *Oploranax*, *Pueraria*, *Calophaca*, *Sorbocotoneaster*. Это свидетельствует о новом этапе в интродукции – целенаправленном привлечении в культуру редких и экологически специализированных растений.

ЛИТЕРАТУРА

1. Соколов С.Я., Связева О.А. География древесных растений СССР. М.; Л.: Наука, 1965. 264 с.
2. Ворошилов В.Н. Определитель растений советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. 672 с.
3. Деревья и кустарники СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949–1962. Т. 1–6.
4. Дылис Н.В. Лиственница Восточной Сибири и Дальнего Востока: Изменчивость и природное разнообразие. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 210 с.
5. Скворцов А.К. Ивы СССР. М.: Наука, 1968. 262 с.
6. Соколов С.Я., Связева О.А., Кубли В.А. Ареалы деревьев и кустарников СССР. Л.: Наука. Т. 1. 1977; Т. 2. 1980; Т. 3. 1986.
7. Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1934–1958. Т. 5–23.
8. Циновскис Р.Е. Боярышники Прибалтики. Рига: Зинатне, 1971. 386 с.
9. Sugawara Sh. Illustrated flora of Sakhalin. Tokyo, 1940.
10. Tatewaki M. Geobotanical studies on the Kurile Islands // Acta Horti Götoburg. 1957. Vol. 21. P. 43–123.
11. Плотникова Л.С. Ареалы интродуцированных древесных растений флоры СССР. М.: Наука, 1983. 256 с.
12. Плотникова Л.С. Научные основы интродукции и охраны древесных растений флоры СССР. М.: Наука, 1988. 263 с.
13. Галактионов И.И., Ву А.В. Декоративные деревья и кустарники для озеленения городов азиатской части РСФСР. М.: Мянкомхоз РСФСР, 1963. 290 с.
14. Давыденко И.А., Логинов В.Б., Стрельев А.А. Перспективы озеленения Брянска // Бюл. Гл. ботан. сада. 1977. Вып. 106. С. 11–13.
15. Зарубин А.М., Дубовик М.И., Чернышова Л.И. Использование восточно-сибирских древесных растений в озеленении Иркутска // Там же. 1970. Вып. 76. С. 30–31.
16. Корниенко В.А. Некоторые особенности развития интродуцируемых кустарников в Якутском ботаническом саду // Интродукция растений в Центральной Якутии. Якутск: Якут. фил. СО АН СССР, 1975. С. 54–57.
17. Петрова А.Е., Корниенко В.А., Назарова Е.И. Интродукция деревьев и кустарников в Центральной Якутии // Теоретические и прикладные проблемы биологии на северо-востоке СССР. Якутск: Якут. фил. СО АН СССР, 1977. С. 68–72.
18. Балаболдина Г.В. Ассортимент интродуцированных древесно-кустарниковых пород для озеленения города Иркутска // Изв. Иркут. с.-х. ин-та. Вопр. земледелия и растениеводства. 1966. Вып. 25, т. 3. С. 349–359.
19. Плотникова Л.С. Некоторые аспекты интродукции растений дендрофлоры России // Бюл. Гл. ботан. сада. 1994. Вып. 169. С. 3–9.
20. Гурский А.В. Основные итоги интродукции древесных растений в СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1957. 302 с.

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

Поступила в редакцию 23.07.97

SUMMARY

Plotnikova L.S. Importance of introduction for enrichment of arboreal flora in floristic regions of Russia

The data on number of indigenous and introduced woody plant species in 39 floristic regions of Russia are given. The number of introduced plants proved to be mostly correlated with activity of botanical garden but not with natural conditions of the region. The list of 95 woody plant species of Russian flora not introduced so far is presented.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИНТРОДУКЦИИ КЛЕНА В ГЛАВНОМ БОТАНИЧЕСКОМ САДУ РАН

Ю.Е. Беляева, Л.Н. Мухина, Э.И. Якушина

Интродукция растений рода клен всегда вызывала интерес у исследователей. Это связано с обширностью рода, значительными размерами природного ареала, характерным для многих кленов сочетанием декоративных качеств и ценных лесохозяйственных свойств. В России клен издавна был одной из самых любимых пород. До сих пор его широко используют в озеленении городов и поселков. Однако интродукционный потенциал рода далеко не исчерпан. В ботанических коллекциях собрано много видов, разновидностей и культиваров клена, которые могли бы существенно расширить и обогатить озеленительный ассортимент.

Коллекция рода *Acer L.* в отделе дендрологии Главного ботанического сада в Москве начала складываться одновременно с созданием Сада. Она была одной из самых крупных в СССР и остается крупнейшей в России. Но, к сожалению, полного анализа этой коллекции так и не было проведено. Имеющиеся публикации либо носят частный характер [1], либо упоминают лишь о кленах, входящих в тот или иной ботанико-географический регион [2–4]. Наиболее полно, хотя и без какого-либо аналитического комментария, сведения о коллекции клена в Главном ботаническом саду были представлены в единственном обзоре [5], опубликованном более 20 лет тому назад. За это время изменился и состав коллекции, и состояние растений.

Основная цель данной работы заключается в подведении итогов многолетнего интродукционного испытания представителей рода *Acer L.* в коллекции отдела дендрологии ГБС РАН и оценке возможностей их использования в городских условиях с учетом устойчивости растений к вредителям и болезням. Перспективность растений определяли, учитывая все показатели жизнеспособности, входящие в интегральную оценку перспективности интродукции деревьев и кустарников по данным визуальных наблюдений [6]. Показатель устойчивости интродуцируемых растений к фитопатогенам и вредителям не входит в интегральную оценку, но, очевидно, что именно он позволяет дать более объективную оценку перспективности растений. Поэтому на примере растений рода клен мы попытались установить, может ли учет данного показателя существенно повлиять на даваемые интродукторами рекомендации по использованию растений.

В настоящее время коллекция клена включает 56 таксонов, в том числе 40 видов, 3 разновидности и 13 культиваров. Возраст растений колеблется от 10 до 63 лет, но у большинства – от 25 до 40 лет. Каждый таксон обычно представлен несколькими образцами разного возраста и происхождения, лишь наименее устойчивые – одним, реже двумя образцами, и к тому же относительно молодыми. В целом срок интродукционного испытания растений даже таких малоустойчивых таксонов довольно велик, так как их обычно неоднократно привлекали в коллекцию, используя образцы разного происхождения. При формировании коллекции предпочтение отдавали материалу, полученному из мест природного обитания, а также растениям репродукции Сада как семенной, так и вегетативной. Чаще всего исходным материалом служили семена, реже – живые растения, привезенные из экспедиций. Сейчас коллекцию рода можно считать близкой к ботаническому насыщению. Как показывает опыт, ее вряд ли можно существенно пополнить растениями новых перспективных видов. Возможно повторное привлечение ряда видов, случайно выпавших из коллекции.

Основным фактором, ограничивающим в наших условиях перспективы успешной интродукции древесных растений, по общему мнению, является долгая зима. Особен-

но неблагоприятны свойственные нашим зимам продолжительные оттепели, сменяющиеся резким похолоданием, что отрицательно сказывается на состоянии растений даже сходных природно-климатических зон, для зим которых характерны ровный температурный режим и неизменно высокий снежный покров. Это было показано нами на примере интродукции североамериканских древесных растений, в том числе и клена [7]. Существует и несколько дополнительных стрессовых факторов. Естественно произрастающие на территории дендрария дубы, остатки дубравы – реликта широколиственных лесов, как мощные растения-эдификаторы угнетают высаженные под их пологом экзоты, в том числе и клен. Нарушенный несколько лет назад дренаж участка экспозиции клена привел к вымоканию некоторых растений и их ослаблению.

Сведения о составе коллекции клена и состоянии растений приведены в табл. 1. Из всех показателей, входящих в интегральную оценку перспективности, указана лишь зимостойкость, поскольку именно она определяет большинство других показателей. В частности, с нею тесно связаны сохранение формы роста, прирост в высоту, побегообразование. Для клена характерно образование небольшого числа побегов. Поэтому растения слабозимостойких таксонов клена не могут в течение вегетационного сезона восстановить надземную часть до прежних размеров. Зачастую они не сохраняют форму роста, присущую им в природе, а также значительно отстают в росте. Те из них, у которых регулярно обмерзают и многолетние побеги, в коллекции только вегетируют.

Анализ материалов наших многолетних наблюдений за особенностями роста и развития растений с учетом всех показателей жизнеспособности позволил определить группу перспективности для каждого из испытанных таксонов. Вполне перспективными, т.е. относящимися к I группе перспективности, оказались 18 наименований. Они не обмерзают зимой, ежегодно дают зрелые семена. Лишь в отдельные годы у некоторых из них может слегка обмерзать часть однолетних побегов. Для восьми из них (*A. ginnala*, *A. negundo*, *A. pennsylvanicum*, *A. platanoides*, *A. rubrum*, *A. saccharinum*, *A. spicatum*, *A. tataricum*) обычен самосев.

К растениям II группы перспективности отнесены как клены с высокой зимостойкостью (иногда у них также наблюдают частичное обмерзание однолетних побегов), но по разным причинам не дающие семян, так и менее зимостойкие (у них регулярно обмерзает часть однолетних побегов), но ежегодно плодоносящие. Среди последних – *A. divergens*, *A. platanoides* 'Rubrum', *A. pseudoplatanus*, *A. ukivinduense*. Клены I и II групп перспективности не только наиболее долговечны (возраст большинства из них в коллекции превышает 30 лет), но и самые высокорослые – до 19 см, например *A. platanoides*, *A. rubrum*, *A. saccharinum* (см. табл. I).

Клены еще 16 наименований – менее перспективны (III группа). У них непременно обмерзают все однолетние побеги, в некоторые годы – частично и многолетние. Все они лишь вегетируют, за исключением цветущих *A. tetramegum* и его разновидности.

Остальные клены оказались малоперспективными (IV группа – 7 таксонов) или неперспективными (V группа – 2 таксона). Многолетние побеги таких кленов ежегодно обмерзают. Почти все они утратили характерную для них в природе форму роста. Они только вегетируют. В таком сильно измененном и угнетенном состоянии клены существуют в коллекции длительное время (особенно растения IV группы) при благоприятных условиях перезимовки. При резком ухудшении условий они выпадают из коллекции из-за вымерзания (иногда вплоть до корневой шейки). Ранее по причине регулярного сильного обмерзания из коллекции выпали *A. cappilipes* Maxim., *A. cissifolium* (Siebold et Zucc.) C. Koch, *A. hersii* Rehder, *A. lobelii* Tenore, *A. miyabei* Maxim., *A. nikoense* Maxim., *A. opalus* var. *tomentosum* (Tausch) Rehder, *A. rufinerve* Siebold et Zucc., *A. truncatum* Bunge.

Среди перспективных кленов преобладают растения, естественно произрастающие в смешанных лесах и природный ареал которых охватывает Северо-Восточный

Таблица I

Состав коллекции рода *Acer* L. в ГБС РАН и основные данные
о состоянии растений и их устойчивости к болезням и вредителям

Вид, форма	Зимостой- кость, балл	Группа пер- спек- тивнос- ти	Возбудители болезни и вредители, степень поражения или повреждения	Форма роста	Высота, м	Возраст, лет
<i>Acer barbinerve</i> Maxim.	I(II)	I	2+, 12+, 13+++ , 24+	Д	3,0	25
<i>A. campestre</i> L.	I(II)	I	1+, 19+, 30+, 31+, 33+	Д	12,0	35
<i>A. circinatum</i> Pursh	I(II)	I	2+++ , 21++	К	2,7	32
<i>A. divergens</i> Pax	I(II-III)	II	2+, 8+, 13++	Д	5,0	20
<i>A. ginnala</i> Maxim.	I	I	2++ , 12++	Д,К	9,5	30
<i>A. glabrum</i> Torr.	I(II)	II	2+, 19+	К	2,0	10
<i>A. griseum</i> (Fransch.) Pax	II(III-IV)	IV	29+, 32+	К	1,3	10
<i>A. hyrcanum</i> Fisch. et Mey	IV(III)	IV	0	К,Д	1,2	12
<i>A. ibericum</i> M.B.	III(IV-V)	IV	1++ , 2+, 19++	К	2,0	20
<i>A. japonicum</i> Thunb.	IV-V	V	1+++ , 2+	К	1,0	15
<i>A. laetum</i> C.A. Mey	II	III	2++ , 7+, 11+, 13+, 29+	Д	3,5	25
<i>A. mandshuricum</i> Maxim.	I(II)	II	13+	Д	5,0	33
<i>A. mono</i> Maxim.	I(II)	I	2++ , 12+, 13+++ , 19+	Д	6,0	40
<i>A. monspessulanum</i> L.	II(III)	III	1+++ , 2+	К	3,0	40
<i>A. negundo</i> L.	I	I	1+, 3+, 20+, 21+, 23+, 25+	Д	8,0	27
<i>A.n. 'Auratum'</i>	I	I	1+	Д	9,5	25
<i>A.n. 'Aureo-variegatum'</i>	I	II	1+, 28+	Д	7,0	20
<i>A.n.var.pseudocalifornicum</i> Schwerin	I	II	29+	Д	10,2	30
<i>A.n.var.violaceum</i> (Kirch.) Jäger	I	I	0	Д	4,7	10
<i>A. nigrum</i> Michx. f.	I(II)	II	29+	Д	2,5	12
<i>A. oliverianum</i> Pax	III	IV	2+, 31+	К	1,5	8
<i>A. opalus</i> Mill.	III(V)	IV	2+, 19++ , 21+	К	1,8	10
<i>A. palmatum</i> Thunb.	III-V	V	0	К	0,7	7
<i>A. pennsylvanicum</i> L.	I	I	2++ , 27+++	Д	4,0	30
<i>A. pictum</i> Thunb.	II	III	0	Д	4,5	12
<i>A. platanoides</i> L.	I	I	1+, 4+, 9+, 13+, 15+, 17+, 26+, 28+, 29+, 31+, 33+	Д	18,5	50
<i>A.p. 'Crimson King'</i>	I	I	2+, 4+	Д	5,0	30
<i>A.p. 'Drummondii'</i>	II(I)	II	2+, 5+, 17+, 33+	Д	4,0	15
<i>A.p. 'Globosum'</i>	I	I	2+, 19+	Д	4,5	30
<i>A.p. 'Rubrum'</i>	I(II)	II	Суховершинность	Д	7,5	25
<i>A.p. 'Schwedleri'</i>	I	I	6+	Д	12,0	30
<i>A. pseudoplatanus</i> L.	I(II-III)	II	2++ , 8+, 13+++ , 17+, 29+	Д	10,0	35
<i>A.ps. 'Leopoldii'</i>	II	III	2+	Д,К	14,5	35
<i>A. pseudosieboldianum</i> (Pax) Kom.	II(I)	III	18+	К,Д	2,5	15
<i>A. pubescens</i> Franch.	II(III)	III	2+	К	3,5	40
<i>A. rubrum</i> L.	I(II)	I	2+, 8+, 13+++ , 16+	Д	18,5	50
<i>A.r. 'Schlesingeri'</i>	II(I)	III	10+	Д	11,0	25
<i>A. saccharinum</i> L.	I	I	0	Д	19,0	50

Таблица I (окончание)

Вид, форма	Зимостой- кость, балл	Группа пер- спек- тивнос- ти	Возбудители болезни и вредители, степень поражения или повреждения	Форма роста	Высота, м	Возраст, лет
A.s. 'Lutescens'	II	III	0	Д	7,0	30
A.s. 'Pyramidale'	I	II	10+++	Д	13,0	30
A.s. 'Wieri'	II(I)	I	2+, 12++, 13+, 17+	Д	5,0	20
A. saccharum March.	I	II	0	Д	3,5	15
A. semenovii Regel et Herd.	II(I)	III	2+	К	7,5	35
A. sietoldianum Miq.	III	IV	2+, 3+	К	1,5	20
A. spicatum Lam.	I	I	2+, 10++++, 19+, 28+	К	5,8	30
A. stevenii Pojark.	II(III)	III	2++	К	4,5	35
A. tataricum L.	I	I	16+++, 33+	Д	13,0	35
A. tegmentosum Maxim.	I	I	2+, 5+	Д,К	6,5	30
A. tetramerum Pax	II-III	III	2+, 19+	К	2,0	10
A. t. var. betulifolium (Maxim.) Pax	II-III	III	2+, 19+, 28+	К	3,0	15
A. trautvetteri Medw.	II(III-IV)	III	1++++, 2++++, 13++++	К	6,0	40
A. turcomanicum Pojark.	II(III)	III	2++	К	2,5	15
A. turkestanicum Pax	II(III)	III	14+	К	2,8	20
A. velutinum Boiss.	III(IV)	IV	0	К	2,0	12
A. ukurunduense Trautv. et Mey	I(II)	II	10++++, 13+, 19+	Д	8,0	35

П р и м е ч а н и е. В графе "Зимостойкость" в скобках указана зимостойкость, проявляемая лишь в отдельные годы наблюдений или характерная на протяжении всех лет наблюдений для некоторой части растений данного вида в коллекции. В графе "Возбудители болезни..." цифрами обозначены возбудители болезней и вредители в соответствии с порядковым номером, под которым они указаны в табл. 2; степень повреждения болезнью (или встречаемость вредителя): "+" – слабая, "++" – средняя, "+++" – сильная, "0" – болезни и вредители не отмечены. В графе "Форма роста": Д – дерево, К – кустарник. В графе "Высота" приведена максимальная высота в возрасте, указанном в графе "Возраст".

Китай или восточную часть Северной Америки. Наименее перспективными оказались клены горных лесов Центрального Китая, Кавказа, Закавказья, Японии и Южной Европы.

До 1978 г. на кленах коллекции было отмечено всего два патогена [8, 9]. В результате наших многолетних систематических обследований в разные годы обнаружено 24 вида патогенных грибов и 8 видов вредителей (табл. 2). Их определение осуществляли по нескольким изданиям [10–16]. Анализ видового состава фитопатогенов по систематическим группам дает представление об их биологических особенностях. Наиболее многочисленную группу представляют несовершенные грибы – 13 видов, вызывающие пятнистость листьев и некроз коры. Далее следуют базидиальные грибы – 7 видов, вызывающие гниль стволов, корней, ветвей и поросли, и сумчатые грибы – 4 вида, повреждающие листья, ветви и стволы. Ветви и листья также повреждаются членистоногими.

Чаще всего болезни поражают листья (11 видов возбудителей), несколько реже – только стволы (8) и одновременно ветви, побеги и поросль (7); стволы и корни одновременно поражаются одной болезнью.

Подавляющее большинство болезней и вредителей поражает растения небольшо- го числа таксонов. Из болезней наиболее широко распространен ступенчатый рак, вызы- ваемый *Nectria galligena*. Болезнь поражает стволы у 30 таксонов клена, однако, как правило, в слабой степени (см. табл. 1), и только два вида, *A. trautvetteri* и *A. circinatum*,

Таблица 2

Сведения о возбудителях болезней и вредителях, отмеченных
на растениях коллекции рода *Acer L.* в ГБС РАН

Возбудитель болезни, вредитель	Название болезни, вредителя	Поражаемый орган	Число повреждаемых таксонов
Класс Ascomycetes			
<i>Nectria cinnabarina</i> (Tode) Wint.	Нектриевый некроз коры	Ветви, стволы	9
<i>N. galligena</i> Bres.	Ступенчатый рак	Ствол	30
<i>Uncinula aceris</i> Sacc.	Мучнистая роса	Листья	2
<i>Rhytisma acerinum</i> Fr.	Черная пятнистость	"	4
Класс Basidiomycetes			
<i>Armillariella mellea</i> (Fr.) Karst.	Гниль	Ствол, корни	1
<i>Auricularia mesenterica</i> (Dicks.) Pers.	"	Ветви, поросль	1
<i>Bjerkandera adusta</i> (Wild.) Karst.		Ствол	1
<i>Coriolus versicolor</i> (Fr.) Quel.		"	3
<i>Oxyporus populinus</i> (Fr.) Donk			1
<i>Phellinus igniarius</i> (L. ex Fr.) Quel.			4
<i>Pleurotus ostreatus</i> Jacq.	Смешанная желтоватая гниль		1
Класс Fungi imperfecti			
<i>Cercospora acerina</i> Hart.	Коричневая пятнистость	Листья	5
<i>Cytospora leucostoma</i> Fr.	Усыхание ветвей	Ветви	11
<i>C. pseudoplatani</i> Sacc.	То же	"	1
<i>Fumago vagans</i> Pers.	Чернь	Листья	1
<i>Gloeosporium acericolum</i> Allesch.	Сероватая пятнистость		3
<i>G. acericola</i> Allesch.	Пятнистость		3
<i>Marssonina truncatula</i> Sacc.	Охряная пятнистость	Листья, побеги	1
<i>Phyllosticta acerina</i> All.	Красно-коричневая пятнистость	Листья	8
<i>Ph. negundinis</i> Sacc. et Speg.	Коричневая пятнистость	"	1
<i>Ph. platanoides</i> Sacc.	Розовая пятнистость		2
<i>Phoma aceris-negundinis</i> Argen.	Формоз побегов клена	Побеги	1
	ясенелистного		
<i>Rhabdospora passerini</i> Sacc.	Рабдоспороз	Ветви, поросль	1
<i>Septoria acerella</i> Sacc.	Белая пятнистость	Листья	1
Отряд Homoptera			
<i>Aleurochiton complanatus</i> Baer	Кленовая белокрылка		1
<i>Lepidosaphes ulmi</i> L.	Яблоневая запятовидная щитовка	Ветви	1
<i>Drepanosiphum platanoides</i> Schr.	Кленовая тля	Листья	4
Отряд Lepidoptera			
<i>Stigmella aceris</i> Frey	Кленовая тля-малютка		6
<i>Archips crataegana</i> Hb.	Боярышниковая листовертка		1
Отряд Coleoptera			
<i>Deporaus tristis</i> F.	Кленовый трубокверт		3
Отряд Acarina			
<i>Tetranychus urticae</i> Koch	Паутинный клещ		1
<i>Eriophyes</i> spp.	Кленовые галловые клещи		4

поражаются сильно вплоть до отмирания стволов. Как видно из табл. I, эта болезнь поражает клены, относящиеся к разным группам перспективности. Степень поражения обусловлена в первую очередь биологическими факторами. Широко распространен и другой вид патогена этого же рода – *N. cinnabagina*, поражающий клены с различной перспективностью. Обычно растения поражаются в слабой степени, за исключением *A. monspessulanum*, *A. trautvetteri* и *A. japonicum*, поражаемых сильно.

Растения двенадцати таксонов клена в разной степени повреждались грибами рода *Cytospora*. Клены разной перспективности могли при этом иметь одну и ту же степень поражения: например, одинаково сильно были поражены и вполне перспективный *A. barbinerve* и менее перспективный *A. trautvetteri*.

Отмечена разная степень поражения кленов стволовой гнилью, вызываемой ложным трутовиком. Другие виды дереворазрушающих грибов поражали клены в слабой степени. За степень поражения ствола была принята стадия гниения древесины по С.И. Ванину [17]. Следует отметить, что у растущего дерева степень поражения ствола дереворазрушающими грибами трудно определить точно.

Пятнистость листьев чаще всего наблюдали выраженной лишь в слабой степени. Только пятнистость, вызываемая грибами рода *Phyllosticta*, наиболее распространенными на кленах, поражали листья некоторых коллекционных растений в средней степени. Сильного поражения пятнистостью листьев не отмечено вовсе. Результаты наших исследований отличаются от аналогичных работ, проведенных в других регионах. Так, в Белоруссии на кленах наиболее широко распространена пятнистость и совершенно не отмечены некрозо-раковые болезни [12].

Изредка на кленах наблюдали неинфекционные болезни: морозобойные трещины (у *A. glabrum*, *A. mandshuricum*, *A. pubescens*, *A. platanoides* ‘Schwedleri’, *A. rubrum* ‘Schlesingeri’) и “некротический ожог” листьев (у *A. platanoides* и *A. tataricum*).

Вредители кленов встречались достаточно редко (см. табл. 2) и мало повреждали растения. Лишь *Lepidosaphes ulmi* в сильной степени повреждал деревья *A. pennsylvanicum* (см. табл. 1).

Из кленов 56 обследованных таксонов только 7 (*A. hugcanum*, *A. negundo* var. *violaceum*, *A. palmatum*, *A. pictum*, *A. saccharinum*, *A. saccharum*, *A. velutinum*) не повреждались вредителями и не поражались болезнями, причем среди них растения всех групп перспективности, от I до V.

К растениям, обладающим комплексной устойчивостью, мы отнесли те клены, которые поражались болезнями и(или) повреждались вредителями в слабой степени. Ими оказались клены 26 наименований (см. табл. 1). Этот список шире списка таксонов I группы перспективности. Среди кленов с комплексной устойчивостью 9 относятся к I группе перспективности, 5 – к II, 9 – к III и 3 – к IV. Обращает на себя внимание довольно большое количество кленов малоперспективных и неперспективных таксонов, что можно объяснить устойчивостью данных таксонов к болезням и вредителям, а также хорошим уходом за растениями в коллекции, так как все обмерзшие за зиму побеги своевременно удаляют, и на них не успевают поселиться паразиты. В то же время вполне перспективные и перспективные клены 13 наименований не попали в группу неповреждаемых растений и в группу растений, обладающих комплексной устойчивостью. В первую очередь это объясняется не совсем благоприятными для произрастания растений условиями на экспозиции: вымокание ив-за нарушения дренажа, затенение, уплотнение почвы из-за вытаптывания посетителями, разведение ими костров и т.п. Стрессовое состояние растений подтверждается еще и тем, что большинство из них поражено цитоспорозом. Как известно, грибы рода *Cytospora* вызывают болезни у растений, подвергшихся стрессу [18]. В некоторых случаях отрицательную роль играет весьма солидный для интродуцированных растений возраст. С этим, в частности, связано поражение стволовой гнилью деревьев *A. saccharinum* ‘Pyramidale’ старше 50 лет. Несомненно, ослабляет растения имеющее время от времени место обмерзание части одностебельных (*A. rubrum*) и даже многолетних побегов (*A. divergens*, *A. pseudoplatanus*).

В целом полученные нами результаты позволяют сделать вывод о необходимости принимать во внимание степень устойчивости растений к болезням и вредителям, так как это делает возможным более точный отбор растений для городского озеленения. Так, среди растений одной и той же группы перспективности, определенной по визуальным показателям, предпочтение, конечно, следует отдать растениям, более устойчивым к болезням и вредителям, поскольку в условиях городской среды они, безусловно, будут дольше сохранять свою декоративность.

По нашим данным, в озеленении Москвы используют клены 18 наименований, причем *A. ginnala*, *A. negundo*, *A. platanoides*, *A.p.* 'Schwedleri', *A. saccharinum*, *A. tataricum* – повсеместно или часто, остальные – *A. barbinerve*, *A. campestre*, *A. mandshuricum*, *A. platanoides* 'Crimson King', *A.p.* 'Drummondii', *A.p.* 'Globosum', *A. pseudoplatanus*, *A. ps.* 'Purpurascens', *A. rubrum*, *A. saccharinum* 'Wieri', *A. spicatum* и *A. tegmentosum* – очень редко. Из них клены лишь восьми таксонов обладают комплексной устойчивостью к болезням и вредителям. Однако условия городской среды вне ботанического сада значительно жестче. Так, те несколько экземпляров *A. campestre*, что отмечены в городе, обмерзают сильнее и оттого выглядят менее привлекательно. Деревья *A. negundo* в городе рано стареют, стволы их покрываются наростами, искривляются, постепенно наклоняются и падают. В основном, это связано с тем, что при посадке в наших условиях не учитывают светолюбивости данной породы. Будучи высаженными на открытых солнечных местах и не испытывая никакого затенения, вырастают крупные красивые деревья клена ясенелистного с хорошо развитой кроной, иногда плакучей. Остальные клены, как правило, развиваются нормально и выглядят в городских насаждениях привлекательно.

Разнообразие видов клена в городском озеленении, длительность их существования и нормальное развитие в городе, сохранение декоративности свидетельствуют о перспективности использования клена в зеленых насаждениях г. Москвы.

В ассортимент древесных растений, разработанный сотрудниками отдела дендрологии ГБС РАН для озеленения Москвы [19], включены клены 19 наименований, половина из которых относится к комплексно устойчивым. Полученные нами результаты позволяют рекомендовать для более широкого, чем указано в "Ассортименте...", введения в городские насаждения *A. pseudosieboldianum*, *A. platanoides* 'Crimson King', *A.p.* 'Drummondii', а также дополнить "Ассортимент..." и другими устойчивыми видами клена, в частности *A. saccharum*, на котором не было отмечено никаких болезней и вредителей, и *A. campestre* и *A. mandshuricum*. В то же время следует учитывать, что рекомендованные для ведущего ассортимента *A. ginnala* и *A. tataricum* могут поражаться пятнистостью листьев в средней степени. В городе высаженный группами *A. tataricum* также часто поражается *N. galligena*, отчего стволы нереламываются. Среди клеюв дополнительного ассортимента растения *A. spicatum* сильно подвержены стволовой гнили, а деревья *A. rubrum* могут поражаться цитоспорозом в средней степени. Проявление этих болезней существенно снижает декоративное значение и долговечность кленовых насаждений в городе:

ЛИТЕРАТУРА

1. *Щербацевич В.Д.* Сезонный ритм развития растений рода *Acer* L. в Москве // Бюл. Гл. ботан. сада. 1977. Вып. 105. С. 27–32.
2. *Плотникова Л.С.* Интродукция древесных растений китайско-японской флористической подобласти в Москве. М.: Наука, 1971. 136 с.
3. *Петрова И.П.* Интродукция древесных растений Средней Азии в Москве. М.: Наука, 1978. 156 с.
4. *Щербацевич В.Д.* Оценка перспективности интродукции североамериканских деревьев и кустарников по данным визуальных наблюдений // Древесные растения в природе и культуре. М.: Наука, 1983. С. 15–33.
5. *Древесные растения Главного ботанического сада АН СССР.* М.: Наука, 1975. 548 с.
6. *Лалин П.И., Сиднева С.В.* Оценка перспективности интродукции древесных растений по данным визуальных наблюдений // Опыт интродукции древесных растений. М.: ГБС АН СССР, 1973. С. 7–67.
7. *Беляева Ю.Е.* Зимостойкость североамериканских листовых древесных растений в Главном ботаническом саду АН СССР // *Folia dendrol.* 1990. № 7. С. 107–114.

8. Основные вредители и болезни интродуцированных декоративных растений в Главном ботаническом саду АН СССР. Рига: Зинатне, 1976. 50 с.
9. Миско Л.А. Патогенная микофлора интродуцированных древесных растений ГБС АН СССР // Бюл. Гл. ботан. сада. 1978. Вып. 108. С. 76–82.
10. Ванин С.И., Журавлев И.И., Соколов Д.В. Определитель болезней древесных пород и кустарников, применяемых для лесозащитных насаждений. М.; Л.: Гослесбумиздат, 1950. 150 с.
11. Белосельская Э.Г. Вредители парковых насаждений Нечерноземной полосы и меры борьбы с ними. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1955. 207 с.
12. Горленко С.В., Панько Н.А. Вредители и болезни интродуцированных растений. Минск: Наука и техника, 1967. 136 с.
13. Антолюк С.И., Арешников Б.А., Васильев В.П. и др. Вредители сельскохозяйственных культур и лесных насаждений. Киев: Урожай, 1973. Т. 1. 495 с.
14. Журавлев И.И., Селиванова Т.Н., Черемисинов Н.А. Определитель грибных болезней деревьев и кустарников. М.: Лесн. пром-сть, 1979. 247 с.
15. Гусев В.И. Определитель повреждений лесных, декоративных и плодовых деревьев и кустарников. М.: Лесн. пром-сть, 1984. 472 с.
16. Синадский Ю.В., Корнеева И.Т., Доброчинская И.Б. и др. Вредители и болезни цветочно-декоративных растений. М.: Наука, 1985. 247 с.
17. Ванин С.И. Лесная фитопатология. М.; Л.: Гослесбумиздат, 1955. 416 с.
18. Гвртишвили М.Н. Грибы рода *Cytospora* Fr. в СССР. Тбилиси: Мецниереба, 1982. 283 с.
19. Плотникова Л.С., Якушина Э.И., Рябова Н.В. и др. Ассортимент древесных растений, рекомендуемый Главным ботаническим садом АН СССР для озеленения Москвы // Древесные растения, рекомендуемые для озеленения Москвы. М.: Наука, 1990. С. 14–48.

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

Поступила в редакцию 27.04.98

SUMMARY

Belyaeva Ju.E., Mukhina L.N., Yakushina E.I. Results of maple introduction in the Main Botanical Garden

The results of many-years observation of more than 50 maple taxa growth and development were summed up. The special consideration was given to the resistance of introduced plants to pathogenes and pests. It enabled to define more precisely the perspectives of maple introduction and the recommendations on using maple in planting of greenery.

УДК 582.97.973:631.526.32(470.311)

РЕЗУЛЬТАТЫ СОРТОИЗУЧЕНИЯ ЖИМОЛОСТИ СИНЕЙ В МОСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ

А.Г. Куклина

Жимолость синяя – сравнительно новая ягодная культура в нечерноземной зоне России. Ее плоды, напоминающие по вкусу и цвету голубику, насыщены витаминами и биологически активными веществами, отличаются самыми ранними сроками созревания. Поскольку уже с XVIII в. известно о безгоречных плодах жимолости с Камчатки и Приморья, дальневосточные популяции стали в первую очередь источником исходного материала для селекции сортов и форм со съедобными плодами. Хороший вкус плодов приобрел значение таксономического признака и послужил причиной появления видového названия – *Lonicera edulis* (Turcz.) Freyn. – жимолости съедобной, распространенного среди селекционеров.

Согласно “Флоре СССР” [1] подсекция *Caeruleae* Rehd. – голубые жимолости – объединяет 10 трудноразличающихся видов. По данным наших исследований [2–4],

следует признать только два вида: *L. saerulea* L. – жимолость синюю (или голубую) – полиморфный циркумпольярный вид с подвидом *subsp. stenantha* (Pojark.) Hulten ex A. Skvortsov и *L. iliensis* Pojark. – жимолость илийскую – узкоареальный тугайный вид из долины р. Или.

В настоящее время известно более 70 сортов жимолости и около 50 сортов проходят Государственное сортоиспытание в Российской Федерации. Селекция жимолости ведется с 1948 г. в Барнауле в НИИ садоводства Сибири им. М.А. Лисавенко [5], а с 1964 г. – на базе этого института в Томской области на Бакчарском опорном пункте [6]. Первые сорта Старт, Голубое Веретено и Синяя Птица приняты в Госсортоиспытание Российской Федерации от НИИСС в 1980 г., затем в 1983 г. – сорта Золушка, Салют, Галочка, Лазурная, в 1984 г. – сорта Бакчарская, Камчадалка, Томичка, а позднее сорта Герда, Роксана, Берель и др. Селекционной работой с жимолостью занимаются во Владивостоке на Дальневосточной опытной станции ВНИИР, в Санкт-Петербурге и Павловске (ВНИИР), а также в Челябинске, Новосибирске и Нижнем Новгороде.

В Главном ботаническом саду им. Н.В. Цицина РАН (Москва) на основе искусственной популяции с широкой индивидуальной изменчивостью жимолости синей, созданной в 1950-е годы А.К. Скворцовым, нами были выведены в 1982 г. сорта Синичка, Московская 23 и Фортуна, которые с 1985 г. проходят Госсортоиспытание. Для изучения хозяйственно ценных признаков сорта переданы на Ленинский сортоучасток в Московской области, а также во Владимирскую область (Суздальский р-н, пос. Садовый), Павловск Ленинградской области (ВНИИР), в Иваново, Барнаул (НИИСС) и Новосибирск.

Целью настоящей работы было проведение анализа устойчивости и продуктивности сортов московской селекции – Синичка, Московская 23, Фортуна – в сравнении с сибирскими сортами Голубое Веретено, Синяя Птица, Камчадалка и Роксана на сортоучастке в Ленинском районе Московской области. Изучали одновозрастные растения жимолости, посаженные в 1985 г. укорененными черенками по схеме 3×1 м; по 30 шт. каждого сорта. Для оценки хозяйственных признаков учитывали урожайность с куста (в кг) и с 1 га (в ц) ежегодно с 1991 г. по 1997 г. В этот период отмечали даты массового созревания плодов (первый сбор урожая) и завершение плодоношения (второй сбор), которые позволили определить степень растянутости плодоношения (в днях). Среднюю массу плодов (в г) вычисляли по навеске в 100 шт. Вкус и осыпаемость оценивали по пятибалльной системе. Конкретные данные по урожайности, осыпаемости плодов и срокам плодоношения получены при участии З.И. Целиковской. Химический состав плодов определяли по общепринятой биохимической методике в 1986 г. в ГБС РАН, в 1990 г. и 1995 г. – на Ленинском сортоучастке.

Следует отметить, что все изученные сорта жимолости достаточно адаптированы к московскому климату и отличаются хорошей зимостойкостью. Даже в зимы с резкими понижениями и перепадами температур не отмечено повреждения побегов. Цветки жимолости устойчивы к весенним заморозкам. Жимолость легко размножается черенкованием и почти не повреждается вредителями.

По обобщенным данным (за 1991–1996 гг.), массовое плодоношение всех изученных сортов жимолости в Московской области начинается в среднем 3–6 июня (табл. 1). Разница в сроках первого сбора урожая между сортами незначительна и составляет один-два дня. В 1995 г. и 1996 г. отмечено плодоношение сортов в сверххранение сроки, например для сорта Синичка – 29 мая, что, несомненно, связано с необычно теплой погодой. Напротив, в 1992 г. и 1994 г. массовое плодоношение жимолости сдвинулось на середину июня. Из-за растянутости сроков созревания плодов ежегодно сбор урожая приходится осуществлять в два приема. Второй сбор плодов в Московской области проводится примерно через 12 дней после первого.

Сорта московской селекции отличаются крупноплодностью и хорошим вкусом плодов (табл. 2). Плоды этих сортов весят в среднем 0,8–0,9 г и имеют приятный кисло-сладкий вкус. Только у плодов сорта Московская 23 в отдельные годы появляется

Таблица 1

Сроки созревания плодов жимолости синей в Московской области
в разные года

Сорт	Дата сбора урожая						Средняя продолжительность плодоношения, дни
	1991 г.	1992 г.	1993 г.	1994 г.	1995 г.	1996 г.	
Синичка	07.06*	16.06	2.06	12.06	29.05	29.05	11,8
	20.06	28.06	13.06	22.06	08.06	07.06	
Московская 23	5.06	14.06	2.06	11.06	30.05	28.05	13,3
	19.06	28.06	15.06	24.06	06.06	10.06	
Фортуна	4.06	16.06	3.06	12.06	29.05	29.05	12,8
	18.06	27.06	16.06	23.06	7.06	11.06	
Синяя Птица	6.06	16.06	2.06	12.06	28.05	25.05	11,8
	22.06	19.06	12.06	24.06	7.06	8.06	
Голубое Веретено	4.06	14.06	31.05	10.06	26.05	26.05	13,3
	24.06	24.06	11.06	22.06	5.06	6.06	
Камчадалка	6.06	20.06	4.06	12.06	28.05	28.05	11,7
	19.06	29.06	12.06	22.06	8.06	10.06	
Роксана	7.06	18.06	4.06	15.06	25.05	27.05	12,2
	24.06	27.06	13.06	26.06	5.06	6.06	

* В числителе – дата первого сбора урожая, в знаменателе – дата второго сбора урожая.

Таблица 2

Характеристика плодов жимолости синей

Сорт	Средняя масса плода, г	Вкус плодов	Дегустационная оценка, балл
Синичка	0,85	Кисло-сладкий с освежающим ароматом	4,5
Московская 23	0,89	Десертный, кисло-сладкий	4,2
Фортуна	0,96	Кисло-сладкий	4,3
Голубое Веретено	0,79	Кисло-сладкий с горчинкой	4,1
Синяя Птица	0,72	Кисло-сладкий	4,3
Камчадалка	0,91	Сладко-кислый с легким ароматом	4,8
Роксана	0,88	Сладковато-кислый	4,2

в плодах незначительная горчинка, которая несколько не ухудшает вкусовых достоинств, а напротив, придает им особую пикантность. Плоды сибирских сортов Голубое Веретено и отчасти сорта Синяя Птица незначительно горчат, а их масса в среднем равна 0,75 г. В то же время сорт Камчадалка имеет более крупные и сладкие плоды, чем сорта московской селекции.

Эти сравнения вкусовых качеств находят подтверждение и при анализе химического состава плодов жимолости (табл. 3). Плоды сорта Камчадалка среди сибирских сортов наиболее богаты сахарами (до 7,9%) при содержании органических кислот до 2,5%. У них меньше витамина С, чем у сортов Роксана (до 75,5 мг%) и Синяя Птица (61,8 мг%)

Таблица 3
Химический состав плодов жимолости синей

Сорт	Год учета	Аскорбино- вая кислота, мг%	Сумма сахаров, %	Органичес- кие кислоты, %	Сухое вещество, %
Синичка	1995	84,9	8,3	2,4	12,7
Московская 23	1995	88,1	7,3	2,9	13,6
Фортуна	1995	49,4	5,2	3,9	13,8
Синяя Птица	1990	61,8	5,9	2,9	12,5
Голубое Веретено	1990	46,2	4,5	2,8	12,4
Камчадалка	1990	52,4	7,9	2,5	14,2
Роксана	1990	75,7	5,2	3,2	14,6

Таблица 4

Урожайность сортов жимолости синей в Московской области за 1991–1997 гг. (в ц/га)

Сорт	1991	1992	1993	1994	1995	1996	1997	Сред- нее	Урожайность с куста, кг
Синичка	40,4	37,8	73,3	37,8	57,8	53,3	68,9	52,7	1,58
Московская 23	39,5	42,3	80,1	59,9	62,2	66,7	71,4	60,3	1,81
Фортуна	32,8	34,7	67,9	49,7	62,7	70,2	74,8	56,1	1,68
Синяя Птица	22,4	28,9	70,1	32,3	35,6	65,8	33,9	41,3	1,24
Голубое Веретено	35,7	55,6	68,9	51,2	60,1	75,6	51,1	56,9	1,71
Роксана	22,3	26,7	51,1	30,9	44,2	42,2	40,1	36,8	1,10
Камчадалка	24,9	33,4	77,8	35,4	37,8	59,9	51,2	45,8	1,37

в Московской области. В то же время у сорта Синяя Птица в Омске [6] отмечено более низкое содержание витамина С – 33,9 мг%. Согласно химическому анализу, проведенному в 1995 г., плоды сортов Синичка и Московская 23 имеют высокие показатели содержания витамина С и сахаров. Однако сравнение этих данных с полученными нами ранее в ГБС РАН подтверждает их изменчивость и зависимость, вероятно, от факторов внешней среды. Так, в 1986 г. у этих сортов обнаружено меньшее количество витамина С, чем в 1995 г.: у сорта Синичка – 52,1 мг%, у сорта Московская 23 – 56,3 мг%.

Жимолость синяя в условиях культуры начинает плодоношение на третий год после посадки. Урожайность постепенно возрастает и примерно к десяти годам достигает максимального значения (табл. 4). Анализ полученных данных показал, что почти все сорта характеризовались наивысшей урожайностью в 1993 г. У сорта Московская 23 урожайность достигла 80 ц/га (2,5 кг с куста), а для сортов Синичка, Синяя Птица и Камчадалка она составила более 70 ц/га (более 2 кг с куста). Такая же высокая урожайность отмечена у московских сортов в 1997 г. Невысокой урожайностью (36,8 ц/га) в Московской области характеризуется сорт Роксана, один куст которого дает около 1 кг плодов. По данным из Томской области за период 1982–1987 гг. [6], средняя урожайность сорта Роксана составила 39,4 ц/га, а сорта Камчадалка – 56,8 ц/га. Сорт Синяя Птица проявил нестабильность плодоношения в условиях Подмоскovie. Урожайность его кустов в различные годы колеблется, после урожайного года она снижается почти вдвое или уменьшается ниже среднего значения. Испытания сортов Синяя Птица и Голубое Веретено в Барнауле [5] показали более высокие значения средней урожайности за период 1982–1988 гг., соответственно 62,1 ц/га и 76,9 ц/га.

Таблица 5
Осыпаемость плодов жимолости синей (в баллах)

Сорт	1990 г.	1996 г.	1997 г.	Среднее	Степень осыпаемости
Синичка	1,4	1,0	0,4	0,97	Слабая
Московская 23	1,1	2,0	1,5	1,50	Средняя
Фортуна	1,0	0,9	1,0	1,00	Слабая
Синяя Птица	1,6	1,7	0,5	1,30	Средняя
Голубое Веретено	1,2	2,0	2,1	1,76	Сильная
Камчадалка	0,0	0,2	1,5	0,61	Слабая
Роксана	1,3	2,5	2,1	1,98	Сильная

При изучении жимолости необходимо учитывать степень осыпаемости зрелых плодов, которая влияет на фактическую продуктивность культуры. По результатам трехлетних наблюдений (табл. 5) можно сравнить исследуемые сорта по этому показателю. Слабо осыпаются плоды у сорта Камчадалка, а в 1990 г. они не осыпались вообще, что является несомненным достоинством сорта. Слабая осыпаемость плодов отмечена у сорта Фортуна. Плоды у сортов Голубое Веретено и Роксана осыпаются больше, чем у других сортов. Средней степенью осыпаемости характеризуются два московских сорта и сорт Синяя Птица. Аналогичные результаты осыпаемости выявлены у сибирских сортов на Павловской опытной станции ВНИИР [8]. Однако легкость отрыва от плодоножки у сильноосыпающихся сортов дает возможность применения механизированной уборки урожая [6].

Все сорта московской селекции имеют положительные характеристики по устойчивости и не уступают сортам сибирской селекции по вкусу и продуктивности. Они перспективны для средней полосы России и заслуживают более широкого распространения.

ЛИТЕРАТУРА

1. Пояркова А.И. Род *Lonicera* L. // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958. Т. 23. С. 467–573.
2. Skvortsov A.K. Blue honeysuckles (*Lonicera* subsect. *Caeruleae*) of Eurasia: distribution, taxonomy, chromosome numbers, domestication // *Acta Univ. Ups. Symb. Bot. Ups.* 1986. Vol. 27, N 2. P. 95–105.
3. Скворцов А.К. Внутривидовая изменчивость и новые подходы к интродукции растений // Бюл. Гл. ботан. сада. 1986. Вып. 140. С. 18–25.
4. Куклина А.Г. Эколого-географическая изменчивость жимолости голубой в связи с вопросами интродукции: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1987. 22 с.
5. Жолобова Э.П. Культура синей жимолости в Сибири // Сб. науч. тр. ВНИИ садоводства им. И.В. Мичурина. 1989. Вып. 53. С. 29–33.
6. Ткачева А.Т., Савинкова Н.В. Итоги работы по созданию сортимента жимолости в Томской области // Там же. С. 37–38.
7. Долганева Н.А. Интродукция и изучение жимолости синеплодной в Омске // Там же. С. 38–41.
8. Плеханова М.Н. Актинидия, лимонник, жимолость. Л.: Агропромиздат, 1990. 87 с.

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

Поступила в редакцию 12.01.98

SUMMARY

Kuklina A.G. Results of study of blue honeysuckle sorts in the Moscow Province

The data on crop capacity, weight and taste of fruits, duration of fruit preservation on branches and other valuable characteristics of blue honeysuckle sorts selected in the Main Botanical Garden RAS (Moscow) and in the Research Institute of Horticulture in Siberia (Barnaul) under cultivation in the Moscow Province are given. The sorts of Moscow selection proved to be perspective for cultivation in the temperate zone in Russia.

СРАВНИТЕЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ ОБРАЗЦОВ DIGITALIS LANATA В СВЯЗИ С СЕЛЕКЦИЕЙ НОВОГО СОРТА

Г.С. Левандовский, Н.Т. Конон

Наперстянка шерстистая (*Digitalis lanata* Ehrh.) – многолетнее травянистое растение из семейства Scrophulariaceae – является ценнейшим источником сырья для производства препаратов сердечного действия, применяемых в медицинской практике.

Возделываемая в культуре наперстянка шерстистая – двулетнее растение. Она культивируется в ряде стран Северной и Западной Европы, Юго-Восточной Азии, Северной Америки и лесостепной зоны Украины [1]. В природе наперстянка шерстистая встречается на Балканском полуострове и Придунайской области, на территории бывшего СССР – только в Молдавии и Закарпатской области Украины. Растет в зарослях кустарников, в лесах, на лугах и по известняковым и глинистым склонам гор и холмов. Встречается довольно редко и в незначительных количествах, поэтому заготовка дикорастущего сырья не производится [2]. В листьях наперстянки шерстистой обнаружено свыше 40 сердечных гликозидов, среди которых наибольшее значение имеют ланатозид С (целанид) и дигоксин. Последний накапливается после предварительной ферментации. Целанид и дигоксин относятся к числу наиболее ценных лекарственных средств сердечного действия. Их отличительной особенностью является ускоренное воздействие на работу сердца, лучшая переносимость и менее выраженные кумулятивные свойства по сравнению с препаратами из других видов наперстянок [3].

Промышленные плантации создаются посевом семян непосредственно в грунт. Наперстянка шерстистая в культуре не требовательна к температурным условиям, однако весьма чувствительна к влажности почвы, особенно в период прорастания семян. При нормальных условиях семена начинают прорастать на третий-пятый день, всходы появляются в течение 1,5–2 нед. Всходы мелкие, на начальных этапах онтогенеза развиваются очень медленно, слабо конкурируют с сорняками и погибают при образовании почвенной корки [2]. Это является самым неблагоприятным фактором при возделывании наперстянки. Первый год вегетации завершается образованием мощной розетки прикорневых листьев, во второй год растения переходят к репродуктивному развитию.

Технически спелыми растения считаются при длине листьев не менее 10 см. Уборку сырья необходимо проводить в сухую солнечную погоду во второй-третьей декадах сентября (для средней полосы России). Сушку листьев осуществляют при температуре 80°C, а для получения дигоксина – не выше 45°C [2].

До настоящего времени в производстве возделывается единственный сорт наперстянки шерстистой отечественной селекции Карикола, характеризующийся сравнительной устойчивостью к вредителям и болезням, морозостойкостью и стабильной урожайностью. Однако этот сорт не вполне удовлетворяет требованиям производства по содержанию биологически активных веществ, так как количество ланатозида С обычно не превышает 0,10%. Это побудило нас начать работу по созданию нового сорта, который сочетал бы комплекс основных хозяйственно ценных признаков. Создание сортов с повышенным содержанием ланатозида С является одним из важнейших резервов увеличения объема производства лекарственных препаратов и снижения их себестоимости.

Использование целенаправленного отбора в пределах сорта Карикола с целью выделения высоколанатозидных форм не увенчалось успехом, так как для растений этого сорта характерна невысокая изменчивость содержания ланатозида С.

Таблица 1

*Изменчивость основных хозяйственно ценных признаков
лучших коллекционных образцов наперстянки шерстистой и их потомства*

Происхождение образца	Содержание ланатозида С в исходной популяции, %	Содержание ланатозида С в растении, %	Урожай листа с одного растения, г	Выход ланатозида С с одного растения, мг
Франция	0,25	0,19–0,22	4,48–15,93	9,0–31,8
Австрия	0,11	0,13–0,18	4,63–16,03	8,3–24,0
Румыния	0,12	0,18–0,26	3,83–10,18	8,9–25,5
Польша	0,17	0,13–0,17	8,67–13,83	12,7–20,04
Болгария	0,17	0,15–0,20	3,08–7,93	5,2–14,6
Венгрия	0,13	0,09–0,21	2,63–6,73	4,2–12,1
Сорт Прогресс	0,38	0,11–0,39	2,73–9,63	6,0–37,6
Сорт Виктория	0,16	0,14–0,20	1,76–16,48	3,2–31,3

Известно, что успех селекционной работы в значительной степени определяется подбором исходного материала [4]. Поэтому первоочередной нашей задачей был сбор и изучение максимального числа образцов наперстянки шерстистой различного географического происхождения. Исходный материал был представлен образцами из природных популяций, сортами зарубежной и отечественной селекции. В общей сложности было изучено более 100 сортообразцов наперстянки шерстистой.

Определение содержания ланатозида С проводили сотрудники НИЦ биологических структур под руководством Л.И. Шевяковой хроматофотоколориметрическим методом.

При изучении коллекционного материала обращали внимание на изменчивость основных хозяйственно ценных признаков. С использованием индивидуального отбора изучаемые образцы расчленили на отдельные биотипы. Потомство этих растений выращивали на искусственно-выравненном почвенном фоне, что позволило снизить паратипическую компоненту изменчивости и значительно точнее провести оценку исходного материала (табл. 1).

Установлена значительная изменчивость признаков внутри популяций как по содержанию ланатозида С, так и по урожайности сырья. Анализ полученных данных показал, что наиболее широкий размах изменчивости по содержанию действующих веществ отмечен у сорта Прогресс (0,11–0,39), а по урожайности листьев – у сорта Виктория (1,76–16,48).

Среди изученных образцов выделены растения, намного превышающие исходную форму по хозяйственно ценным признакам. Так, среди потомства образцов 3,6 и 8 встречаются растения с содержанием ланатозида С 0,26; 0,21 и 0,20%, тогда как у исходных образцов этот показатель составил 0,12; 0,13 и 0,16%.

По выходу ланатозида С выделяются также формы из Польши, Франции, Австрии, Румынии и Венгрии.

Следует отметить, что высоколанатозидные образцы характеризуются разной зимостойкостью. В условиях Московской области они зачастую вымерзают, из-за чего не удается получить стабильной урожайности товарного сырья, тогда как высокоурожайные образцы, но с низким содержанием действующих веществ, зиму переносят удовлетворительно.

Объединение желаемых признаков в одном растении стало возможным благодаря использованию гибридизации.

Среди растений сорта Прогресс, характеризующегося высоким содержанием ланатозида С, но сравнительно низкими показателями зимостойкости и урожайности сырья, высокоурожайного сорта Виктория со стабильной зимостойкостью и невысоким

Таблица 2

Сравнительная характеристика наперстянки шерстистой сорта Спектр
(конкурсное сортоиспытание, 1993–1995 гг.)

Сорт	Урожайность ц/га		Ланатозид С		Поражаемость септориозом, %
	сырья	семян	содержание, %	выход, кг/га	
Карикола (стандарт)	23,5	4,68	0,21	4,83	10,0
Спектр	20,8	5,28	0,35	7,28	8,8
НСР ₀₅	4,2	0,72	0,09	1,85	–

содержанием действующих веществ были отобраны образцы, послужившие родительскими формами для гибридизации. В F2 от их скрещивания выделено элитное растение Л-90, унаследовавшее основные хозяйственно ценные признаки и оказавшееся родоначальником нового сорта под названием Спектр. Высокое содержание ланатозида С при достаточно хорошей урожайности товарного сырья обуславливали высокий выход действующих веществ (табл. 2).

За годы конкурсного сортоиспытания содержание ланатозида С в листьях наперстянки сорта Спектр составило 0,35%, выход его с 1 га – 7,28 кг, что соответственно на 0,14% и на 2,45 кг выше, чем у сорта-стандарта. Максимальный выход целевого продукта у сорта составил 11,6 кг/га (1995 г.). Характерная особенность нового сорта – стабильная зимостойкость.

Конкурсное сортоиспытание перспективных сортов и селекционных образцов в 1992–1996 гг. выявило еще одно положительное свойство сорта Спектр: дружное прорастание семян на начальных этапах онтогенеза. Так, несмотря на то что апрель–май 1995–1996 гг. отличались резким дефицитом влаги, всходы у него были более дружными, чем у других сортов и образцов.

Сорт Спектр выгодно отличается формой розетки: она компактная и прямостоячая, что благоприятно для механизированной уборки сырья.

Основной способ размножения наперстянки шерстистой – семенной, поэтому показатели семенной продуктивности нового сорта очень важны. Средняя урожайность семян нового сорта составляет 5,28 ц/га, стандартная – 4,68 ц/га при практически одинаковой массе 1000 семян.

Сорт Спектр меньше поражается септориозом, при этом заболевание листьев по годам варьирует от 6 до 10%, тогда как у сорта-стандарта этот признак изменяется от 8 до 12%.

Сорт наперстянки шерстистой Спектр включен в государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию в Российской Федерации.

ЛИТЕРАТУРА

1. Атлас лекарственных растений. М.: Медгиз, 1962. 703 с.
2. Левандовский Г.С., Лепиши В.М., Коломиец Н.И. и др. Наперстянка шерстистая и ее возделывание // Лекарственное растениеводство: Экспресс-информ. М., 1988. Вып. 6. С. 1–5.
3. Левандовский Г.С., Фетисов А.А., Брыкин А.И. и др. Изменчивость хозяйственно-ценных признаков наперстянки шерстистой в связи с селекцией на содержание дигланида С // Там же. М., 1984. Вып. 6. С. 4–6.
4. Вавилов Н.И. Значение иноземного и инорайонного материала // Избр. тр. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. Т. 2. С. 22–23.

SUMMARY

Levandovsky G.S., Konon N.T. Comparative study of Digitalis lanata specimens in connection with selection of new sort

The data on the most valuable features of various specimens of foxglove are presented. The forms selected for hybridization are described. The raw material yield, lanatozide C content and some other parameters of new sort are characterized.

УДК 634.718.74(477.63)

КОЛЛЕКЦИЯ ЖИМОЛОСТИ В БОТАНИЧЕСКОМ САДУ ДНЕПРОПЕТРОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

В.Ф. Опанасенко

Создание коллекции жимолости в ботаническом саду Днепропетровского государственного университета началась в 1944 г. В настоящее время коллекция состоит из 23 видов, трех гибридов, трех разновидностей и четырех форм; всего же было испытано 40 видов, 5 гибридов, 4 разновидности и 8 форм. Анализ трех инвентаризаций, проводимых в 1954, 1974 и 1994 гг., позволяет проследить процесс формирования коллекции (см. таблицу).

По итогам инвентаризации 1954 г. [1] коллекция жимолости состояла из 10 видов, одной разновидности и трех форм. Преобладали виды европейского и евроазиатского происхождения как из умеренной (*L. chrysantha*, *L. tatarica*, *L. xylosteum*), так и из субтропической (*L. carifolium*, *L. periclymenum*, *L. orientalis*) зон, что в значительной степени определило устойчивость жимолости в условиях степи Правобережной Украины.

Первыми выпали вьющиеся кустарники – *L. carifolium*, *L. periclymenum*, *L. sempervirens* L. var. *superba*. Гибель *L. carifolium* и *L. periclymenum*, естественно произрастающих в Средиземноморье, следует объяснить их недостаточной зимостойкостью, а *L. sempervirens* var. *superba* еще и недостаточной засухоустойчивостью, так как исходный вид (*L. sempervirens*) распространен преимущественно в хорошо увлажненных Атлантической и Атлантической муссонной областях умеренной и субтропической зон Северной Америки [2, 3].

К 1974 г. выпали и другие виды жимолости, так из 39 растений *L. fragrantissima* к 1974 г. сохранилось только 5; из 32 экземпляров *L. caerulea* – 1; из 23 *L. orientalis* – 5; из 20 *L. xylosteum* – 1.

L. fragrantissima и *L. orientalis* происходят из муссонной и Средиземноморской климатических областей субтропической зоны Азии и являются теплолюбивыми растениями. *L. caerulea*, произрастающая в смешанных горных лесах Центральной Европы, и *L. xylosteum*, приуроченная к лесам и кустарниковым зарослям лесостепной и лесной зоны Европы и Азии, являются относительно влаголюбивыми видами, что и определило их отпад в степной зоне.

Недостаток влаги оказался лимитирующим фактором и для *L. nigra*, естественно произрастающей в горных лесах Европы и Азии.

Данные инвентаризации 1974 г. показали, что за период с 1954 по 1974 г. коллекция жимолости пополнилась 23 видами, четырьмя гибридами, одной разновидностью.

Однако, согласно архивным данным, с 1961 по 1967 гг. в дендропарке были высажены, кроме указанных в табл. 1, еще три вида – *L. japonica*, *L. sempervirens*, *L. almanni*, два гибрида и одна форма жимолости, которые погибли до 1974 г. и поэто-

Состав коллекции жимолости в ботаническом саду ДГУ
(1944–1994 гг.)

Вид, форма	Число растений (шт.) по данным инвентаризации		
	1954 г.	1974 г.	1994 г.
<i>Lonicera amoena</i> Zabel.	–	5	4
<i>L. bella</i> Zabel.	–	8	18
<i>L. bella</i> f. <i>albida</i> Zabel.	+	–	–
<i>L. bella</i> f. <i>candida</i> Zabel.	4	2	–
<i>L. bella</i> f. <i>rosea</i> Zabel.	+	–	–
<i>L. bella</i> f. <i>atrorosea</i> Zabel.	–	4	3
<i>L. caerulea</i> L.	32	1	–
<i>L. caprifolium</i> L.	11	–	–
<i>L. canadensis</i> Marsh.	–	8	5
<i>L. chrysantha</i> Turcz.	2	3	4
<i>L. caucasica</i> Pall.	–	2	3
<i>L. conjugialis</i> Kellogg.	–	4	1
<i>L. deflexcalyx</i> Batal.	–	–	1
<i>L. deflexicalyx</i> var. <i>xerocalyx</i> (Diels) Rehd.	–	6	2
<i>L. demissa</i> Rehd.	–	3	2
<i>L. dioica</i> L.	–	4	–
<i>L. edulis</i> Turcz. ex Freyn	–	10	1
<i>L. etrusca</i> Santi.	–	6	–
<i>L. ferdinandi</i> Franch.	–	10	2
<i>L. flava</i> Sims.	–	2	–
<i>L. floribunda</i> Bois. et Buhse	–	5	2
<i>L. fragrantissima</i> Lindl. et Paxt	39	5	1
<i>L. gibbiflora</i> (Rupr.) Dipp.	–	1	2
<i>L. hispida</i> Pall.	–	2	–
<i>L. involucrata</i> Banks ex Spreng.	–	4	–
<i>L. koehneana</i> Rehd.	–	5	–
<i>L. korolkovii</i> Stapf.	–	7	5
<i>L. maackii</i> Maxim.	–	3	6
<i>L. maackii</i> f. <i>podocarpa</i> Rehd.	–	–	3
<i>L. morrocoii</i> A. Gray.	5	4	1
<i>L. micrantha</i> Trantv. ex Regel	–	6	5
<i>L. microphylla</i> Coilld.	–	3	–
<i>L. muscaviensis</i> Rehd.	–	2	–
<i>L. myrtilloides</i> Parpus	–	4	1
<i>L. nigra</i> L.	5	4	2
<i>L. notha</i> Zabel.	–	2	5
<i>L. nummulariifolia</i> Jaub. et Spach.	–	9	30
<i>L. olgae</i> Regel et Schmal.	–	16	1
<i>L. orientalis</i> Lam.	23	5	1
<i>L. periclymenum</i> L.	+	–	–
<i>L. prolifera</i> Rehd	–	1	–
<i>L. quinquelocularis</i> Hardw.	–	4	–
<i>L. ruprechtiana</i> Regel	–	9	8
<i>L. ruprechtiana</i> var. <i>calvescens</i> Rehd.	–	–	7
<i>L. sempervirens</i> var. <i>superba</i> Regel	+	–	–
<i>L. tatarica</i> L.	1	9	19
<i>L. tatarica</i> f. <i>elegans</i> Carr.	–	–	1
<i>L. tatarica</i> var. <i>parvifolia</i> Jacq.	–	3	3
<i>L. tatarica</i> f. <i>rosea</i> Regel	–	–	1
<i>Lonicera trichosantha</i> Bur. et Franch	–	1	–
<i>L. xylostemum</i> L.	20	1	1

П р и м е ч а н и е. "+" – данных о числе растений в архиве не сохранилось.

му в данных инвентаризации отражены не были. Два из трех видов были представлены и большим числом экземпляров: *L. japonica* – 25, *L. sempervirens* – 29. *L. japonica* происходит из муссонной субтропической зоны Азии и, как и *L. sempervirens*, является тепло- и влаголюбивым растением, что и определило гибель обоих видов в условиях степи Украины. Выпала из коллекции *L. altmannii*, естественно произрастающая в елово-пихтовых лесах Джунгаро-Кашгарии.

Интродуцированная в 1964 г. *L. arborea f. persica* оказалась недостаточно морозостойкой, так как исходный вид *L. arborea* происходит из европейского Средиземноморья. Выпали из коллекции *L. regeliana* и гибрид *L. salicifolia*. Следовательно, в первые годы испытаний массово гибли теплолюбивые и влаголюбивые виды.

Из интродуцированных видов жимолости за период 1954–1974 гг. и сохранившихся к моменту инвентаризации 16 видов происходят из субтропической зоны, 9 – из умеренной и два вида произрастают как в субтропической, так и в умеренных зонах. Из растений субтропической зоны наиболее полно была представлена жимолость флоры Китая из Центральноазиатской области, а также флоры Средней Азии. Из флоры Северной Америки было интродуцировано четыре вида: *L. flava*, *L. prolifera*, *L. dioica*, *L. involucrata*.

Виды жимолости, происходящие из умеренной зоны, преимущественно являлись представителями азиатской флоры: *L. hispida* Pall., *L. edulis*, *L. gibbiflora*, *L. micrantha*, *L. maskii*, *L. gurpchtiana* и др. и только два вида из флоры Северной Америки – *L. canadensis* и *L. conjugialis*. Таким образом, коллекция жимолости пополнилась значительным количеством мезоксерофитов и ксеромезофитов [4, 5]. Были интродуцированы также четыре гибрида: *L. amoena*, *L. bella*, *L. notha* и *L. muscaviensis* и две разновидности *L. deflexicalyx* var. *xerocalyx* и *L. tatarica* var. *parvifolia*.

Анализ данных инвентаризации 1994 г. показал, что за период с 1974 по 1994 г. из коллекции выпало одиннадцать видов и один гибрид, пополнилась коллекция одним видом, одной разновидностью и тремя формами (см. таблицу). Из растений субтропической зоны выпало пять азиатских видов: *L. hispida*, *L. koechneana*, *L. microphylla*, *L. trichosantha* и *L. quinquelocularis*, четыре американских: *L. dioica*, *L. flava*, *L. prolifera*, *L. involucrata* и один европейский – *L. etrusca*.

Из растений умеренной зоны погиб один вид – *L. caerulea* [3, 6]. Гибель указанных видов следует объяснить недостаточной устойчивостью в районе интродукции.

Значительным количеством экземпляров (15) в коллекции сада была представлена *L. etrusca* – одна из наиболее теплолюбивых жимолостей, происходящая из Средиземноморья. К 1974 г. из 15 экземпляров этого вида выпало 9, а к 1994 г. остальные 6. Следовательно, в период между 1974 и 1994 гг. продолжался отпад влаголюбивых и теплолюбивых видов.

Наибольшее количество таксонов отмечено по итогам инвентаризации 1974 г. – 41, в том числе 33 вида. Наибольшее число видов азиатского происхождения – 21, североамериканского – 6 и только 3 – европейского. Такая же закономерность сохранилась и при инвентаризации 1994 г., но число видов сократилось на 10, увеличилось число садовых форм и разновидностей.

ВЫВОДЫ

Испытанные за 50 лет интродуцированные виды жимолости можно разделить на три группы:

в первую группу отнесены виды, погибшие на раннем этапе испытания;
во вторую группу отнесены жимолости, выживаемость которых колеблется от 20 до 50%, представленные, в основном, мезофитами;

в третью группу вошли преимущественно мезоксерофиты и ксеромезофиты, т.е. виды, сформировавшиеся в засушливых местообитаниях, с выживаемостью от 50 до 80%.

Растения умеренной зоны оказались более устойчивыми, хотя степень их выживаемости колеблется от 10 до 12% (*L. edulis*, *L. conjugialis*) до 80–90% (*L. micrantha*, *L. gurgeshiana* и др.). Из 25 видов испытанных растений субтропической зоны выпало 10. Наименее устойчивыми оказались средиземноморские (погибло 67% видов) и азиатские жимолости (43%).

ЛИТЕРАТУРА

1. *Левицкая А.М.* Деревья и кустарники ботанического сада Днепропетровского государственного университета. Днепропетровск: Днепропетр. ун-т, 1955. 20 с.
2. *Алисов Б.П.* Климатические области зарубежных стран. М.: Географгиз, 1950. 351 с.
3. Деревья и кустарники СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. Т. 6. С. 211–299.
4. *Лукиша В.В.* Жимолость. М.: Лесн. пром-сть, 1990. 63 с.
5. *Встовская Т.Н.* Древесные растения – интродуценты Сибири. Новосибирск: Наука, 1986.
6. *Rehder F.* Manuel of cultivated trees and shrubs hardy in North America. N.Y.: Macmillan, 1944. 960 p.

Ботанический сад
Днепропетровского государственного университета

Поступила в редакцию
24.12.97

SUMMARY

Opanasenko V.F. Honeysuckle collection in the Botanical Garden of the Dnepropetrovsk State University

The results of introduction experiments carried out in 1944–1994 are reported. During this period 40 species, 5 hybrids, 4 varieties and 8 forms of honeysuckle were examined. Nowadays the collection includes the plants of 23 species, 3 hybrids, 3 varieties and 4 forms. The majority of them are xerophile plants of Asiatic (17 taxa), European (4) and North-American origin.

ФЛОРИСТИКА И СИСТЕМАТИКА

УДК 582.998.4

К СИСТЕМАТИКЕ СЕКЦИЙ FOLIOSAE И FIBRILLOSAE РОДА SCORZONERA (ASTERACEAE)¹

А.К. Скворцов

Для Восточной Европы в новейшем обзоре [1] приводятся три вида из секции *Foliosae*: *Scorzonera hispanical* L., *S. taurica* Bieb., *S. stricta* Hornem. (= *S. marschalliana* auctt.) и еще гибрид (или гибридогенный вид) *S. × glastifolia* Willd. Из секции *Fibrillosae* Н.Н. Цвелев приводит четыре вида: *S. austriaca* L., *S. pratorum* (Krasch.) Stankov, *S. glabra* Rupr. и *S. crispata* Bieb с примечанием, что все они близки друг другу и даже могут рассматриваться в качестве подвидов одного вида.

Мне довелось многократно, в разные годы и в разных районах, наблюдать представителей обеих групп в природной обстановке и при этом у меня наметились несколько иные заключения относительно их систематики. Сейчас, в плане критического пересмотра некоторых групп флоры Нижнего Поволжья, мне удалось исследовать также материалы гербариев (МНА, MW, LE) и свои заключения доработать*.

Секция *Foliosae* (Boiss.) Lipsch.

В отечественной литературе устойчиво существует представление о наличии в европейской части бывшего СССР по крайней мере двух видов из этой секции, наиболее определенным различием между которыми служит ширина прикорневых и нижних стеблевых листьев: узколистной *S. stricta* и широколистной *S. hispanica*. При этом авторы несколько расходятся в указании конкретных размеров: так, С.Ю. Липшиц [2] для первого вида приводит ширину листьев 1–7(10) мм, а для второго – “до 25 мм”, а Н.Н. Цвелев [1] соответственно 1–4(5) мм и “свыше 5 мм”. Вместе с тем Н.Н. Цвелев считает, что наши аборигенные широколистные растения следует называть *S. taurica* Bieb., а название *S. hispanica* относить к западноевропейскому виду, нередко культивируемому в Европе как овощ, а у нас только изредка заносному.

По моим наблюдениям, в Липецкой, Тульской, Воронежской, Саратовской и Волгоградской областях широколистные и узколистные формы имеют одну и ту же экологическую приуроченность (луговая или ковыльно-разнотравная степь), одни и те же сроки развития (фенофазы) и, как правило, растут совместно, вперемежку, в одном и том же фитоценозе. В большинстве случаев в популяции бывают представлены как узко-, так и широколистные экземпляры, а также и различные промежуточные. Лишь иногда совсем малочисленные популяции, состоящие из одного-двух десятков особей, бывают сравнительно однородными. Значительный разброс показали и выращенные из семян потомки как узколистных, так и широколистных экземпляров. В структурах корзинок не удается найти никаких различий. Следовательно, необходимо заключить, что мы имеем дело не с двумя видами, а с одним, различ-

¹ Настоящая статья подготовлена при поддержке РФФИ (по проекту № 96-04-48474).

ная же ширина листьев – это чисто индивидуальные особенности отдельных особей, не оправдывающие никаких таксономических выделений. (Различия в длине листьев невелики и раздумий не вызывают.)

В просмотренных мной материалах диапазон варьирования ширины листа оказался между 1,5–2 и 45 мм. Из собранных мной совместно произраставших особей наибольшее различие заметно в сборе из-под г. Хвалынска 10–11.VI.1983: самое узколистное растение имело листья шириной 3–4 мм, а самое широколистное – 40 мм; как всегда, есть и средние, промежуточные варианты.

Сходная изменчивость отмечается и на западноевропейском материале. Недаром в примечании к образцу *S. hispanica* (*Flora Italica Exsiccata* № 195, LE, MW) R. Pampanini заметил: “Pianta variabilissima nella forma e nelle dimensioni delle foglie radicale”. Один вид признает и “*Flora Europaea*” [3].

Надо заметить, что не столь резкая, но все же очень значительная индивидуальная изменчивость ширины листьев наблюдается и у другого распространенного в Восточной Европе вида того же рода – *S. humilis* L. (sect. *Scorzonera*). В материалах МНА есть образцы с линейными листьями шириной 10–12 мм и образцы с широкоовальными листьями шириной до 150 мм.

Следует ли признать культивируемое растение за отдельный вид и оставить за ним название *S. hispanica* L., а дикорастущие именовать *S. taurica* Bieb. (syn. *S. stricta* Нопет.)? Действительно, культурные образцы “черного корня” имеют обычно более мощный облик, несколько более крупные корзинки, листья шириной до 50 мм, часто волнистые по краю и иногда даже с немногочисленными зубчиками. Однако эти признаки неустойчивы и четкого разграничения образцов провести не позволяют. Поэтому, вероятно, правильнее оставить и культурные, и дикие растения под общим обозначением *S. hispanica* L.

Секция *Fibrillosae* Nakai

По сравнению с *Scorzonera hispanica*, представители секции *Fibrillosae* в Восточной Европе более ксероморфны и обитают на более специализированных субстратах: выходах каменистых пород, особенно известняков, мелов и гипсов, и на высокоминерализованных пойменных лугах степной зоны. По общему облику растений (“физиономически”) можно различить четыре габитуальных типа, которые в общем соответствуют четырём видам, признаваемых Н.Н. Цвелевым. Однако четких границ – ни морфологических, ни эколого-географических – между ними провести не удастся, и, очевидно, все их следует относить к одному виду – *S. austriaca* Willd.

Вместе с тем в отличие от ситуации у *S. hispanica*, где вся гамма разнообразия может наблюдаться в рамках одной популяции, упомянутые четыре типа *S. austriaca* имеют каждый свою эколого-географическую приуроченность. И если *S. hispanica* может быть встречена буквально почти на каждом участке лугово-степной растительности, то популяции *S. austriaca*, в связи с высокой избирательностью вида по отношению к субстрату, более разбросаны и изолированы.

По наблюдениям в Воронежской, Саратовской и Волгоградской областях, растения пойменных местообитаний (*S. pratense*) сравнительно высокорослы (до 75 см) и широколиственны (ширина листьев до 40 мм), стебли более-менее облиственны и кроме верхушечной корзинки обычно несут еще одну-три корзинки на боковых ветвях.

Растения с известняков и мелов степной полосы Поволжья и Дона (*S. austriaca* s.str.) ниже (15–30 см), причем их стебель едва превышает прикорневые листья и несет чаще всего лишь одну верхушечную корзинку; прикорневые листья обычно узкие (ширина 2–15 мм), а стеблевые – недоразвитые. Наблюдая и сравнивая друг с другом отдельные популяции (обычно они невелики), можно заметить определенное своеобразие, присущее каждой из них, т.е. как бы семейное или племенное сходство. Крымским образцам (*S. cispra*) обычно свойственны несколько волнистые листья.

Наконец, особый интерес представляют растения, относимые к *S. glabra* Rupr., – прежде всего благодаря своему весьма своеобразному ареалу: отрываясь от степной зоны, они заходят в альпийский пояс Урала и в область архангельской северной тайги. Мне довелось видеть их во всех трех главных очагах их распространения: на каменистых склонах Южного Урала среди почти степного окружения; в альпийском поясе Северного Урала (на Денежкином Камне) и на гипсах берегов Северной Двины. Создается впечатление значительного единообразия растений, обитающих в столь резко различной обстановке. Они еще более низкорослы, чем растения мелов Поволжья, но более широколиственны. Однако четкого, на уровне вида, отграничения от растительной степной зоны все-таки провести не удается.

Как же трактовать разнообразие, существующее в рамках *S. austriaca*? Необычный и обособленный ареал, а также и значительное единообразие уральско-архангельских популяций вполне позволяют придать им статус подвида – *S. austriaca* subsp. *glabra* (Rupr.) Lipsch. et Krasch. (1935).

Иная ситуация с растениями степной полосы. Здесь между популяциями, разбросанными иногда на значительные расстояния одна от другой, можно отметить большие или меньшие различия. Пойменные популяции больше сходны между собой, и к ним подходит понятие экотипа; другим экотипом можно считать петрофильные популяции, но среди них просматриваются еще и локальные особенности.

Таким образом, у *S. austriaca* картина внутривидового разнообразия вырисовывается иная, нежели у *S. hispanica*.

Scorzonera hispanica

Внутрипопуляционная изменчивость очень заметна

Существенных межпопуляционных различий, по крайней мере по Восточной Европе, не выявляется.

Ни подвиды, ни экотипы, ни локальные расы четко не выявляются

Scorzonera austriaca

Внутрипопуляционная изменчивость сравнительно невелика

По крайней мере в части ареала, лежащей в степной зоне, межпопуляционные различия весьма заметные.

Вырисовывается разделение по крайней мере на два подвида, и в одном из них еще различия экотипического характера и определенное своеобразие локальных популяций.

Очевидно, что ни у того, ни у другого вида картина разнообразия не может быть адекватно отображена простым налеплением каких-либо таксономических ярлычков: она требует содержательного описания. Между тем преобладающее сейчас в отечественной систематике направление (отраженное и в трактовках рода *Scorzonera* во “Флоре СССР” и во “Флоре Восточной Европы”) склонно почти любым наблюдаемым различиям придать значение видовых. Аналогично случаю с *S. austriaca*, в качестве видов представляются более-менее различающиеся популяции *Lotus comiculatus*, *Anthyllis vulnemaria* L. и др. Или же (как в случае с *S. hispanica*) за особые виды признаются повторяющиеся чисто индивидуальные внутрипопуляционные варианты, как, например, *Filipendula denudata* или *Leontodon danubialis*. Как нам удалось установить простейшим повторением опытов Менделя, признак отсутствия опушения, отличающий *L. danubialis*, – рецессивный и наследуется по простой менделевской схеме [4].

Весьма частный вопрос о систематической трактовке двух небольших групп рода *Scorzonera* подводит и к более общей теме. Проектируется новая “Флора России”: как будут в ней трактоваться виды и отображаться внутривидовое разнообразие? Вопрос не только академический, но и существенный для проблем сохранения многообразия растительного мира России, назревший для отдельного специального рассмотрения.

ЛИТЕРАТУРА

1. Цвелев Н.Н. Род *Scorzonera* // Флора европейской части СССР. Л.: Наука, 1989. Т. 8. С. 37–46.
2. Липищ С.Ю. Род *Scorzonera* // Флора СССР. М.; Л.: Наука, 1964. Т. 29. С. 27–111.
3. Chater A.O. *Scorzonera* // Flora Europaea. Cambridge: Univ. press, 1976. Vol. 4. P. 317–322.
4. Скворцов А.К., Виноградова Ю.К. Изменчивость *Leontodon hispidus* L. и конкурентные отношения между контрастными морфами этого вида // Бюл. Гл. ботан. сада. 1977. Вып. 174. С. 35–41.

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

Поступила в редакцию 28.12.07

SUMMARY

Skvortsov A.K. On taxonomy of the sections *Foliosae* and *Fibrillosae* in the genus *Scorzonera*

On the basis of field observations and herbarium studies the author has drawn a conclusion that *S. hispanica* L. should be recognized as the only East-European species within the section *Foliosae*. The species has a wide range of intrapopulation variability but its differentiation between populations isn't significant. Also *S. austriaca* L. should be recognized as the only species within the section *Fibrillosae*. In contrast to *S. hispanica* its populations are differentiated ecologically and geographically but intrapopulation variability is insignificant. *S. glabra* Rupr. may be recognized as a subspecies: *S. austriaca* subsp. *glabra* (Rupr.) Lipsch. et Krasch.

УДК (582.35+582.4):(1–17):(481)

ОЧЕРК СОСУДИСТОЙ ФЛОРЫ СЕВЕРНОЙ НОРВЕГИИ (ОБЛАСТЬ ТРОМСЁ)

В.Б. Куваев, А.П. Хохряков

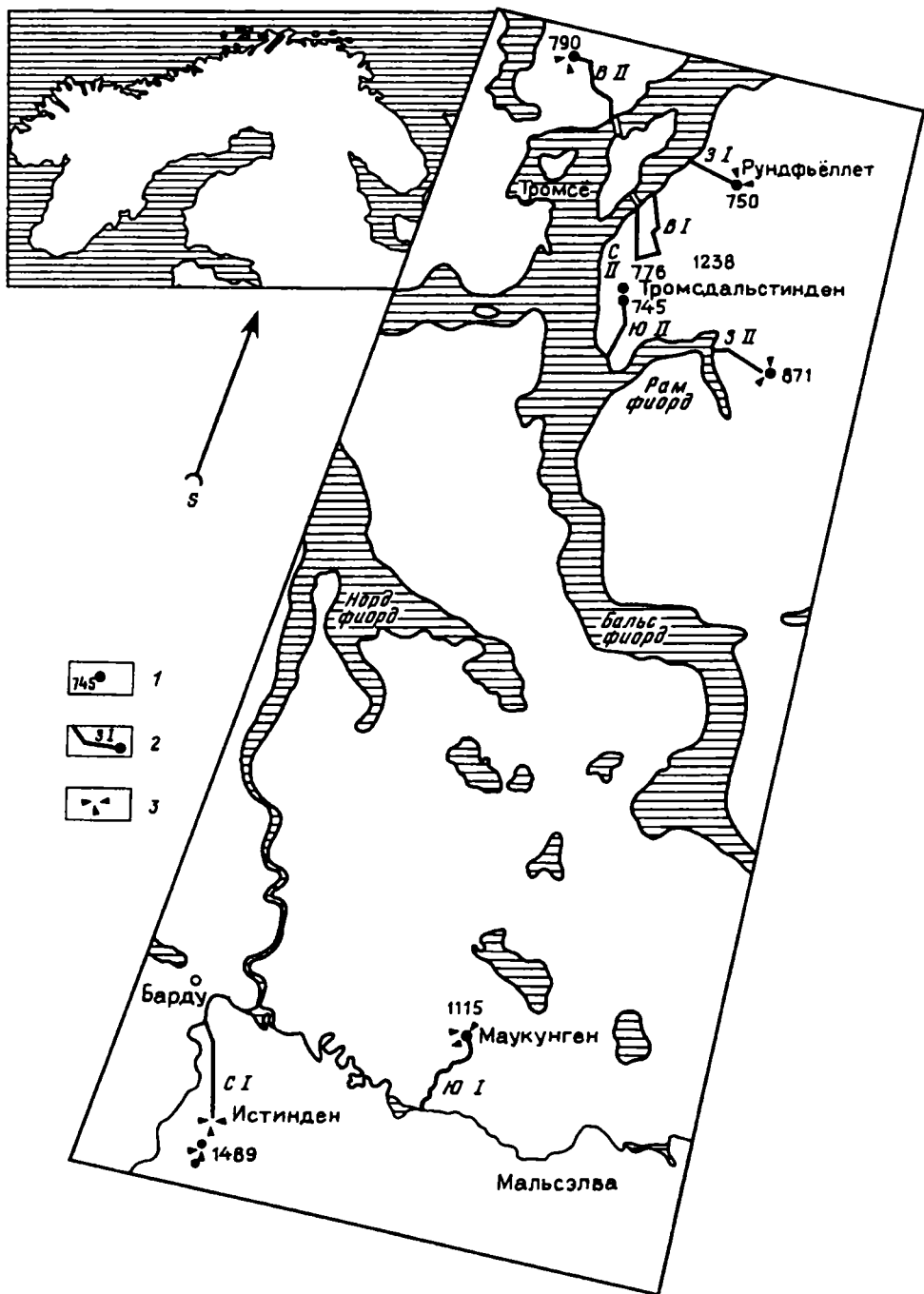
Сосудистая флора Северной Скандинавии изучалась давно и обстоятельно [1–4 и др.]. Цель нашего сообщения – дать представление о важнейших чертах сложения местной флоры в связи с высотным распределением видов в этой области.

Работы проходили в области Тромсё и в окрестностях с. Барду в 1995 г. Размеры территории ~ 1000 км² (см. рисунок). Использовался метод высотных профилей [5, 6]. Диапазон исследованных высот 0–1000 м над ур. моря. Основные ботанико-географические пояса: 1) древесной р-сти (до криволесий включительно) – 0–380(440) м; 2) подгольцовых тальников (не повсеместно) – 440–515; 3) альпийско-тундровый – 380(515)–825; 4) гольцово-пустынный – выше 825 м.

Таксоны расположены по А. Энглеру. Высоты в их характеристиках означают выявленные нами уровни нижней границы, максимумы высотной приуроченности и верхней границы, в м над ур. моря; кроме того, в скобках приводятся верхние пределы по работе Т. Engelskjøn, О. Skifte [7]. Знак “*” – незагербаризированные виды.

Сокращения: бер. – берег; В. – восток, восточный; г. – гора, горный; З. – запад, западный; лл. – листья; п. – пояс; р. – растение(я); р-сть – растительность; С. – север, северный; ст. – стебель; ф. – форма; Ю. – юг, южный; ~ – примерно, приблизительно.

Matteuccia struthiopteris (L.) Tod. Березняки по речкам. 100(477) м.
Cystopteris fragilis (L.) Bernh*. Скалы в лесах (ельники). 100(1048).
S. montana (Lam.) Desv. В поясе древесной р-сти. До 300(900).



Картосхема района работ и размещения высотных профилей

1 – высоты (вершины гор), 2 – высотные профили, 3 – гольцовые пустыни

C. regia (L.) Desv. (ad *C. alpina* (Vulf.) Koch). Редко, тундровый пояс¹ г. Соллидальс-аксла. 600–700(780).

Athyrium distentifolium Tausch ex Opiz*. Подгольцово-субальпийский п. (тальники, луговины). 100, 500, 600(1039).

A. filix-femina (L.) Roth*. П. древесной р-сти. <100, 100, 300(600).

Dryopteris cartusiana (Vill.) H.P. Fuchs. Леса; заходит в тундровый п. <100, <100, 600.

D. expansa (C. Presl) Fr.-Jenkins et Jermy. Как предыдущее, но реже. 100–500 (ниже 100 м не найдено); 909, очень обычно, [7].

D. filix-mas (L.) Schott*. Леса нижних частей склонов. <100–100(530).

D. linneana C.Chr.*. В лесах, редко в тундрах (тальники). <100, 300, 600(710).

Polystichum lonchitis (L.) Roth. Специфичен для верхнего предела древесной р-сти (березняки). 300(1050).

Phegopteris connectilis (Michx.) Watt*. Весь лесной п., особенно у верхнего предела. 100, 300, 300(1048).

Pteridium aquilinum Kuhn ex Decker. Лесной пояс, редко.

Cryptogramma crispa (L.) R.Br. Г-тундровое, камни. 600–800(875).

Botrychium boreale Milde*. Соллидальс-аксла, скалы в березняке. 310(650).

Equisetum arvense L.* Лесной п. (<100–400); встречен в тундре. 700.

E. pratense L.* Лесной и частично тундровый п. <100, 350, 700(1260).

E. scirpoides Michx. Спорадично, леса (200), г. тундры, 800(1102).

E. sylvaticum L.* Только сомкнутые леса. <100, < 100, 400(897).

E.xtrachyodon A.Br. Гибридный вид (*E. hyemale* L.x*variegatum*). Редко. Болото у с. Фагернес. 53(520).

E. variegatum Schleich. Тундровый п. и низ лесного. < 100, 600, 900(1320).

Huperzia arctica (Tolm.) Sipl. Расселяется по всему профилю, максимум – в гольцовых пустынях. 300, 900, 1000(1635, ut *H. selago*).

H. selago (L.) Bernh. Типичная ф., редко (криволесье, г. Истинден, 480). Чаше гольцовая var. *appressa* (Desv.) Kuv. 1980; 400, 500, 800.

Lycoperodium alpinum L.* Тундровый, лесной, пустынный п. 300, 700, 900(1220).

L. annotinum L.* Тенистые сомкнутые леса. <100, 150, 300(970, видимо, с включением следующего таксона).

L.a. ssp.dubium (Zoega) Kallio: как типовой подвид, чаще в лесном п.; заходит в гольцы (г. Истинден, снежник). 100, 200, 700(970).

L. clavatum ssp. *monostachyon* (Grev. et Hook.) Seland. Г-тундровое. 400(1000).

Selaginella selaginoides (L.) Link. Широко расселяется по профилю; чаще подгольцовые сообщества с ивами и травами. <100, 400, 800(1140).

Pinus sylvestris L.ssp. *lapponica* (Fr.ex Hartm.) Sylvén* Типичная ф. с диаметром ствола до 35 см, высотой до 20 м, образует леса сомкнутостью до 0,7 на юге (Барду); в березняках – до 300(900).

Larix decidua Mill. Высаживалось; сейчас воспринимается как естественный компонент лесов внизу склонов (~100); высота =>10 м (veg.?).

Picea abies (L.) Karst. ssp. *fennica* (Regel) Parf. Разграничить естественные и саженные ельники трудно. Семяношение редко. До верхней границы криволесий. <100, 100, 300(480).

P. glauca (Moench) Voss. Интродуцировано: акклиматизировалось в саженных ельниках. Деревца 2–3 м и выше, без шишек. 100–200.

Juniperus communis L. Деревцеvidные кусты – внизу лесного п. 100(1100 – см. следующий таксон).

J. pana Willd. Распространен гораздо шире предыдущего, до тундр. < 100, 300–400, 700(1100 ut *F. communis*). Отличия от *J. sibirica* Burgsd. не выражены.

¹ Данный пояс в С. Норвегии правильнее называть альпийско-тундровым; тундровым он называется для краткости.

- Triglochin maritimum* L.*. Луговины на каменистых берегах фьордов. 0(547).
- Anthoxanthum alpinum* A. et D. Löve. Обычное р. С. Норвегии, высотный убиквист; обильно у снежников. <100; 300, 600; 900(1100).
- Hierochloë alpina* (Sw.) R. et Sch. Гольцовые пустыни, заходит вниз до березовых криволесий. 400, 1000, 1000(1340).
- Milium effusum* L. Характерно для сомкнутых березняков. <100, 200, 300(821).
- Phleum alpinum* L.s.l. Тундровое; обычно в проточно увлажняемых сообществах у верхней черты древесных. <100; 300–500; 700(1100).
- Alorocurus arundinaceus* Poir. Солончаковатые луговины по бер. фьордов. Отличается необычайной высотой – var. *giganteus* Kuv.: *caules peralti, ad 150–170 cm alt.* Troms fülke, Bals Fjord ad pag. Sandvica. 0 м.
- Agrostis gigantea* Roth. “Чистая” *A. gigantea* не собрана: сборы у с. Слетта, 50 м, и др. соответствуют ей, уклоняясь по шероховатости веточек и пр. к *A. tenuis*. Лесной п.; реже в тундрах. <100–400.
- A. stolonifera* L. Только низ лесного пояса (Сандвика). <100–100м. По Н. Цвелеву, уклоняется к *A. tenuis*.
- A. straminea* C. Hartm. (*A. stolonifera* ssp.*straminea* (Hartm.) Tzvel., det. Н. Цвелев). В Norsk Fl. нет. Подножие г. Соллидальс-аксла у с. Сандвика, сухая опушка криволесья. 90. № 102–1.
- A. tenuis* Sibth. Самая обычная из *A.*: часты переходные и чистые ф. Лесной и низ тундрового п. <100; <100–100; 500(1006).
- Calamagrostis epigeios* (L.) Roth × *purpurea*: папоротниковый березняк у дороги с. Фоссхэгда горд – г. Истинден, 312, № 10–7.
- C. lapponica* (Wahlb.) Hartm. Обычное г.-тундровое р. 500, 700, 1000(1200).
- C. neglecta* ssp.*stricta* (Timm.) Tzvel. Леса, гольцовые тальники. 100, 630(1150).
- C. purpurea* (Tr.) Tr. У нас ssp.*phragmitoides* (Hartm.) Tzvel. Весь п. древесной р-сти, обычно. <100, 200, 500(1075).
- Deschampsia alpina* (L.) R. et Sch.* *P.* гольцовых пустынь, приводимое Т. Engelskjön (1994:23) для ближних массивов Kirkestinden (1677) и Njunis (1717 m) ВЮВ. Тромсё (1700).
- D. cespitosa* (L.) Beauv. Леса, заходит в тундры. <100; 100–200; 520(999).
- D. flexuosa* (L.) Trin. (*Avenella flexuosa* (L.) Parl.). Высотный убиквист (не найдено на 1000 м). Доминант в г. пустошах (1200).
- Trisetum spicatum* (L.) K. Richt. Типичное р. тундрового п.; гольцовая пустыня на г. Маукунген. 600; 700–800; 1000(1565).
- Melica nutans* L. Юг, березняки и сосняки на г. Маукунген, 100–200(760).
- Poa alpigena* (Blytt) Lindm. В гольцах нет. 1 находка: гипново-травяная суборь у дороги с. Фоссхэгда горд – г. Истинден. 77, № 4–1.
- P. alpina* L. Весь профиль. В лесном п. – березняки; в гольцовых пустошах – var. *vivipara* L. 200 500, 1000(1380).
- P. annua* L. Даже в нижней части профиля редко; в тундровом п. у тропы на г. Фагерфьеллет. 520(550).
- P. arctica* R.Br.* Только пустыни в высших частях профиля, ближе к нивальному п.: Tydal (Lom), 2050 m (Norsk Fl., 1994:888) (1530).
- P. glauca* Vahl ssp. *glaucantha* (Gaud.) Lindm. (*P. balfourii* Parnell). Редко: г. Флоя, г. пустошь с *Vicia cracca*, 585(1480).
- P. nemoralis* L. Чаше в подгольцовом и тундровом поясах, хотя встречается и в лесном. 100, 400–500(1000).
- P. pratensis* L. Березняки у подножий склонов, близ сел. <100(500).
- Festuca brachyphylla* Schult. s.l. Гольцы, редко; г. Флоя-Бённтува. 700.
- F. ovina* L. Лесной п., до подгольцовых тальников. 100–400(1450 – с включением следующего таксона).

- F. o. ssp. elata* (Drob.) Tzvel. Г. пустыни; вниз до 400 м. 1000, >1000(1450).
F. rubra L. Подошвы склонов до 50(460)м: сосняки, болота и т.п.
F. r. ssp. arctica (Hack.) Gowog. Свойственна только гольцам, спускаясь до 430 м только в составе тундровых сообществ. 430, 800(1150).
F. vivipara (L.) Sm. Гольцы; вниз до криволесий. 100, 700, 900(1660).
Nardus stricta L. > Подгольцовые сообщества. <100; 200–400; 500(1118).
Elymus arenarius L. Солончаковатые луговины у фьордов. Тромсдален, 0 м.
Agropyron mutabile Drob.* Юг. 1 находка: злаково-папоротниковый березняк на г. Маукунген, 190(720).
Eriophorum latifolium Hoppe: редко, болота у уровня фьордов. <100(469).
E. polystachyon L. Болота внизу профиля. <100–200(1115).
E. scheuchzeri. Hoppe. 500, 800, 900. Troms: 1084.
E. vaginatum L. См. *E. polystachyon* L. <100–200(1000).
Trichophorum alpinum (L.) Pers. Болота, ручейки внизу лесного пояса, изредка (Крокен, Фагернес). <100–200(510).
T. cespitosum (L.) C. Hartm. Лесной п., реже г. тундры. <100, 100, 520(860).
Carex adelostoma V. Krecz. Редко. Мохово-кустарничковое березовое криволесье внизу лесного п. над с. Крокен, у ручейка, 107(950).
C. aquatilis Wahlenb. Г. Соллидальс-аксла (у с. Сандвика), над криволесьем. 415(950, включая *C. concolor*).
C. atrata L. Как предыдущее, но распространено шире, заходя в лесной и еще более в тундровый пояс. 200; 400–600; 700(1102).
C. atrofusca Schkuhr. На пределе древесных, у ручейков. 345(1100).
C. bigelowii Torr. ex Schwein. Обычно. Максимум в гольцовых пустынях. Тундровый п. и криволесья. 400, 1000, 1000(1490).
C. brunnescens (Pers.) Poir. В пп. древесной р-сти и тундровом, в первом чаще (криволесья, сажены едники). 100–700(1075).
C. capillaris L. У предела древесных (луговины, тундры). 350–400(1050).
C. cespitosa L. С. Тромсдален, бер. фьорда Тромсё и Суудет. 0(26).
C. cinerea Poll. Г. Флоя, травяная тундра у ручейка. 500(900).
C. concolor R.Br. В чистом виде не встречена. Сборы из тундрового п. (г. Истиден, 430, № 8–3 и др.) и субальп (с. Слетта, 195, № 53–17) габитуально и по ключам воспринимаются как *C. concolor*; по определению Т. Егоровой – *C. bigelowii*, *C. concolor* + *C. bigelowii*? 200; 400–600; 600(950).
C. dioica L. Не часто. Болото у с. Фагернес. 53 м (Norsk Fl. 1994:788:1380, ex 'idda).
C. elatior L. Бер. фьордов, прилежащие части лесного п. Берёзовые криволесья над с. Крокен, у с. Сандвика. <100–100(400).
C. flava L.* Как предыдущее. Редко. Болото у с. Фагернес. 53(677).
C. juncella (Fr.) Th. Fr.П. лесного п., на болотах и пр. <100–300(825).
C. lachenalii Schkuhr. Характернейшая осока тундрового п.; вниз до 300 м (уровень лесного пояса), в черничной пустоши. 300, 600, 900(1550).
C. limosa L.* Верезовое криволесье у с. Крокен, у сырой троны. 107(520).
C. magellanica Lam. ssp. irrigua (Wahlenb.) Niit. Вишечее сфагново-пушицевое болото в криволесье над с. Крокен. 80(832).
C. media R. Br. У ручья в субори близ с. Фоссхёгда горд. 77(500).
C. nardina Fr. В русской флоре нет. Тундровый п., редко: между г.г. Флоя и Бённгува, 690(1320).
C. norvegica Retz. (*C. halleri* Gunn. p.p.). Г. Фагерфьеллет, травяной водяничник внизу тундрового п. 430(1055).
C. pallescens L. Редко. Березняк над с. Слетта, тропа. 300(521).
C. parallela (Laest.) Sommerf. Ситниковые пустоши, тундры. 700–800(1110).

- C. pauciflora* Ligthf. Низ лесного п. Криволесье у с. Сандвика. 90(300;500?)
- C. rostrata* Stokes*. Не часто. Болото у с. Фагернес. 53(730).
- C. rupestris* All. Строго тундровое. Сухая щебенка. 600–800(1425).
- C. vaginata* Tausch. Леса, криволесья, болота. 100, 200, 400(1000 – включая следующий таксон).
- C. v. ssp. quasivaginata* (Clarke) Malysch. Тундровые сообщества, криволесья. 100, 700, 700(1000).
- Juncus filiformis* L.P. лесного п., но здесь чаще, чем в тундровом. <100–600(810).
- J. trifidus* L. Г. тундры; заходит в холодные пустыни и подгольцовые криволесья. Доминант в пустошах пустынного п. 300, 600, 1000(1178).
- Luzula arcuata* (Wahlb.) Sw. Относится к гольцово-пустынным р. с захождениями в тундровый п. 500, 800, >1000(1200).
- L. confusa* Ledeb. Гольцовые пустыни. Г. Истинден, 1000(1677).
- L. confusa* × *arcuata*. Гибридогенный вид гольцово-пустынного п.; по каменистым вершинам (Бённтува...); встречается и ниже. 700–1000.
- L. multiflora* (Ehrh.) Lej. Только внизу (папоротниковые березовые леса и криволесья, Тромсдальс-эльва, Сандвика). 100(550).
- L. m. ssp. frigida* (Buch.) V. Krecz. Истинден, субальпы, тальник. 630(550).
- L. nivalis* (Laest.) Spreng. Г. Бённтува, альпийские луговины. 600(1440).
- L. pilosa* (L.) Willd.* Леса, изредка криволесья. <100, 100, 300(600).
- L. spicata* (L.) DC. Гольцы, подгольцовые тальники. 400, 900, 1000(1350).
- L. sudetica* (Willd.) Schult. Криволесья, ельники. <100–100(834).
- Tofieldia pusilla* (Michx.) Pers. Тундры. <100, 600, 900(1038).
- Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt. Только низ профиля. 50.
- Polygonatum verticillatum* (L.) All. Крайне редкое! Юг: г. Маукунген, папоротниковый березняк над с. Штейн-штанд. 190(530).
- Paris quadrifolia* L. Леса, сосняки, криволесья. <100, <100, 350(500).
- Dactylorhiza fuchsii* (L.) Soo ssp. *psychrophila* (Schlecht.) Holub. Болота, заболоченные леса и криволесья. 100–400(600).
- D. sp.* Экземпляр прошлого года, с коробочками. До вида не определен. Г. Соллидальс-аксла. Кустарничковое криволесье. 210.
- Coeloglossum viride* (L.) C. Hartm. Обычно, нередко группами до 10 экз. Верхний предел древесных – тальники и пр. 300, 400, 800(937).
- Leucorchis albida* (L.) E. Mey. Березовое криволесье, г. Фагельфьеллет. 300; Истинден, сырой березняк. 400(995).
- Listera cordata* (L.) R.Br. Юг: луговиковый березняк у с. Фосс-хёгда горд, 105; Истинден, верхний предел криволесья, 480(600).
- Goodyera repens* (L.) R.Br.* Юг, суборь у с. Штейн-штанд, 103, up(350).
- Populus tremula* L.* Лесной п., примесь к др. породам. 100–200(750).
- Salix arbuscula* L.* Березняки, криволесья, болота, тундры, редко. 100, 200(550).
- S. caprea* L.* Леса, реже березовые криволесья. 100, 300(431).
- S. glauca* L. Обычно; высотный убиквист, кондоминант подгольцовых тальников. 100, 400, 900(1340). Гибриды: ×*myrsinifolia*; ×*phyllicifolia*.
- S. hastata* L. Несколько реже, чем *S. glauca*, не заходит столь высоко. Обильнее у предела древесных. <100, 400, 700(550).
- S. herbacea* L. Массово в гольцах; в пустынях редка; найдена в березовом криволесье. 195, 900, 900(1560).
- S. lanata* L. Кондоминант подгольцовых тальников; заходит в тундровый п. и березовые криволесья. 400, 500, 900(1080).
- S. lapponum* L. Типичная ива п. древесной р-сти; вверх до березовых криволесий включительно. Чаще на болотах. <100–500(1120).
- S. myrsinifolia* Salisb. П. древесной р-сти; максимумы приуроченности – у бер. фьордов (<100) и у предела древесных (400). <100; <100, 400; 500. Гибрид × *arbuscula* у с. Крокен.

S. myrsinifolia ssp. *borealis* (Flod.) A. Skv. Отличие – густое опушение лл. Г. Истинден, 390(560; 937?).

S. myrsinites L. Болота, берега ручейков в лесном п.; восточнее – г. тундровое. < 100–300(1150).

S. pentandra L. Низ профиля, на уровне фьордов и в лесах. <100(285).

S. phylicifolia L.* Довольно редко. Г. Истинден, болото. 300(900).

S. polaris Wahlb. Гораздо реже, чем *S. herbacea*. Максимум в гольцовых пустынях; ниже – во фрагментах их сообществ. 700; 900–1000; >1000(1530). Гибрид × *herbacea*: г. тундры.

S. reticulata L. Сыроватые тундры; леса, пустыни. <200, 800, 1000(1350).

Betula alba L. ssp. *callosa* (Notø) A. et D. Löve. Голое склоновое р., главный лесообразователь С. Норвегии; на в. пределе кондоминирует с *B. tortuosa* s.l. <100; 200–300; 400(940, ut *B. pubescens*, as *busches*).

B. a. ssp. *subarctica* (Orlova) A. et D. Löve. Листья и молодые веточки опушены. Отмечалась по р. Мальс-эльва, Тромсдальс-эльва. <100.

B. tortuosa Ledeb. ssp. *czerepanovii* (Orlova) Kuvaev (*B. czerepanovii* Orlova, 1978, Вестн. Лен. гос. ун-та, 1978, № 3 (сер. биол., вып. 2): 56–62). Эдификатор криволесий, составляющих с тальниками подгольцовый (субальпийский) пояс здешних гор. <100, 400, 700(940, ut *B. pubescens*, as *busches*).

B. × kusmisscheffii (Regel) Sukacz. (*B. pana × tortuosa* s.l.; *B. × alpestris* Fr.?). Приобретает черты гибридогенного вида. Г. Соллидальс-аксла, пустошь над криволесьем. 415.

B. pana L.* Тундровый п.; поясного выдела не образует. 200, 600, 800(1100).

Alnus incana (L.) Moench ssp. *kolaënsis* (Orlova) A. et D. Löve. Лесной п. У ручейков, в сырых ложбинах. <100; <100–100; 200(674).

Oxuria digyna (L.) Hill*. Г. пустыни, тундры. 600, 1000, >1000(1450).

Rumex acetosa L. ssp. *lapponicus* Hiit. Тундры.; произрастает рассеянно, не образуя групп. 600, 900, 900(1070).

R. alpestris Jacq. s.l. Тяготеет к пределу древесных. 200; 300, 500; 700(1070, ut *R. acetosa*).

Polygonum viviparum L. Высотный убиквист с максимумом приуроченности в поясе гольцовых пустынь. <100, 900–1000, >1000(1440).

Atriplex calotheca (Rafn.) Fr.s.l. Литорали у Тромсё. 0 м.

Stellaria nemorum L. Сырые березники лесного пояса, в тундрах – по ручейкам и ложбинам стока. <100, 100–200, 450(757).

Dichodon cerastoides (L.) Rchb. Г. тундры, обычно. 500, 900, 900(1220).

Cerastium alpinum L. Обычно в тундрах, реже выше. 700, 800, 1000(1450).

C. a. ssp. *glabratum* (Hartm.) A. et D. Löve. Довольно редко, но в поле смешивается с типовым подвидом. Г. тундры. 400, 730(1010).

C. arcticum Lange*. Редко. Вершина г. Соллидальс-аксла, камни. 745(1700).

C. fontanum Baumg.s.l. (incl. *C. holosteoides* Fr.*). Очень редко: г. Соллидальс-аксла, папоротниково-гераниевый березняк. 310(860).

Sagina procumbens L. У с. Слетта, бер. фьорда Санднес-сундет. 0(600).

Minuartia biflora (L.) Schinz et Thell. Юг – г. Истинден (705) и г. Маукунген (985 м). Гольцовые пустыни, г. тундры. (1560).

Honckenya perloides (L.) Ehrh. Тромсдален. Берег фьорда. 0(600).

Viscaria alpina (L.) D. Don. Г. Шторкьелен, тундры на известняках. 350, 700(1030).

Silene acaulis L. Обычно от пустынь до субальп. 400, 800–1000, 1000(1530).

Melandrium dioicum (L.) Cass. et Germ. ssp. *lapponicum* (Simm.) Kuv. (*M. rubrum* (Weig.) Garcke ssp. *lapponicum* Simm. 1907, Arc. Bot. 6:6). Юг, криволесья и сообщества с травами у предела древесных. 500(1007).

Caltha palustris L.* Ручейки в березняках и т.п. <100, 100, 200(930).

Trollius europaeus L. Убиквист в зоне географического оптимума. 100; 200, 400; 900(1220).

Beckwithia glacialis (L.) A. et D. Löve f. *alba*, f. *purpurea*. Гольцовые пустыни, отчасти г. тундры. 700, 1000, >1000(1700).

Ranunculus acris L. Согласно норвежским ботаникам включает ряд признаваемых у нас видов. *R. acris* s.s., р. лесного п.; реже в гольцах. <100–400; 700(1100).

R. glabriusculus Rupr. Сменяет *R. acris* в тундрах. 400–700.

R. lanuginosiformis Selin ex Fellm. (*R. acris* ssp. *pumilus* (Wahlb.) A. et D. Löve). Чисто гольцовое р. 500, 900, 900.

R. nivalis L. В типичной ф. не часто; р. гольцовых пустынь, спускающиеся в тундровый п. (500)700, 1000, 1000(1450).

R. rugmaeus Wahlenb. Г. пустыни и ниже; сырые субстраты. 900–1000(1565).

R. repens L. Подножие г. Флоя у Тромсдалена, травяной березняк, 120(700).

R. subborealis Tzvel. 1994 (*R. borealis* Trautv. var. *typica*): Norsk Fl. отождествляет с *R. acris*, но достаточно типичные экземпляры в С. Норвегии обычны. Древесные сообщества у верх. предела. <100, 300, 400.

R. sulphureus Soland.* Приводится по данным Norsk Fl. и T. Engelskjøn (1994). Пояс гольцовых пустынь ближе к нивальному. >1200(1220).

Thalictrum alpinum L. Арктоальпийский убиквист. <100; 900–1000; >1000(1200).

Cochlearia officinalis L. Болота, понижения в лесах. <100–100(180).

Cardamine bellidifolia L. Строго приурочено к тундровому п., но отмечалось и на пустынных участках в этом п. 500, 600, 700(1630).

Draba crassifolia Graham.* Г. Бённтува, каменная тундра. 700(1350).

D. fladnizensis Wulf. Г. тундры, пустыни редко; (Norsk, Fl. 1994:212): Lom, 2300(1320).

D. lactea Ad. Г. тундра под каменной вершиной Г. Фагерфьеллет. 800(1565).

D. lactea × *norvegica*: каменная тундра на г. Бённтува. ~ 800.

D. norvegica Gunn. Гребень между г. Флоя и г. Бённтува, кустарничковая тундра на мраморах, 690(1300) (veg.); ad *D. alpina* L.

Arabis alpina L. Г. пустыни, спорадически до тальников. 600, 1000, >1000(1400).

Drosera rotundifolia L. Болота у подножий склонов. <100, <100, 100(505).

Rhodiola rosea L. + ssp. *arctica* (Boriss.) A. et D. Löve. Р. пустынь, спускающиеся до криволесий. 480, 1000, 1000(1381).

Parnassia palustris L. ssp. *obtusiflora* (Rupr.) Webb. У ручейков в лесах; на г. Фагерфьеллет – в г. пустоши (430 м). <100, 200, 430(1190).

Saxifraga aizoides L. П. древесной р-сти; тундры. <100, 200, 900(1200).

S. cernua L. Высокорное: тундры, пустыни. 600–700; 1000(1675).

S. nivalis L. Очень редко. Г. Флоя, г. тундра, ~600(1530).

S.n.ssp. tenuis (Wahlb.) Br.-Bl. Очень редко на высших г. Истинден и г. Маукунген, у нижнего предела пустынь. ~1000(1675).

S. oppositifolia L.s.s. Гольцовые пустыни. 900–1000; спускается в тундры до 600(1677). (1675).

S. rivularis L.* Г. пустыни, нунатаки в нивальном п. 1493–2350 (Engelskjøn, 1994). (1675).

S. stellaris L. Гольцовое; отмечено в лесах (Фагернес, 53)(1390).

Ribes spicatum Rabson ssp. *lapponicum* Hedl. (*R. glabellum* (Tr. et Mey.) Hedl.). Папоротниковые березяки, редко. Г. Флоя. 120–<500(720).

Sorbus aucuparia L. ssp. *glabrata* (Wimm. et Grab.) Hayek. Лесной п. от подножий до криволесий. <100; <100–100; 500(760).

Rubus arcticus L. Рунд-фьеллет, березовое криволесье, 200, un. veg.(1010).

R. chamaemorus L.* Сырые леса; заходит в тундры. <100; <100, 500(1115).

R. idaeus L.* Изредка в березняках. <100–200.

R. saxatilis L.* Весь п. древесной р-сти. <100, 200, 400(619).

Comarum palustre L. Весь лесной п. до подгольцовых тальников, заболоченные и прибрежные сообщества. <100, <100, 200(900).

Potentilla crantzii (Crantz) Beck. От криволесий до пустынь. 400–1000(1390).

- P. crantzii* × *gelida* C.A.M. = *P.* × *scandica* Soják; (det. Б. Юрцев). Максимум приуроченности п. гольцовых пустынь. 400, 1000, <1000.
- Sibbaldia procumbens* L. П. гольцовых пустынь. 400, 900, 1000(1390).
- Geum rivale* L.* Сырые березняки и криволесья. <100, 200, 400(705).
- Dryas octopetala* L. s.l. Характерное р. тундрового п. 400, 800, 900(1415).
- Filipendula ulmaria* (L.) Max. Крупнотравье в березняках и тальниках, приречные чащи, поляны. <100; 200–300; 400(847).
- Alchemilla alpina* L. Тундровое р., заходящее в леса. 300, 600, 900(975).
- A. borealis* G. Sam. Папоротниковые березняки. Эндем С. Скандинавии. <100.
- A. glabra* Neug. Только сомкнутые березняки. <100, 200, 200(890).
- A. glomerulans* Bus. Р. лесного п., тяготеющее к верхней его части, образованной травяными березняками. 200, 300, 500(1020).
- A. murbeckiana* Bus. Предел древесных и г. тундры. 400, 400, 900(870).
- A. wichurae* (Bus.) Steph. Субальпы – преимущественно криволесья и тальники. Листья темно-зеленые. 300, 400, 600(750).
- Padus avium* Mill.* Лесной пояс, прирусловые чащи. <100–200(550).
- Astragalus alpinus* L. ssp. *arcticus* (Bge.) Hult. Тундры; отмечено ввиду лесного п. (Фоссхёгда горд, 70). <100; 600; 900, 900(1390).
- A. frigidus* (L.) A. Gray. Юг: пояс сосновых лесов, дорога у с. Штейн-штадт, ~100; г. Маукунген, подгольцовый тальник. 695(1080).
- Vicia stacca* L. С: синантропное, входит в естественные сообщества. Г. Флоя, горная пустошь, доминант (сор.₃ – 55%). 300, 400, 600(600).
- Geranium albiflorum* Ldb. В Norsk Fl. нет. Наша находка (долина ручья в гипново-травяном сосняке 2 км от с. Фоссхёгда горд, 77 м, N 4–6) типична, но ст. опушены до основания (*G. albiflorum* × *sylvaticum*?).
- G. sylvaticum* L. Лесной п. (аспектирует); заходит в тундры. <100; 200; 700(1100).
- Muricaria germanica* (L.) Desv. Ю., у дороги в сосняке из с. Штейн-штадт. ~100(230).
- Viola biflora* L. Убиквист: сырые разнотравные участки. <100; 500, 1000(1269).
- V. epipsiloides* A. et D. Löve. Редко ввиду лесного п. Болота. 50(828, ut *V. epipsila*).
- V. palustris* L. Леса; г. Меллафьеллет – черничная пустошь. 300(925).
- Erilobium alsinifolium* Vill. Березовое криволесье на г. Фагер-фьеллет. 300(889).
- E. apogallidifolium* Lam. (*E. alpinum* L.s.l.). Редко. Каменистая г. тундра у вершины г. Фагерфьеллет. 800(1200).
- E. davuricum* Fisch. ex Nom. Низ профиля: болото у с. Фагернес. 53(840).
- E. hornemanni* Rchb. П. древесной р-сти; реже тундры. 100, 300, 900(1000).
- E. lactiflorum* Hausskn. Лесной п., до криволесий. 100–300(900).
- E. montanum* L. Низ профиля, в березняках и на литоралиях. 100(340).
- Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop.* П. древесной р-сти; заходит в тундры. Тромсё – для озеленения улиц. <100, 100–200, 700(1099).
- Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm. Апофит. П. древесной р-сти. 100–500(830).
- Angelica sylvestris* L. Лесной п. в интервале <100–200(789).
- A. archangelica* L.s.l. Выделение *Archangelica norvegica* Rupr. не поддержано норвежскими ботаниками, но *A.a.ssp. litoralis* (Fr.) Thell. они признают. Литоралия (с. Крокен, 0), подгольцовые тальники (Маукунген, 695).
- Heracleum "laciniatum"* aust., “пальма Тромсё”: из озеленительных посадок распространяется самосевом (Тромсё – порт, музей). 0–<100.
- Chamaepericlymenum sueticum* (L.) Asch. et Graebn. П. древесной р-сти с захождением в тундры. <100; 250, 600(700).
- Rugola media* Sw. Г. Флоя у с. Тромсдален, тундра. 600(580). В лесах нет.
- R. minor* L. Сосняки, березняки, криволесья, тундры. <100, 300, 630(950).
- R. norvegica* Knaben. Критический таксон; приводимые G. Knaben, T. Engelskjøn [8] отличия от *R. grandiflora* Radius по чашелистикам и пыльникам довольно трудно уловимы, числа хромосом этих таксонов одинаковы ($n = 23$), хотя форма их несколько раз-

лична; ареал *P. porvegica* (Фенноскандия, Исландия – Norsk Fl., 1994) вписывается в циркумполярный ареал *P. grandiflora*. *P. grandiflora* ssp. *porvegica* (Knab.) A. et D. Löve? Г. тундры; отмечалась в криволесьях и березняках. 350–900(930).

P. rotundifolia L. Верх лесного п., травяные березняки. 200–300.

Moneses uniflora (L.) A. Gray. Юг (Барду), нижние части склонов выше их усиленно увлажняемых подошв, моховые субори. 100(373).

Orthilia secunda (L.) House. Г. Фагерфьеллет. Криволесье, 305(590).

Ledum palustre L. ssp. *decumbens* (Ait.) Hult.* В Norsk Fl. (1994:448) приводится для Барду: р. тундрового п. 900(900).

Loiseleuria procumbens (L.) Desv. Г.-тундровое; 1 находка в подгольцовых тальниках с редкой березой на г. Флоя. 400; 500–600; 800(1150).

Phyllodoce caerulea (L.) Bab. Убиквист. <100, 600, 1000(1390).

Cassiope hypnoides (L.) D. Don. Гольцово-пустынное, но спускающееся далеко в тундровый п. 600, 1000, >1000(1540).

C. tetragona (L.) D. Don. Г. пустыни, тундры. 600, 1000, >1000(1520).

Andromeda polifolia L. Низ профиля: болота, криволесья. <100–100(900– incl. var. *pusilla*).

A. polifolia var. *pusilla* Pall. Г. тундры; также подгольцовые тальники с болотцами. 195, 600(900).

Arctous alpina (L.) Neidz. Г. тундры; максимум у предела древесных. 400, 400, 800(1075).

Calluna vulgaris (L.) Hill. Леса, с захождениями в тундры. <100, 200, 400(650).

Vaccinium myrtillus L. Массовый вид, убиквист, кондоминант в пустошах с *Deschampsia flexuosa*. <100; 100–400; 900(1100).

V. uliginosum L. Весь лесной п., редко в тундрах. <100; <100–100, 400; 500. Var. *microphyllum* Lange*. Г. тундры, отмечалось на пределе березовых криволесий. 400, 600, 800(1330 – incl. var. *microphyllum*).

V. vitis-idaea L.* Весь п. древесной р-сти; выше нет. <100, <100, <400(1380 – incl. ssp. *minus*).

V.v. ssp. *minus* (Lodd.) Hult. Высотное распределение брусник близко к голубикам, но у ssp. *minus* высотный диапазон шире; заходит в криволесья и пустыни. 300, 600, 1000(1380).

Oxycoccus microcarpus Turcz. Болота внизу профиля. <100–100(600).

Empetrum nigrum ssp. *hermaphroditum* (Hag.) Böcher. Убиквист по диапазону и фитоценотической приуроченности. <100; 400, 600; 1000(1200).

Diapensia lapponica L. Типично г.-тундровое р.; 400–800(1480).

Trientalis europaea L. Лесной п. (максимум – 200) и тундры до 700(1010).

Primula scandinavica Bruun. Г. тундры. Målselv, Bardu, 680 (Engelskjøn, Skifte, 1995),

Glaux maritima L. Солончаковатые берега фьордов. 0–<100.

Gentiana nivalis L. Тундры, подгольцовые тальники. 390–520(1224).

Menyanthes trifoliata L.* Болота на подножиях Рамфьорд, 53(826).

Myosotis arvensis (L.) Hill. Г. Тромсё, сорное. 0–<100(540).

M. sylvatica Hoffm. ssp. *frigida* Vestergr. (*M. decumbens* Host). Травяные березняки, лужайки, ручьи в тундровом п. 300, 300, 700(1102).

В Norsk Fl. (1994) приводится 21 род сем. *Lamiaceae*, нами не встречен ни один. Наиболее вероятно нахождение *Prunella vulgaris* L.(550), *Ajuga reptans* (350).

Veronica alpina L.s.l. Г. тундры и тальники. 400, 800, 900(1300).

V. officinalis L. С. Слетта, березняки и криволесья. <100(550).

Melampyrum pratense L. Леса до криволесий. <100, <100, 400(700).

M. sylvaticum L. См. предыдущее, по нашим наблюдениям заходит выше. <100, 300, 500(647).

Euphrasia frigida Pugsf. Лесной и б.ч. тундрового п. <100–700(1050).

E. hyperborea Jorgens. II. древесной р-сти. <100, <100, 300(480).

- E. suecica* Murb. et Wettst. Березовые кривоlessья у с. Слетта. 50–90.
- E. vernalis* List s.l. (*E. tenuis* (Brenn.) Wettst.). Обочины шоссе на Нарвик в сосновых перелесках за с. Фоссхёгда горд (Барду). 70.
- Bartsia alpina* L. ~ Убиквист; приуроченность к лесам низкая. <100, 900(1200).
- Rhinanthus minor* L. Сянантроп; литорали, березняки – до 200(812).
- Pedicularis flammea* L. В России нет. Тундра на г. Истинден, 900(1200).
- P. hirsuta* L. Редко: участки тундр в пустыне на г. Истинден. 100(1395).
- P. lapponica* L. Тундровый п., березовые кривоlessья; максимум у предела древесных. 400, 500, 900 (1300).
- P. palustris* L.s.l. Низ профиля, редко. Болото у с. Фагернес, 53(214).
- Pinguicula alpina* L. Тундры, у выходов вод; тальники. 700(1070).
- P. vulgaris* L. Березовые кривоlessья, тальники, г. тундры. 200–600(1100).
- Linnaea borealis* L. Подпояс сомкнутых лесов – сосновых, прямоствольных березовых, чаще на юге (Барду). <100, 100, 200(1100).
- Valeriana sambucifolia* Mikan f. Весь лесной п., чаще на луговинах по бер. фьордов (заросли). <100, <100, 400(720).
- Campanula rotundifolia* var. *arctica* Lange. Предел древесных; вниз до фьордов, вверх до середины тундрового п. <100, 400, 700(1118).
- Solidago virgaurea* L. Переходы к следующему дают континуум; есть и ~ типичная ф. Р. лесного п., до тальников. <100, 300, 700(1300 – incl. ssp. *lapponica*).
- S.v.ssp. lapponica* (With.) Tzvel. (ssp. *minuta* (L.) Arcangeli). ~ Убиквист, но чаще в тундровом п. 100, 600, 900 (1300).
- Erigeron uniflorus* ssp. *borealis* (Vierh.) Kuv. Р. пустынь с захождениями в тундры. 400, 900, 1000(940).
- E.u.ssp. erioalyx* (Ledeb.) A. et D. Löve. Norsk Fl. приводит ssp. *eriocephalus* (J. Vahl) Cronq., но у нашего р. волоски обертки с фиолетовыми перегородками. Вершина г. Соллидальс-аксла. 745(1380, ut *E. uniflorus*).
- Antennaria alpina* (L.) Gaertn P. тундрового п. 600, 700, 1000(1530). На 600–800 м (г. Бённгува, Соллидальс-аксла) – f. *rosea* Lagerb.
- A. dioica* (L.) Gaerth. Тундровый п.; редко в подгольцовом. 400, 600, 900(1210). № 37–2 (г. Бённгува) – американская *A. rosea* Greene cfr.
- A. lanata* (Hook.) Greene s.l. (*A. villifera* Boriss.) Г. пустыни – г. Истинден. 1000(1445).
- A. nordhageniana* Rune et Ronn. В России нет. Г. Фагерфёллет, сырая г. тундра, 450(600–700).
- A. porsildii* Ekman: редко Г. пустыни и тундры. 600, 1000(1500).
- Gnaphalium norvegicum* Gunn. Березняки, кривоlessья; до тундр. 200–700(1120).
- G. supinum* L. Г.-пустынное, до низа тундрового п. 300, 900, 1000(1272).
- Ptarmica vulgaris* Hill. С. Крокен, автостоянка у кривоlessья. ~25(350).
- Achillea millefolium* L.* Редко. Г. Флоя, подгольцовый тальник. 400(900).
- Matricaria hookeri* (Sch. Bip.) Hutch. Тромсдален, бер. фьорда. 0(308).
- Tussilago farfara* L. Лесной п., в березняках – у русел, по обрывам и т.п. <100, 200, 200(845).
- Petasites frigidus* (L.) Fr. Редко. Вообще > лесное р.: наша находка – в альпике у снежника на г. Истинден. 704, veg. (1380).
- Saussurea alpina* (L.) DC. Убиквист, ~ в любых сообществах. <100; 900–1000; >1000(1435).
- Cirsium heterophyllum* (L.) Hill. Лесной п.; верхний предел – в березовых кривоlessьях. <100; <100, 200, 400(1117).
- Leontodon pseudotaraxaci* Schur? Корзинки непоникающие. Характерное, редкое р.; у предела древесных. 200, 200, 400.
- Taraxacum arcticum* (Tr.) Dahlst.s.l. Тундра над р. Тромсдальс-эльва, 495.
- T.agg.croceum* Dahlst. Группа ф. Убиквист; разные ф. могут распределяться по разным частям профиля – <100–700 и 800–1000(1400).

Статистическое сравнение флоры области Тромсё и Хибин

№№	Семейства	Тромсё			Хибиньы			Общих видов
		Родов	Видов	% видов	Родов	Видов	% видов	
		3	4	5	6	7	8	
1	2							9
1	Polyodiaceae*	8	14	4,6	8	15	4,9	10
2	Botrychiaceae	1	1	0,3	1	1	0,3	-
3	Equisetaceae	1	6	2,0	1	6	2,0	4
4	Lycopodiaceae	2	6	2,0	2	8	2,6	6
5	Selaginellaceae	1	1	0,3	1	1	0,3	1
6	Pinaceae	3	4	1,3	2	3	0,7	1
7	Cupressaceae	1	2	0,7	1	2	0,7	2
8	Juncaginaceae	1	1	0,3	1	1	0,3	1
9	Росacee	15	34	11,1	18	35	11,4	24
10	Суперacee	3	32	10,5	3	36	11,8	23
11	Junсacee	2	11	3,6	2	16	5,2	9
12	Liliaceae	4	4	1,3	4	4	1,3	3
13	Orchidaceae	5	6	2,0	5	5	1,6	4
14	Salicaceae	2	15	4,9	2	16	5,2	13
15	Betulaceae	2	6	2,0	2	6	2,0	5
16	Polygonaceae	3	4	1,3	2	2	0,7	2
17	Chenopodiaceae	1	1	0,3	-	-	-	-
18	Caryophyllaceae	9	12	3,9	7	9	2,9	7
19	Ranunculaceae	5	12	3,9	5	8	8,6	7
20	Papaveraceae	-	-	-	1	1	0,3	-
21	Brassicaceae	4	7	2,3	5	6	2,0	3
22	Droseraceae	1	1	0,3	1	2	0,7	1
22	Crassulaceae	1	1	0,3	-	-	-	-

23	Saxifragaceae	3	9	3,0	3	10	3,3	9
24	Rosaceae	10	19	6,2	13	16	5,9	12
25	Fabaceae	2	3	1,0	2	3	1,0	2
26	Geraniaceae	1	2	0,7	1	1	0,3	1
27	Tamnicaceae	1	1	0,3	-	-	-	-
28	Violaceae	1	3	1,0	1	4	1,3	3
29	Onagraceae	2	7	2,3	2	4	1,3	4
30	Hippuridaceae	-	-	-	1	1	0,3	-
30	Ariaceae	3	4	1,3	1	2	0,7	2
31	Comaceae	1	1	0,3	1	1	0,3	1
32	Pyrolaceae	3	6	2,0	3	5	1,6	5
33	Ericaceae	9	14	4,6	10	17	5,6	14
34	Empetraceae	1	1	0,3	1	2	0,7	1
35	Diapensiaceae	1	1	0,3	1	1	0,3	1
36	Primulaceae	3	3	1,0	2	2	0,7	1
37	Gentianaceae	1	1	0,3	1	1	0,3	1
38	Menyanthaceae	1	1	0,3	1	1	0,3	1
39	Borraginaceae	1	2	0,7	1	3	1,0	1
40	Lamiaceae	-	-	-	1	1	0,3	-
40	Scrophulariaceae	6	14	4,6	5	11	3,6	8
41	Lentibulariaceae	1	2	0,7	2	3	1,0	2
42	Rubiaceae	-	-	-	1	1	0,3	-
42	Caprifoliaceae	1	1	0,3	2	2	0,7	1
43	Valerianaceae	1	1	0,3	-	-	-	-
44	Campanulaceae	1	1	0,3	1	3	1,0	1
45	Asteraceae	16	30	9,8	16	27	8,8	18
		145	308	~100%	147	305	100%	216

Всего семейств: о. Тромсё – 45

Хибины – 45

* Выделены шрифтом семейства, входящие в первый дескток по числу видов; сем-во Polyuridaceae приято в традиционном укрупненном объеме.

- T. spectabile*-gr. Г. Флоя над с. Тромсдален, 500(600?).
- Cicerbita alpina* (L.) Wallr.* Березняки, криволесья – по ручьям, ложбинам и пр. Пошв склонов избегает. 100, 200–300; 500(999).
- Strepis paludosa* (L.) Moench. Папоротниковые березняки. 100–200(621).
- Hieracium alpinum* L. Высшие отделы гольцов; заходит в березовые криволесья (гг. Флоя, Бёнтува). 400; 900–1000; >1000(1200).
- H. agg. atratum* Fr. Максимум у предела древесных (березняки, криволесья, г.тундры); вверх и вниз заходит на 200 м. 200, 400, 600(185–186?).
- H.agg.bifidum* Kit. Прикорн. лл. с крупными зубцами. Верх п. древесной р-сти – березняки, криволесья. 200–400.
- H.agg.murorum* L. Сосняки, березняки. <100; <100–100; 300(599).
- H. agg. nigrescens* Willd. 1 – корзиночное с ~ безлистным стеблем. Максимумы у предела древесных и в тундровом п. <100; 300–600; 700(914).
- H.agg.prenanthoides* Vill.* Лесной п., редко: разнотравные березняки, Маукунген, Слетта. <100–300(896).

Выявленный нами состав флоры близок к флоре, описанной для Хибин [9]. Но сопоставление с “Флорой” Б.А. Мишкина едва ли правомерно. Выход из положения – в данных полевых исследованиях, проведенных в Хибинах В.Б. Куваевым совместно с И.Г. Серебряковым в 1946 г.[5]. Эти исследования также укладывались в один полевой сезон; размеры регионов, профилей, методика и пр. сопоставимы.

Список семейств дан в таблице. Численность таксонов: в С. Норвегии семейств 45, родов не менее 143, видов не менее 305², в Хибинах соответственно 45, 147, 306. Из общего списка нами не найдены в области Тромсё *Papaveraceae*, *Hippuridaceae*, *Lamiaceae*, *Rubiaceae*, в Хибинах *Chenopodiaceae*, *Crassulaceae*, *Tamaricaceae*, *Valerianaceae*. Отличия набора семейств в С. Норвегии зависят отчасти от более далекого продвижения на север ряда теплолюбивых видов из-за смягчения климата сравнительно с Хибинами (*Valeriana sambucifolia*, *Muricaria getmanica*), от близости литоралей (*Atriplex calotheca*) и т.д. Состав первого по численности видов десятка семейств практически совпадает: *Roaceae* (С. Норвегия 34, Хибин 35 видов), *Superaceae* (32 и 36), *Asteraceae* (30 и 27) и т.д.; разница лишь в том, что *Ranunculaceae* (12) заменяется в Хибинах на *Juncaceae* (16). Оба спектра вполне типичны для субарктических гор.

Главная особенность северононвежской флоры на уровне родов – наличие родов в фазе “незавершенного формообразования”: *Agrostis* L., *Betula* секции *Albae* Rgl., *Ranunculus* цикла *Acris* Ovcz., *Hieracium* подрода *Euhieracium* Torr. et Gray. Отличия видов, на севере России вполне определившиеся, в С. Норвегии оказываются размытыми и найти в природе типичные растения нелегко. Особенно очевидна “незавершенность формообразования” у лютиков цикла *Acris*: неопределенность их морфологических границ приводит у норвежских ботаников к принятию видов-гигантов, например *R. acris* s.l., в который помещаются хорошо различаемые русскими ботаниками сам л. едкий, *R. glabriusculus*, *R. lanuginosiformis*, *R. subborealis* (о видах *Ranunculus* см. [10]). Впечатление таково, что процесс формообразования в этих таксонах начался раньше на востоке, переходя на запад, и на крайнем западе материка – в Скандинавии – мы застаем процесс еще не законченным.

На видовом уровне одна из особенностей – наличие в С. Норвегии видов, отсутствующих не только в Хибинах, но и вообще во флоре России (*Carex pardina*, *Potentilla* × *scandica*; *Alchemilla borealis* и *A. wichurae* – в России по 1 находке; *Pedicularis flammea*, *Antennaria alpina*, *A. nordhageniana*). Среди р., не обнаруженных в С. Норвегии, распространенные на севере России, (почти) не заходящие в Норвегию *Salix arctica*, *S. reptans*, *Actaea erythrocarpa*, *Dryas punctata*, *Oxytropis sordida*, *Senecio integrifolius* s.s. и т.п.

² Восточнее исследованной области нами отмечены *Trofolium medium* L., *Ledum palustre* L. ssp. *palustre*, *Arctostaphylos uva-ursi* L., *Mertensia maritima* (L.) S.F. Gray.

Сказанное мало нарушает близость двух сравниваемых флор, что особенно ярко проявляется в общем соотношении видов (см. таблицу): оно часто совпадает до десятых долей процента. Степень близости флор проверена по формуле Жаккара [11].

$$D_1 = \frac{C}{A + B - C} = \frac{216}{305 + 308 - 216} = 0,54,$$

где D_1 – коэффициент общности флор, A – число видов в условно принятой флоре Хибин, B – число видов в условно принятой флоре С. Норвегии, C – число общих видов во флоре Хибин и С. Норвегии. Критическая величина коэффициента 0,5; как видим, математическая оценка дает меньше оснований подчеркивать общность флор Хибин и Тромсё, но все же эти основания имеются.

При работах в Норвегии авторам оказали помощь профессора Т. Engelskjøn, А. Elveback, R. Elven, докторант А. Kirchhefer, в обработке коллекции – А.К. Скворцов, Н.Н. Цвелев, Т.В. Егорова, В.Н. Тихомиров, В.С. Новиков, Ю.Е. Алексеев, выражаем им сердечную признательность.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Arwidsson T.* Studien über die Gefäßpflanzen in den Hochgebirgen der Pite Lappmark // Acta Phytogeogr. Suec. 1943. Vol. 17. 274 s.
2. *Lid J., Lid D.T.* Norsk flora. 6. utgåve. Oslo: Det Norske Samlaget. 1994. 1014 (1016) p.
3. *Benum P.* The flora of Troms fylke // Troms Museum Skrifter. 1958. Vol. 6. 402 p.
4. *Engelskjøn T.* High- and mid-alpine vegetation in North Scandinavia // Tromsura. Tromsø. 1994. N 74. 65 p.
5. *Серебряков И.Г., Куваев В.Б.* Материалы о высотном распространении растений в условиях Хибинских гор // Учен. зап. МГПИ им. М.В. Потемкина. 1951/1952. Т. 19, вып. 1. С. 49–74.
6. *Куваев В.Б.* Высотное распределение растений в горах Пutorана. Л.: Наука, 1980. 262 с.
7. *Engelskjøn T., Skrifte O.* The vascular plants of Troms, North Norway // Tromsura, Naturvitenskap. N. 80. 1995. 227 p.
8. *Knaben G., Engelskjøn T.* Studies in Pyrolaceae, especially in the *Pyrola rotundifolia* complex // Bergen; Oslo: Norw. univ. press. 1968. 73 p.
9. *Мишкин Б.А.* Флора Хибинских гор, ее анализ и история. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. 113 с.
10. *Цвелев Н.Н.* О роде лютик (*Ranunculus L., Ranunculaceae*) в восточной Европе // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1994. Т.99, вып. 5. С. 64–76.
11. *Шмидт В.М.* Статистические методы в сравнительной флористике. Л.: Изд-во ЛГУ, 176 с.

Институт проблем экологии и эволюции
им. А.Н. Северцова РАН,
Москва

Поступила в редакцию 26.07.97

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

SUMMARY

Kuvaev V.B., Khokhryakov A.P. A sketch of the vascular flora in Northern Norway (the Tromsø District)

The species composition of vascular flora was investigated by method of altitude profiles in July-August, 1995. The flora uncludes 305 plant subspecies and species of 143 genera and 45 families. These data are similar to the data obtained in the Hibiny Mountains (306 species, 147 genera, 45 families). The first ten families are just the same; Poaceae – correspondingly 34 and 35 species, Cyperaceae – 32 and 36, Asteraceae – 30 and 36, Rosaceae – 19 and 18, Salicaceae – 15 and 16, Ericaceae – 14 and 17, Scrophulariaceae – 14 and 11, Polypodiaceae s.l. – 13 and 15, Caryophyllaceae – 12 and 19, the tenth family – Ranunculaceae (12 species) – is replaced by Juncaceae (19 species) in Hibiny. The number of common species is 215. The Jakkar's comparison coefficient between the Tromsø District and the Hibiny floras in 0,55. As a speciation process has not been finished in some plant taxa the real difficulties in taxa circumscription and determination in local flora have been noted.

НОВОЕ В ТАКСОНОМИИ И БИОЭКОЛОГИИ ГИРКАНСКОГО КОЛОКОЛЬЧИКА (*CAMPANULA ODONTOSEPALA* BOISS.)

А.А. Колаковский, Н.В. Костылева

Род *Symphyanandra* выделен Декандром в семействе *Campanulaceae* в 1830 г. на основании по существу одного признака – соединения или срастания пыльников. Описывая этот род, Ан.А. Федоров пишет: “Пыльники плотно соединены как бы в трубку или даже сросшиеся” [1. С. 132]. Род *Campanula* отличается тем, что “пыльники все или частично свободные” [1. С. 132]. “Но после открытия большого числа как бы промежуточных видов упомянутый признак частично утратил свое значение” [1. С. 332]. Эта особенность “поведения” пыльников характерна как для представителей рода *Symphyanandra*, так и для колокольчиков из подсекции *Symphyanandriformes* Fom.; например у *Campanula lazica* (Boiss. et Bal.) Charadze (= *Symphyanandra lazica* Boiss. et Bal.) [1. С. 239, 333].

К этой подсекции относится *Campanula finitima* Fomin (= *Symphyanandra finitima* Fom.), у которой “пыльники то срастаются в трубку, то совершенно свободные” [1. С. 239]. Эта особенность встречается и у представителей другой подсекции, например *Campanula engurensis* Charadze. Характеризуя подсемейство *Campanuloideae*, Ан.А. Федоров пишет: “Пыльники свободные или изредка соединенные как бы в трубку или же сращенные основаниями” [1. С. 132].

В роде *Symphyanandra* выделено несколько секций, одной из характеристик которых является “поведение” пыльников: “пыльники соединенные” [1. С. 340]; “пыльники сросшиеся, иногда частично раздельные” [1. С. 339]; “пыльники соединенные, но под конец цветения иногда частично обыкновенно свободные” [1. С. 336].

А.Л. Харадзе и Л.Б. Сердюкова также указывали на непостоянство срастания – соединения пыльников в цветке колокольчиковых [2–5].

А. Декандоль дал название роду *Symphyanandra* от греческого слова “*symphysis*” – “соединение”. Ан.А. Федоров, характеризуя *Symphyanandra*, отмечает: “Сохраняем этот род лишь из уважения к памяти его создателя, ботаника А. Декандоля” [1. С. 332].

В литературе встречаются термины “срастание”, “соединение”, “частичное соединение”, “слипание”. Мы в дальнейшем будем употреблять термины “соединение пыльников”, “разъединение пыльников”, “пыльники свободные”.

Причины и механизм такого поведения пыльников в цветке колокольчиковых еще предстоит выяснить. Однако некоторое прояснение этому дает история с колокольчиком зубчаточашелистиковым (*Campanula odontosepala* Boiss.) (рис. 1). Э. Буаье [6] описал этот вид по образцам, собранным в Персии в провинции Гилян. Изучив живой и гербарный материал в Иране и в Австрии, Э. Эсфандиари [7] заметил, что у всех образцов колокольчика зубчаточашелистикового пыльники соединенные, и переименовал *C. odontosepala* в *Symphyanandra odontosepala* (Boiss.) Esfand., Comb. nov.

Аналогичная ситуация сложилась при определении “неизвестного растения”, привезенного Р.А. Карписоновой из Талыша: все пыльники оказались соединенными. Это дало основание отнести растение к роду *Symphyanandra*, но и к поспешному описанию

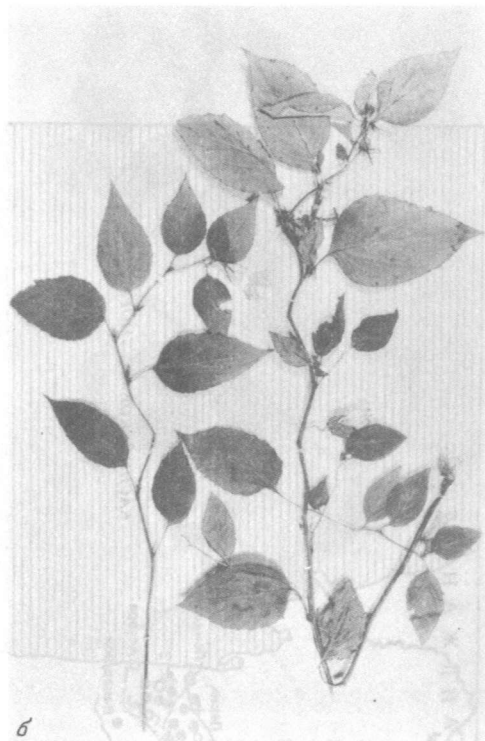


Рис. 1. Общий вид *Campanula odontosepala*
a – в коллекции отдела флоры ГЭС, *б* – в гербарии

его как нового вида *S. repens* Karpissonovi [8]. По мнению автора, растение, видимо, вообще впервые испытывается в культуре [9, 10].

По результатам карпологических исследований все кавказские виды рода *Symphuandra* отнесены к роду *Campanula*, подсекции *Symphuandriformes* [3]. Признано существование только монотипного рода *Symphuandra* A.DC. с голотипом *S. cretica* DC. с острова Крит [11, 12]. Обосновано это не только на несходстве всех видов рода *Campanula* из этой подсекции с голотипом, но и на непостоянстве соединения пыльников. Таким образом, в синонимы *C. odontosepala* должны быть отнесены *Symphuandra odontosepala* (Boiss.) Esfand. и *S. repens* Karpissonovi.

Уточнение систематического положения этого колокольчика было сделано в 1992 и 1995 гг. [13, 14].

Карпологические исследования колокольчика показали, что, во-первых коробочки его типично аксикорно-щелевого типа, а не растрескивающиеся до основания, как это отмечено во “Флоре СССР” [1]. Во-вторых, даже на стадии довольно зрелой коробочки виден хорошо сохранившийся нектарник, что не отражено ни в одном диагнозе, даже в таких подробных, как у Ан.А. Федорова и Р.А. Карпионовой [1, 8]. Наличие подобных нектарников совсем не характерно для рода *Campanula* и отмечено лишь у *S. paradoxa* Kolak. Этот признак, наряду с признаком соединения пыльников, опущением внутренних стенок венчика, а также особой жизненной формой, дает основание отказаться от сопоставления этого вида с колокольчиками типа *C. latifolia* L., *C. trachelium* L., как это было сделано. Считаем, что данный вид надо отнести к особой подсекции.

Колокольчик зубчаточашелистиковый распространен в лесах Талыша и Северного Ирана [1, 6, 15–22]. Во “Флоре СССР” указывается также на произраста-

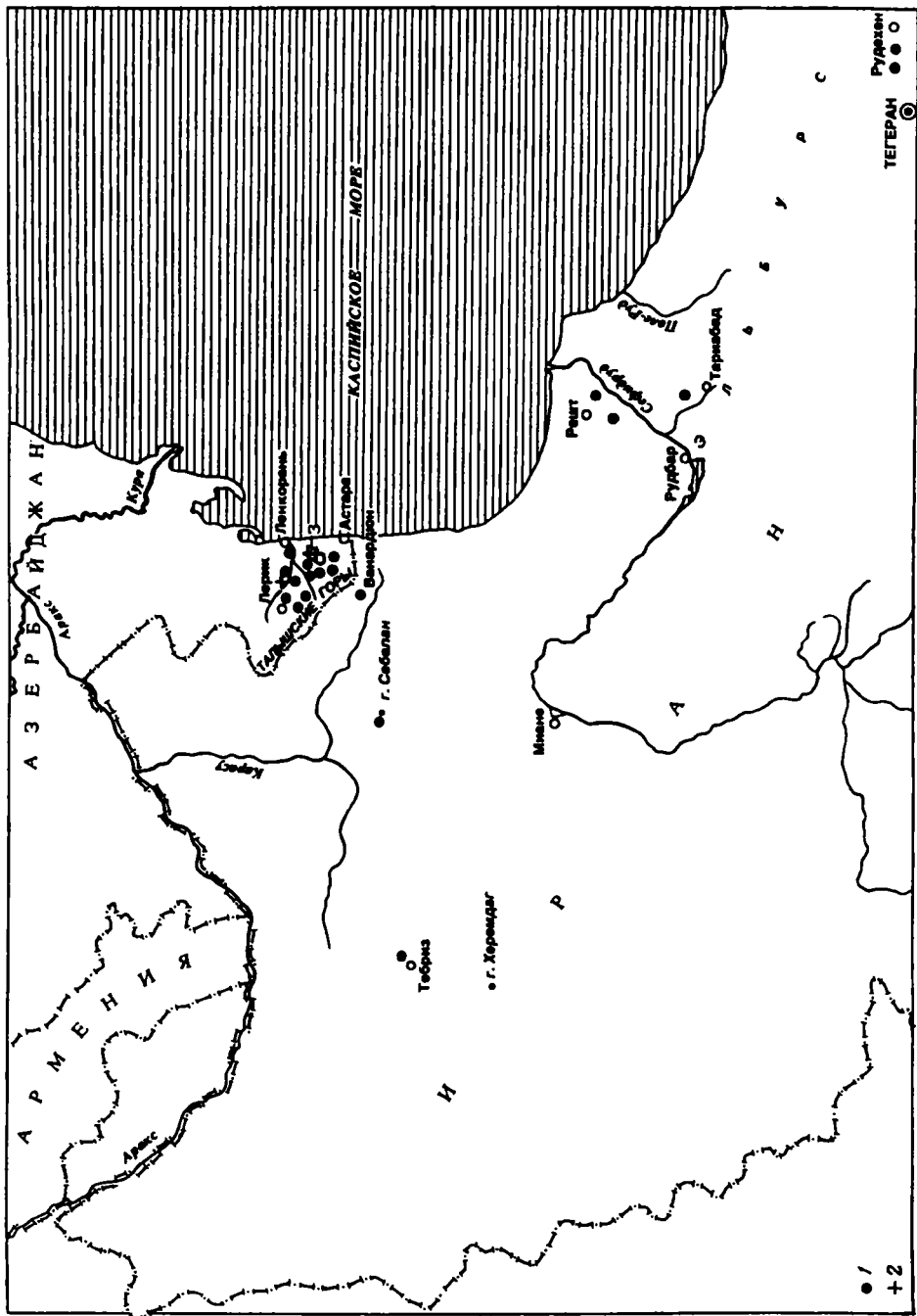


Рис. 2. Распространение *Samralia oboitosera* (масштаб 1 : 2 500 000)

1 – местонахождения по гербарным образцам, 2 – местонахождения по сборам сотрудников ГБС, 3 – Гирканский заповедник

ние его в Южном Закавказье, но гербарных сборов из этого района не обнаружено (рис. 2).

Произрастает он в лесах нижнего, среднего и верхнего горных поясов с преобладанием бука, граба, клена бархатистого и чаще всего встречается в лесных ущельях с характерными для них скальными формами растительности [22].

Это многолетнее растение, поликарпик, “стебли прямостоячие (приподнимающиеся), иногда с дополнительными ветвящимися ползучими побегами, несущими на концах розетки листьев” [24, стр. 16]. Стебель изгибистый, что, видимо, является признаком древности вида и отмечен еще у реликтового колокольчикового *Anpaea hieracioides* (Kolak.) Kolak. (= *Campanula hieracioides* Kolak). Вероятно предки их были вьющимися растениями (рис. 3).

Листья очередные, на черешках, яйцевидно-продолговатые, оттянуто-заостренные, зубчатые, цветки пазушные, голубые, длиной до 3 см, “пыльники сросшиеся или слипшиеся в трубку” [24. С. 16]. Имеет редкое для представителей семейства ползучее корневище.

В 1976 г. колокольчик зубчаточашелистиковый был привезен экспедицией ГБС РАН из Талыша и высажен на экспозиции отдела цветоводства [8]. Часть этого образца была передана в отдел природной флоры и высажена на экспозиции флоры Кавказа. Вторично колокольчик был собран в 1982 г. в Гирканском заповеднике на крутом берегу р. Хомла, где произрастал под пологом *Fagus orientalis* Lipsky, *Carpinus betulus* L., *Fraxinus cogriariifolia* Scheele, *Quercus castaneifolia* C.A. Mey., *Tilia begonifolia* Stev.

Таким образом, наблюдения проводили за двумя образцами этого вида. Образец из заповедника был поделен на две части и высажен в разных экологических условиях. Замечено, что в зависимости от освещенности, влажности и особенностей почвы облик растений, длительность цветения, степень соединений пыльников довольно сильно меняются. У одной части растений, выращиваемых на открытой делянке с супесчаной почвой, наблюдается тенденция к разъединению пыльников – в жаркую сухую погоду у многих распутившихся цветков пыльники свободные. Встречаются цветки без пыльников. Нередко тычинки повреждаются слизнями и насекомыми, что приводит к механическому разъединению пыльников. Высота растений, выращенных на открытом месте не превышает 45 см. Цветение начинается (середина июля – начало августа) и заканчивается (начало сентября) в среднем на месяц раньше, чем у растущих в тени на богатой гумусом почве. В сентябре большинство листьев колокольчика приобретает красноватый оттенок, что в сочетании с голубыми цветками усиливает декоративность растений. Отмирание листьев начинается с конца июля.

Вторая часть растений была высажена на экспозиции флоры Кавказа, где были созданы условия, максимально приближенные к природным – в тени деревьев, на богатой гумусом почве, уклон местности к северу с известняковыми террасами, у ручья. Высота растений здесь составила 60–80 см, размер листовой пластинки 5–9 см, что в 1,5–2 раза больше, чем у растений, выращиваемых на открытой делянке. “Теневые” образцы остаются зелеными и цветут до установления снежного покрова (конец октяб-

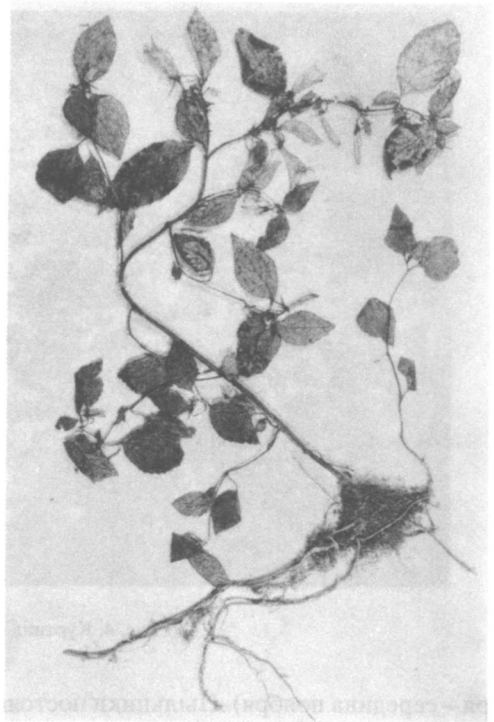




Рис. 4. Куртина *Campanula odontosepala*

ря – середина ноября). Пыльники постоянно соединены в трубку. Число цветков на побегах “теневых” и “световых” образцов почти одинаковое, в среднем 10 на побеге. У образца колокольчика из Талыша, растущего в отделе цветоводства в затененном, но сухом месте, разъединение пыльников также ни разу не наблюдалось.

Наблюдения за другими видами колокольчика из подсекции *Symphyanthiformes*, выращенными в отделе природной флоры в открытой делянке, установили аналогичное поведение пыльников. Во многих цветках *Campanula pendula* Bieb. [= *Symphyanthra pendula* (Bieb.) A.DC.] (Северный Кавказ) и в некоторых цветках *C. hofmanni* (Pant.) Kolak. (= *S. hofmanni* Pant.) (Западная Европа) пыльники свободные. Наоборот, у колокольчиков, не относящихся к подсекции *Symphyanthiformes*, растущих в тени на экспозиции флоры Кавказа, пыльники бывают соединенными: у *C. trachelium* L., *C. alliariifolia* Willd. Интересно отметить, что у *C. alliariifolia*, собранной в Краснодарском крае в тени деревьев у ручья, почти все цветки имели пыльники, соединенные в трубку.

Можно также проследить зависимость степени соединения пыльников от погодных условий. В период массового цветения колокольчика зубчаточашелистикowego у растений на открытой делянке почти все пыльники были свободными (в августе 1992 г. стояла очень сухая погода). У того же образца в дождливую погоду 1993 г. пыльники не разъединялись. Разве что их разъединяли насекомые, спасающиеся в цветках от частых дождей.

Таким образом, одна из причин различной степени соединения пыльников – экология и погодные условия.

Помимо наблюдений за живыми растениями, был изучен 21 образец колокольчика зубчаточашелистикowego в гербариях ГБС РАН, МГУ, БИН, Института ботаники Азербайджана, Института ботаники Грузии и Музея истории Грузии (г. Тбилиси). Оказалось, что в зависимости от местообитания высота растений колеблется от 37 до 90 см. Длина листовой пластинки растений, собранных в глубоком сыром ущелье, может превышать длину листовой пластинки растений, собранных в полутени в три раза (17 см и 6 см соответственно). Длина цветка изменяется в 1,5–2 раза. У некоторых цветков пыльники свободные или частично соединенные (с учетом механического разъединения при гербаризации, причем даже в изотипе).



Рис. 5. Сходы и молодые особи *Campanula odontosepala*

Интенсивное разрастание колокольчика дает ежегодный прирост 20–50 см. За семь лет выращивания из пяти привезенных растений, растущих в тени при поливе и прополке, образовалось более тысячи побегов (рис. 4). При благоприятных условиях дает самосев. Семена начинают созревать в сентябре. Число семян в коробочке от 50 до 250, в среднем 150. Всхожесть семян на делянке невысока. Р.А. Карписонова также указывает, что всхожесть семян низкая [9]. Лабораторная всхожесть семян более 90%, всходы дружные. Всхожесть сохраняется более шести лет. Всходы и молодые растения имеют тенденцию к полеганию и образованию придаточных корней на изгибах стебля (рис. 5). Эта особенность позволила размножить колокольчик зеленым черенкованием.

ВЫВОДЫ

Обосновано мнение исследователей о несостоятельности выделения рода *Symphyantra* A.DC. в семействе колокольчиковых (кроме *S. cretica*).

Уточнено систематическое положение *Campanula odontosepala* Boiss., имеющей два синонима – *Symphyantra odontosepala* (Boiss.) Esfand. и *S. repens* Karpiisonovi. По ряду признаков колокольчик зубчаточашелистикový, видимо, следовало бы отнести к особой подсекции.

Наблюдения за привезенными из природы и выращенными в разных экологических условиях образцами позволили выяснить причины различной степени соединения пыльников.

Колокольчик зубчаточашелистикový зарекомендовал себя как устойчивое, быстро размножающееся декоративное растение для озеленения как затененных, так и открытых, но не очень сухих территорий. Он предпочитает богатые, хорошо увлажненные почвы. Пригоден для культуры на скалистом грунте, на известняках. Имеется опыт выращивания в течение нескольких лет как комнатной культуры.

Этот редкий вид нуждается в охране, поскольку является эндемом Талыша [23]. Введение в культуру также будет способствовать его сохранению.

ЛИТЕРАТУРА

1. Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957. Т. 24. 502 с.
2. Харадзе А.Л. Опыт систематики кавказских видов рода *Campanula* L. секция *Medium* A.DC. // Заметки по систематике и географии растений. Тбилиси: Изд-во АН ГССР, 1949. Вып. 15. С. 14–33.
3. Колаковский А.А., Сердюкова Л.Б. Новые данные в систематике кавказских колокольчиков // Там же. 1980. Вып. 36. С. 44–57.
4. Харадзе А.Л. Род *Campanula* L. s.l. на Кавказе: (Конспект) // Там же. 1976. Вып. 32. С. 46–56.
5. Харадзе А.Л. К флорогенезу кавказских колокольчиков // Там же. 1970. Вып. 28. С. 89–102.
6. Boissier E. Diagnoses plantarum orientalium novarum. Ser. 1. N 11. Paris, 1849. P. 66–67. Typis Marci Ducloux et Cons.
7. Esfandiari E. Campanulaceae from Iran: A new species and a transfer // Notes Roy. Bot. Garden Edinburgh. 1980. Vol. 38, N 3. P. 447–448.
8. Карписонова Р.А. Новый вид симфиандры // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84, вып. 6. С. 121–123.
9. Карписонова Р.А. Травянистые растения широколиственных лесов СССР. М.: Наука, 1985. 208 с.
10. Редкие и исчезающие виды природной флоры СССР, культивируемые в ботанических садах и других интродукционных центрах страны. М.: Наука, 1983. 303 с.
11. Колаковский А.А. К истории рода симфиандра (колокольчиковые) // Сообщ. АН ГССР. 1988. Т. 129, № 1. С. 141–144.
12. Колаковский А.А. Колокольчиковые Кавказа. Тбилиси: Мецниереба, 1991. 175 с.
13. Костылева Н.В. К биологии и систематике колокольчика зубчаточашелистикového // Тез. IV Молодеж. конф. ботаников Санкт-Петербурга. СПб., 1992. С. 31.
14. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб.: Мир и семья – 95, 1995. 990 с.
15. Boissier E. Flora orientalis. Geneva: Basileia, 1875. Vol. 3. 921 p.
16. Buhse F. Die Flora des Alburs und der Kaspischen sudkuste. Bisherige Forschungsergebnisse auf diesem Gebiet. Riga, 1899. 143 S.
17. Campanulaceae // Flora iranica. 1965. Vol. 6, N 13. P. 32–33.

18. Campanulaceae // Flora of Turkey. Edinburgh: Univ. press, 1978. Vol. 6. P. 1–89.
19. Фомин А.В. Cucurbitaceae и Campanulaceae флоры Кавказа. Юрьев, 1907. 157 с.
20. Гроссгейм А.А. Определитель растений Кавказа. М.: Сов. наука, 1949. 423 с.
21. Гроссгейм А.А. Флора Кавказа. Баку: Азерб. отд. Закавказ. фил. АН СССР, 1934. Т. 4. 342 с.
22. Флора Азербайджана. Баку: Изд-во АН АзССР, 1961. Т. 8. 688 с.
23. Гроссгейм А.А., Прилипко Л.И. Очерк растительности Ленкоранской опытной станции. Баку: Ленкоран. лесн. опыт. станция, 1931. 85 с.
24. Колаковский А.А. Семейство Колокольчиковых. М.: Ин-т ботаники АН Республики Абхазии, 1995. 92 с.

Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН
Москва
Институт ботаники Республики Абхазия,
Сухуми

Поступила в редакцию 24.04.98

SUMMARY

Kolakovsky A.A., Kostyleva N.V. Contribution to taxonomy and bioecology of Campanula odontosepala Boiss.

The taxonomical state of the rare species of bluebell has been defined more precisely. The species was considered to be distinguished into special subsection due to its specific traits differed from the traits of other species within the genus. The observations of bluebell have been carried out in the Main Botanical Garden RAS during several years. The tendency to disjunction of anthers in plants cultivated at open sunny plots has been noted. The specimens cultivated at wet shady plots have their anthers constantly joined into tube. Instability of anthers junction trait in bluebells has been confirmed by observations of other bluebell species. The data on plant resistance, propagation, decorative characteristics and application in horticulture are presented. The problem of definition the genus *Symphyandra* A.DC. within the family Campanulaceae is discussed.

УДК 581.15:582.675.1(470.311)

ПРОБЛЕМА ВИДА, СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ И ГЕННЫЕ ПОТОКИ У ВОДЯНОГО ОРЕХА

А.И. Юрьев

Род Трара *L.* – водяной орех, или чилим, включает ряд форм неясного таксономического положения. Поскольку традиционный морфологический метод не дает однозначного ответа для выяснения таксономического положения этих форм, необходимы другие подходы. В данной работе предпринята попытка взгляда на эту проблему с позиций биологической концепции вида.

Водяной орех – в средних широтах однолетник, в тропиках – многолетник (плавающее растение), населяющий речные заводи и небольшие озера. Он распространен необыкновенно широко, от экваториальной Африки до Сибири и от Британских островов до Китая, отсутствуя лишь в Новом свете. Это растение отличается значительной изменчивостью, особенно сильно изменчивы плоды. Поверхность плода характеризуется сложным рельефом, который значительно варьирует, кроме того, варьируют и форма плода, число “рогов” и другие признаки.

Некоторые авторы рассматривают существующие формы водяного ореха как самостоятельные виды [1–4]. В.Н. Васильев включал во “Флору СССР” 24 вида рода



Рис. 1. Расположение изученных популяций водяного ореха (1-6)

Тгара [2]. Авторы, принимающие эту концепцию, в одной лишь долине р. Клязьмы насчитывают 14 видов и 4 гибридные формы [4]. Такое большое количество форм вблизи границы ареала Тгара В.Н. Васильев [3] объяснял следующим образом: “Этот представитель водной флоры возрос в тихих, редко возмущаемых стихиями водоемах, среди могучих широколиственных лесов третичного периода умеренного пояса и среди тропических вечнозеленых лесов южных широт. В настоящее же время на огромных пространствах северной части своего ареала он оказался без этой естественной защиты и вымер в тех местах, где не нашел ей замену. Во многих местах эта защита несовершенна и поэтому происходит усиленный естественный отбор, энергичное формообразование или же вымирание водяного ореха” [3. С. 25].

Однако в той же книге В.Н. Васильев упоминает, что в Китае насчитывают 13 форм водяного ореха. Климат Южного Китая, как и его растительность, едва ли сильно изменились с третичного периода; тем не менее там насчитывается почти столько же форм, сколько и на северной границе ареала. Из Индии также известно несколько форм водяного ореха [5].

Кроме того, сам В.Н. Васильев пишет, что уже в олигоцене водяной орех образовывал разные виды, а из миоцена известно по крайней мере шесть видов. Из Западной Европы также известен целый ряд форм водяного ореха [6]. Впечатление такое, что водяной орех по всему ареалу сильно полиморфен. Однако некоторые признаки проявляются лишь локально, например пурпурная окраска плода у некоторых китайских форм [3].

Е. Станкевич и Е. Войцицкий [6] считают, что у водяного ореха очень трудно выделить признаки, которые служили бы для надежного разграничения видов. Есть сведения, что некоторые признаки плода, считавшиеся видовыми, вариабельны даже в пределах одного растения [5, 7].

Однако польские ботаники, высаживавшие орехи различных форм в водоем, обнаружили, что по наследству передаются все особенности плода, кроме размеров [6], что доказывает генетическую обусловленность данных признаков. М. Янкович [8] сообщает о зависимости формы плодов водяного ореха от профиля русла реки и толщины отложений ила на дне, т.е. от гидрологических условий. Так как в любом регионе наблюдается спектр последних, понятно, почему в одной речной долине может встречаться так много форм.

У водяного ореха известно как самоопыление [3], так и перенос пыльцы жуками и водяными клопами [9]. Поскольку, согласно биологической концепции вид – это защищенный генофонд, следует задаться вопросом: могут ли все эти многочисленные формы водяного ореха обладать защищенным генофондом? Будучи видами, они должны

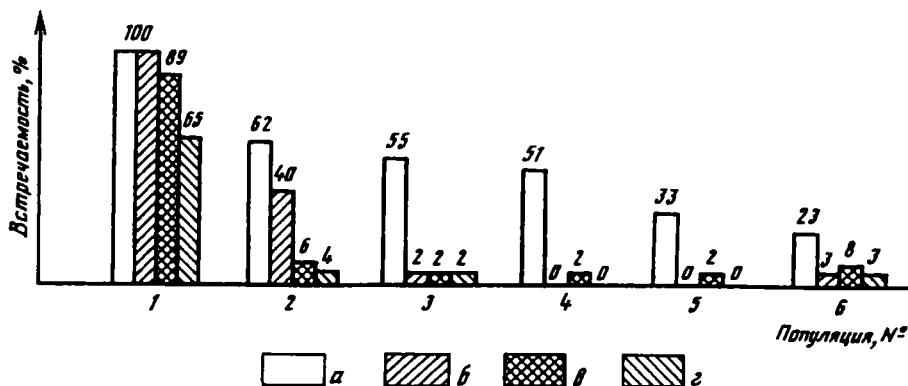


Рис. 2. Частота встречаемости признаков в шести популяциях водяного ореха
 а – шейка цилиндрической формы, б – наличие коронки, в – средняя линия изогнута, г – плечики подняты

образовывать популяции, размер которых должен быть достаточен для самоподдержания на протяжении ряда поколений. Если же таких популяций обнаружить не удастся, то эти формы не следует считать видами.

В начале сентября 1991 г. автором были собраны плоды водяного ореха из семи мест произрастания в долине р. Клязьмы, расположенных в среднем в 13 км друг от друга. Было собрано по одному плоду с каждого растения (обычно одно растение имеет 3–5 плавающих розеток), со ста растений из каждого местонахождения.

Собранные плоды исследовали по четырем парам признаков, которые В.Н. Васильев считал видовыми: наличие или отсутствие коронки, цилиндрическая или коническая форма шейки, “плечики” плоские или поднятые, средняя линия прямая или изогнутая.

Из восьми местонахождений водяного ореха, описанных в этой части долины М.П. Шиловым [4, 10, 11], водяной орех был обнаружен в шести. Орех исчез в оз. Круглом, которое почти полностью заросло сплавиной, и в оз. Ореховом, в которое провели мелиоративную канаву.

Почти все местонахождения содержали примерно 100–300 растений, за исключением многотысячной популяции с Ситиевской заводи (рис. 1, 3). По частотам встречаемости признаков, которые В.Н. Васильев рассматривал как видовые, обнаружилась клинальная изменчивость (рис. 2). Наиболее специфическим сочетанием признаков отличались орехи из оз. Круглец. Эти плоды характеризуются хорошо выраженной коронкой, цилиндрической шейкой, поднятыми плечиками, изогнутой средней линией и почти треугольной формой плода. По ключу В.Н. Васильева [2] эта форма определяется как *Trapa natans* L. var. *coronata*. Оз. Круглец, в отличие от остальных исследованных водоемов, не пойменное, а водораздельное. В нем существуют особые условия: повышенное содержание солей и гумуса [12]. Н.К. Дексбах [12] предполагал, что малое количество водяного ореха в этом озере связано с экстремальными для *Trapa* условиями, однако, по нашим наблюдениям, в некоторые годы водяной орех разрастается здесь весьма обильно, просто большая часть озера слишком глубока для него. Видимо, форма *Trapa natans* L. var. *coronata* хорошо приспособлена именно к таким условиям. При этом численность растений может изменяться из года в год в два–три раза, как и в других водоемах.

В пойменных озерах и заводях р. Клязьмы преобладает другая форма, отличающаяся от предыдущей отсутствием или крайне слабым развитием коронки, конической шейкой, плоскими, плохо выраженными плечами, прямой средней линией и общей формой, приближающейся к ромбической. Эта форма была определена нами по В.Н. Васильеву [2] как *T. rossica* V. Vassil.

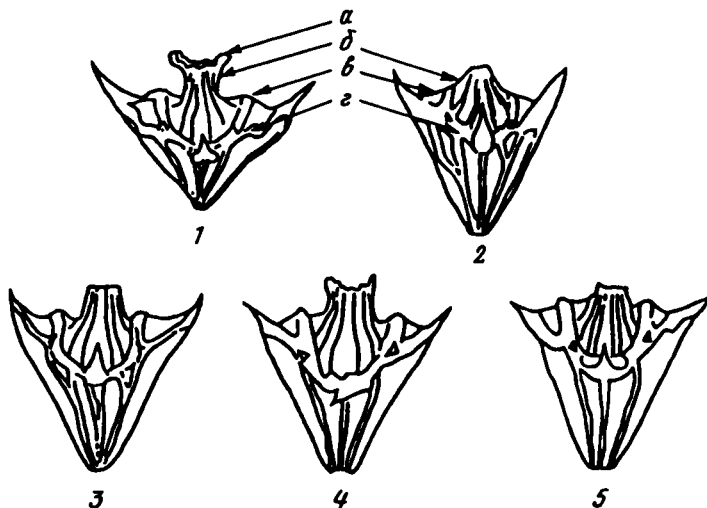


Рис. 3. Формы плода у водяного ореха

1 – *Trapa natans* var. *coronata*, 2 – *T. rossica*, 3–5 – промежуточные формы, а – коронка, б – шейка, в – плечики, г – средняя линия

Кроме того, в водоемах поймы в заметном количестве встречаются формы, промежуточные между первой и второй. Особенно часто встречается форма, напоминающая *T. rossica*, но отличающаяся от нее цилиндрической или почти цилиндрической шейкой. В некоторых пойменных популяциях эта форма составляет почти половину особей. Значительно реже встречалась форма, сочетающая цилиндрическую шейку с наличием коронки при остальных признаках плода как у *T. rossica*. Обычно это 1–2% растений, кроме популяции в оз. Плоское (ближайшей к оз. Круглец), где она составляет 34%. Остальные сочетания признаков обычно свойственны 2–4% растений в местонахождении (рис. 3).

В оз. Круглец у части растений в свою очередь слабо выражены изогнутость средней линии и поднятость плечиков.

Достаточно интересные сведения удалось выяснить путем опроса местных рыбаков и охотников. Местное население хорошо знает это растение, называет его “роганки” и охотно употребляет высушенные орехи как лакомство. В последние годы, по единодушному мнению пяти опрошенных из пяти деревень, водяного ореха в бассейне Клязьмы стало меньше, что они склонны объяснять мелиорацией поймы и сбором отдыхающими горожанами, а также деятельностью ондатры. Тем не менее в двух местах (заводь напротив деревни Болгары и оз. Ореховое и Роганково у деревни Фрязино) водяной орех за последние два десятка лет появился вновь. Однако в оз. Ореховое, где он, кстати, отмечался М.П. Шиловым [10] в 1970-е годы, в настоящее время водяной орех опять исчез. По словам старожилков, появление водяного ореха в оз. Ореховое, как и в оз. Роганково, где он существует поныне, относится к середине 1960-х годов. Они же утверждают, что в начале 1960-х годов в конце лета на Клязьме случился необычайно мощный паводок, затопивший всю пойму. Эта информация подтверждается и литературными данными: паводок имел место в 1962 г. [13].

В конце июня 1993 г. мы наблюдали на Клязьме подобный дождевой паводок, хотя и меньшего уровня. Обследование многочисленной популяции водяного ореха в Ситиевской заводи обнаружило лишь несколько оторванных от стеблей розеток, застрявших в зарослях тростника. Удалось достать со дна стебли, от которых были оторваны крупнейшие розетки, однако уже начиналось формирование розеток второй величины.

Нам удалось также наблюдать довольно интенсивное посещение цветков водяного ореха мухами *Hydrellia* sp. (Ephydridae).

Таким образом, мы обнаружили, что некоторые формы Тгара весьма малочисленны и существуют в одних местонахождениях с массовыми формами в количестве примерно два–четыре экземпляра на местонахождение. При этом популяциям водяного ореха свойственны периодические колебания численности в два–три раза. Популяция из двух–четырех особей с двух–трехкратным размахом колебаний численности не может существовать долго, так как ее численность с большей вероятностью станет равной нулю уже после нескольких колебаний. Следовательно, такие формы едва ли могут обладать защищенным генофондом и их, видимо, не следует считать видами в смысле биологической концепции Майра. Поскольку такие растения сочетают в себе признаки двух наиболее массовых форм – *T. natans* L. и *T. rossica* V. Vassil., их, видимо, следует считать гибридами этих двух форм.

В целом складывается впечатление проникновения отдельных признаков из оз. Круглец в популяции долины р. Клязьмы. В XIX веке оз. Круглец было соединено каналом с р. Сеньгой, притоком Клязьмы. В настоящее время этот канал заилился и с трудом можно найти его следы. Однако еще в 1907 г. по нему можно было проплыть на лодке [14]. Учитывая тот факт, что паводки, подобные паводку 1962 г., повторяются довольно часто (отмечены мощные паводки в конце лета в 1916, 1933, 1943 и 1952) [13], можно сделать вывод об их значительной роли в расселении растений водяного ореха. По-видимому, в водоемы долины Клязьмы заносились оторванные подъемом воды розетки со зрелыми плодами. Выросшие из них растения путем перекрестного опыления передали данным популяциям свои гены. Поэтому часть растений из водоемов долины несет отдельные признаки *T. natans* L. var. *coronata*.

По сообщению А.К. Сытина, в 1960-е годы в заводи Клязьмы у Петушков им были высажены орехи формы, близкой к *T. natans* var. *coronata*. Возможно там возникла интродукционная популяция, которая также служила источником соответствующих генов.

Картину клинальной изменчивости иногда объясняют и действием естественного отбора вдоль градиента какого-либо фактора или последовательным обособлением популяций с последующим генетическим дрейфом в образовавшихся изолятах. Последний вариант, очевидно, в данном случае исключен. Поскольку каждый водоем поймы – заводь или старица – образуется индивидуально, без какой-либо связи с другими и имеет свою собственную судьбу, очень трудно предположить здесь наличие градиента какого-либо гидрологического фактора (мы знаем, что изменчивость водяного ореха адаптивна скорее ко отношению к гидрологическим условиям, чем к климату). Вероятность случайного возникновения такого градиента менее 0,05. Конечно, нельзя полностью исключить наличие, например градиента концентрации какого-либо загрязняющего агента, за счет разбавления по мере удаления от источника сброса. Однако в случае зависимости структуры популяций водяного ореха от подобного фактора едва ли наблюдалась бы клина. Скорее имела бы место зависимость структуры популяций от степени изолированности водоемов от речного русла. Популяции заводей заметно отличались бы от популяций стариц, так как последние подвергались бы воздействию загрязнителей лишь при самых высоких паводках, когда его концентрация минимальна.

Далее, рассматривая вышеупомянутые признаки как фены, мы рассчитали их по частотам с помощью формулы Райта [15] величины генных потоков между популяциями водяного ореха. Для фенотипов “коническая шейка”, “наличие коронки”, “поднятые плечики” и “изогнутая средняя линия” рассчитанные величины генного потока составили 0,79; 0,07; 0,36 и 0,12 мигрантов за поколение соответственно. В среднем это составляет 0,34 мигранта за поколение. Однако формулы Райта выведены для ситуации селективной нейтральности распространяющихся генов. Если же наши фены подвержены давлению естественного отбора, неодинаковому в разных популяциях, то число мигрантов должно быть еще больше.

Для получения потока генов 0,3 мигранта за поколение необходимо, чтобы из вышележащей популяции в нижележащую попадало примерно три ореха в каждый паводок (один паводок приходится на девять поколений). Поскольку в каждый паводок вниз по реке плывут сотни оторванных розеток, то это вполне реально, тем более что старицы и заводи – это места, где, по нашим наблюдениям, вообще застревает много плывущих по течению предметов. Поскольку водяной орех – эксплерент, ясно, что вновь образовавшиеся водоемы он заселяет именно таким образом. Зоохория, несомненно, играет второстепенную роль, потому что при высыхании плод теряет всхожесть [3].

В смысле биологической теории вида наши местонахождения, видимо, являются популяциями, а не частями единой большой популяции, охватывающей всю пойму. Согласно расчетам П. Морана [16], для существенного влияния популяций на генные частоты друг друга необходим генный поток, превышающий одного мигранта на поколение. Этот вывод был подтвержден на эмпирическом материале автором данной статьи [17]. Поскольку в данном случае генный поток меньше единицы, местонахождения в долине Клязьмы следует считать самостоятельными популяциями, хотя и связанными заметным генным потоком.

Встает вопрос, можно ли считать *T. natans* var. *coronata* и *T. rossica* V. Vassil самостоятельными видами, если они так легко образуют множество гибридов. Это экологические формы, явно подверженные дизруптивному отбору, который, однако, недостаточно силен и, самое главное, недостаточен стабилен во времени, чтобы предотвратить обмен генами между этими формами.

Последнее обстоятельство связано с эксплерентностью водяного ореха. Поскольку водоемы, где он обитает, обычно невелики и неглубоки, сукцессия достаточно быстро делает водоем непригодным для водяного ореха. Большинство популяций при этом вряд ли существует больше нескольких сот поколений. При этом интенсивность, а возможно, и направление отбора меняется вместе с изменением окружающей среды, в процессе зарастания водоема. Можно предположить, что обе эти формы находятся в динамическом равновесии в течение длительного времени.

ВЫВОДЫ

Основную массу растений водяного ореха в среднем течении Клязьмы составляют две формы, определяемые как *T. natans* var. *coronata* L. и *T. rossica* V. Vassil. Первая населяет водораздельное озеро, вторая – водоемы поймы.

Все остальные формы слишком малочисленны, чтобы образовывать длительно существующие популяции. Поскольку они сочетают признаки первых двух форм, их, по-видимому, можно считать не самостоятельными видами, а гибридами *T. natans* var. *coronata* x *T. rossica*.

Популяции в водоемах долины Клязьмы, по-видимому, связывает заметный генный поток за счет сноса растений летними паводками. Это же в основном обеспечивает расселение вида. Формы *T. natans* и *T. rossica*, различаясь экологически, не изолированы генетически.

ЛИТЕРАТУРА

1. Флеров А.Ф. Трапа *natans* во Владимирской губернии // Тр. Ботан. сада Юрьев. ун-та. 1902. Т. 3, вып. 4. С. 244–250.
2. Васильев В.Н. Семейство Водноореховые // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. Т. 15. С. 637–682.
3. Васильев В.Н. Водяной орех и перспективы его культуры в СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. 100 с.
4. Шилов М.П., Михайлова Т.Н., Локтионов Е.Г. Водяной орех Трапа *natans* L. во Владимирской области // Биол. науки. 1972. № 3. С. 73–75.
5. Daniel P., Vajravelu E. Considerations on *Trapa natans* from peninsular India // J. Ekon. Taxon. Bot. 1983. Vol. 4, N 2. P. 595–607.

6. Staszkiwicz J., Wojcicki J. Variability of metrical characters of nuts of the genus *Trapa* L. from Central Europe // *Fragmenta floristica and geobotanica*. Ann. 1981. Vol. 27, pt. 3. P. 415–431.
7. Определитель растений Мещеры. М.: Изд-во МГУ, 1987. Т. 1/2. 224 с. Т. 2. С. 24.
8. Jancovic M.M. Jedno interesanto nalaziste roda *Trapa* L. и sremu i problem ecoloske diferenciranosti razlicitih vrsta roda *Trapa* L. // *Poseban otisac. Matice srpske*. 1956. Broj. 11. S. 157–166.
9. Kadono G., Schneider E.L. Floral biology of *Trapa natans* var. *japonica* // *Bot. Mag. Tokyo*. 1986. Vol. 99, N 1056. P. 435–439.
10. Шилов М.П. О картографировании распространения исчезающих видов растений для целей их охраны (на примере *Trapa natans* L.) // *Бюл. МОИП. Отд. биол.* 1980. Т. 85, вып. 4. С. 89–91.
11. Шилов М.П. Состояние популяций и пути охраны водяного ореха в Ивановской и Владимирской областях // *Изучение редких и охраняемых видов травянистых растений*. М.: МФГО СССР "Наука", 1983. С. 61–64.
12. Дексбах Н.К. Озера бассейна правых притоков Клязьмы рек Сеньги и Ушмы // *Тр. Лимнол. станции в Косино*. 1934. Вып. 18. С. 41–64.
13. Ресурсы поверхностных вод СССР. Т. 10. М.: Гидрометеиздат, 1973. 475 с.
14. Кузнецов Н.И. Об озерах Покровского уезда Владимирской губернии и их растительности // *Изв. Рус. геогр. о-ва*. 1908. Т. 43. С. 111–138.
15. Slatkin M. Gene flow and the geographic structure of natural populations // *Science*. 1987. Vol. 236. P. 787–792.
16. Моран П. Статистические процессы эволюционной теории. М.: Наука, 1973. 278 с.
17. Юрьев А.И. Межпопуляционные потоки генов у *Neratica nobilis* и *Corydalis saeva* на границе ареала // *Журн. общ. биологии*. 1997. Т. 58, № 1. С. 84–93.

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

Поступила в редакцию 13.02.98

SUMMARY

Juryev A.I. Problem of species, structure of population and genetic drifts in the genus *Trapa* L.

The paper presents an attempt of population and genetic approach to the problem of taxonomical status of numerous forms in *Trapa*. Many forms were shown to be too scanty in number of plants and thus they have not been able to make stable populations. They were considered to be the hybrids of mass forms of *T. natans* var. *coronata* and *T. rossica* V. Vassil. The cline variability of fruit traits in middle stream of the Klyazma and significant interpopulation genetic drifts because of plant shifts by rains have been noted.

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

УДК 502.75:582.594.4

ПОПУЛЯЦИЯ *CYPRIPEDIUM CALCEOLUS* L., В ПОДМОСКОВНОМ ЗАПОВЕДНИКЕ “ГОРКИ”

Г.А. Полякова, Р.А. Ротов, А.Н. Швецов

Венерин башмачок настоящий (*Cypripedium calceolus* L.) – одно из немногих растений подмосковной флоры, внесенных в Красную книгу РСФСР [1] и охраняемых во многих странах Европы. Это красивейшая из наших орхидей, которую собирают на букеты или выкапывают для пересадки в культуру из-за ее крупных и очень декоративных цветков.

Венерин башмачок рассеянно встречается на территории Московской области, чаще всего – в северных и южных районах. Местонахождения этого вида на территории современной Москвы и ее ближайших окрестностей, известные с середины прошлого века [2], в настоящее время не сохранились. В Подмосковье местообитания растения обычно приурочены к участкам с близким залеганием известняков.

Природно-исторический заповедник-леспаркхоз “Горки” является в настоящее время ближайшим к Москве местом произрастания венерина башмачка настоящего.

Биология венериного башмачка неплохо изучена [3, 4]. От прорастания семени до первого цветения может пройти 15–17 лет, в оптимальных условиях этот срок сокращается до 8 лет. Семя прорастает только в присутствии гриба-симбионта и в условиях достаточного увлажнения, что и является одной из причин редкости этого растения.

Первые годы жизни молодое растение развивается под землей, питаясь с помощью гриба. Развитие идет очень медленно, примерно на четвертый год жизни на поверхности почвы появляется первый зеленый лист, на следующий год их может быть уже два. Принято считать, что взрослое растение свободно от гиф гриба, но в неблагоприятных условиях, особенно при сильном затенении, башмачок может некоторое время развиваться подземно, возвращаясь к микотрофии.

Цветет башмачок в Подмосковье чаще всего в начале июня, иногда в конце мая. На одном стебле раскрывается один–два цветка. Обычно цветет только часть взрослых особей, причем некоторые из них – не ежегодно. Плодов завязывается сравнительно немного. Семена созревают в сентябре. Растение размножается также вегетативным способом за счет боковых спящих почек на корневище.

В заповеднике “Горки” башмачок встречается в юго-восточной части, на правобережье р. Пахры, в окрестностях села Кольчево. Как и в большинстве других мест Московской области, здесь это растение связано с выходами известняков.

Впервые башмачок был здесь обнаружен в известняковой воронке Б.М. Кульковым в 1947 г., информация об этом местообитании была получена от З.А. Мамонтовой [5]. В последующие годы попытки найти это местонахождение не увенчались успехом. В 1984 г. нами в ходе флористического обследования долины р. Пахры вновь было обнаружено это местообитание, а также и ряд новых, судя по отсутствию гербарных сборов и литературных источников, прежде не отмеченных.

Ввиду недостаточности данных о состоянии и динамике конкретных популяций этого вида, в том числе и в средней полосе России, возникла необходимость в организации постоянных наблюдений на территории заповедника "Горки". Проведение подобных исследований рекомендовано "Красной книгой СССР" [4] и является одной из приоритетных задач природных заповедников в целях эффективной организации охраны редких и исчезающих видов.

Для проведения мониторинга за состоянием популяции венериного башмачка нами были заложены две постоянные пробные площадки в местах его наибольшей численности. Пробные площадки закладывали с учетом практически полного охвата конкретной ценопопуляции и закрепляли на местности установкой колышков и нумерацией на стволах деревьев. Проведено картирование всех ярусов растительности и подробное их описание.

Картировали местоположение стволов деревьев и проекции их крон. Измеряли диаметр стволов, а на модельных деревьях – их высоту и высоту прикрепления живой кроны. Определяли состояние деревьев, отмечали поранения стволов и прочие дефекты. Проводили сплошной пересчет подроста и подлеска. В напочвенном покрове выделяли и картировали отдельные микрогруппировки. Делали подробное описание напочвенного покрова с указанием проективного покрытия травяного и мохового ярусов, обилия видов по Браун-Бланке и степени рекреационной нарушенности.

На всей площадке проведено картирование надземных побегов башмачка. Учет проводили дважды за сезон, в периоды цветения и плодоношения с целью выявления полноты прохождения растениями фенологических фаз, результативности опыления и степени антропогенного повреждения растений. Отдельно подсчитывали генеративные, виргинильные, имматурные и ювенильные побеги.

Первая пробная площадка (ППП № 1) заложена в известняковой воронке антропогенного происхождения, находящейся на бровке правого коренного берега р. Пахры. Возраст воронки, вероятно, не менее 100 лет. Площадь участка около 500 м². Древостой, в основном, естественного происхождения. Возраст большей части слагающей его березы порядка 40 лет, высота деревьев около 20 м, диаметр ствола 20–30 см, диаметр кроны 5–6 м. Встречаются отдельные более старые деревья, высотой до 23 м, диаметр ствола до 43 см, диаметр кроны 10 м. Имеется единичная примесь серой ольхи, клена остролистного и ивы козьей. Непосредственно к воронке примыкают культуры сосны, приблизительно 40-летнего возраста, высотой 19 м, диаметр ствола до 26 м. На деревьях местами отмечены сухобочины и отдельные механические повреждения. Общая сомкнутость крон древостоя 0,4.

Подрост немногочисленный, доминирует клен остролистный, самые крупные экземпляры которого достигают 4 м высоты, максимальный диаметр стволиков 4,5 см. Отмечено несколько экземпляров ели, березы, дуба и липы.

Развит довольно густой ярус подлеска, со средней сомкнутостью 0,7. В нем доминирует жимолость лесная, обильна рябина, довольно часто встречается калина, отмечены единичные экземпляры крушины, бузины, смородины пушистой, черемухи, можжевельника, бересклета бородавчатого, волчегородника, боярышника.

Травяной покров малонарушен, его проективное покрытие достигает 30–50%. Развита он, в основном, у бровки воронки и в верхней половине ее склона. Доминируют косяника и ландыш майский. Часто встречаются венерин башмачок, земляника лесная, валериана лекарственная, а местами крапива двудомная, луговой чай, дудник лесной, купырь лесной. Отмечены также воронец колючий, колокольчики персиколистный и рапунцелевидный, тайник овальный, перловник поникший, первоцвет весенний, золотая розга, вероника дубравная. Моховой покров в верхней части склона слабо выражен. В нижней же половине – травяной покров разрежен, бамшачок единичен, а покрытие зеленых мхов увеличивается до 50–70%.

Динамика численности побегов венирина башмачка настоящего

Побег	ППП № 1			ППП № 2		
	1995 г.	1996 г.	1997 г.	1995 г.	1996 г.	1997 г.
Весна						
Ювенильный		7	1			2
Имматурный	29		6		56	16
Виргинильный	91	108	79		80	105
С 1 цветком	18	44	62		78	68
С 2 цветками						3
Сумма	138	159	148		214	194
Осень						
Ювенильный		7		3		1
Имматурный		6	4	3	1	6
Виргинальный		108	68	34	51	65
Без коробочки		15	46	30	71	20
С 1 коробочкой		17	15	20	27	14
С 2 коробочками			4	6		
Сумма		153	137	94	150	128
Убыль за лето		6	11		64	66

В конце мая 1995 г. на первой пробной площади отмечено 138 побегов башмачка, образующих 28 групп. Основу популяции составляли виргинильные побеги – 66%, генеративные – всего 13%, а остальные – ювенильные (см. таблицу).

Весной 1996 г. зарегистрировано 159 побегов, из них 68% – виргинильные и 28% – генеративные. При осеннем учете обнаружена убыль 6 побегов. Коробочки завязались у 38% цветущих особей.

В 1997 г. в период цветения башмачка на площадке зарегистрировано 148 побегов, из которых виргинильные составляли 53%, генеративные – 42%. В период плодоношения учтено 137 побегов башмачка, т.е. естественный отпад весьма незначительный. Плодоносил 31% цветущих побегов. Причем четыре экземпляра имели по две коробочки.

Наблюдения за численностью этой ценопопуляции, без закладки постоянной пробной площади, проводили с 1985 г. За весь период наблюдений число побегов колебалось в пределах от 52 (1987 г.) до 159 (1996 г.). Генеративные растения составляли по годам от 12 (1986 г.) до 28% (1996 г.) всей ценопопуляции. Доля побегов, завязавших плоды, изменялась от 5 (1985 г.) до 13% (1997 г.). Относительно небольшой срок наблюдений пока не позволяет достаточно достоверно объяснить причины такой динамики. Можно лишь подчеркнуть относительную стабильность доли цветущих и плодоносящих побегов. Убыль за период вегетации обычно невелика, что в основном связано с небольшими рекреационными нагрузками на этом участке.

Вторая пробная площадь (ППП № 2) представляет собой небольшую лесную поляну с группами деревьев и кустарников, расположенную также неподалеку от р. Пахры среди лесного массива, рассеченного сетью оврагов. Известняки, как и на первой пробной площади, залегают очень близко от поверхности. Размер пробной площади 400 м². Общая сомкнутость древостоя 0,3–0,4, он представлен отдельными средневозрастными елями и довольно молодыми порослевыми березами. Диаметр стволов ели от 11 до 28 см, высота деревьев от 11 до 21 м, высота прикрепления кроны 2–3 м, диаметр кроны 4–7 м. Береза большей частью растет порослевыми группами по два–три ствола. Диаметр березы 5–21 см, высота 12–21 м, высота прикрепления кроны около 7 м, диаметр кроны 2–5 м.

Сомкнутость яруса подроста и подлеска 0,2–0,3. В подросте обилён клён остролиственный, высота его до 1,5–2 м, но большинство экземпляров ниже 1 м. Единично встречаются берёза пушистая, яблоня домашняя, мелкие экземпляры сосны, торчка дуба и несколько елей разного размера от всходов до довольно крупных экземпляров, высотой до 5 м. В подлеске обильны жимолость лесная, рябина, шиповник коричный, встречаются бересклет бородавчатый, калина и единичные экземпляры волчеягодника, черемухи и можжевельника.

Травяной покров несколько нарушен рекреацией. Характер его в основном зависит от состава и сомкнутости древостоя. Проективное покрытие изменяется от 11 до 80%.

В редкопокровной микрогруппировке, которая сформирована под густым пологом ели, проективное покрытие трав 10–20%. Более или менее обилён ландыш, встречаются купырь лесной, венерин башмачок, купена многоцветковая, сныть, осока пальчатая, земляника лесная, девясил ивовый. Проективное покрытие зелёных мхов около 30%.

Разнотравно-лесная микрогруппировка занимает незначительную площадь. Проективное покрытие трав 40%, обильны ландыш, земляника лесная, купена многоцветковая, костяника, встречаются венерин башмачок, дудник лесной, подмаренник северный, золотая розга, душица, перловник поникший и некоторые другие. Проективное покрытие зелёных мхов около 50%.

Значительную площадь занимает микрогруппировка с большим обилием зелёных мхов, представленная в основном ретицидальфусом трёхгранным (покрытие 80–90%) и лесным разнотравьем (покрытие 30–50%). Обильны ландыш, земляника лесная, живучка ползучая, земляника мускусная, сныть, купена многоцветковая, костяника, девясил ивовый, клевер средний, довольно часто встречается венерин башмачок.

Проективное покрытие трав полянной микрогруппировки 70–80%. Доминируют душица, купена многоцветковая, костяника, кульбаба шершавая, марьянник дубравный, живучка ползучая, ландыш, девясил ивовый, земляника лесная. Проективное покрытие зелёных мхов 70–80%.

Венерин башмачок наиболее обилён в микрогруппировке зелёного мха с лесным разнотравьем, меньше всего его отмечено на поляне среди довольно густого разнотравья. Всего осенью 1995 г. отмечено 94 побега венерина башмачка, из них 59% – генеративных, 36% – виргинильных, остальные иматурные и ювенильные. У 18 побегов было по 1 коробочке, 2 реби имеют по 2 цветка, но завязали по 1 коробочке, у 6 особей завязалось по 2 коробочки, а 30 генеративных особей плодов не завязали.

В 1996 г. весной зарегистрировано 214 побегов, из них генеративные составляли 36%, виргинильные – 37%, остальные иматурные. К осени сохранилось 150 побегов. Плоды завязались у 35% цветущих особей.

Весной 1997 г. на площадке зарегистрировано 194 экземпляра растений, из которых 37% составляли генеративные побеги, 54% – виргинильные, остальные иматурные и ювенильные. Осенью того же года число плодоносящих растений составило 20% от цветущих. Незначительное число плодоносящих растений отчасти объясняется массовым обрывом цветущих побегов. Всего на площадке зарегистрирована убыль 66 экземпляров, значительная часть которых исчезла по вине человека (были сорваны во время цветения, обломаны при ходьбе по участку, а также, возможно, и выкопаны).

Тенденция изменения численности такая же, как и на предыдущей площадке. Максимальная численность – 214 экземпляров – отмечена в 1996 г.

По данным М.Г. Вахрамеевой с соавторами [6], численность генеративных особей у орхидных в большинстве случаев достигает 5–20%. На изучаемом нами участке число цветущих экземпляров за весь период наблюдений (с 1986 по 1997 г.) составляло около 60%, а число плодоносящих побегов – 28%. Общая численность побегов заметно колеблется по годам, изменяясь примерно в 1,5 раза.

Несмотря на достаточно широкое распространение известняков в долине р. Пахры, сходный характер растительного покрова, относительно слабое влияние антропогенных факторов, венерин башмачок, в основном, сосредоточен на описанных выше ограниченных участках. Обнаружено еще несколько малочисленных групп, в основном приуроченных к лесным прогалинам и опушкам.

По отношению к освещенности венерин башмачок явно тяготеет к разреженным древостоям и небольшим лесным прогалинам. Доля цветущих побегов на ППП № 1 в условиях относительно большего затенения составляет 16%, в то время как на ППП № 2, с более разреженным древостоем, цветение значительно более обильное, число генеративных побегов достигает 60%. Вероятно это связано с тем, что условия участка оказались оптимальными для роста и развития растений. На обеих пробных площадях доля завязавшихся плодов была примерно одинаковой и составляла 20–30% от общего числа цветущих экземпляров.

Обрыв цветущих побегов на ППП № 1 не отмечен, что связано с минимальными рекреационными нагрузками в период цветения. В то же время на ППП № 2 ежегодно обрывается довольно значительное число цветущих побегов. Например, в 1997 г. был обломан 21 цветущий побег.

В связи с массовым дачным строительством вокруг заповедника, в частности по границам обследованного участка, возрастает опасность для существования популяции вследствие сбора на букеты и выкапывания растений. При сборе башмачка на букеты побеги обычно обрываются с листьями, поэтому не происходит достаточного накопления питательных веществ в корневище [3]. На следующий год растение в лучшем случае вегетирует, в худшем – переходит на подземный образ жизни, а при повторных обрывах может погибнуть. Аналогичная картина может произойти и при повреждении путем вытаптывания. Ежегодное картирование побегов показало, что некоторые экземпляры венерина башмачка цветут нерегулярно, а часть из них не каждый год появляется на поверхности почвы.

На основе наших наблюдений можно сделать вывод о том, что экологические условия данного местобитания венерина башмачка, вероятно, близки к оптимальным, так как наблюдается тенденция увеличения его численности. Отмечено также появление новых групп растений на контролируемой территории. Основными регулирующими факторами, по нашему мнению, являются антропогенные нагрузки, изменение сомкнутости древесных ярусов, связанные с сукцессионной динамикой фитоценоза и климатические факторы.

В целях сохранения популяции венерина башмачка настоящего, редкого растения “Красной книги РСФСР”, следует строго соблюдать охранный режим, ограничивать рекреацию, а все лесохозяйственные мероприятия проводить под контролем специалистов, не допуская нарушений экологического режима данного лесного массива.

ЛИТЕРАТУРА

1. Красная книга РСФСР. М.: Агропромиздат, 1988. 591 с.
2. Кауфман Н. Московская флора. М.: Глазунов, 1866. 708 с.
3. Денисова Л.В., Вахрамеева М.Г. Род башмачок (венерин башмачок) – *Cypripedium* L. // Биологическая флора Московской области. М.: Изд-во МГУ, 1978. С. 62–70.
4. Красная книга СССР. М.: Лесн. пром-сть, 1984. Т. 2. 480 с.
5. Кульков Б.М. Новые данные по флоре Московской области // Бюл. Гл. ботан. сада. 1950. Вып. 5. С. 123–124.
6. Вахрамеева М.Г., Денисова Л.В., Никитина С.В. Особенности структуры ценопопуляций видов семейства орхидных // Популяционная экология растений. М., 1987. С. 147–150.

SUMMARY

*Polyakova H.P., Rotov R.A., Schvetsov A.N. Population of *Cypripedium calceolus* L. in the nature reserve 'Gorki', the Moscow Province*

The observations of *C. calceolus* (the rare plant in the Moscow Province) population dynamics were conducted. The portion of generative shoots was ascertained to fluctuate from 13% to 59%. From 20% to 30% of flowering shoots were found out to bear fruits. The negative effect of recreation was noted: at several plots decrease of plants mounted to 30% of total number.

УДК 581.14:582.594.2(471.2)

ЦИКЛ РАЗВИТИЯ И ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ *CORALLORHIZA TRIFIDA* (ORCHIDACEAE) В МУРМАНСКОЙ ОБЛАСТИ

Т.Н. Виноградова

Существует немало работ, посвященных морфологии представителей рода *Corallorhiza* [1–4 и др.]. Однако ввиду особенностей этого сапрофитного растения остается нерешенным множество вопросов, касающихся биологии этого вида. Целью настоящей работы явилось исследование жизненного цикла и популяционной динамики на примере одной из ценопопуляций этого вида в северной части его ареала.

Работу проводили в августе 1995 г., августе 1996 г., июле 1997 г. и июле 1998 г. на п-ове Киндо Ругозерской губы Кандалакшского залива Белого моря близ Беломорской биостанции МГУ (ББС), на широте Полярного круга. Ценопопуляция *Corallorhiza trifida* Chatel. (ладьяна трехнадрезного) приурочена к кустарничково-осоково-сфагновому болоту, расположенному в понижении между двумя каменистыми грядами на Кислогубском водоразделе южнее биостанции. Генеративные особи ладьяна были отмечены как на пологих кочках, покрытых преимущественно *Rubus chamaemorus* L., *Vaccinium uliginosum* L., *V. myrtillus* L., *Empetrum nigrum* L., в меньшей степени – *Calluna vulgaris* (L.) Hull., *Andromeda polifolia* L. и *Ledum palustre* L. с примесью *Alnus incana* (L.) Moench, *Salix aurita* L., *Pinus sylvestris* L. (подрост), *Betula nana* L., *B. alba* L. (подрост), так и в понижениях между ними, где разреженный травостой представлен преимущественно *Melampyrum pratense* L., *Carex dioica* L., *C. pauciflora* Lightf., *C. canescens* L., *C. vaginata* Tausch. *C. globularis* L., *C. magellanica* Lam. (названия растений даны по [5]).

Для поиска подземных особей *C. trifida* брали небольшие (20×20×15 см) куски сфагновой подушки ("пробы"), переносили их в лабораторию и затем разбирали пинцетом, стараясь по возможности не нарушать целостность хрупких побегов ладьяна. В первый год работы (1995) на вышеупомянутом болоте сеткой проб был выявлен участок площадью около 25 м², занимаемый ценопопуляцией *C. trifida* (в дальнейшем – участок), вне которого ладьян вообще не встречался. В дальнейшем пробы брали только в пределах выявленного участка, при этом места взятия проб выбирались случайным образом. "Пустые" пробы, взятые вне пределов участка при его окантуировании в 1995 г., исключены из дальнейших расчетов. Найденные растения фиксировали 50°-ным этанолом либо фиксатором Навашина; некоторые из них впоследствии заключали в парафин по стандартной методике [6] с дальнейшим изготовлением микротомных срезов, либо с помощью опасной бритвы.

Плотность популяции оценивали по двум косвенным показателям: процент встречаемости, т.е. процент проб, содержащих экземпляры ладьяна, и средняя численность

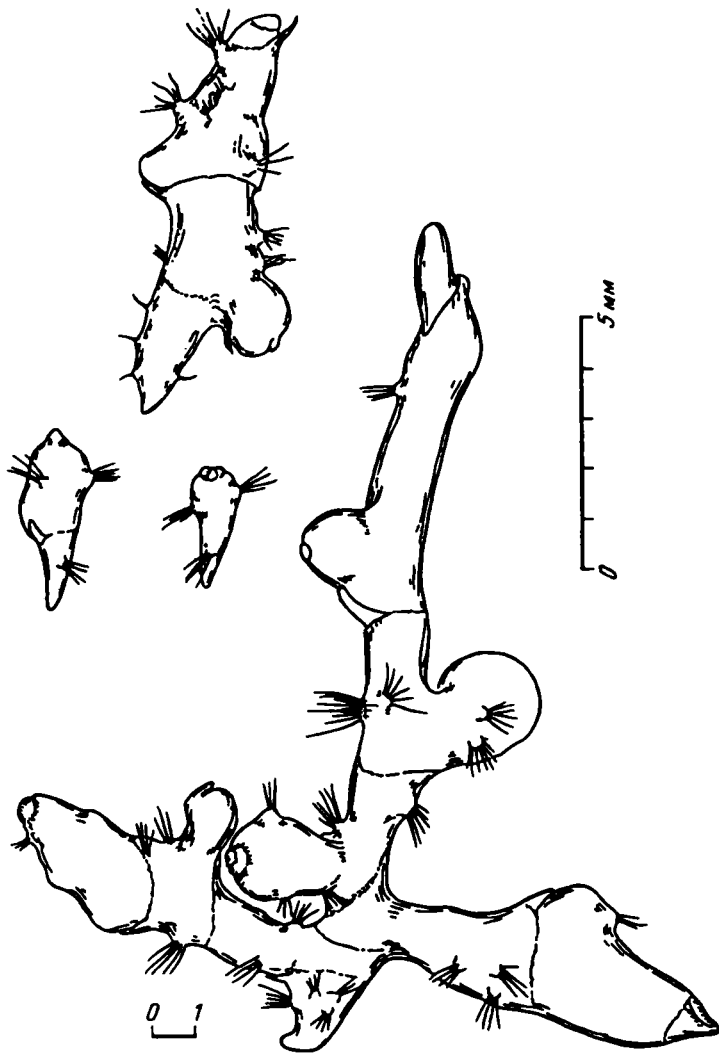


Рис. 1. Прегенеративные экземпляры *Corallorhiza trifida*

групп, т.е. среднее число экземпляров ладьяна в непустых пробах (экз/пробу). Всего за четыре года работы было изучено около 470 экземпляров ладьяна, находящихся на разных стадиях развития.

Анатомо-морфологические наблюдения. В пробах были представлены сеянцы *C. trifida* на различных стадиях развития – от конусовидных проростков 1,5–2 мм в длину и 0,5–0,8 мм в самой широкой части (в 5–6 раз крупнее семени, согласно данным [7]), иногда с сохраняющимися остатками тесты и суспензора, и до крупных разветвленных растений 10 см длиной, с ветвями 3–4 порядков и изредка с генеративными почками будущего года и сохранившейся базальной частью протокорма (рис. 1, 2).

Наиболее мелкие экземпляры – небольшие проростки конусовидной формы, апекс которых еще не формирует листовых примордиев – были найдены только в 1998 г. У несколько более крупных проростков (рис. 1, а) апекс формирует первые один–три листа. Небольшой чешуевидный первый лист, формируемый растением, уже имеет проводящий пучок. Второй лист – несколько крупнее, третий и далее формируются как

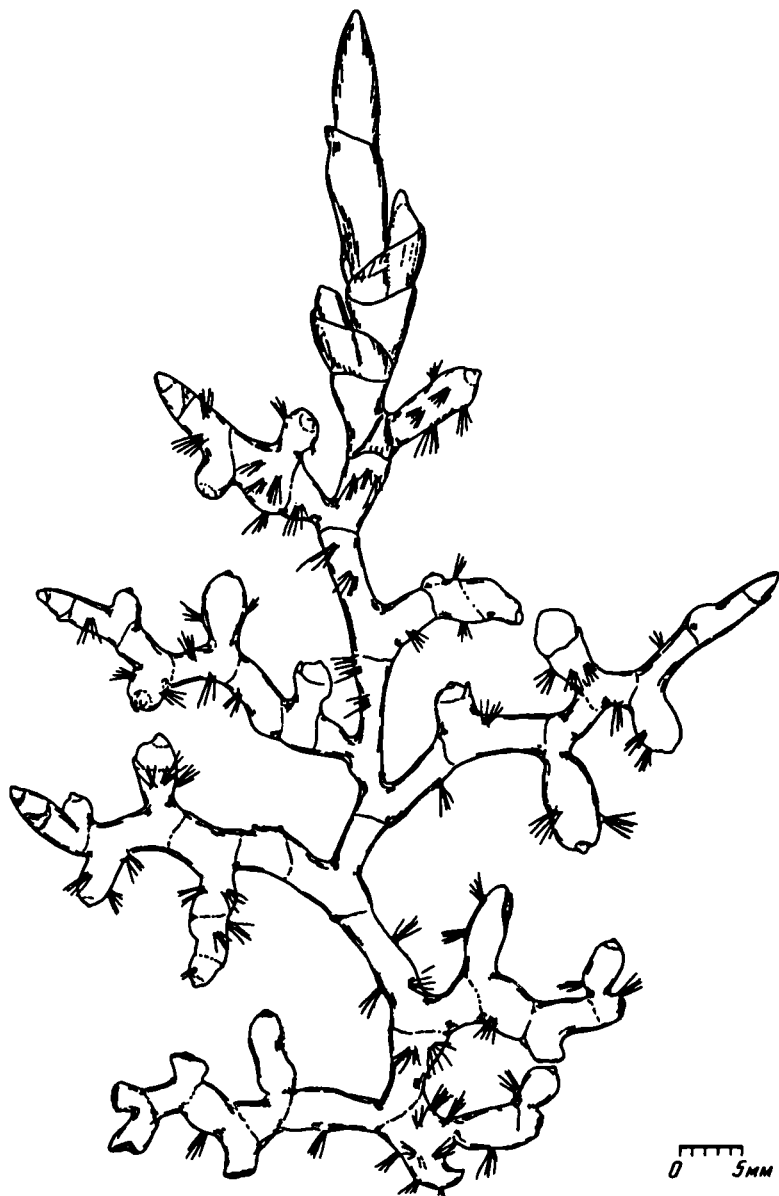


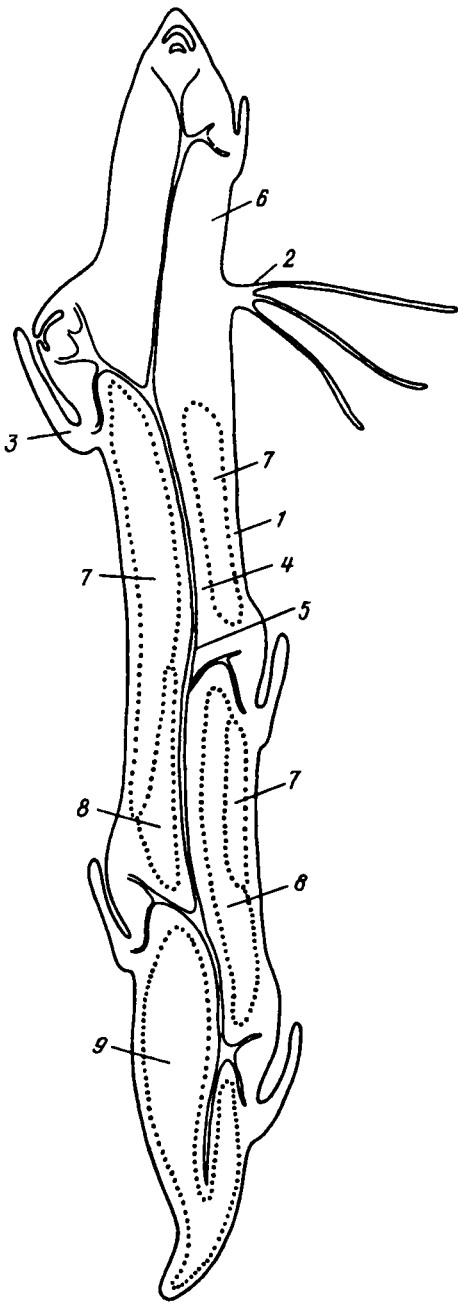
Рис. 2. Экземпляр *C. trifida* с генеративными почками и базальной частью протокорня

замкнутые колпачковидные влагалищные листья и разрываются затем при росте побега. У растений, у которых первое междоузлие практически достигло максимальной длины, а пазухе чешуевидного листа на продольных срезах видна обширная меристематическая зона, а у более развитых растений – широкая и округлая осевая часть развивающегося силлептически пазушного побега, заканчивающаяся небольшой апикальной почкой с несколькими (один–два) чешуевидными листьями (рис. 1, б; 3).

Еще более крупные растения (3–4 см в длину) имеют два–три коротких побега второго порядка, а в пазухах их листьев уже видны зачатки побегов третьего порядка (рис. 1, в). У растений же, превышающих 4 см, два–три нижних пазушных побега

Рис. 3. Схема продольного среза проростка *S. trifida*

1 – эпидермис и 2-3 внешних слоя клеток коры, 2 – волоски, сгруппированные на бородавчатых выступах, 3 – чешуевидные листья, 4 – центральный цилиндр и крахмалоносное влагалище, 5 – проводящий пучок, 6 – зона, незаселенная грибами, 7 – зона клеток, содержащих грибные гифы, сохраняющие свою структуру, 8 – клетки, содержащие полупереваренные клубки грибных гиф, 9 – клетки, содержащие плотные комки переваренных грибных гиф



имеют по несколько междоузлий и начинающие расти побеги третьего порядка, тогда как последующие побеги второго порядка заметно короче, а верхние междоузлия главного побега гораздо более вытянутые (рис. 2). Нижняя часть таких растений – более темная, часто – с поврежденными всасывающими волосками, тогда как верхняя – ярко-белая. Можно предположить, что светлая верхняя часть побега – прирост текущего года. Это предположение подтверждается изучением серии поперечных срезов: в клетках коры нижних 2–3 междоузлий побега и в нижних пазушных побегах содержатся полностью переваренные гифы гриба, тогда как в верхней части растения (начиная с четвертого–пятого междоузлия) процесс заселения коры грибами еще не завершен и грибная масса не переварена, а самые верхние одно–два междоузлия главного побега свободных от грибных гиф.

У наиболее крупных из этих экземпляров можно найти почки, из которых позже разовьются генеративные побеги (рис. 2, 4).

Генеративный побег устроен следующим образом. Пять сближенных узлов несут крупные листья без листовых пластинок с замкнутыми влагалищами. В пазухах двух нижних из этих листьев есть почки, располагающиеся на гипоподии. Следующие три листа не имеют в своих пазухах заметных почек. Выше начинается собственно соцветие, в котором листовое расположение трехрядное, а не двурядное. В начале августа, когда терминальное соцветие оказывается полностью сформированным, апикальная меристема пазушных почек

оказывается закрыта тремя колпачковидными листьями, но не формирует еще зачатков брактей и цветков (рис. 4). Через 11 мес, к моменту распускания терминального соцветия, в верхней из двух пазушных почек зачатки цветков оказываются сформированными. Часто бывает, что нижняя из двух пазушных почек, а иногда и обе, развиваются не в генеративный, а в вегетативный побег. В случае повреждения терминальной генеративной почки ее замещает верхняя из двух пазушных. Нами не было найдено ни одного растения с остатками цветоноса предыдущего года и соцветием, развившимся из такой пазушной почки.

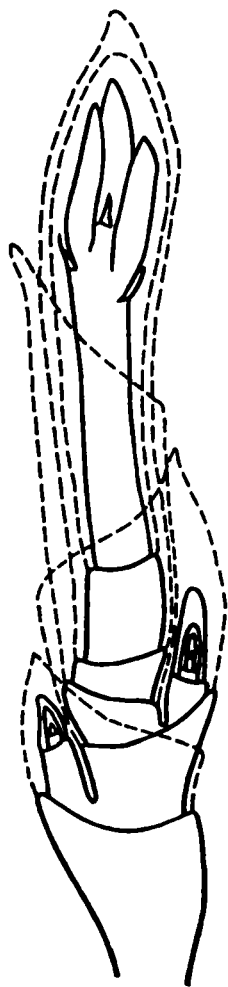
Рис. 4. Генеративная часть побеговой системы *C. trifida* (пунктиром показаны снятые листья)

Интересно, что на протяжении материнской оси последовательность развития пазушных побегов дважды меняется: в нижней, исключительно вегетативной части побеговой системы пазушные побеги развиваются силлептически, т.е. без периода покоя, в акропетальной последовательности; в средней части побега развитие пазушных генеративных почек происходит базипетально, при этом верхняя из двух описанных почек крупнее и имеет больше листовых примордиев, чем нижняя; и, наконец, верхняя часть побеговой системы, собственно соцветие, вновь развивается дикропетально. Участок побега с пазушными генеративными почками, таким образом, физиологически соответствует нижней части псевдобульбы *Calypso bulbosa* (L.) Oakes, а нижний из трех листьев, не имеющих пазушных почек, — зеленому листу калипсо.

Растения, у которых начинает разрушаться нижняя часть побеговой системы, по всей видимости, еще на год старше предыдущих. В первую очередь начинают разрушаться клетки коры нижней части растения (как главной оси, так и наиболее старой части побегов второго порядка), а затем — и центральный цилиндр. При этом происходит нартикуляция крупных растений. Именно к таким растениям с отмершей нижней частью побеговых систем и относится подавляющее большинство цветущих растений и растений с генеративными почками. В отличие от растений, у которых генеративные почки сформировались к концу второго года развития, у этих растений пазушные побеги верхней части побеговой системы — длинные, и в ряде случаев также могут формировать терминальные соцветия. Самое крупное из найденных нами растений имело, кроме соцветия побега первого порядка, еще три соцветия на верхушках побегов второго порядка, достигавших 10–11 см в длину. Т. Imisch [1] приводит изображение растения с семью соцветиями. Однако, по нашим наблюдениям, обычно число соцветий не превышает двух–трех. Часто генеративные почки на боковых побегах формируются на год позже почки оси первого порядка.

У цветущих растений главный побег и основания боковых побегов разрушаются. К моменту созревания плодов живым остается лишь небольшой участок побега с двумя пазушными почками. Живыми могут оставаться также несколько (один–два) длинных побегов второго порядка, отделившихся от материнской оси. В наблюдаемых нами условиях примерно треть из них имела генеративные почки. Некрупные генеративные экземпляры, в том числе все или практически все экземпляры, возникшие в результате партикуляции, погибают полностью. Мы ни разу не наблюдали развития генеративного побега из верхней пазушной почки после отцветания терминального соцветия: пазушные генеративные почки трогаются в рост только в случае повреждения терминальной. Утверждение Н. Ziegenspeck [2], что благодаря пазушным почкам отцветшие растения могут зацвести повторно, основано, видимо, на изучении работы Т. Imisch [1]. Сам же Т. Imisch говорит лишь о теоретической возможности подобного явления.

Анатомически побеги *C. trifida* подобны описанным ранее проросткам *Listera cordata* [8]. На поперечных срезах видно, что эпидермис *C. trifida* сложен клетками табличчатой формы 0,05 мм в длину и 0,02 мм в ширину. Два внешних слоя коры сложе-



ны почти изодиаметрическими клетками 0,05 мм в диаметре, никогда не заселенными грибом и содержащими крахмал. Далее следуют пять–шесть слоев крупных изодиаметрических клеток, от 0,15 до 0,2 мм в диаметре, которые способны переваривать гриб. Г.Л. Залукаева [9–10] называет их гипертрофированными. Эндодермальные клетки, содержащие крахмал и никогда не содержащие гриб, не превышают 0,03 мм в диаметре. Паренхима центрального цилиндра сложена мелкими изодиаметрическими клетками 0,02–0,03 мм в диаметре; в ней располагается 1–4 проводящих пучка, содержащих 2–5 элементов ксилемы.

Изучение серии поперечных срезов растения, подобного изображенному на рис. 2, подтверждает, что его верхняя часть с короткими побегами второго порядка на несколько месяцев младше нижней, имеющей длинные побеги второго порядка. У крупного экземпляра с генеративной почкой, подобного изображенному на рис. 2, верхние 1,5–2 см вегетативной части побега (верхние два междоузлия) еще не заселены грибом, а клетки внутренних слоев коры этого участка побега еще не достигают своих максимальных размеров, содержат большие количества крахмала, а их ядра по размерам не отличаются от ядер других клеток коры. Волоски, которые у *C. trifida* сгруппированы на небольших бородавчатых выступах, уже развиты, но также не заселены грибами. В лежащих ниже 1–2 междоузлиях появляются клетки, содержащие обесструктуренную грибную массу (не более половины всех клеток, причем преимущественно наружные слои гипертрофированных клеток). Ядра всех гипертрофированных клеток, даже и незаселенных грибом, гораздо крупнее ядер других клеток коры. Побеги второго порядка на этом уровне еще не заселены грибами. На уровне пятого междоузлия сверху появляются гифы гриба в волосках. На уровне шестого – все гипертрофированные клетки коры заняты обесструктуренной грибной массой. Клетки коры побегов второго порядка также заселены грибом, кроме собственно меристематического кончика. На уровне седьмого междоузлия комки грибной массы становятся плотнее и отделяются от стенок клеток; еще ниже – в базальной части проростка – грибная масса полностью переварена. В первых двух (снизу) побегах второго порядка часть клеток – с полностью переваренными комками грибной массы, часть же – с рыхлой обесструктуренной частично переваренной грибной массой, а в районе меристематических бугорков – побегов третьего порядка – с крахмалом. По мере продвижения к кончику побега второго порядка клетки с переваренным грибом исчезают. По-видимому, часть клеток нижних побегов второго порядка заражается грибом из клеток базальной части, а часть – позже, возможно, из почвы. В остальных же частях проростка клетки каждого конкретного слоя содержат грибы только на какой-либо одной стадии переваривания, и нет никаких причин предполагать их одновременное заселение грибами. Нет также и следов того, что одни и те же участки побега могут заражаться грибами повторно, как это отмечают для корней некоторых других орхидных [11]. Нижняя часть побега и первые два–три побега второго порядка подобных крупных экземпляров, по нашему предположению, формируются в предыдущем сезоне (возможно, лишь основание побега до первого узла – предшествовавшей ему осенью), а вся верхняя часть побега – прирост текущего сезона. Следовательно, в ряде случаев цветение возможно уже на третий год развития. Как правило, затем главная ось начинает отмирать, гипертрофированные клетки коры разрушаются и побеги второго порядка становятся самостоятельными – происходит партикуляция растения.

Особенности пространственного распределения подземных особей ладьяна. Состав подземной части популяции. Цветущие и подземные растения встречаются как на пологих невысоких кочках, так и между ними, и зависимости распределения растений от микрорельефа установить не удастся. Однако растения распределены по площадке неравномерно, что, видимо, следует объяснять неравномерностью в рассеивании семян. Частота встречаемости растений в пробах изменялась мало: во все годы растения находили примерно в 40–50% всех проб, взятых в пределах участка.

*Число подземных особей Corallorhiza trifida (ПО),
обнаруженных на исследуемом участке в разные годы*

Всего взято проб, шт.	Число проб, содержащих ПО	Число ПО (экз.) разных морфологических групп									Число генеративных экз. <i>C. trifida</i> на участке
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	
1995 г. – 20	8	0	5	5	25	16	34(3)*	9	17	0	0
1996 г. – 23	11	0	0	12	15	6	8	34(9)	10	4	24
1997 г. – 34	14	0	4	1	12	9	0	26(8)	1	5	80
1998 г. – 27	12	10	62	39	54	21	9	29(1)	2	0	38

* В скобках — число ПО с заложёнными цветочными почками, экз.

П р и м е ч а н и е. Морфологические группы, выделяемые для подземных стадий *C. trifida*: 1 – протокормы, апекс которых не имеет листовых примордиев; 2 – протокормы с апикальной почкой; 3 – проростки с 1–2 узлами; 4 – проростки с побегами II порядка; 5 – проростки с 1–5 побегами III порядка; 6 – проростки с побегами III–IV порядков и длинным (более 3 см) главным побегом; 7 – экземпляры вегетативного происхождения; 8 – отмирающие сеянцы; 9 – генеративные растения, попавшие в пробу.

Наблюдаемые изменения структуры ценопопуляции ладьяна в 1995–1998 гг. (см. таблицу) хорошо согласуются с описанием серийных срезов экземпляров с генеративными почками. Так, в 1995 г. преобладали крупные сеянцы с побегами III–IV порядков; поскольку в 1994 г. растения на обследуемом участке не цвели, представляется вероятным, что попавшиеся в 1995 г. в пробах экземпляры ладьяна выросли из семян 1993 г. Аномально влажный сезон 1995 г. [12], по-видимому, несколько повлиял на уровень гибели растений в популяции: хотя растения, погруженные в сфагнум ниже уровня воды, в июле 1995 г. не выглядели угнетёнными, в следующем, 1996, в пробах обнаруживалось большое количество остатков погибающих экземпляров (всего 38 фрагментов), а в 4 пробах из 10 присутствовали только они. В 1996 и 1997 гг. сильно возросла абсолютная численность генеративных экземпляров на участке: 0 – в 1994 и 1995 гг., 24 – в 1996 г., и 80 – в 1997 г., а также доля крупных экземпляров с разрушающейся нижней частью побегов: с 9,57% в 1995 г. до 50% в 1997 г. Максимальная доля растения с заложёнными генеративными почками наблюдалась соответственно за год до этого: 3,5% в 1995 г., 12,0% в 1996 г. и 8,6% в 1997 г. Средняя численность групп ладьяна за три года снизилась с 13,9 экз/пробу в 1995 г. до 7,2 экз/пробу в 1996 г. и 4,1 экз/пробу в 1997 г. Наконец, наибольшее число протокормов, не сформировавших первых листовых примордиев, и протокормов с апикальной почкой, наблюдается в 1998 г., на следующий год после массового цветения; многочисленными в этом году были также и группы растений, у которых начинает вытягиваться главный побег и появляются побеги второго порядка. В этом году отмечена наивысшая численность отдельных групп растений: в среднем – 18,8 экз/пробу. Таким образом, цикл замкнулся.

В 1997 г. на боковых длинных побегах генеративных растений было заложено значительное число генеративных почек, из которых в 1998 г. могли бы развиться соцветия. Тем не менее лишь в 9 случаях из 60 на месте, занимаемом в предыдущем году генеративным растением, в 1998 г. были найдены новые генеративные побеги и еще в 12 случаях сохранялись вегетативные подземные побеги. Более того, хотя вне точек, занимаемых в предыдущем году генеративным растением, встречаемость растений достигала в этом году 44,4%, в этих 60 точках были найдены лишь 3 одиночных сеянца.

Таким образом, в данном сообществе ладьян ведет себя преимущественно как монокарпическое растение, и, возможно, дальнейшему развитию растения в данной точке препятствует истощение ресурсов этой точки.

В 1995 г. в одной и той же пробе часто присутствовали растения разных размеров и с различной степенью разветвленности побеговой системы, причем все они располагались в одном и том же горизонте полуразложившегося сфагнума позапрошлого года. Сходная картина была и в 1998 г. Это наводит на мысль о том, что растения могут не только развиваться с весьма различной скоростью, как это происходит иногда и в культуре [13], но что и семена у них могут прорасти неодновременно, возможно, в течение года. Два пика численности семян разных групп в 1995 и 1998 гг. (см. таблицу), по-видимому, соотносятся с двумя волнами прорастания. Это вполне вероятно, если учитывать, что, по данным Е.В. Андроновой [14], большое количество семян, формируемых в одном плоде орхидеи, является весьма гетерогенным по степени развития зародыша, и, по данным G. van der Kinderen [15–16], заражение зародыша орхидеи грибом в условиях эксперимента может происходить даже и спустя 9 мес после посева.

Итак, ладьян оказывается короткоживущим растением, а его популяции – весьма динамичными. Весь жизненный цикл ладьяна длится 3–5 лет.

Наши представления о длительности развития *C. trifida*, основанные на изменении структуры ценопопуляции за период с 1995 по 1997 гг. и на изучении поперечных срезов растений, несколько отличаются от традиционных. Н. Ziegenspeck [2] считал, что интенсивность снабжения растений сахарами посредством грибов сильно переоценивается исследователями. Он отмечал также, что микотрофные орхидеи в результате цветения истощаются в гораздо большей степени, чем автотрофные¹. Работы Н. Ziegenspeck способствовали формированию мнения, что подземное микотрофное развитие орхидей, в частности таких, как *Neottia nidus-avis*, *Corallorhiza trifida*, *Limodorum abortivum* и др., происходит крайне медленно. Так, развитие *N. nidus-avis* и *L. abortivum* до первого цветения, по его мнению, занимает не менее 9 лет, *Epipogium aphyllum* – не менее 10 лет, *Corallorhiza trifida* – около 6–7 лет (по 1–2 междоузлия в год). Еще большую продолжительность подземного развития (до 20 лет) указывает для сапрофитной орхидеи *Gastrodia elodes* И.В. Татаренко [18], не приводя, однако, фактов, подтверждающих ее расчеты. Тем не менее наш материал свидетельствует о том, что представления о чрезвычайной длительности подземного развития чисто микотрофных орхидей являются той крайностью, которой следует избегать. Мы согласны с толкой зрения Н. Ziegenspeck, J.V. Fredenstein и J.J. Doyle [2–4] о неотеническом происхождении чисто микотрофных видов орхидных. При этом такие высокоспециализированные орхидеи демонстрируют ускоренное наступление генеративного периода. Продолжительность развития ладьяна трехнадрезного (3–5 лет) лишь ненамного превышает продолжительность подземного развития таких орхидей, как калипсо или тайник (2–3 года).

ЛИТЕРАТУРА

1. *Irmish T.* Beitrage zur Biologie und Morphologie der Orchideen. Leipzig, 1853. 102 S.
2. *Ziegenspeck H.* Orchidaceae: Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas. Bd. 1. Lfg. 4. Stuttgart, 1936. 740 S.
3. *Fredenstein J.V.* Character transformation and relationship in *Corallorhiza* (Orchidaceae, Epidendroideae). 2. Morphological variation and phylogenetic analysis // *Amer. J. Bot.* 1994. Vol. 81, N 11. P. 1458–1467.
4. *Fredenstein J.V., Doyle J.J.* Character transformation and relationship in *Corallorhiza* (Orchidaceae, Epidendroideae). 1. Plastid DNA // *Ibid.* P. 1449–1457.
5. *Соколов Д.Д., Филли В.Р.* Определитель сосудистых растений окрестностей БС МГУ. М.: НЭВЦ ФИПТ, 1996. 170 с.

¹ Монокарпичность, весьма распространенная среди микотрофных орхидей, считается результатом такого источника. Монокарпичность отмечается для *Epipogium aphyllum* Sw. и *Gastrodia elata* Blume, для *Neottia* отмечается возможность повторного (но не третьего) цветения [2; 18]. Как это указывалось выше, побег *C. trifida* также монокарпичны, хотя в ряде случаев возможно зацветание на следующий год дочерних побегов.

6. Прошина М.Н. Ботаническая микротехника. М.: Высш. шк., 1960. 208 с.
7. Arditti J., Michaud J.D., Healey P.L. Morphometry of orchid seeds. 2. Native California and related species of Calypso, Cephalanthera, Corallorhiza and Epipactis // Amer. J. Bot. 1980. Vol. 67, N 3. P. 347–360.
8. Виноградова Т.Н. Ранние стадии развития тайника сердцевидного в природных условиях // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1996. Т. 101, вып. 4. С. 82–92.
9. Залукаева Г.Л. О микоризах тропических и субтропических орхидей в оранжерейной культуре // Там же. 1990. Т. 95, вып. 3. С. 111–117.
10. Залукаева Г.Л. Возрастная и экологическая дифференциация корней эпифитных орхидных // Бюл. Гл. ботан. сада. 1995. Вып. 171. С. 106–115.
11. Татаренко И.В. Микориза орхидных (Orchidaceae) Приморского края // Ботан. журн. 1995. Т. 80, № 8. С. 64–72.
12. Алимов А.Ф., Алексеев А.П., Кулачкова В.Г. Научные результаты выполнения проекта “Белое море” за 1995 г. СПб.: ЗИН РАН, 1997. 40 с.
13. Hadley G., Harvais G. The effect of certain growth substances on asymbiotic germination and development of *Orchis purpurella* // New Phytol. 1968. Vol. 67. P. 441–445.
14. Андропова Е.В. Эмбриогенез и постсеменное развитие орхидных (на примере *Dactylorhiza baltica*, *D. incarnata*, *Thunia marchalliana*, *Bletilla striata*): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1988. 24 с.
15. Kinderen G. van der. A method for the study of field germinated seeds of terrestrial orchids // Lindleyana. 1995. Vol. 10, N 2. P. 68–73.
16. Kinderen G. van der. Observations on in situ germination of *Epipactis helleborine* (L.) Crantz // Ibid. N. 4. P. 223–231.
17. Татаренко И.В. Биоморфологические особенности *Gastrodia elata* (Orchidaceae) // Ботан. журн. 1997. Т. 82, № 7. С. 67–72.
18. Вахрамеева М.Г., Денисова Л.В., Никитина С.В., Самсонов С.К. Орхидеи нашей страны. М.: Наука, 1991. 224 с.

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

Поступила в редакцию 25.12.97

SUMMARY

Vinogradova T.N. Life cycle and population dynamics of *Corallorhiza trifida* Chatel. (Orchidaceae) in the Kandalaksha District, the Murmansk Province

The natural cenopopulation of *C. trifida* located at sphagnopratum in taiga was investigated. The morphological and anatomical descriptions of underground stages of plant development are presented. The duration of life cycle period from seed stage to stage of aboveground generative plant was shown not to be longer than 3 years. Soon after flowering the orchids die off. Short life cycle of the plant (3-4 years) is considered to be the reason of high lability of population dynamics and may be connected with pure mycotrophy of the plant.

УДК 502.75:582.572.225(574.1)

СОСТОЯНИЕ И НЕОБХОДИМОСТЬ ОХРАНЫ ИВАНОВСКОЙ ПОПУЛЯЦИИ *ALLIUM MICRODICTYON* (ЗАПАДНЫЙ АЛТАЙ)

Дж. Мидоус

Лук мелкосетчатый (черемша) *Allium microdictyon* Prokh. – многолетнее, травянистое, поликарпическое, короткокорневищное растение из семейства луковых (Alliaceae J. Agardh), относится к секции *Anguinum* G. Don. ex Koch, подрод *Rhizirideum* (G. Don.) Wendelbo [1].

По данным Я.И. Проханова [2] и “Флоры СССР” [3], черемша встречается почти по всей boreальной зоне Западной Сибири и изолированно в Северной Монголии, Южном Урале и Казахстане, где произрастает на юго-западе Казахстанского Алтая

(Западный Алтай) и хр. Ивановский, Ленеевский, Убинский, обрамляющих Лениногорскую впадину, и по долинам рек Черная, Белая Уба, Большая Кучиха, Быструха, Левая Убинка. Изолированные местонахождения отмечены на юго-востоке хр. Холзун, на г. Столбоуха и в долине р. Бухтарма. Из других мест Казахстана сборы черемши неизвестны. Черемша относится к постоянным видам черневой тайги, что свидетельствует о ее древности [4] В.М. Ханминчун [5] относит черемшу к группе реликтов неморального комплекса третичного периода.

Зеленая масса черемши обладает высокими вкусовыми качествами и широко используется в пищу местным населением [6]. Ежегодно в природе заготавливается 50–60 т черемши. Массовые и бесконтрольные заготовки ведут к резкому сокращению ареала, запасов и нарушению динамики популяций вида. Черемша внесена в список редких и исчезающих растений Казахстана [7]. Эти причины побудили нас изучить некоторые эколого-биологические аспекты этого уникального и ценного представителя флоры Казахстана.

Учет возрастного состава популяций проведен после предварительного изучения большого жизненного цикла и выявления диагностических признаков возрастных состояний растения. Возрастной спектр составлен на основании комплекса качественных признаков, предложенных Щ.В. Смирновой и др. [8], и количественных характеристик некоторых из них.

В пределах исследуемого региона обследованы три пространственно изолированные популяции черемши: Ивановская (хр. Ивановский), Убинская (хр. Убинский), Холзунская (хр. Холзун).

Ивановская популяция – самая значительная по площади (12700 га), размещается на северо-западном склоне хр. Ивановский. Входит в состав ценозов темнохвойной тайги, смешанных лесов, кочкарниковых березников, долинных чрезмерно увлажненных лугов. Растительный покров в пределах популяции очень мозаичный. Проективное покрытие травостоем 90–100%. Фон создают *Erythronium sibiricum* (Fisch. et Mey.) Kryl., *Gagea granulosa* Turcz., *Anemonoides altaica* (C.A. Mey) Holub, *A. caerulea* (DC) Holub, *Corydalis bracteata* (Steph.) Pers., *Pulmonaria dacica* Simonk. В первой половине лета доминируют *Trollius altaicus* C.A. Mey., *Paeonia anomala* L., *Geranium albiflorum* Ledeb., *G. pseudosibiricum* G. Meyer и др. Во второй половине лета, особенно на освещенных участках, буйно разрастаются *Aconitum septentrionale* Koelle, *Delphinium elatum* L., *Heracleum dissectum* Ledeb., *Cacalia hastata* L., *Saussurea latifolia* Ledeb., *Chamerion angustifolium* (L.) Holub. и др. Ведущие растительные группировки: пихтово-березовая, пихтово-кедровая, елово-кедровая тайга с подлеском из *Sorbus sibirica* Hedl., *Ribes atropurpureum* C.A. Mey., *Lonicera altaica* Pall. ex DC. Всего в сложении фитоценозов с участием черемши зарегистрировано 230 видов. В травянистом покрове присутствуют реликтовые элементы неморальных лесов, особенно в ценозах с участием *Abies sibirica* Ledeb.

Изучение возрастной структуры ивановской популяции проводили в июне. Всего было исследовано пять различных растительных сообществ (долина р. Палевая, долина р. Белая Уба, елово-кедровый, пихтово-еловый лес, кочкарниковые долинные березняки). Оценка эффективности семенного размножения черемши в зависимости от условий обитания показала следующее. Наибольшее число ювенильных особей в ивановской популяции отмечено в разреженном пихтово-еловом лесу с участием *Betula pendula* Roth, где их плотность достигает 401 особи на 1 м² (в среднем 180), в кочкарниковых долинных березняках – до 55 шт./м², в елово-кедровых лесах – 15 шт./м². Ювенильные особи хорошо развиваются в большинстве ценозов. Исключение составляют лишь освещенные березняки с развитым моховым покровом и корневищными злаками, где произрастание и выживание ювенильных растений затруднено.

В лиственничниках с мощно развитым высокотравьем численность ювенильных растений также невелика (3–5 шт./м²).

Число имматурных особей служит показателем скорости развития и степени выживаемости ювенильных растений в ценозе. Наибольшее число имматурных растений

отмечено также в пихтово-еловом лесу – 146 шт./м² и 5–10 шт./м² – для елово-кедрового леса. Следует заметить, что в этих фитоценозах развитие ювенильных особей происходит замедленно, хотя их выживаемость остается достаточно высокой.

Численность взрослых вегетативных растений в исследуемых ценозах оказалась практически одинаковой: пихтово-еловый лес – 2–5 шт./м², кочкарниковые березняки – 4–4 шт./м², лиственничники и елово-кедровые заболоченные леса – 5–7 шт./м². Можно полагать, что чем больше относительная численность взрослых вегетативных растений в ценозе, тем меньше соответствуют условия существования потребностям вида. Преобладание в этих популяциях взрослых вегетативных особей может быть обусловлено следующими факторами: длительными пребываниями молодых взрослых растений в нецветущем состоянии и появлением вторично вегетирующих особей, т.е. перерывами в цветении.

Важным показателем экологического оптимума вида в популяциях является численность генеративных особей. Максимальное участие цветущих и плодоносящих особей в популяции приходится на пихтово-еловые леса – 5–17 шт./м², далее следуют долинные кочкарниковые березняки – 2–4 шт./м². Участие генеративных особей черемши в елово-кедровом ценозе несколько ниже – 1–2 шт./м². Следует отметить, что генеративные растения, произрастающие в кочкарниковых березняках, по габитусу уступают особям из лиственничников и елово-кедровых лесов. По-видимому, комплекс экологических и фитоценологических факторов кочкарниковых болот не вполне соответствует потребностям вида. Здесь господствуют слабообразованные особи с низкой семенной продуктивностью (13–31%); практически 60–73% цветков не завязывают семян. Между тем высокая семенная продуктивность отмечена у особей из пихтово-еловых лесных ценозов – 54–73%.

У верхней границы распространения черемши из-за суровых климатических условий у большинства особей генеративная фаза выпадает. Растения долгое время находятся в вегетативном состоянии. Взрослые вегетативные растения остаются в этой возрастной группе до перехода в сенильное состояние.

Сенильные особи черемши появляются в основном в ходе интенсивного вегетативного размножения. Формирование крупных клонов-гнезд ведет к заметному увеличению доли старческих растений в ценозе. Присутствие сенильных растений в ценозах черемши – показатель интенсивности вегетативного размножения. Анализ наличия сенильных особей в ценозах в зависимости от условий обитания показал следующее: пихтово-еловые леса с примесью берез – 0,5 шт., долинные и предгорные кочкарниковые березняки – 0,5 шт., елово-кедровые (после рубок) – 0, субальпийское высокоотравье, входящее в лиственничные леса, – 0,5 шт. на 10 м².

Таким образом, кедровые лесные формации, возникшие после пожаров, представляют собой исключение из-за отсутствия сенильных растений. Видимо, этот факт следует объяснить молодостью этих ценозов, сформировавшихся 25–30 лет назад. Участие сенильных растений в ценозах, где отмечаются недостаток воздушной и почвенной влаги, сильное затенение, значительное задержание корневищными злаками, свидетельствует об удалении условий существования от экологического оптимума.

На основании изучения численности и возрастной структуры ивановская популяция черемши является полночленной, так как в ней представлены все возрастные группы. Наиболее благоприятные условия для произрастания черемши в пихтово-еловых лесах с примесью березы, далее следуют долинные кочкарниковые березняки и высокоотравные среднегорные елово-кедровые леса.

Общий запас сырой надземной фитомассы черемши в ивановской популяции составляет: в фазу отрастания 6384–31236 (средний 18820) т; в фазу появления соцветия – 13648–121752 (38874) т; в фазу начала цветения – 22540–252170 (47766) т. Производственный запас соответственно по фазам: 1882, 15992 и 31578 т.

Растения образуют семена во всех фитоценозах, независимо от места обитания.

Семенную продуктивность определяли на высоте 1500–1600 м над ур. моря в кедрово-еловом лесу и на высоте 800–1000 м над ур. моря в пихтовых ценозах. Исследования показали, что среднее число генеративных побегов на гнездо в кедрово-еловых ценозах – 1 шт., в пихтово-еловых – 1,7, соответственно цветков в соцветии 44 и 63 шт. Число цветков, образовавших полноценные коробочки на 1 соцветие, в кедрово-еловых ценозах в среднем 21 шт., в пихтовых – 37–52 шт. При определении семенной продуктивности установлен высокий процент стерильности семяпочки (42%), что можно объяснить неблагоприятными метеорологическими условиями в период цветения, малым числом насекомых-опылителей. С целью возможности опыления цветков и образования семян было просмотрено 1309 цветков (52 соцветия). В результате выявлено, что 310 цветков (23%) завязали по три семянки, 310 – по две (23%), 188 – по одной (15%) и 511 цветков (39%) – не завязали семян.

Коэффициент семенификации черемши в среднем сравнительно невысокий (24–56%). Потенциальная семенная продуктивность одного растения составляет 120–265 семян, а реальная только 24–116. Следует заметить, что семенная продуктивность черемши в различных ценозах колеблется в очень широких пределах, находясь в зависимости от погодных условий вегетационного периода, мест обитания и от общего объема соцветий.

Таким образом, проанализировав состояние популяции *Allium microdictyon*, можно заключить следующее. Из-за массового ежегодного сбора (до 60 т) черемша интенсивно выпадает из лесных ценозов. Особенно бесконтрольно и интенсивно эксплуатируются заросли черемши, расположенные вблизи населенных пунктов. Здесь обильные ежегодные заготовки ведут к нарушению возрастного состава популяции. Как правило, сборщики заготавливают хорошо развитые вегетативные и генеративные побеги. Обычно на таких участках почти полностью отсутствуют ювенильные и вегетативные особи семенного происхождения. Такие особи быстро стареют и отмирают. Как правило, малоопытные сборщики нередко выдергивают растение из почвы целиком вместе с подземными органами. При обычном сборе черемша срезается ножом так, что нижняя часть стебля и луковица сохраняются. На следующий год из таких луковиц, не накопивших достаточного количества пластических веществ, развиваются слабые однолистные побеги имматурного типа и требуется еще три-четыре года для их нормального развития. Отсюда следует, что в местах, где производится массовый сбор черемши, ее повторные заготовки должны производиться лишь через три-четыре года. Это предотвращает истощение растений и выпадение их из состава травостоя. При заготовке черемши следует помнить, что срезке подлежат не более 5–10% генеративных побегов.

Рубка лесов, пожары также приводят к изменению обилия черемши. Обычно в таких ценозах преобладают вегетативные особи не семенного происхождения.

Черемша обладает очень низкой конкурентной способностью и при задержании мест обитания легко выпадает из состава ценозов.

При определении мер охраны черемши прежде всего следует обратить внимание на сохранение среды обитания и упорядочить эксплуатацию ее зарослей. Необходима охрана всех мест обитания в Восточной Казахстане, тщательное изучение состояния популяций вида, активное введение в культуру и разработка приемов реинтродукции.

Вид частично сохраняется в Западно-Алтайском заповеднике, где представлено около 100 га лесных формаций с участием черемши (северо-восточная оконечность хр. Ивановский). На территории заповедника места обитания черемши в основном приурочены к разреженным горным темнохвойным лесам, ранее интенсивно затронутых рубками и пожарами. Основные более плотные, типичные и мало затронутые заготовками заросли черемши находятся за пределами заповедника. С целью сохранения генофонда этого вида рекомендуем юго-западную часть ивановской популяции, примыкающую к заповеднику, от р. Палева до Серого Луга включить в охранную зону заповедника.

ЛИТЕРАТУРА

1. Камелин Р.В. Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л.: Наука, 1973. 356 с.
2. Проханов Я.И. К познанию культурных луков и чеснока Китая и Японии // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1929–1930. Т. 24. С. 123–188.
3. Введенский А.И. *Allium L.* // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1935. Т. 4. С. 141.
4. Соболевская К.А. Исчезающие растения Сибири в интродукции. Новосибирск: Наука, 1984. 220 с.
5. Ханминчун В.М. Флора Восточного Тянну-Ола. Новосибирск: Наука, 1988. 120 с.
6. Павлов Н.В. Растительное сырье Казахстана. М.; Л.: 1947. 552 с.
7. Красная книга Казахской ССР. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. Ч. 2. Растения. Алма-Ата: Наука, 1981. 260 с.
8. Смирнова О.В., Заугольнова Л.В., Торонова Н.А., Фаликов П.Д. Критерии выделения возрастных состояний и особенности хода онтогенеза у растений различных биоморф // Ценопопуляция растений и основные понятия и структура. М.: Наука, 1976. С. 14–43.

Алтайский ботанический сад НАН Республики Казахстан,
г. Лениногорск

Поступила в редакцию 2.04.97

SUMMARY

Meadous G. State of Ivanovskaya population of Allium microdictyon (West Altai) and necessity of its protection

Several populations of *A. microdictyon*, one of the rare plant species in Kazakhstan, were studied. The specific ecological conditions, geobotanic communities, population demography and plant number in cenopopulations were determined. The protective measures were suggested.

УДК 581.44:582.973

СТРУКТУРА И РАЗВИТИЕ ГОДИЧНЫХ ПОБЕГОВ У ВИДОВ КАЛИНЫ

О.Б. Михалевская

Изучение закономерностей, определяющих продуктивность древесных насаждений, поставило задачу выделения единиц роста в побеговых системах деревьев и кустарников. У древесных растений, произрастающих в областях умеренной зоны с сезонными изменениями внешних условий, такой единицей является годичный побег, который в свою очередь слагается единицами роста более низкого уровня – элементарными побегами и фитомерами. У вечнозеленых древесных растений, произрастающих в субтропической и тропической зонах с менее выраженными сезонными изменениями внешних условий, установить границы годичных побегов часто бывает трудно. Цель настоящей работы – сравнительное изучение структуры годичных побегов и почек у листопадных и вечнозеленых видов калины, произрастающих в умеренной и субтропической зонах.

Для этого нами были выбраны восемь видов, относящихся к разным секциям рода *Viburnum*. Сведения об областях их естественного распространения взяты из отечественных литературных источников, в которых описываются эти виды [1–5, 7, 11]. Из листопадных видов взяты *V. opulus*, область распространения – почти вся Европа, Западная Сибирь, Северная Африка; *V. lantana* – Кавказ, Средняя Европа, Средиземноморье; *V. lentago* – центральная часть Северной Америки. Из вечнозеленых видов: *V. rigidum* – Канарские о-ва и *V. odoratissimum* – южные острова Японии, Корейский п-ов, о-в Тайвань, Филиппины.

Побеги и почки этих видов были собраны с растений и коллекции дендрария и оранжереи Главного ботанического сада РАН, а у *V. opulus* и *V. lantana* – еще и в парках Москвы.

Еще три вечнозеленых вида исследованы по гербарным образцам и заспиртованным пробам почек, собранным в Батумском ботаническом саду АН Грузии: *V. awabuki*, область распространения – южные острова Японии, Южная Корея; *V. japonicum* – Япония (Хонсю, Рюкю), Китай, Тайвань; *V. tinus* – Южная Европа, Северная Африка.

Побегам калины посвящено достаточно много исследований: по фенологии и органогенезу вегетативных и цветочных почек [6–8], морфогенезу листьев и чешуй [2–10], структуре побеговых систем и архитектуре кроны [11–14]. Однако структура и динамика развития их годичных побегов изучены недостаточно.

У всех сравниваемых видов мы исследовали побеги ветвления – наиболее многочисленные побеги среди всех типов побегов, различаемых в кроне кустарника [11]. Для выяснения структуры побега изменяли длину междоузлия и листа, высоту пазушной почки у каждого метамера побега. Структуру почек изучали под бинокулярной лупой.

Годичным побегом называется побег, развившийся из почки возобновления в течение одного вегетационного периода [15]. Границу годичного побега со смежным годичным побегом предшествующего года обычно можно установить по почечному

кольцу, образованному сближенными рубцами опавших почечных чешуй или по зоне укороченных междоузлий и редуцированных листьев. У некоторых древесных пород, таких как дуб, бук и др., после весеннего распускания почек и роста молодых побегов наблюдается повторное распускание почек и рост новых молодых побегов, так называемых Ивановых побегов. Граница между смежными весенним и летним побегами образована также почечным кольцом и короткими первыми междоузлиями. И.А. Грудзинская [16] предложила назвать такие побеги и все другие, развившиеся из почки возобновления за один цикл роста, элементарными побегами, и считать, что годовичные побеги с одним циклом роста состоят из одного элементарного побега, а годовичные побеги с несколькими циклами роста – из нескольких элементарных побегов. Наличие нескольких элементарных побегов в одном годовичном побеге легко установить у листопадных видов, у которых последний годовичный побег имеет листья, а у всех предшествующих побегов листья опали. Труднее это сделать у вечнозеленых видов, у которых как последний, так и предшествующие ему годовичные побеги несут зеленые листья. Проведенные нами наблюдения показали, что у всех исследованных листопадных видов калины все годовичные побеги ветвления состоят только из одного элементарного побега (не образуют Ивановых побегов).

У вечнозеленых видов калины выяснить это можно только путем наблюдения за ростом в течение всего вегетационного периода, чего нам сделать не удалось.

По структуре элементарных побегов все исследованные нами виды калины хотя и различаются между собой, но имеют и общие черты. На границе между смежными элементарными побегами у них нет типичных почечных колец, состоящих из многочисленных рубцов почечных чешуй, как у многих деревьев и кустарников. Но междоузлия первых материалов элементарных побегов у всех видов калины обычно короче в большей или меньшей степени, чем междоузлия последующих метамеров, в том числе и самых верхних метамеров элементарного побега. Все узлы на побегах калины несут по два супротивных листа или чешуи. В очень редких случаях в узле могут быть три листа, что мы обнаружили у некоторых побегов *V. rigidum* и *V. odoratissimum*. У всех видов соцветия формируются на верхушках побегов.

Среди изученных видов более других выделяется особенностями своих побегов *V. opulus*. У ее побегов обычно происходит отмирание и опадение верхушки и верхушечная почка не образуется. Вместо нее на верхушке побега сидят две пазушные почки самого верхнего узла с небольшим рубцом от опавшей верхушки между ними: Эти почки могут быть как вегетативными, так и генеративными, содержащими, кроме зачатков листьев, зачаток верхушечного соцветия. В редких случаях на особенно сильных побегах верхушечная почка образуется и тогда наблюдается моноподиальное нарастание оси многолетнего побега. Это происходит чаще на интенсивно растущих побегах формирования. У побегов ветвления обычно наблюдается симподиальное нарастание.

Почки *V. opulus* защищены почечными чешуями, формирующимися из двух нижних метамеров почки, и отличаются от других видов калины тем, что парные почечные чешуи сростаются по краям и образуют закрытый колпачок. Такой же колпачок образуется на втором метамере почки. На третьем метамере формируются уже нормальные зачатки листьев, которых в вегетативных почках бывает по две пары, а в генеративных – чаще всего по одной. В верхушечных почках, в тех редких случаях, когда они образуются, имеется лишь один колпачок из чешуй, а не два, как в пазушных почках.

У первого метамера пазушной почки, несущего наружный колпачок, всегда развивается пара зачатков пазушных почек. Под вторым колпачком пазушные почки, как правило, не закладываются. Не закладываются они также и под единственным колпачком верхушечных почек. Пазушные почки, заложенные под первым колпачком пазушных почек, остаются живыми в течение нескольких лет, в то время как пазушные почки на других метамерах на следующий год после заложения если не распускаются, то отмирают. У генеративных побегов, обычно отмирающих после плодоноше-

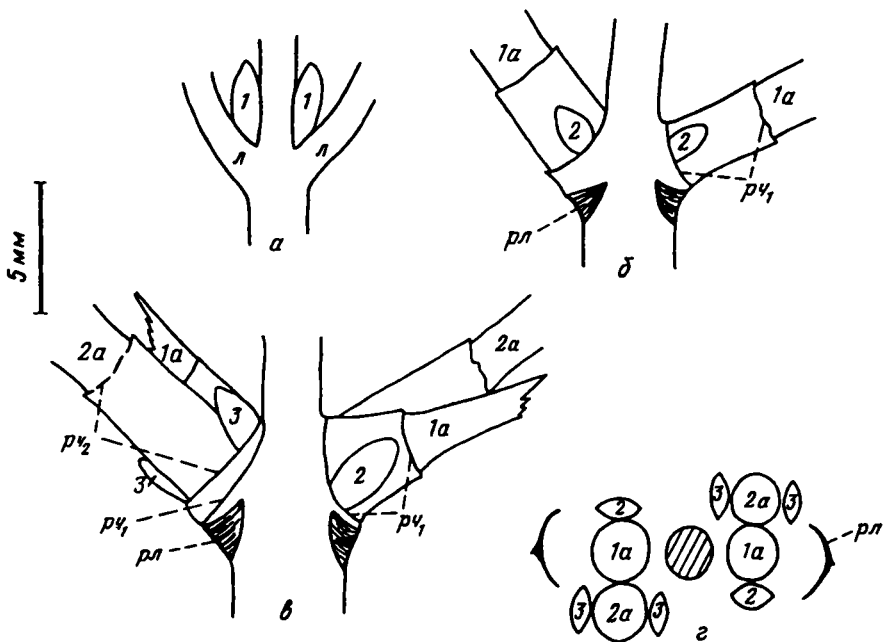


Рис. 1. Узлы на побегах *Virburnum opulus*

а – однолетний побег (год *n*), *б* – двухлетний побег (год *n* + 1), *в* – трехлетний побег (год *n* + 2), *г* – диаграмма узла трехлетнего побега; 1–3 – пазушные почки на первых метамерах побегов в год *n* (1), в год *n* + 1 (2), в год *n* + 2 (3), 1а – боковой побег, выросший из почки 1 в год *n* + 1 и отмерший в год *n* + 2, 2а – боковой побег, выросший из почки 2 в год *n* + 2, л – лист, рл – рубец листа, рч₁ – рубцы чешуй почки 1, рч₂ – рубцы чешуй почки 2

ния, их первый метамер остается живым и пазушные почки на нем развиваются и дают новые побеги (рис. 1). В кроне *V. opulus* на многолетних осевых побегах можно обнаружить сильно утолщенные узлы, состоящие из первых метамеров отмерших побегов нескольких порядков ветвления.

Граница между смежными годичными побегами калины обыкновенной устанавливается легко по коротким междоузлиям первых метамеров, несших почечные колпачки. При нарастании оси из верхушечной почки (моноподиальное нарастание) самым коротким будет только одно первое междоузлие годичного побега, а при нарастании оси из пазушной почки верхнего метамера (симподиальное нарастание) самым коротким будут два нижних метамера, несущих два почечных колпачка.

Гораздо труднее установить границу между смежными годичными побегами у *V. lantana*. У нее нет специализированных почечных чешуй и почки защищены наружными зачатками листьев, покрытыми густым опушением, образующим плотный слой, наподобие войлока (рис. 2). Под наружными зачатками находятся еще одна-две пары также плотно опушенных зачатков листьев. Лишь самая маленькая внутренняя пара листовых примордиев без опушения. Весной при распускании почки наружные зачатки развертываются и вырастают в нормальные зеленые листья, хотя и несколько меньшего размера по сравнению с выше расположенными. Опадают эти листья также часто, хотя и не всегда, раньше других. Междоузлие под этой первой парой листьев вытягивается при распускании почки и оказывается почти такой же длины, как и выше расположенные междоузлия или немного короче их. Вначале оно сильно отличается от выше расположенных более темным цветом и более плотным опушением. В дальнейшем разница в цвете сглаживается, а в густоте опушения становится меньше, но еще долго сохраняется. После опадания листьев осенью границу между смеж-

Рис. 2. Почка *V. lantana*

а – верхушечная, *б* – пазушная, *в* – “ножка” верхушечной почки

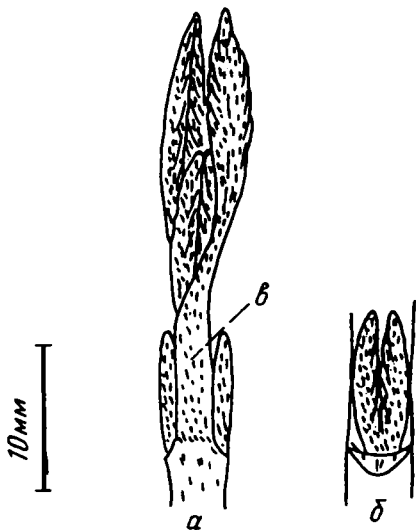
ными годичными побегами удается установить только по таким слабо выраженным различиям между верхними и этим первым междоузлием последнего годичного побега, которое в то же время является и последним междоузлием предпоследнего годичного побега.

В отличие от *V. opulus* все побеги *V. lantana* формируют верхушечную почку. Поэтому большинство многолетних осей нарастает моноподиально. Симподиальное нарастание наблюдается только у генеративных побегов, верхушечная почка которых образует зачаток соцветия.

У третьего исследованного нами листопадного вида – *V. lentago* на всех побегах развивается верхушечная почка. Снаружи она защищена парой чешуй, плотно сомкнутых краями, но не сросшихся. Иногда они срстаются, но только своими нижними частями. При распускании почек весной эти чешуи раздвигаются и их верхние части разрастаются, образуя маленькие зеленые листовые пластинки. Эти первые листья побега с маленькими пластинками и расширенными черешками являются переходными формами от чешуй к листьям – катафиллами. Они довольно рано опадают, оставляя рубцы меньшей ширины, чем рубцы от следующих за ними листьев. Пазушные почки у катафиллов, как правило, не развиваются. Междоузлие под катафиллами – первое междоузлие годичного побега – вытягивается только во время распускания почки. Поэтому оно не является, как у *V. lantana*, одновременно и последним междоузлием предшествующего годичного побега. Это первое междоузлие с узкими листовыми рубцами над ним служит хорошо различимой границей между смежными годичными побегами (рис. 3). В почках *V. lentago* под чешуями обычно имеются чаще всего две, иногда три пары зачатков листьев. В зрелых почках эти зачатки хорошо отличаются от чешуй тем, что у них сформированы зачатки пластинок с обозначенными жилками.

У вечнозеленых видов калины *V. rigidum* и *V. odoratissimum* выявить границы годичных побегов гораздо труднее, чем у *V. opulus* и *V. lentago*. У *V. rigidum* почки не имеют специализированных чешуй (рис. 4). Они закрыты зачатками листьев, опушенными простыми и кустистыми волосками. У наружных зачатков часто отмирает верхняя часть, из которой развивается пластинка листа. После распускания почки они не опадают и междоузлия под ними вытягиваются иногда довольно сильно. На выросшем побеге часто можно наблюдать несколько узлов, несущих листья переходной формы со все увеличивающимися пластинками. Они образуют непрерывный ряд, который начинается с листьев совсем без пластинок и заканчивается нормальными листьями с большими пластинками. Последняя пара листьев часто опять имеет маленькие пластинки.

У первого метамера побега *V. rigidum* междоузлие обычно самое короткое, а у последующих метамеров междоузлия сразу же удлиняются и часто под узлами, несущими листья без пластинок, междоузлия длинные, иногда даже длиннее, чем под узлами с нормально развитыми листьями. Такие ряды с переходными формами листьев состоят из двух-пяти метамеров побега и регулярно повторяются вдоль оси моноподиально нарастающего побега (см. рис. 4). Такое повторение свидетельствует об эндогенной ритмичности процесса роста побегов *V. rigidum*, проявляющейся при относительно постоянных внешних условиях оранжереи. Каждый такой ряд метамеров можно считать элементарным, но не годичным побегом, так как вегетационный период в оранжерее длится круглый год, как и на родине этого вида.



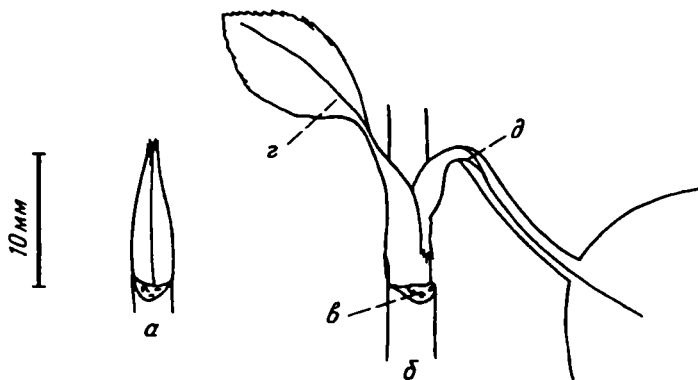


Рис. 3. Верхушечная почка (а) и граница между смежными годичными побегами (б) у *V. lentago*
 в – рубец последнего листа прошлогоднего побега, з – первый лист нового побега, развившийся из почечной чешуи, д – лист второго метамера нового побега

Наблюдая *V. rigidum* в оранжерее ГБС РАН на протяжении трех лет мы почти ежемесячно обнаруживали на дереве растущие побеги с молодыми листьями. Число таких побегов менялось на протяжении года – их было больше в весенние месяцы, когда резко увеличивалась длина дня. Цветут растения в зимний период (с ноября по март).

У моноподиально нарастающих побегов *V. rigidum* часто происходит торможение роста верхушки, сочетающееся с перевершиниванием ее боковыми побегами. При этом верхушечная почка на заторможенной верхушке остается живой и емкость ее бывает равна 5–6¹, больше, чем емкость верхушечных почек хорошо растущих побегов, у которых она равна 2–4 (см. рис. 4). Этим торможением роста верхушек *V. rigidum* похожа на *V. opulus* с той лишь разницей, что у последней верхушки вегетативных побегов отмирают и верхушечная почка не образуется вообще, а у *V. rigidum* верхушечная почка остается живой и в дальнейшем из нее иногда возобновляется моноподиальное нарастание оси побега.

У *V. odoratissimum* из оранжереи ГБС РАН также в течение всего года наблюдались растущие побеги. Почки голые без специализированных почечных чешуй (рис. 5, б), снаружи защищены парой густо опушенных зачатков листьев, из которых образуются листья с маленькой листовой пластинкой. Междоузлие под ними вытягивается меньше, чем у следующих за ними метамеров. По этому короткому междоузлию можно выделить участки на многолетней моноподиально нарастающей оси, вырастающие за один цикл роста. Такие циклы состоят чаще всего из трех метамеров, реже из двух или пяти-шести. Самым коротким междоузлием в этом цикле бывает первое междоузлие, а самым длинным – последнее. В такой же последовательности меняются и размеры листьев.

Это циклическое изменение размеров метамеров на моноподиально нарастающем побеге отражает последовательное развитие элементарных побегов, формируемых одной апикальной меристемой. У *V. odoratissimum* апикальная меристема функционирует более длительное время, чем у *V. rigidum* и *V. opulus*, так как торможение роста верхушек или их отмирание у этого вида не наблюдается. Определить сколько элементарных побегов образуется за год, выявить границы годичного побега у *V. odoratissimum* так же трудно, как и у *V. rigidum*, из-за их круглогодичной вегетации.

¹ Емкость верхушечной почки определяется по числу метамеров в почке, включая и метамеры с почечными чешуями.

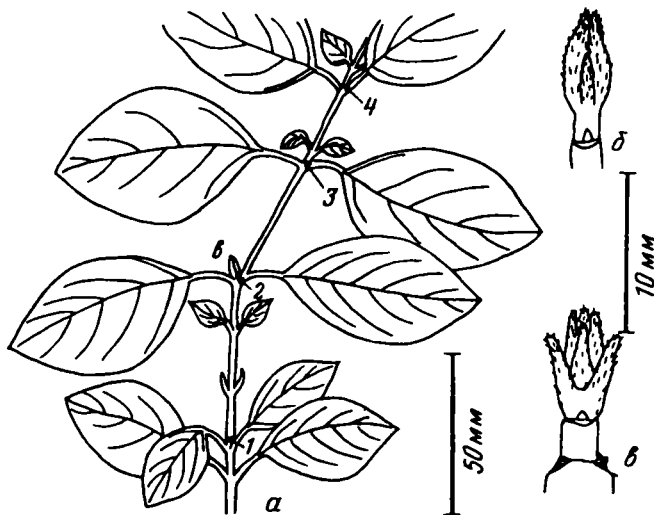


Рис. 4. Побег (а) и почки (б, в) у *V. rigidum*

1-4 - границы смежных элементарных побегов с моноподиальными (1, 3, 4) и симподиальными (2) нарастанием оси побега, б - верхушечная почка растущего побега, в - заторможенная верхушечная почка

Побеги трех других вечнозеленых видов калины, растущих в открытом грунте Батумского ботанического сада, исследованы нами по гербарным образцам и заспиртованным пробам почек. У этих видов также обнаружены периодические изменения длины междоузлий и размеров листьев на моноподиально нарастающих осях побегов.

У *V. awabuki* эти циклы состоят из пяти-семи метамеров. Междоузлия первых двух метамеров цикла значительно короче последующих. На безлистных побегах они создают вид почечного кольца, похожего на почечные кольца многих листопадных деревьев из умеренной зоны. Почки (рис. 5,а) защищены двумя парами жестких почечных чешуй, под которыми находятся зачатки листьев, четко отличающиеся от чешуй более густым опушением и хорошо обозначенными жилками на зачатке пластинки.

У *V. jaropiscum* циклы изменений длины междоузлий вдоль оси побега включают три-четыре метамеры. Как и у *V. awabuki*, первые два междоузлия значительно короче последующих. Эти короткие междоузлия принадлежат метамерам, несущим почечные чешуи. Почки защищены двумя парами чешуй, которые четко отличаются от расположенных под ними зачатков листьев.

У *V. tinus* побеги и почки очень похожи на побеги и почки *V. rigidum*. Как и у последней, у нее вдоль оси побега наблюдаются повторяющиеся последовательности изменений размеров листьев, начинающиеся чешуеобразными листьями без пластинок, затем с маленькой пластинкой и, наконец, с нормально развитой. Циклы таких изменений включают три-четыре метамера побега. У почек *V. tinus* нет специализированных чешуй. Снаружи они защищены либо парой листьев с недоразвитыми маленькими пластинками, либо густоопушенными зачатками листьев. Цветет *V. tinus* в Батумском ботаническом саду в зимние месяцы, как и *V. rigidum* в оранжерее.

Таким образом, у всех трех видов калины из Батумского ботанического сада циклы изменений длины междоузлий и размеров листьев повторяются вдоль оси побега и отражают развитие элементарных побегов. Сезонность климата Батумского побережья с четко выраженным холодным зимним периодом позволяет считать их элементарные побеги одновременно и годичными побегами. Образования нескольких элементарных побегов за один вегетационный период у этих видов мы не наблюдали.

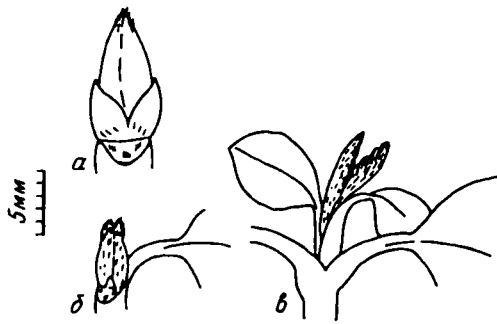


Рис. 5. Верхушечные почки *V. awabuki* (а) и *V. odoratissimum* (б, в)

а, б – покоящиеся почки, в – распускающаяся почка

гораздо больше метамеров. Так, у *V. opulus* в них может быть семь-восемь метамеров, у *V. lantana* и *V. lentago* – восемь, у *V. odoratissimum* – 12. Междоузлия на этих побегах всегда значительно длиннее, чем на побегах ветвления.

Емкость вегетативных верхушечных почек у побегов ветвления примерно соответствует числу метамеров в элементарных вегетативных побегах. Это свидетельствует о том, что все метамеры будущего элементарного побега заложены в почке перед ее распусканием, т.е. имеет место преформация метамеров побега в почке. У побегов формирования, в отличие от побегов ветвления, к преформированным метамерам должны добавляться неформированные метамеры, поскольку число метамеров в побегах формирования значительно превышает емкость исследованных почек. При этом следует учесть, что побеги формирования развиваются обычно из спящих почек, емкость которых обычно меньше, чем у других типов почек.

Структура почек и, в первую очередь, наличие у них специализированных почечных чешуй определяют структуру элементарных побегов. У видов калины с закрытыми почками, имеющими специализированные почечные чешуи, первые одно или два междоузлия элементарного побега всегда значительно короче, чем у видов с голыми почками. Диапазон изменений величины листьев в пределах элементарного побега у видов с закрытыми почками меньше, чем у видов с голыми почками. Это объясняется тем, что после распускания голый почки ее наружные покровы вырастают в ассимилирующие листья меньшего размера, чем листья из верхних метамеров почки. В результате этого на побеге наблюдаются переходные формы листьев – от сильно редуцированных до нормальных. Особенно наглядно это видно у *V. rigidum*, в меньшей степени у *V. odoratissimum*. У побегов, выросших из закрытых почек, первые метамеры всегда лишены листьев из-за того, что почечные чешуи опадают. Поэтому диапазон изменений величины листьев в пределах элементарного побега у них сужается.

Структура почек и побегов может служить хорошим диагностическим признаком, что, к сожалению, не всегда используется. Это демонстрируют *V. odoratissimum* и *V. awabuki*, которые часто не различаются по внешнему виду, о чем писал Ф.С. Пилипенко [9]. Но эти виды четко различаются по структуре почек и побегов. У *V. odoratissimum* почки открытые, голые, а у *V. awabuki* – закрытые (см. рис. 5). Поэтому ритмичность в структуре побегов у первого вида выражены меньше, чем у второго. Несомненно, что это связано с различиями внешних условий, при которых проходил их филогенез, поскольку ареал первой находится ближе к тропической зоне, чем ареал второй, и почки первой имеют менее совершенные защитные покровы, чем почки второй.

Среди листопадных видов парадоксальные особенности демонстрирует *V. lantana*. Элементарный побег этого вида характеризуется относительно большой длиной первого междоузлия. Это связано с тем, что первое междоузлие годового побега уже существовало в качестве последнего междоузлия предшествующего годич-

Число метамеров в элементарных побегах и вегетативных почках
у калины

Вид	Число метамеров в элементарном побеге		Емкость вегетативных почек		
	n	X±	тип почки	n*	X±
<i>Viburnum opulus</i> L.	44	4,1±0,1	Пазушная	9	3,9±0,28
<i>V. lantana</i> L.	23	3,1±0,0,2	Верхушечная	15	3,6±0,17
			Пазушная	17	2,5±0,13
<i>V. lentago</i> L.	29	3,1±0,12	Верхушечная	10	3,2±0,14
			Пазушная	4	2,3±0,56
<i>V. rigidum</i> Vent.	52	3,3±0,12	Верхушечная	10	3,4±0,55
<i>V. odoratissimum</i> Ker-Gawl.	50	3,4±0,16	"	6	3,3±0,54
			Пазушная	17	2,0±0,18
<i>V. awabuki</i> C. Koch.	19	5,7±0,35	Верхушечная	4	6,0±0,68
			Пазушная	3	3,7±0,41
<i>V. japonicum</i> Spreng.	5	3,6±0,27	"	4	4,7±0,29
<i>V. tinus</i> L.	9	3,3±0,18	Верхушечная	1	3
			Пазушная	1	3

* n – число исследованных побегов и почек.

ного побега в виде длинной “ножки” верхушечной почки. В следующем году эта “ножка” дополнительно вытягивается одновременно с ростом первых листьев нового побега. Остановка роста побега к концу лета как бы прерывает непрерывный процесс новообразования метамеров, не меняя кардинально их морфологии, как у других видов, у которых эта остановка приводит к значительным изменениям в морфологии метамеров. Наименьшая степень этих изменений наблюдается у самого южного из рассмотренных видов – *V. odoratissimum*, и удивительно, что у *V. lantana* эти изменения еще меньше, хотя и обитает этот вид в гораздо более суровом климате. Эти особенности *V. lantana*, неожиданные для растений, хорошо переносящих условия холодной зимы, несомненно, связаны с их высокой адаптационной способностью, а также, вероятно, с тем, что предки гордовины обитали в областях тропической зоны.

Другой листопадный вид – *V. opulus* – отличается от всех исследованных видов отмиранием верхушек вегетативных побегов и почти полным отмиранием генеративных побегов, у которых после плодоношения остается живым только первый метамер. Это отмирание побегов сочетается с обязательным развитием опушенных почек на первом самом нижнем метамере годичного побега, чего обычно не наблюдается у других видов. Пазушные почки на первом метамере обнаруживаются у *V. opulus* еще в материнской почке под ее наружным колпачком. У генеративных побегов они обычно бывают крупнее, чем у вегетативных. Такое обязательное развитие пазушных почек у первого метамера каждого побега обеспечивает возобновление численности побегов в кроне куста, ежегодно теряющего много отмирающих побегов, и является причиной образования утолщений в узлах многолетних осей побегов, часто наблюдаемых у этого вида.

Таким образом, сравнение структуры побегов и почек разных видов калины показывает, что у каждого вида разные особенности побегов являются взаимно обусловленными, что особенности структуры почек во многом определяют структуру побегов и все это связано с внешними условиями в областях естественного распространения видов.

ВЫВОДЫ

Побеги всех восьми исследованных видов *Viburnum* характеризуются ритмическим изменением размеров междоузлий и листьев у последовательных метамеров вдоль оси побега. Каждый цикл изменений отражает развитие элементарного побега. У побегов ветвления листопадных видов калины (*V. opulus*, *V. lantana*, *V. lentago*) наблюдается только один цикл роста в течение вегетационного периода, т.е. их годовичные побеги состоят из одного элементарного побега.

Структуры элементарного побега и его почек тесно связаны. У видов, имеющих закрытые почки (*V. opulus*, *V. lentago*, *V. awabuki*, *V. japonicum*), первые одно или два междоузлия элементарного побега значительно короче последующих, а диапазон изменений размеров листьев довольно узок. У видов *V. lantana*, *V. rigidum*, *V. odoratissimum*, *V. tinus*, почки которых не имеют специализированных чешуй, разница между длиной первых и последующих междоузлий меньше, а диапазон изменений размеров листовых пластинок шире, чем у видов, имеющих почечные чешуи.

Наличие или отсутствие у вида почечных чешуй не коррелирует с его листопадностью или вечнозеленостью.

Побеги ветвления восьми исследованных видов каланы характеризуются преформацией всех метамеров побега в почке, поскольку число метамеров в побегах ветвления совпадает с емкостью их зрелых верхушечных почек.

У *V. opulus* и *V. rigidum* наблюдается торможение роста верхушек вегетативных побегов. У *V. opulus* верхушки побегов отмирают и опадают, у *V. rigidum* верхушечные почки часто замедляют свое развитие, переходя в разряд спящих.

У *V. lantana* листопадность и четкий сезонный ритм роста побегов парадоксально сочетаются с особенностями структуры побегов и почек, таким же как и у вечнозеленого вида *V. odoratissimum*, у которого побеги растут в течение всего года.

ЛИТЕРАТУРА

1. Деревья и кустарники Батумского ботанического сада. Тбилиси: Мецниереба, 1987. 230 с.
2. Древесные растения Главного ботанического сада АН СССР. М.: Наука, 1975. 548 с.
3. Замятин Б.Н. Род калина // Деревья и кустарники СССР. М.: Л.: Изд-во АН СССР, 1962. Т. 6. С. 158–194.
4. Филипенко Ф.С. О калине душистой (*Viburnum odoratissimum*) и калине авабуки (*V. awabuki*) // Бюл. Гл. ботан. сада. 1968. Вып. 7. С. 59–63.
5. Тропические и субтропические растения. Фонды Главного ботанического сада АН СССР. Вып. 3. М.: Наука, 1976. 155 с.
6. Кузнецова В.М., Банная М.В. Органогенез вегетативных и репродуктивных почек в роде *Viburnum* L. Ялта: Гос. Никит. ботан. сад. 1983. 8 с. Деп. в ВИНТИ, № 3009-83.
7. Жамба Л.А. Формування квіттки у роду калина (*Viburnum* L.) // Укр. ботан. журн. 1970. Т. 27, № 6. С. 791–794.
8. Пепкин И.Г. Феноритмы калин, выращиваемых в ботаническом саду г. Фрунзе // Интродукция деревьев, кустарников и плодовых растений в Киргизию. Бишкек, 1991. С. 3–10.
9. Cross G.L. The morphology of the bud and the bud and the development of the leaves of *Viburnum rufidulum* // Amer. J. Bot. 1937. Vol. 24, N 5. P. 226–272.
10. Cross G.L. A comparative histogenic study of the bud scales and toliage leaves of *Viburnum opulus* // Ibid. 1938. Vol. 25, N 4. P. 246–258.
11. Мазуренко М.Т., Хохряков А.П. Структура и морфогенез кустарников. М.: Наука, 1977. 160 с.
12. Donoghue M.J. Growth patterns in woody plants with examples from genus *Viburnum* // Arnoldia. 1981. Vol. 41, N 1. P. 246–258.
13. Hara M. Clone structure and architectural development of an understorey shrub *Viburnum furcatum* Blume ex Maxim // Natur. Hist. Res. 1990. Vol. 1. P. 49–56.
14. Yoda K., Suzuki M. Quantitative analysis of mayor axis development in *Viburnum diatatum* and *V. wrightii* (Caprifoliaceae) // J. Plant Res. 1993. Vol. 106, N 1082. P. 187–194.
15. Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Сов. наука, 1952. 391 с.

SUMMARY

Mikhalevskaya O.B. Structure and development of annual shoots in some species of *Viburnum*

The structure of shoots and buds in three deciduous species of *Viburnum* (*V. lantana* L., *V. lentago* L., *V. opulus* L.) and five evergreen ones (*V. awabuki* C. Koch, *V. japonicum* Spreng., *V. odoratissimum* Ker-Gawl., *V. rigidum* Vent., *V. tinus* L.) was studied. All species are characterized by rhythmical shoot growth expressed as rhythmical changes of metamer dimensions along shoot axis. The bud structure was ascertained to determine the structure of elementary shoots. The detailed descriptions of shoot structure in all studied species are given. The number of metamers in elementary shoots proved to be equal to the number of metamers in the mature terminal buds. This fact testifies to preformation of all shoot metamers in the bud. Obvious seasonal rhythmical shoot growth and autumnal fall of the leaves in *V. lantana* were found out to be paradoxically combined with shoot and bud structures typical of evergreen species.

УДК 581.44 : 582.734.6

ВЕТВЛЕНИЕ ПАЗУШНЫХ ПОЧЕК У ДРЕВЕСНЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОЗОЦВЕТНЫХ

М.В. Костина

Внутрипочечному развитию годичных побегов деревьев и кустарников умеренного и холодного климата посвящено немало работ. Но некоторые интересные вопросы, к которым, на наш взгляд, относится ветвление почек, требуют дополнительного исследования. Под внутрипочечным ветвлением понимают формирование боковых почек на побеге в период его внутрипочечного роста [3]. Ветвиться могут как пазушные, так и верхушечные почки. Мы остановимся только на ветвлении пазушных почек.

В пазухах всех филломов вегетативных и генеративных почек, в том числе и в пазухах предлистьев и почечных чешуй, могут закладываться боковые органы в форме многоклеточных бугорков или зачаточных почек. Однако, по наблюдениям Н.И. Ляшенко [4], у многих деревьев и кустарников наиболее развитые дочерние почки, имеющие несколько листовых зачатков, формируются обычно в пазухах самых нижних почечных чешуй (предлистьев) и (или) в пазухах верхних почечных чешуй и зачатков листьев срединной формации. В пазухах остальных почечных чешуй дочерние почки закладываются в очень редуцированной форме. Весной при развитии материнской почки в побег недифференцированные участки меристем исчезают.

Зачаточные почки могут в течение многих лет сохраняться как спящие. В этом случае они становятся резервными центрами роста. Побеги из них развиваются при обмерзании растений, обрезке, естественном старении и т.п. [1, 5].

Из зачаточных дочерних почек, находящихся в пазухах верхних почечных чешуй или в пазухах нижних листьев срединной формации материнской почки, могут сформироваться зимующие почки или образоваться вегетативные или генеративные побеги [2, 6, 7]. Эти побеги развиваются в том же году, что и побег из материнской почки, но несколько позже.

Гораздо реже при ветвлении материнской пазушной почки развиваются нормально развитые дочерние почки. Обычно эти почки формируются в пазухах предлистьев материнской почки. В этом случае на одном узле годичного побега образуется группа почек, представляющих собой разветвленную систему материнской почки. Следую-

щей весной из материнской и дочерних почек одновременно развиваются генеративные и вегетативные побеги в разных сочетаниях.

Многие исследователи называли эти почки коллатеральными [1, 8]. Однако в последнее время под коллатеральными почками понимают добавочные почки, появление которых связано с длительной деятельностью пазушной меристемы в центробежной последовательности [3]. Коллатеральные почки не являются продуктом деятельности основной почки. В нашей работе почки, образовавшиеся в результате ветвления пазушной почки, мы вслед за Н.Г. Жучковым [9] будем называть групповыми. Образование групповых почек представляет собой частный случай ветвления пазушных почек.

Групповые почки можно рассматривать и с другой точки зрения, представив систему побегов, развивающуюся из этих почек как результат силлепсиса, происходящего на этапе внутривидового развития побега. Но если летнее побегообразование (силлептическое или пролептическое) наблюдается почти у всех древесных видов умеренного и холодного климата, то внутривидовый силлепсис встречается у гораздо меньшего числа видов.

В семействе Rosaceae образование групповых почек вследствие ветвления пазушных почек широко распространено и подробно изучено во всех под родах рода *Prunus* s.l. [2, 5, 8, 10]. Исключения представляют виды под родов *Padus* и *Laurocerasus*. В литературе не приводится данных об образовании двойных и тройных пазушных почек у видов этих под родов. Наличие или отсутствие групповых почек в роде *Prunus* представляет собой один из систематических признаков, используемых для характеристики как под родов, так и отдельных видов [11].

По нашим наблюдениям, образование групповых почек происходит и у некоторых представителей рода *Spiraea* и под рода *Padus*. Мы полагаем, что рассмотрение процесса ветвления пазушных почек у видов рода *Spiraea* и под рода *Padus* позволит уточнить строение побеговых систем в этих таксонах и прояснить некоторые вопросы их систематики. Кроме того, мы попытались в пределах рода *Prunus* и рода *Spiraea* выявить структурно-функциональные характеристики генеративных побегов, коррелирующие с образованием групповых почек.

Наблюдения мы проводили в основном в ГБС РАН с 1987 по 1996 гг., а также в других ботанических садах Москвы, на Крымской опытно-селекционной станции ВИР (Северный Кавказ), в Никитском саду (Ялта). Кроме того, нами были изучены материалы гербариев LE, MW, MHA.

В нашей работе мы придерживаемся широкого понимания рода *Prunus* s.l., в номенклатуре внутривидовых подразделений следует G. Krüssmann [12].

Ветвление пазушных почек было изучено у 22 видов, представляющих все под роды рода *Prunus*: под род *Prunus* – *P. cerasifera* Ehrh., *P. domestica* L., *P. spinosa* L. (терн), *P. armeniaca* L.; под род *Amygdalus* (L.) Benth & Hoek. – *Prunus tenella* Batsch., *P. persica* (L.) Batsch., *P. dulcis* D.A. Webb.; под род *Cerasus* (Adans.) Focke – *P. avium* L., *P. cerasus* L., *P. fruticosa* Pall., *P. sargentii* Rehd., *P. mahaleb* L., *P. pensylvanica* L., *P. maackii* Rupr.; под род *Lithocerasus* Ingram – *P. japonica* Thunb., *P. besseyi* Bailey (вишня бессея), *P. prostrata* Labill., *P. tomentosa* Thunb.; под род *Padus* (Moench) Focke – *P. serotina* Ehrh., *P. padus* L., *P. virginiana* L.; под род *Laurocerasus* (Ser.) Rehd. – *P. laurocerasus* L.

Кроме того, ветвление пазушных почек было рассмотрено также и у других представителей подсемейства *Prunoideae* – *Oemleria cerasiformis* (W.J. Hooker et Arnott) Landon, у трех видов рода *Prinsepia* Oliv. *P. sinensis* (Oliv.) Oliv., *P. uniflora* Batal. и у *P. utilis* Royle.

Ветвление пазушных почек было изучено также у 4 видов секции *Chamaedryon* Ser. – *S. chamaedryfolia* L., *S. media* Schmid., *S. hypericifolia* L., *S. prunifolia* S. & Z.

Ветвление пазушных почек в роде Prunus. У всех видов рода *Prunus* генеративные побеги в норме развиваются только из пазушных почек [2, 5, 7]. Генеративные побеги *Prunus* после цветения и плодоношения отмирают полностью. Это связано с тем, что

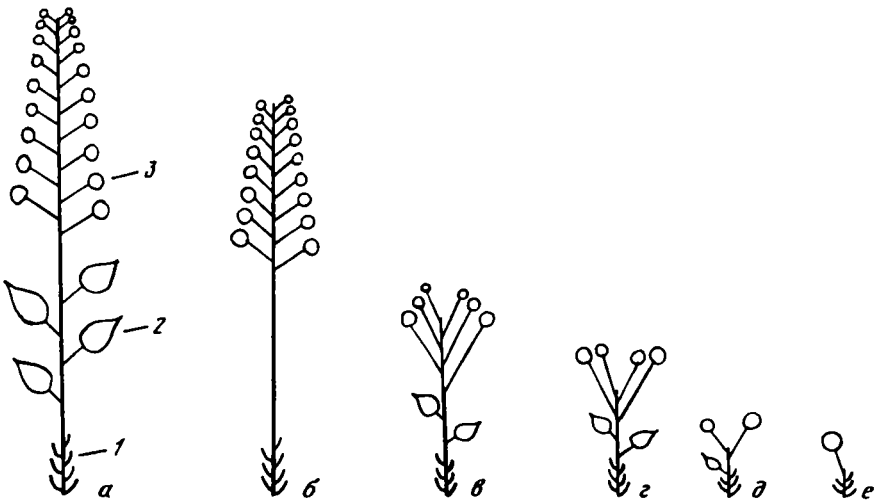


Рис. 1. Сравнительно-морфологический ряд генеративных побегов в роде *Prunus* (а-е)
1 – чешуевидный филлом, 2 – листовидный филлом, 3 – цветок

конусы нарастания, образующиеся в пазухах всех филломов генеративных почек, в самостоятельные почки не развиваются. Генеративные побеги выполняют в основном репродуктивную функцию, не принимая никакого участия в построении многолетней осевой системы растения. По наличию или отсутствию зеленых листьев генеративные побеги рода *Prunus* можно обозначить как специализированные или крайне специализированные [1]. Генеративные побеги к концу вегетационного периода сформированы в почках полностью [2,8].

По характеру филломов, развивающихся в вегетативной зоне и по числу цветков в соцветии (у всех видов рода *Prunus* соцветия простые), генеративные побеги можно расположить в сравнительно-морфологический ряд [7]. Крайними членами этого ряда с одной стороны будут генеративные побеги подрода *Padus*, у которых в вегетативной зоне часто развиваются ассимилирующие листья, а соцветия представляют собой многоцветковую кисть (рис. 1, а). С другой стороны этого ряда расположатся генеративные побеги видов подродов *Prunus* (секция *Prunus*, *Armeniaca*), *Amygdalus*, *Lithocerasus* (секция *Microcerasus*), в вегетативной зоне которых обычно образуются только почечные чешуи и катафиллы, а соцветия состоят из одного-двух цветков (рис. 1, е, д). Генеративные побеги подродов *Cerasus* и *Laugocerasus* занимают промежуточное положение. У видов подрода *Cerasus* в вегетативной зоне нередко развиваются небольшие зеленые листья, а соцветия представляют собой зонтик или малоцветковую кисть (рис. 1, в, г). У видов подрода *Laugocerasus* соцветие – многоцветковая кисть, но в отличие от большинства видов подрода *Padus* в вегетативной зоне листья срединной формации не образуются (рис. 1, б).

Между степенью специализации генеративных побегов и сроками цветения в роде *Prunus* существует определенная зависимость. Так, виды, имеющие небольшие, слаболиственные и малоцветковые генеративные побеги, как правило, имеют более ранние сроки цветения. Первыми, еще до распускания листьев, зацветают абрикосы, персики, миндали, далее сливы, вишни. Позднее всех цветут виды подрода *Padus*.

Наиболее изучено образование групповых почек в подродах *Prunus* (секция *Prunus*, *Armeniaca*), *Amygdalus*, *Cerasus*, *Lithocerasus* [2, 5, 8, 10, 13]. У видов этих подродов, наряду с одиночными вегетативными (рис. 2, а) и генеративными почками (рис. 2, б), формируются групповые почки (рис. 2, в-д).

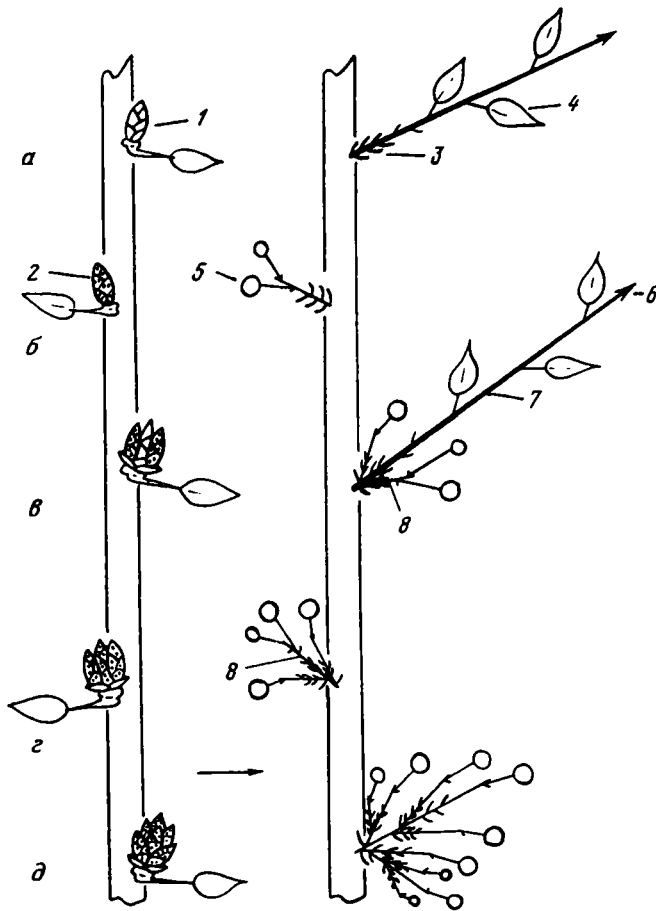


Рис. 2. Одиночные и групповые почки у видов рода *Prunus* и формирующиеся из них годовые побеги (а-д)
 1 – вегетативная почка, 2 – генеративная почка, 3 – чешуевидный филлом, 4 – листовидный филлом, 5 – цветок, 6 – продолжение верхушечного роста, 7 – многолетняя часть побеговой системы, 8 – однолетняя часть побеговой системы

Обычно дочерние почки образуются в пазухах предлистий материнской почки. Следует отметить, что предлистия в семействе *Rosaceae* располагаются латерально по отношению к медианной плоскости кроющего листа. Соответствующее положение занимают и дочерние почки. Реже дочерние почки могут образоваться также и в пазухах расположенных выше филломов. Почечные чешуи, в пазухах которых развиваются дочерние почки, более утолщены по сравнению с почечными чешуями, в пазухах которых дочерние почки не образуются и у некоторых видов представляют собой небольшие зеленые листочки [5, 8]. Кроме того, дочерние почки сами могут ветвиться с образованием дочерних почек второго порядка (рис. 2, д).

Материнская почка может быть как генеративной (рис. 2, г), так и вегетативной (рис. 2, в). Дочерние почки обычно дифференцируются в генеративные. Развитие двух вегетативных побегов из одного узла у видов этих подродов, как правило, не происходит.

Зачатки дочерних почек не всегда в год образования догоняют в своем развитии материнскую почку. В этом случае побеги из этих почек развиваются не одновременно с развитием побега из материнской почки, а на следующий год или даже позже. Нередко эти почки могут погибнуть вообще. Такой вариант развития дочерних почек,

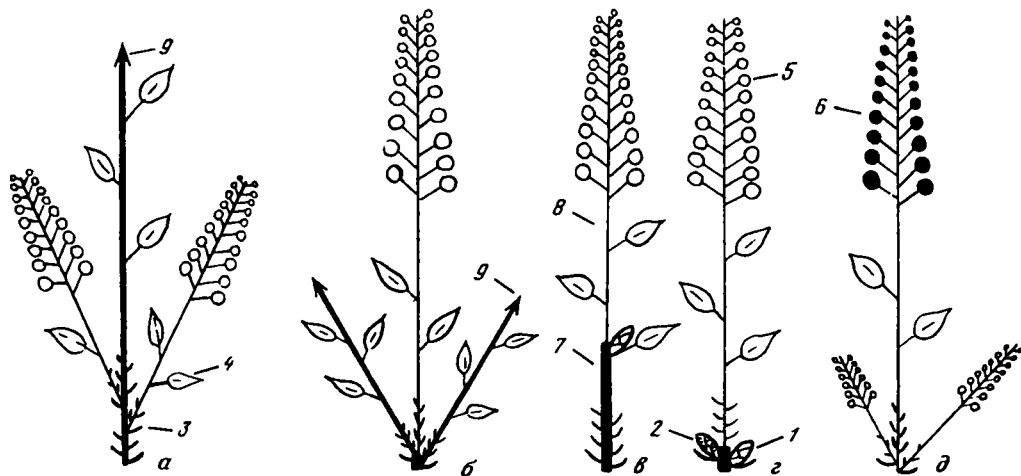


Рис. 3. Аномальные варианты строения и ритма развития систем годичных побегов у черемух, связанные с ветвлением пазушных почек (а-д)

1 – вегетативная почка, 2 – генеративная почка, 3 – чешуевидный филлом, 4 – листовидный филлом, 5 – цветок, 6 – плод, 7 – многолетняя часть побеговой системы, 8 – однолетняя часть побеговой системы, 9 – продолжение верхушечного роста

которые можно рассматривать как спящие почки, встречается у черешни и вишни. Однако у этих видов можно наблюдать образование и групповых почек [14].

По нашим наблюдениям, в Москве у *P. armeniaca*, *P. domestica*, *P. cerasifera*, *P. spinosa*, *P. besseyi*, *P. japonica*, *P. pennsylvanica*, *P. tenella*, *P. persica*, *P. dulcis*, *P. prostrata* обычно формируются две-три, реже четыре групповые почки. У *P. tomentosa*, по сравнению с другими видами рода *Prunus*, образуется наибольшее число групповых почек. В Москве у этого вида в пазухе листа обычно формируется пять-семь почек, часто наблюдается образование дочерних почек второй и даже третьей генерации. У *P. avium*, *P. mahaleb*, *P. sargentii*, *P. maackii*, несколько чаще у *P. cerasus* и *P. fruticosa* образование групповых почек происходит достаточно редко, чаще в пазухе листа формируется одна почка.

У рассмотренных нами видов черемухи – *P. radus* (черемуха обыкновенная), *P. virginiana* (черемуха виргинская), *P. serotina* (черемуха поздняя) групповые почки встречаются крайне редко. В норме у этих видов, как уже отмечалось выше, в пазухе листа образуется одна почка. Групповые почки можно найти на хорошо развитых деревьях, растущих на открытых местах, обычно на верхушке прошлогодних приростов, где у черемух формируются самые мощные генеративные побеги. Частота встречаемости групповых почек у одних и тех же растений сильно колеблется по годам.

Дочерние почки у черемухи чаще образуются в пазухах предлистьев, но иногда они формируются в пазухах расположенных выше чешуй материнской почки. В этом случае дочерние почки скрыты нижними чешуями материнской почки. Причем, чем выше по оси материнской почки образуются дочерние почки, тем меньше они имеют собственных чешуй (рис. 3, а). Такие же структуры мы наблюдали у *P. cerasus*, *P. avium*, *P. pennsylvanica*.

Кроме того, у черемухи из дочерних почек могут образоваться вегетативные побеги. В этом случае весной из групповых почек развивается генеративный побег, по бокам которого располагаются вегетативные побеги (рис. 3, б).

У *Prunus laurocerasus* (лавровишни) в норме формируются одиночные пазушные почки. Двойные или тройные почки, как и у черемух, встречаются крайне редко.

У всех видов *Prunus* можно наблюдать и другие варианты внутрипочечного и внепочечного развития генеративных побегов, связанные с разным положением и ритмом развития дочерних почек. Рассмотрим эти варианты.

1. Наиболее развитые зачаточные дочерние почки образуются в пазухах листьев срединной формации материнской почки. На следующий год из этих почек развиваются нормальные вегетативные или генеративные побеги. В этом случае после цветения и плодоношения материнский побег отмирает не полностью (рис. 3, в).

Данный вариант развития генеративных побегов у *P. cerasus* отмечали П.Г. Шитт [5] и др., у сливы домашней и терна – В.Л. Витковский [2]. Мы наблюдали развитие таких побегов у черемухи.

2. Наиболее развитые зачаточные дочерние почки образуются в пазухах предлистьев материнской почки. В этом случае весной из материнской почки развивается побег, в основании которого располагаются дочерние почки (рис. 3, г). Размеры этих почек колеблются от одного до нескольких миллиметров. В течение вегетационного сезона дочерние почки подрастают.

Изредка из наиболее крупных почек в июле–августе могут образоваться генеративные или вегетативные побеги (рис. 3, д). Развитие генеративных побегов из дочерних почек во второй половине вегетационного сезона обуславливает одну из форм вторичного цветения, наблюдаемых у черемух. В Москве вторичное цветение чаще всего происходит у черемухи виргинской, обычно на одних и тех же растениях. Так, у нескольких экземпляров черемухи виргинской данное явление мы наблюдали на протяжении семи-восьми лет. В этом случае на генеративных побегах листья срединной формации, как правило, не образуются, цветки мелкие, недоразвитые, плоды не завязываются.

Однако чаще побеги из почек, расположенных в основании материнского побега, развиваются на следующий год весной. В этом случае генеративные побеги имеют нормальное строение и ритм развития.

3. Зачаточные дочерние почки, образовавшиеся в пазухах предлистьев, остаются спящими в течение двух лет и более. В дальнейшем из этих почек образуются генеративные или вегетативные побеги. Этот вариант отмечал Ф.И. Сегаль [4] у вишни обыкновенной и черешни, мы наблюдали его у всех видов черемухи.

Таким образом, наиболее часто аномальные варианты развития генеративных побегов встречаются у видов, имеющих олиственные вегетативные зоны и многоцветковые соцветия (подроды *Padus*, *Cerasus*). Интересно отметить, что у черемухи вегетативная зона в отличие от собственно соцветия нередко сохраняется живой до глубокой осени, а иногда и до весны следующего года.

В целом, в роде *Prunus* прослеживается корреляция между способностью пазушных почек к силлептическому ветвлению с образованием групповых почек и небольшими размерами генеративных побегов, отсутствием листьев срединной формации, уменьшением числа цветков в соцветии до одного-двух. Так, у рассмотренных нами видов черемухи и лавровишни, имеющих самые многоцветковые, нередко олиственные в основании (у черемухи) генеративные побеги, образование групповых почек представляет собой отклонение от нормального варианта развития. У большинства видов подрода *Cerasus*, для которых характерны более специализированные генеративные побеги, развитие пазушной почки может пойти как по пути формирования одиночных почек, что происходит достаточно регулярно, так и по пути образования групповых почек, что встречается гораздо реже. У видов подродов *Prunus*, *Amygdalis*, *Lithocerasus*, имеющих самые небольшие генеративные побеги, формирование групповых почек представляет собой основной вариант развития пазушных почек.

Ветвление пазушных почек в роде Spiraea. У всех видов спирей в пазухах нижних почечных чешуй генеративных и вегетативных почек могут формироваться зачаточные почки [15–17]. Эти почки обычно переходят в категорию спящих. Развитие побегов из этих почек можно наблюдать при обмерзании, естественном старении материнского побега, обрезке и т.д. В результате наших исследований было установлено, что только в секции *Chamaedryon* эти почки более или менее регуляр-

но в год своего образования развиваются в полноценные почки, т.е. происходит формирование групповых почек.

Как уже отмечалось выше, мы предположили, что и в роде *Spigaea* образование групповых почек коррелирует со структурой генеративных побегов.

У видов секции *Spigaea* генеративные побеги могут достигать значительных размеров, до 1 м и выше, они олиственны и завершаются сильноразветвленными соцветиями. У видов секции *Calospira* также развиваются олиственные генеративные побеги, но имеющие в отличие от видов секции *Spigaea* меньшие размеры и менее разветвленные соцветия.

У большинства видов секции *Chamaedryon* формируются небольшие генеративные побеги с простыми соцветиями. Генеративные побеги видов секции *Chamaedryon* в отличие от спирей других секций полностью сформированы в почках к концу вегетационного сезона.

У рассмотренных нами видов секции *Chamaedryon* – *S. chamaedrifolia*, *S. media*, *S. hypericifolia*, *S. prunifolia* – генеративные побеги, развивающиеся на одном растении, существенно различаются размерами, степенью олиственности и числом цветков в соцветии. Наименьшую длину (2–5 см) имеют побеги, образующиеся в верхней части материнского побега. У этих побегов часто отсутствуют листья срединной формации, соцветия малоцветковые. Ниже по оси материнского побега развиваются все более и более мощные (до 20–30 см) олиственные генеративные побеги (у *S. chamaedrifolia*, *S. media*).

Генеративные побеги различаются также и по степени отмирания после цветения и плодоношения, что во многом определяется судьбой зачаточных почек, образующихся в пазухах филломов генеративной почки. У спирей секции *Chamaedryon* в полноценные почки нередко развиваются зачаточные дочерние почки, расположенные в пазухах предлистьев или в пазухах зачатков листьев срединной формации. В зависимости от дальнейшего поведения этих зачаточных почек можно выделить несколько вариантов внутривидового и вневидового развития генеративных побегов.

1. Зачаточные почки, находящиеся как в пазухах предлистьев, так и в пазухах зачатков листьев срединной формации материнской генеративной почки, в самостоятельные почки не развиваются. В этом случае генеративный побег полностью отмирает после плодоношения (рис. 4, а). Такие генеративные побеги обычно располагаются в самой верхней недолговечной части материнского побега, часто отмирающей в конце вегетационного сезона вместе с расположенными на ней генеративными побегами.

2. Зачаточные почки, формирующиеся в пазухах предлистьев генеративной почки в год своего образования, развиваются в самостоятельные почки, т.е. формируются групповые почки (рис. 4, б). Групповые почки могут образоваться также и при ветвлении вегетативной пазушной почки. При этом развивается небольшой вегетативный побег, по бокам которого располагаются однолетние генеративные побеги (рис. 4, в). У изученных нами видов спирей образование групповых почек встречается довольно редко.

3. Зачаточные почки, расположенные в пазухах предлистьев генеративной почки, развиваются в самостоятельные почки не в год своего образования, как это имеет место в предыдущем варианте, а на следующий год. Таким образом, зимующие почки формируются только в самом основании генеративного побега. Генеративный побег после плодоношения отмирает не полностью, а образует миниморезид (рис. 4, г). Этот вариант развития генеративных побегов широко распространен у спирей. А. Кернер [15], М.Т. Мазуренко и А.П. Хохряков [16] также отмечали отращивание от миниморезидов, оставшихся после отмирания генеративных побегов, небольших вегетативных побегов. По нашим наблюдениям, от основания генеративных побегов могут отрастать также и генеративные побеги.

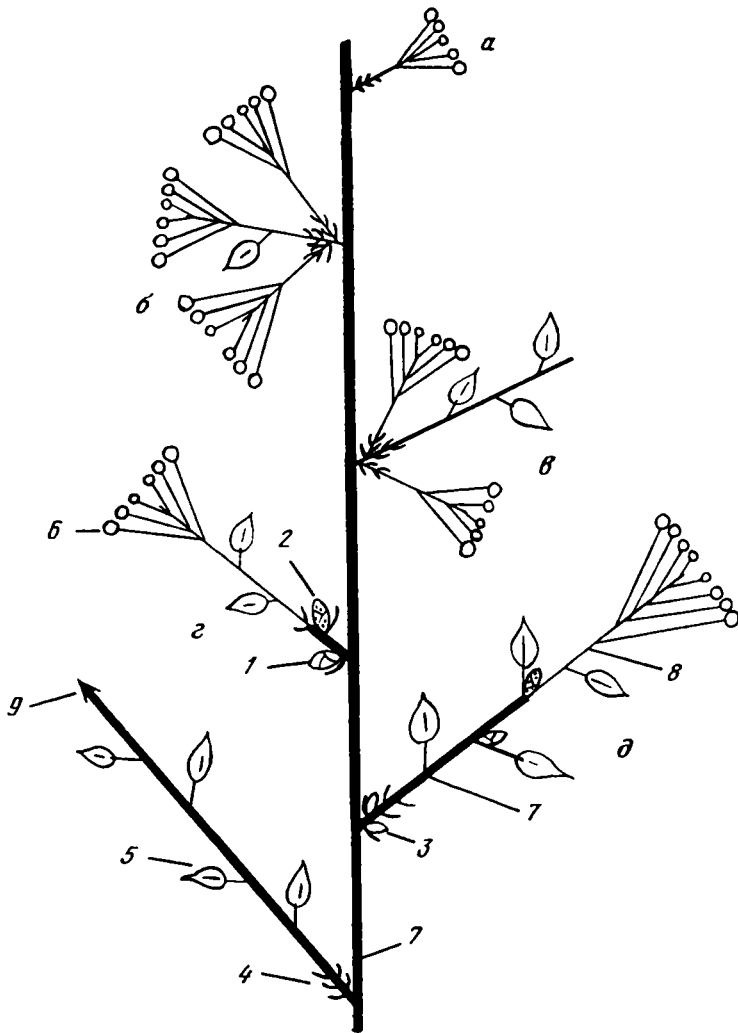


Рис. 4. Строение генеративных побегов спирей (секция *Chamaedryon*) в зависимости от положения на материнском побеге (а-д)

1 - вегетативная почка, 2 - генеративная почка, 3 - спящая почка, 4 - чешуевидный филлом, 5 - листовидный филлом, 6 - цветок, 7 - многолетняя часть побеговой системы, 8 - однолетняя часть побеговой системы, 9 - продолжение верхушечного роста

По второму и третьему вариантам развиваются небольшие, слаболиственные, генеративные побеги.

4. Почки возобновления формируются из зачаточных почек, расположенных в пазухах зачатков листьев срединной формации. В этом случае генеративный побег после плодоношения образует медио-резид. Из почек возобновления на следующий год развиваются небольшие вегетативные или генеративные побеги. Зачаточные почки, находящиеся в пазухах предлистьев, становятся спящими почками. Из этих почек через два-три года также могут образовываться генеративные или вегетативные побеги (рис. 4, д). Этот вариант также широко распространен у спирей. По нему развиваются олиственные в основании генеративные побеги. По этому же варианту могут развиваться генеративные побеги *S. longigemmis* и *S. rosthornii*, а также небольшие генеративные побеги второго и последующих порядков ветвления у спирей секции *Spiraea* и *Calospira*.

Таким образом, в роде *Spiraea*, для которого характерно большое морфологическое и ритмологическое разнообразие генеративных побегов, в целом можно установить корреляцию между способностью к образованию групповых почек и небольшими размерами генеративных побегов, слабой их олиственностью и малоцветковостью. Способность к ветвлению с образованием дочерних однолетних генеративных почек приобретают как пазушные генеративные, так и вегетативные почки. Групповые почки можно наблюдать только у представителей видов секции *Chamaedryon*, генеративные побеги которых соответствуют всем перечисленным выше признакам.

Однако в секции *Chamaedryon* размеры генеративных побегов, степень отмирания после плодоношения и т.д. довольно сильно варьируют в пределах одного растения. Внутрипочечное и внепочечное развитие побегов может пойти по нескольким вариантам, среди которых ветвление с образованием групповых почек встречается довольно эпизодически.

Ветвление пазушных почек у некоторых других древесных розоцветных. У других представителей древесных розоцветных групповые почки можно наблюдать у *Rubus idaeus* L. Для этого вида характерны небольшие однолетние генеративные побеги с простыми соцветиями [7]. Обычно у *R. idaeus* развиваются сериальные почки, но изредка в пазухах предлистьев материнской почки формируются дочерние почки [2, 5].

У *Kerria japonica* (L.) DC., имеющей небольшие малоцветковые генеративные побеги, цветки в материнских почках сформированы полностью, а в боковых дочерних почках, расположенных в пазухах предлистьев, находятся на разных этапах развития репродуктивных органов, вплоть до расширения конуса нарастания цветочной оси. Этим объясняется ее растянутое цветение: вначале распускаются цветки, заложившиеся осенью в материнской и в дочерних почках, позже – заложившиеся весной в дочерних почках [18].

Однако не всегда небольшие размеры генеративных побегов, слабая их олиственность и малоцветковость определяют образование дочерних почек в пазухах предлистьев материнской почки и силлептический характер их развития.

У представителей родов *Oemleria* и *Exochorda* (А.Л. Тахтаджян [19] отнес эти роды к трибе *Osmaronieae* подсемейства *Prunoideae*) образуются небольшие генеративные побеги, полностью сформированные в почках. Соцветия простые, закрытые [7]. Генеративные побеги развиваются как из пазушных, так и из терминальных почек. В вегетативной зоне у *O. cerasiformis* образуются только чешуевидные филломы, у видов рода *Exochorda* могут формироваться и листья срединной формации.

Однако у видов рода *Oemleria* и *Exochorda*, в отличие от видов рода *Prunus*, при внутрипочечном ветвлении наиболее развитые дочерние почки образуются не в пазухах предлистьев, а в пазухах катафиллов или листьев срединной формации. Во время цветения у *O. cerasiformis* и видов рода *Exochorda* из этих почек обычно развивается мощный силлептический побег, завершающийся генеративной почкой. Этот побег оттесняет соцветие материнского генеративного побега в боковое положение. В конце сезона генеративный побег отмирает частично, до вегетативного побега (рис. 5). В том случае, когда силлептический вегетативный побег не образуется, генеративный побег отмирает полностью.

Образование групповых почек не свойственно также и видам подсемейства *Maloideae*. Для ряда видов подсемейства *Maloideae* (например, на рода *Cotoneaster* – *C. integrissimus* Med., *C. horizontalis* Decne.) характерны слабоолиственные малоцветковые генеративные побеги, достигающие всего 1–2 см. Жизненный цикл таких побегов обычно составляет два–три года. Однако самые развитые зачаточные дочерние почки у этих видов, как и у *Oemleria* и *Exochorda*, образуются в пазухах катафиллов или зеленых листьев. На следующий год эти почки обычно развиваются в нормальные вегетативные или генеративные почки или в вегетативные побеги. В предлистьях генеративных почек у этих видов нередко формируются спящие почки, из которых в дальнейшем (через год–два) могут образоваться генеративные или небольшие вегетативные побеги.

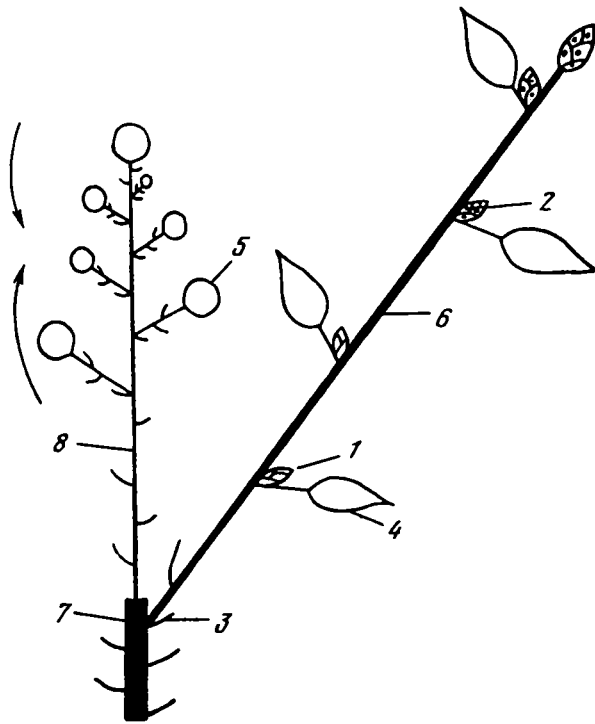


Рис. 5. Строение генеративного побега *Oemleria cerasiformis*

1 – вегетативная почка, 2 – генеративная почка, 3 – чешуевидный филлом, 4 – листовидный филлом, 5 – цветок, 6 – силлептический вегетативный побег, 7 – многолетняя часть побеговой системы, 8 – однолетняя часть побеговой системы.

Стрелками показан порядок распускания цветков.

Структурные и ритмологические характеристики побеговых систем, формирующиеся из групповых почек. К анализу побеговых систем, образующихся из групповых почек, можно подходить с разных точек зрения. С одной стороны, данные системы состоят из вполне самостоятельных побегов, имеющих собственные почечные чешуи. Строение и ритм развития каждого из этих побегов можно рассматривать по отдельности. Но, с другой стороны, всю совокупность этих побегов, развивающихся в пазухе одного кроющего листа, можно представить как годичный побег, силлептически разветвленный в самом основании на этапе внутривершинного развития.

Как уже отмечалось выше, из групповых почек обычно развиваются следующие сочетания материнского и дочерних побегов: 1) материнский и дочерние побеги генеративные; 2) материнский побег – вегетативный, дочерние – генеративные.

В первом случае из групповых почек образуются однотипные специализированные однолетние генеративные побеги. Эти побеги в качестве элементов входят в состав системы годичного побега. Эту систему побегов можно было бы назвать вторично сложным соцветием, поскольку для него, как и для типичного соцветия, характерно силлептическое ветвление и полное отмирание цветоносных осей после цветения и плодоношения. В рамках рассмотренной цветоносной системы можно наблюдать некоторую регуляцию длительности цветения и числа распутившихся цветков. Как отмечает Э.Н. Ломакин [10], у *Prunus armeniaca* генеративные побеги обычно развиваются из материнской и дочерних почек первого порядка ветвления. Однако если погод-

ные условия не способствовали завязыванию плодов, то можно наблюдать вторую волну цветения, обусловленную развитием побегов из генеративных почек второго и последующих порядков ветвления. Такое же явление мы наблюдали у *P. tomentosa*. У этого вида может развиваться до 18 дочерних почек. Причем размеры и степень сформированности цветков в почках второго и особенно третьего порядков ветвления значительно отстают от материнской почки и почек первого порядка ветвления (см. рис. 2, д).

Теперь рассмотрим побеговые системы, формирующиеся в случае, когда из материнской почки образуется многолетний вегетативный побег. Из дочерних почек, расположенных в самом основании этого побега, развиваются однолетние генеративные побеги. Но всю эту систему побегов, формирующуюся в результате внутривидового ветвления, можно рассматривать как годичный побег с системой цветоносных осей, расположенных в его основании. Такой тип генеративных побегов представляет собой один из вариантов интеркалярного цветорасположения, при котором на потенциально многолетнем вегетативном побеге текущего года система цветоносных однолетних осей располагается в основании, причем после цветения и плодоношения отмирают только боковые цветоносные оси, в то время как вся главная ось остается живой (см. рис. 2, в). Понятие интеркалярного соцветия было первоначально введено применительно к цветорасположению древесных раналиевых [20]. Более глубокую разработку этого понятия провела Т.В. Кузнецова [21].

У *Oemleria cerasiformis* и у многих видов подсемейства *Maloideae*, для которых характерно образование на генеративных побегах силлептических вегетативных побегов возобновления, также в течение вегетационного периода развивается разветвленный годичный побег. Но в отличие от рода *Prunus* и рода *Spiraea* в этих случаях не формируются структуры, которые можно рассматривать как вторично сложные соцветия или интеркалярные генеративные побеги.

Внутривидовое ветвление как одно из возможных эволюционных направлений перестройки побеговых систем. Troll [7], А.П. Хохряков [22] полагают, что побеги с интеркалярным цветорасположением могут возникать в результате пролификации соцветий. Суть этого явления заключается в том, что верхушечный конус нарастания соцветия начинает продуцировать сначала листья низовой формации, а потом ассимилирующие листья.

Однако в роде *Prunus* пролификация была отмечена только у *P. laurocerasus* [7, 23]. данных о пролификации соцветий у представителей других подродов рода *Prunus* в литературе нет. Мы также наблюдали это явление только у *P. laurocerasus*.

Развитие системы цветоносных осей на вегетативном побеге текущего года или образование сложных цветоносных осевых систем может произойти и при преждевременном прорастании генеративных почек на вегетативных или генеративных побегах. Формирование интеркалярного цветорасположения или вторично сложных соцветий на основе преобразования каталептического развития боковых осей (развитие боковых осей происходит с периодом покоя, причем лишь на следующий год после того как разовьется главная ось) на силлептический или пролептический предполагают R. Classen [24], Т.В. Кузнецова [21]. Однако следует отметить, что несвоевременное развитие генеративных побегов у многих древесных растений умеренного климата, в том числе и у видов рода *Prunus*, приводит к снижению зимостойкости и урожайности, нередко при этом образуются неполноценные цветки и плоды [2].

Таким образом, пролиферация соцветий и ремонтантное цветение, по всей видимости, не являются основными путями перестройки побеговых систем в родах *Prunus* и *Spiraea*.

Мы предлагаем еще одно возможное направление перестройки побеговых систем, приводящее к образованию интеркалярного цветорасположения или к образованию вторичных сложных соцветий, – силлептическое внутривидовое ветвление.

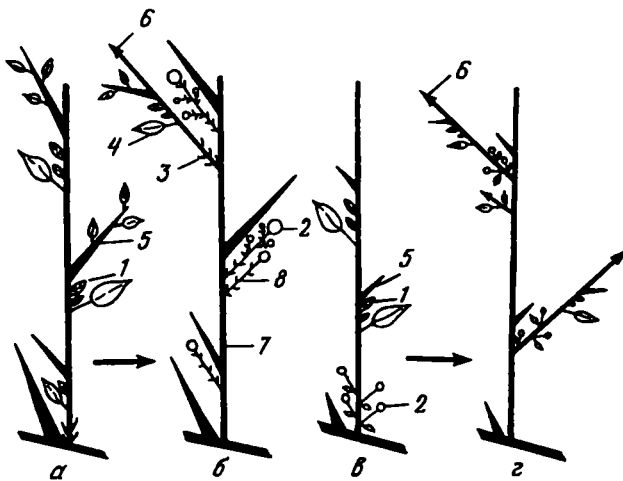


Рис. 6. Цветорасположение *Prinsepia utilis* (а, б) и *Prinsepia sinensis* (в, г)

1 – почка, 2 – цветок, 3 – чешуевидный филлом, 4 – листовидный филлом, 5 – силлептический побег – колючка, 6 – продолжение верхушечного роста, 7 – многолетняя часть побеговой системы, 8 – однолетняя часть побеговой системы

Но осуществление данного варианта перестройки побеговых систем возможно только при определенных условиях, связанных со строением и ритмом развития генеративных побегов – небольшими их размерами и силлептическим внутривершинным развитием. В этом случае способность к ветвлению с образованием групповых почек приобретают как генеративные, так и вегетативные почки. Немаловажным моментом, определяющим возможность такой перестройки в условиях умеренного и холодного климата является защищенность цветоносных осей. У видов рода *Prunus* и *Spiraea* цветоносные оси защищены собственными почечными чешуями.

Строение и ритм развития генеративных побегов в роде Prinsepia Oliv. В связи с интеркалярным характером цветорасположения у *Prinsepia sinensis* и *P. uniflora* интересно сравнить строение и ритм развития генеративных побегов этих видов еще с одним представителем рода *Prinsepia* – *P. utilis*.

Для всего рода *Prinsepia* характерно образование сериальных побегов. В состав сериального комплекса обычно входит силлептический побег – колючка, безлистная у *P. sinensis* и *P. uniflora*, и в разной степени олиственная у *P. utilis*.

У *P. utilis* в пазухах листьев побега текущего года формируется силлептическая олиственная колючка, ниже которой располагаются почки (рис. 6, а). Из этих почек после периода покоя развиваются генеративные или вегетативные побеги. Генеративные побеги имеют собственные почечные чешуи, в основании этих побегов могут развиваться небольшие зеленые листья, верхушечное соцветие закрытое, состоит из одного–шести цветков. Под терминальным цветком развивается несколько стерильных филломов, на цветоножках пазушных цветков располагаются прицветнички. Терминальный цветок зацветает первым. Из вегетативных почек образуются побеги, повторяющие строение материнского (рис. 6, б).

У *P. sinensis* и *P. uniflora* одноцветковые оси, не имеющие собственных почечных чешуй, располагаются в пазухах предлистьев и расположенных выше филломов текущего года (почки у этого вида открытые). Выше по оси побега текущего года начинают формироваться сериальные комплексы, состоящие из колючки и одной–двух почек (рис. 6, в). На следующий год обычно из верхней почки образуется побег, повторяющий строение материнского (рис. 6, г).

Таким образом, у *P. utilis*, в отличие от *P. sinensis* и *P. uniflora*, цветоносные оси

представляют собой вполне самостоятельные генеративные побеги, развивающиеся из почек после периода покоя. Для этого вида характерна дифференциация побегов на специализированные генеративные и вегетативные, в то время как у других видов этого рода развиваются неспециализированные генеративные побеги.

Мы считаем, что интеркалярное цветорасположение у *P. sinensis* и *P. uniflora* вторично по отношению к цветорасположению у *P. utilis*. Его возникновение, возможно, связано с внутриветочным ветвлением, в результате которого генеративные побеги стали силлептически формироваться в пазухах нижних филломов вегетативной материнской почки.

Цветоносные оси у *P. sinensis* и *P. uniflora*, в отличие от *P. utilis* и от видов рода *Prunus*, не имеют собственных почечных чешуй. Но они защищены разросшимся основанием кроющего листа и непадающими прилистниками, густо опушенными с внутренней стороны, а также основанием силлептического побега-колочки.

Интересно отметить, что в роде *Prunus* также прослеживается некоторая тенденция к разрастанию основания кроющего листа. Особенно это ярко выражено у видов подрода *Microcerasus*, у которых к тому же образуются непадающие прилистники. Поэтому на первых этапах формирования групповых почек они почти полностью скрыты под разросшимся основанием кроющего листа и прилистниками.

ЛИТЕРАТУРА

1. Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Сов. наука, 1952. 390 с.
2. Витковский В.Л. Морфогенез плодовых растений. Л.: Колос, 1984. 207 с.
3. Жмылев П.Ю., Алексеев Ю.Е., Карпухина Е.А. Основные термины и понятия современной биоморфологии растений. М.: Изд-во МГУ, 1993. 149 с.
4. Ляшенко Н.И. Биология спящих почек. М.: Наука, 1964. 87 с.
5. Шитт П.Г. Учение о росте и развитии плодовых и ягодных растений. М.: Сельхозгиз, 1958. 168 с.
6. Eichler A.W. Blüthendiagramme. Leipzig: Wilhelm Engelmann, 1878. Bd. II. 575 S.
7. Troll W. Die Infloreszenzen. Jena: VEB Gustav Fischer, 1969. Bd. II, T. 1. 630 S.
8. Алексеев Ю.Е. Образование коллатеральных почек у стелной вишни // Вестн. МГУ. Сер. 6, Биология. 1960. N 6. С. 50–54.
9. Жучков Н.Г. Частное плодоводство. М.: Сельхозгиз, 1954. 440 с.
10. Ломакин Э.Н. Особенности формирования пазушных почек у абрикоса // Сб. тр. среднеаз. станции ВНИИР. 1979. Вып. 5. С. 86–91.
11. Meyer K. Kulturgeschichtliche und systematische Beiträge zur Gattung *Prunus* // Feddes Rep. Spec. Nov. Beih. 1923. Bd. XXII. S.1–64.
12. Krüssmann G. Handbuch der Laubgehölze. В.; Hamburg: Paul Parey, 1978. Bd. 3. 496 S.
13. Канаева Н.В. Формирование одиночных и групповых почек на годичных побегах алычи в условиях Абхазии // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1976. Т. 57, вып. 1. С. 82–85.
14. Сегаль Ф.И. Особенности биологии черешни и вишни в условиях Северного Узбекистана: Автореф. дис. ...канд. биол. наук. Л., 1967. 25 с.
15. Кернер А. Жизнь растений. СПб.: Просвещение, 1902. Т. 2. 280 с.
16. Мазуренко М.Т., Хохряков А.П. Структура и морфогенез кустарников. М.: Наука, 1977. 160 с.
17. Арсеньева Г.С. Особенности развития годичных побегов у гортензии метельчатой и спиреи японской // Науч. тр. / Акад. коммунал. хоз-ва 1979. Вып. 171. С. 39–43.
18. Денисов В.А., Паланчан А.И. Керрия японская // Интродукция растений и озеленение. Кишинев: Штиинца, 1987. С. 57–60.
19. Тахтаджян А.Л. Система магнолифитов. Л.: Наука, 1987. 439 с.
20. Parkin J. The evolution of the inflorescence // J. Linn. Soc. Bot. 1914. Vol. 42. N 287. P. 511–563.
21. Кузнецова Т.В. Морфология соцветий: Современное состояние // Итоги науки и техники / ВИНТИ. Сер. Ботаника. 1991. Т. 12. С. 51–174.
22. Хохряков А.П. Закономерности эволюции растений. Новосибирск: Наука, 1975. 202 с.
23. Penzig O. Pflanzen-Teratologie. В.: Gebrüder Bornträger, 1921. Bd. 2. S. 285–298.
24. Classen R. Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Lasiopetalum* (Sterculiaceae) // Bot. Jb. 1988. Bd. 109, N 4. S. 501–527.

SUMMARY

Kostina M.V. Branching of axillary buds in woody plant species in the family Rosaceae

Different types of axillary bud forming during intrabud shoot growth period are discussed. Diversity of shoot development rhythms for terminal and axillary buds has been studied. Later development of generative shoots from axillary buds compared with terminal ones has been found out to lead to secondary blooming. Correlation between the ability of axillary buds to sylleptic branching and small dimensions of generative shoots has been shown for the genera *Prunus* and *Spiraea*. Structures appeared as a result of simultaneous development of shoots from terminal and axillary buds are analyzed. The sylleptic intrabud branching has been supposed to lead to forming of intercalary and complex inflorescens.

УДК 581.44.582.594 (571:63)

РАЗВИТИЕ ГОДИЧНЫХ ПОБЕГОВ И КОРНЕВЫХ СИСТЕМ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ ОРХИДНЫХ

И.В. Татаренко, Г.П. Аверкова

Наибольшее таксономическое и биоморфологическое разнообразие орхидных на территории нашей страны наблюдается на Дальнем востоке (33 рода, 65 видов, 19 жизненных форм). Многие биологические и морфологические особенности дальневосточных орхидных, в том числе внутрипочечное развитие побегов и их дальнейшая судьба вплоть до отмирания, остаются слабо изученными. Отдельные сведения по развитию побегов приведены при морфологическом описании некоторых видов орхидных [1]. Исследованию морфогенеза побегов европейских орхидей посвящены немногочисленные специальные работы [2–5]. Сведения о сроках внутрипочечного развития побегов у особей одного вида несколько различаются по данным разных авторов.

Материалы для нашего исследования собраны в 1989–1990 гг. и 1995 г. на территории Приморского края в Сихотэ-Алинском заповеднике, в заповеднике “Кедровая Падь” и в окрестностях пос. Рязановка (Хасанский район). Были изучены *Habenaria linearifolia*, *H. radiata*, *Herminium monorchis*, *Platanthera hologlotis*, *P. extremiorientalis*, *P. maximowicziana*, *Tulotis ussuriensis*, *Pogonia japonica*, *Spiranthes sinensis*. В период с апреля по ноябрь ежемесячно выкапывали по три-пять взрослых особей. В декабре–марте у исследованных орхидных наблюдается период покоя (прекращение всех ростовых процессов, связанное с низкими зимними температурами). У собранных экземпляров изучено строение почек возобновления на разных стадиях развития, а также этапы формирования корневой системы, надземных побегов, цветения и плодоношения.

Описываемые виды относятся к шести жизненным формам (ЖФ): двум корневищным и четырем тубероидным [6, 7]. Стеблекорневые тубероиды – специфические запасные органы вегетативно однолетних орхидей. Тубероид развивается в самом начале морфогенеза годичного побега из почки, расположенной в пазухе третьего нижнего листа на материнском побеге. К формированию тубероида приводит одновременный рост дочернего побега и запасяющего корня. Молодой годичный побег, образовавший два метамера приостанавливает рост и остается в виде почки в течение 5–10 мес. У запасяющего корня не наблюдается остановки роста, и он завершает развитие за 2–4 мес. Границу между побегом и корневыми участками тубероида можно установить по месту нахождения почки возобновления. К моменту отмирания материнского растения дочерняя особь представлена стеблекорневым тубероидом.

IV-V

VI-VII

VIII-IX

X-XI

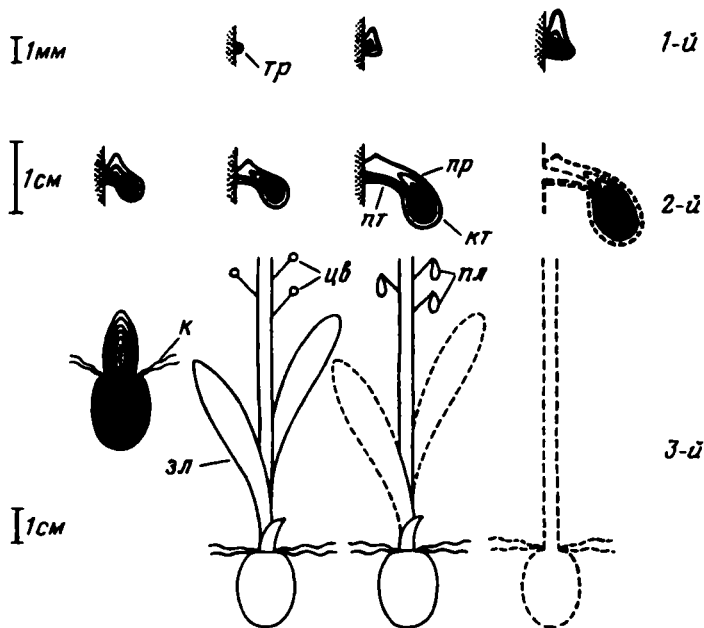


Рис. 1. Развитие годичного побега у орхидных со сферическими тубероидами на столонах (*Habenaria linearifolia*)

тр - точка роста, пр - примордий, ам - апикальная меристема, пт - побеговая часть тубероида, к - придаточные корни, пл - придаточная почка, цвл - цветковая почка, цв - цветки, пл - плоды, зл - зеленые развитые листья, IV-XI - месяцы, 1-й -3-й - календарные годы, пунктиром показаны отмирающие органы

По ряду признаков, в том числе по характеристике морфогенеза, тубероидные орхидные объединяются в две большие группы с вытянутыми тубероидами и со сферическими тубероидами на столонах. В настоящей работе мы рассматриваем морфогенез побегов представителей обеих групп.

Корневищные дальневосточные орхидные. *Pogonia japonica* и *Spiranthes sinensis* имеют вертикальные короткие недолгоживущие корневища. Первый вид характеризуется наличием корневых отпрысков, а второй - утолщенных запасяющих корней (корневых клубней).

Годичные побеги орхидных со сферическими стеблекорневыми тубероидами на коротких (*Habenaria linearifolia*) и на длинных столонах (*Hemimium monorchis*, *Habenaria radiata*) развиваются сходно (рис. 1). Заложение конуса нарастания нового годичного побега происходит в июле-августе. Этот побег является побегом III порядка по отношению к материнскому, образовавшемуся в начале лета надземные органы. У орхидных со сферическими тубероидами на длинных столонах на первых этапах развития побеговая часть тубероида (столон) растет значительно быстрее, чем корневая. Внутрипочечное развитие длится 20-21 мес. На третий год из почки развивается надземный побег, который полностью отмирает через 6 мес (в октябре-ноябре). Продолжительность жизни корней, образующихся на данном годичном побеге одновременно с развитием надземной сферы, составляет 6-7 мес. Столон тубероида, представляющий собой базальную часть годичного побега II порядка, отмирает вместе с материнским растением (побег I порядка). Зимуют лишь корневая часть тубероида (сферический корневой клубень) и расположенная у ее основания почка.

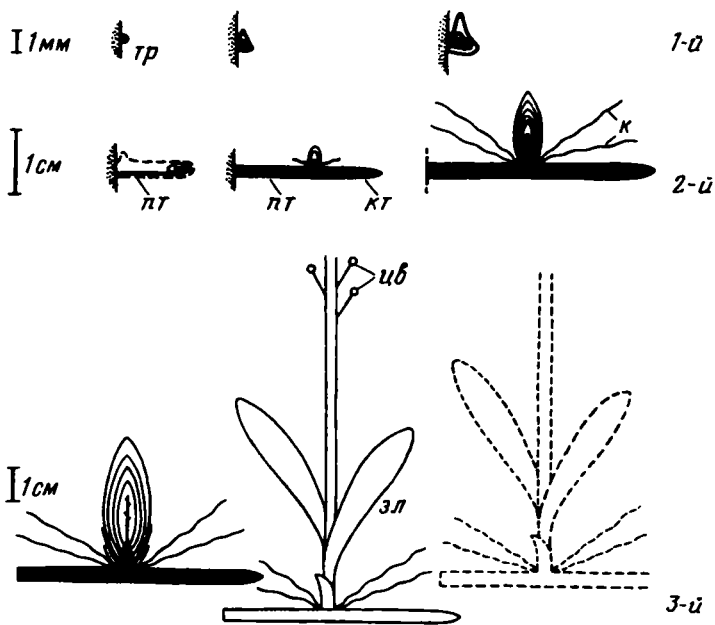


Рис. 2. Развитие годичного побега у орхидных с вытянутыми тубероидами (*Platanthera hologlottis*)
Условные обозначения см. рис. 1

Сходная схема развития побега отмечена также у *Orchis mascula*, *O. tridentata* и *O. picta*, имеющих ЖФ со сферическими тубероидами на коротких столонах. Развитие монокарпических побегов у этих видов происходит в течение 23 мес. [2, 3], а по нашим данным – в течение 27–28 мес [7].

Орхидные с вытянутыми тубероидами относятся к двум другим типам ЖФ: с утолщенными веретеновидными тубероидами (*Platanthera maximowicziana*, *P. extremorientalis*) и со столоновидными тубероидами (*P. hologlottis* и *Tulotis ussuriensis*) (рис. 2). Заложение конуса нарастания побега III порядка происходит в мае. К ноябрю формируется почка, покрытая двумя чешуевидными листьями, заметно выделяется корневая часть тубероида. Тубероид полностью завершает свое развитие к ноябрю. К этому времени в почке сформированы зачатки как вегетативной, так и генеративной сферы. У основания почки образуется корневая система, существующая в целом 17 мес. Побеговая часть тубероида, гомологичная столону орхидей со сферическими тубероидами, морфологически составляет единое целое с запасующим корнем и существует до полного отмирания всего годичного прироста. Продолжительность жизни побега от момента его заложения до полного отмирания составляет около 30 мес или три года. У растений со столоновидными тубероидами скорость роста и длина побеговой части тубероида значительно больше, чем у орхидей с утолщенными веретеновидными тубероидами.

Морфогенез побегов этих орхидных протекает сходно с таковым у *Platanthera bifolia*, описанным М.Н. Тихоновой [4]. *P. bifolia* имеет ЖФ с утолщенным веретеновидным тубероидом.

Представителем короткостолбовидной полурозеточной ЖФ с запасующими корнями является *Spiranthes sinensis*. Для растений этого типа ЖФ характерно моноподиаль-

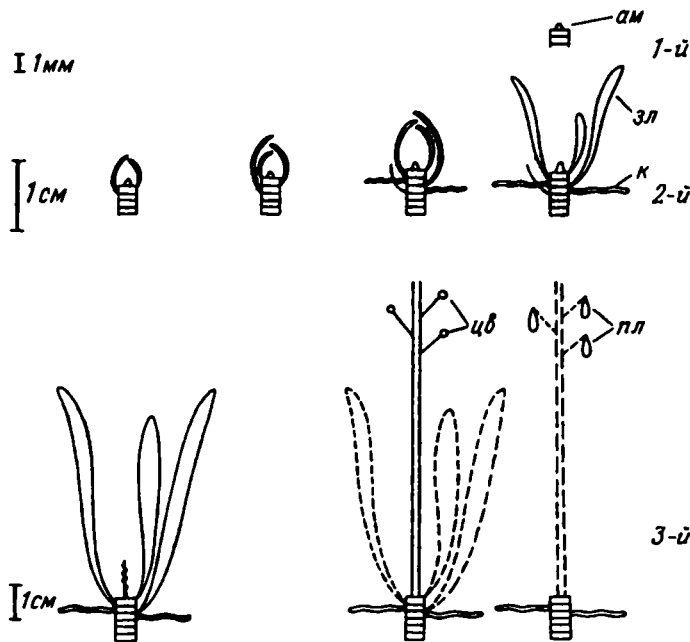


Рис. 3. Развитие годичного побега *Spiranthes sinensis*
Условные обозначения см. рис. 1

ное нарастание корневища до первого цветения, после чего происходит перевершинивание и в дальнейшем симподиальное ветвление побегов. Заложение конуса нарастания генеративного годичного побега наблюдается в октябре–ноябре (рис. 3). После зимнего периода покоя развитие почки продолжается. К середине лета она имеет три-пять зачатков зеленых листьев, которые появляются над землей в октябре–ноябре, но не достигают своих максимальных размеров. В тот же период на корневище обнаруживаются зачатки молодых корней. Следующей весной возобновляется рост листьев и закладывается соцветие. Цветение наблюдается в августе, созревание плодов – в сентябре–октябре. В сентябре отмирают зеленые листья, в октябре засыхает цветонос. Корневищная часть годичного прироста вместе с корнями существует еще два-четыре года.

Rogonia japonica характеризуется короткорневищной корнеотпрысковой ЖФ. Новый годичный побег закладывается в июле–августе (рис. 4). К ноябрю почка имеет один колпачковидный лист. В начале лета следующего года вытягивается единственное междоузлие годичного побега. К концу лета апикальная меристема генеративных особей образует цветковую почку, а у вегетативных растений остается расположенной у основания зеленого листа.

Длина листа к ноябрю 1,5–2,5 см. В этот период на корневище образуются один-два корня. Увеличение размеров листа происходит летом следующего года. В июле из генеративной почки развивается цветонос. Зеленый лист и цветонос отмирают в сентябре–октябре, а корневищный участок годичного побега вместе с корнями функционирует еще один-три года. Общая продолжительность развития годичного побега от момента заложения до отмирания надземных органов составляет 27–28 мес.

На корнях *R. japonica* образуются придаточные почки (рис. 4). Заложение почки происходит близ апекса корня. Через год из нее уже развивается зеленый лист. На од-

IV-V

VI-VII

VIII-IX

X-XI

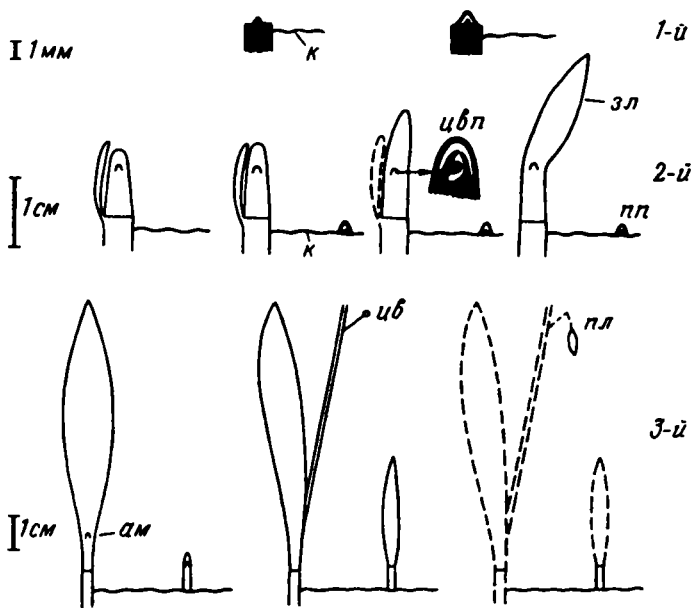


Рис. 4. Развитие годичного побега *Pogonia japonica*.
Условные обозначения см. рис. 1

ном корне может образоваться до трех корневых отпрысков. Связь между ними и материнским растением утрачивается через один-три года.

Таким образом, развитие годичных побегов и корневых систем у растений девяти видов дальневосточных орхидей различается. От момента заложения конуса нарастания годичного побега до отмирания надземной части у *S. sinensis* проходит 24–25 мес, у *P. japonica* – 28 мес, у *Habenaria linearifolia*, *H. radiata* *Herminium monorchis* – 26–28 мес, у *Tulotis ussuriensis* и трех описанных видов рода *Platanthera* – 30 мес. Разница в продолжительности развития побегов обусловлена различиями в сроках заложения их точек роста.

Эти отличия еще более значительны у растений на северной границе ареала вида, что было установлено для орхидей с пальчаторазделенными и утолщенными веретеновидными тубероидами [5]. Продолжительность начальных этапов внутрипочечного развития (до формирования в почке генеративной сферы) у *Gymnadenia conopsea* и *Platanthera bifolia* составляет в Мурманской области 24 мес, тогда как в более южных регионах – 16–17 мес. Длительное развитие почки сопровождается формированием в ней генеративных зачатков уже ко времени зацветания материнского побега. При ускоренном развитии почки генеративные структуры закладываются в ней к концу вегетации материнского растения.

Надземные части побегов у большинства изученных видов существуют в течение 6 мес с мая по октябрь. Исключение составляет *Spiranthes sinensis*, розетка листьев у которого появляется над поверхностью почвы осенью, а отмирает в конце лета следующего года. Все изученные виды цветут почти одновременно – в июле–августе. Время заложения цветковых зачатков в почке на сроках цветения не сказывается (*P. japonica*, *T. ussuriensis*, *P. hologottis*, *P. maximowicziana*, *P. extremorientalis*), так и в начале лета (*Habenaria linearifolia*, *H. radiata*, *Herminium monorchis*, *Spiranthes sinensis*).

Годичный прирост у растений тубероидных жизненных форм отмирает целиком, включая надземную и подземную части. У *S. sinensis* и *P. japonica* корневищные участки годичных побегов и корневая система существуют еще в течение нескольких лет.

Развитие годичных побегов протекает сходно у орхидных двух ЖФ со сферическими тубероидами (на коротких и на длинных столонах) и двух ЖФ с вытянутыми (веретеновидными и столоновидными) тубероидами. Между группами РФ тубероидных орхидей со сферическими тубероидами (1) и вытянутыми тубероидами (2) наблюдаются различия в формировании и продолжительности жизни монокарпических побегов и придаточных корневых систем.

У растений второй группы ЖФ внутрипочечное развитие протекает на 3–4 мес дольше, чем у орхидных со сферическими тубероидами. Придаточные корни у орхидных с вытянутыми тубероидами существуют в течение двух вегетационных периодов, а у орхидных со сферическими тубероидами – в течение одного. Побеговые части у сферических тубероидов отмирают через полгода после образования, а у вытянутых тубероидов существуют более полутора лет. Связано это, по-видимому, с тем, что побеговая часть тубероида утрачивает свою запасающую функцию при формировании сферического запасающего корневого клубня. У орхидных с вытянутыми тубероидами запасные питательные вещества равномерно распределяются как в побеговой части, так и в корневом клубне.

Таким образом, продолжительность развития побегов у орхидных со сферическими тубероидами значительно ниже орхидных с вытянутыми тубероидами. Ускорение развития и смен органов, по мнению А.П. Хохрякова [8], относится к эволюционно продвинутым признакам. ЖФ орхидных со сферическими тубероидами является производной от ЖФ орхидных с вытянутыми тубероидами.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Irmish T.* Beitrage zur Biologia und Morphologia der Orchideen. Leipzig, 1853. 82 S.
2. *Shaman B.C.* The development of the sinker of *Orchis mascula* // *Linn. J. Bot.* 1939. Vol. 52, N 342. P. 145–158.
3. *Дударь Ю.А.* Морфогенез *Orchis tridentata* Scop. в условиях культуры // *Бюл. Гл. ботан. сада.* 1967. Вып. 64. С. 55–58.
4. *Тихонова М.Н.* Строение и формирование побегов некоторых представителей семейства орхидных: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1972. 19 с.
5. *Блинова И.В.* Особенности морфологического строения и побегообразования ряда орхидных на северном пределе их распространения // *Бюл. МОИП. Отд. биол.* 1996. Т. 101, вып. 5. С. 69–80.
6. *Татаренко И.В.* Морфология побеговых систем и жизненные формы орхидных Приморского края // *Бюл. Гл. ботан. сада.* 1994. Вып. 170. С. 59–72.
7. *Татаренко И.В.* Орхидные России: Жизненные формы, биология, вопросы охраны. М.: Аргус, 1996. 205 с.
8. *Хохряков А.П.* Эволюция биоморф растений. М.: Наука, 1981. 168 с.

Московский педагогический государственный университет
Сихотэ-Алинский государственный биосферный заповедник,
Приморский край

Поступила в редакцию 24.12.96

SUMMARY

Tatarenko I.V., Averkova H.P. Development of annual shoots and root systems in some species of Far-Eastern orchids

The morphogenesis and seasonal development of annual shoots and root systems with root-stem tuberooids, short rhizome and clustered storage roots, short vertical rhizome and root suckers are described. The rhythm of morphogenesis was ascertained to correlate with life form of orchid.

ОНТОГЕНЕЗ *RUBUS HIRTUS* В АДЖАРИИ

М.Т. Мазуренко

Ежевика опушенная, или щетинистая, (*Rubus hirtus* Waldst. et Kit.) распространена в Южной Европе, Средиземноморье, Малой Азии, на Кавказе, где особенно активна в лесах Западного Закавказья. Этот вид очень близок к ежевике кавказской *R. caucasicus* Focke, а также и к более мелким промежуточным видам: *R. serpens* Wicke, *R. ponticus* Juz., *R. adzharicus* Sanadse [1–3].

От ежевики кавказской ежевика опушенная отличается прежде всего цветом колючек. У ежевики опушенной на молодых побегах колючки ярко-розовые, а у кавказской – желтые. Эти виды часто гибридизируют. Их ареалы и распространение на Кавказе совпадают [3]. По нашим наблюдениям, ежевика опушенная чаще встречается в нижнем поясе, а кавказская – в среднем.

Этот вид характеризуется очень приятными на вкус ягодами. А.А. Гроссгейм [4] указывает, что среди кавказских ежевик это наиболее ценный вид вместе с ежевикой длинноплодной (*R. dolichocarpus* Juz.). Он пишет: "...нет сомнения, что эти виды займут почетное место в нашем ягодном хозяйстве" (с. 43). Кроме ценности ягод, А.А. Гроссгейм указывает и на то, что молодые побеги ежевики опушенной могут употребляться в пищу.

Жизненная форма ежевики опушенной весьма своеобразна. Длинные (3–4 м) дуговидные побеги ежевики образуют высокие – до 2–3 м – массивы непроходимых зарослей, что отражается на облике всего южного ландшафта.

На своеобразии жизненной формы и поведении ежевики опушенной в Батумском ботаническом саду и его окрестностях обратил внимание М.Г. Попов [5]. В одном случае он называет ежевику опушенную лианой, в другом полулеаной; эта ежевика "никогда не взбирается на высокие деревья, но сильно заплетает низкорослые", особенно активен этот вид, проявляя себя как вторичный сорный элемент, наводняющий лес, когда он сильно вырублен.

В Аджарии ежевика опушенная распространена до верхней границы леса (2000 м над ур. моря).

В нижнегорном субтропическом поясе в настоящее время леса полностью сведены. Здесь ежевика опушенная ведет себя как активное сорное растение, очень быстро заселяя вырубки, опушки парков, дорожные откосы. Будучи вегетативно подвижным растением, она очень быстро заселяет оставленные без ухода плантации, преимущественно чайные. Уже в течение одного-двух лет они полностью скрываются под шатром мощных дуговидных побегов. Высота таких зарослей может достигать 5 м. Благодаря малоснежному периоду ежевика опушенная вегетирует круглый год и только весной, с началом роста новых побегов, ее прошлогодние листья постепенно отмирают.

На высоте 500–700 м над ур. моря заросли ежевики уже не превышают роста человека – 1,5–1,7 м. Дуги ее здесь не столь мощные в сравнении с ежевикой, обитающей в нижнем поясе. Более тонкие плети переплетаются здесь так густо, что преодолеть эти заросли очень трудно.

По мере подъема к верхней лесной границе на высоте 2000 м над ур. моря длительно, иногда до 6 мес, залегающий снег (высотой до 2 м) плотно прижимает ежевику к почве, но плети ее остаются облиственными, опадая только после схода снега, что совпадает с началом отрастания новых побегов. В высокогорьях сроки вегетации ежевики резко сокращаются, с чем связаны и особенности ее побегообразования.

На крутых горных склонах ежевичные покровы играют роль почвозакрепителей. Между ее побеговых дуг застревает обильный лиственный опад, способствуя обогащению лесных почв.

Биоморфы ежевики опушенной мы исследовали с 1989 по 1992 г. в разных районах Аджарии от уровня моря до верхней границы леса на высоте 2000 м над ур. моря. Сравнительный материал собирали также в Восточной Турции на горных массивах Карчхал и Мургул в течение 1994–1996 гг. При описании онтобиоморф ежевики опушенной мы пользуемся методами и терминологией, разработанными нами ранее [6–9].

Как в субтропическом поясе, так и в высокогорьях ежевика расселяется преимущественно вегетативно и не проявляет признаков старения. По крайней мере, нами не обнаружено стареющих экземпляров. Семенное потомство ежевики встречается очень редко. За длительный период экспедиций (более 10 лет) в разные районы Аджарии и Турции проростки были встречены в природе лишь несколько раз на песчаных отмелях горных ручьев, куда, по всей видимости, семена были занесены птицами.

Нами выделено три экобиоморфы ежевики опушенной: 1 – субтропическая, низкогорная, сорных обитаний в холмовой зоне до 300 м над ур. моря; 2 – среднегорная, лесная форма лесных опушек – от 500 до 700 м над ур. моря; 3 – высокогорная, стелющихся плетей – на высоте 200 м над ур. моря.

Онтогенез экобиоморфы 1 изучали в поселке Зеленый мыс, в 10 км от г. Батуми, на высоте 50–100 м над ур. моря, где мощная заросль ежевики опушенной захватила чайную плантацию по краю садового участка. Проростки выращены на грядке из семян, собранных на том же участке. В онтогенезе выделено четыре онтобиоморфы, соответственно четыре фазы.

1-я онтобиоморфа – ортотропный проросток. Первый год жизни. 2-я онтобиоморфа – одноосное ортотропное растение второго-четвертого годов жизни. 3-я онтобиоморфа – кустовидное растение 4–6(10) годы. 4-я онтобиоморфа – арковидный “шагающий” лиановидный полукустарник с 6–10 лет и старше.

1 - я о н т о б и о м о р ф а. Проростки появляются в конце марта – начале апреля, с началом вегетации. Две округлые семядоли (0,5 см) быстро отмирают, над ними раскрывается один настоящий лист (0,5–0,7 см), правильной формы, однолопастный с четко выраженной центральной жилкой, зубчатый по краю. Высота первичного побега (ПП) не превышает 1 см, корень разветвляется на два порядка, углубляясь на 3–5 см.

2 - я о р т о б и о м о р ф а. На второй год в начале вегетации, в марте, отрастает второй прирост (0,5–1 см) и разворачиваются два также однолопастных листа (2 × 1,5 см), подобные первому листу, который отмирает по мере развития листьев второй генерации. Черешки (1,5–2 см) выносятся листья в стороны. Прирост и черешки покрыты мелкими, едва заметными колючками. Главный корень разветвляется на три порядка, уходя в грунт на 5–7 см. Боковые извилистые корни обладают контрактильностью.

3 - я о н т о б и о м о р ф а. На четвертый-пятый годы растение переходит в фазу кущения. Система первичного побега (СПП) отмирает вплоть до укорененного и утолщенного прироста первого года, превращающегося в зону кущения. От почек, покоившихся один-два года, отрастает один или два побега кущения (побеги формирования – ПФ). Ортотропные, до 5 см высотой, по всей протяженности они несут два-три однолопастных листа с черешками до 3 см. Наиболее крупные листья (5 × 3 см) располагаются в средней части побега. Верхние листья меньше – 2,5 × 1,5 см. ПФ дуговидно изгибается и приобретает вид небольшой арки. Иногда его верхушка отмирает, а из пазух верхней оставшейся живой части возможно отрастание замещающегося побега ветвления (ПВ) 3–5 см длиной. В других случаях ПФ отмирает вплоть до основания. Живым остается небольшой пенечек (резид), увеличивающий зону кущения (рис. 1). В последующие два-три года новые ПФ отрастают от зоны кущения. Возможно отрастание сразу двух-трех ПФ. Образуется небольшой раскидистый куст. Листья увеличиваются и становятся трехлопастными, а ПФ достигают 10–20 см. Отрастание побегов начинается в марте. Побег сохраняет листья вплоть до отрастания новой генерации побегов, т.е. целый календарный год. В зимний период листья приобретают красноватый

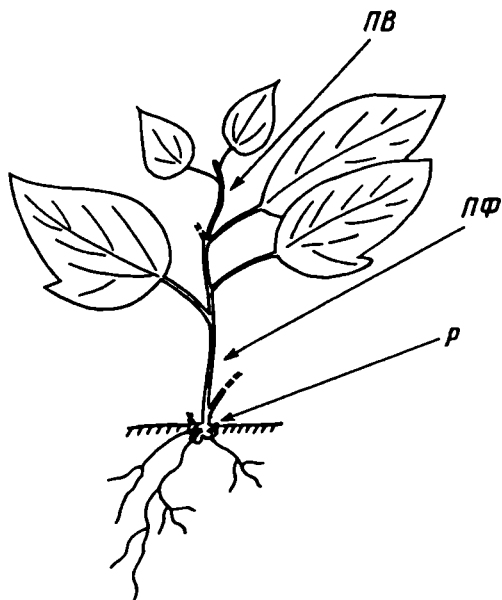


Рис. 1. Ежевика опушенная (*Rubus hirtus*) в начале кущения. Онтобиоморфа 3

ПФ – побег формирования, ПВ – побег ветвления, Р – ризид

цвет. Молодые побеги имеют ярко-розовый цвет, так как покрыты мелкими красноватыми шипами.

Наконец, на пятый-шестой год жизни куста появляются ПФ, которые в конце лета–начале осени укореняются верхушкой (на конце дуги). Первичный куст отмирает. На расстоянии 10–15 см от первичного куста по его сторонам образуются дочерние кустики со своими зонами кущения в местах укоренения дуг ПФ. Образуется вегетативно подвижное растение из нескольких парциальных кустов, не связанных друг с другом. От новых зон кущения отрастают новые дочерние дуги, быстро увеличивающиеся в размерах. По мере нарастания ПФ в верхней части

его дуги отрастают побеги ветвления (ПВ), возникающие как силлептически, так и пролептически, таким образом появляется новая единица морфогенеза – система побега формирования (СПФ). На 10-й год растения достигают размеров взрослых и дальнейший ход онтогенеза идет за счет дуговидных плетей. Вегетативно подвижные растения очень быстро разрастаются, захватывая большую территорию.

4 - я онтобиоморфа. Размеры ПФ, отрастающие от укорененной верхушки прошлогоднего ПФ, достигают 1,5–2 м. Длина “шага” равна не менее 1–1,5 см. Начало развития СПФ дает мощный ПФ, начинающий рост в начале–середине марта. Он ортотропный, в диаметре до 1 см, весь покрыт щеткой молодых красных колючек длиной до 1 см. В густой заросли ежевики ярко-розовые прямые торчащие вверх ПФ до 1 м бросаются в глаза (рис. 2, а). Ортотропный рост ПФ длится весь март. По мере роста на побеге раскрываются крупные тройчатые листья, в середине–конце апреля достигающие максимальных размеров. Верхний листочек равен 9,5 × 6 см. Молодая ярко-зеленая весенняя их окраска в мае сменяется более темной, а листья становятся жесткими. Как на побегах, так и на черешках (длиной до 5 см) колючки отвердевают, становятся жесткими беловатыми. А весь побег изменяет цвет с ярко-розового на беловатый. Кроме колючек, на стеблях много розовых стебельчатых железок.

В мае, когда ПФ достигает высоты 70–100 см, он дуговидно изгибается и продолжает рост косо вверх. Во второй половине июня, в июле на верхушке дуги отрастают несколько (четыре–шесть) вегетативных ПВ, достигающих 70–100 см и несущих 10–15 тройчатых листьев, но уступающих в размерах листьям ПФ. ПВ первого порядка в свою очередь могут ветвиться и их размеры также могут быть значительны – 40–60 см, но чаще бывают 20–30 см. Таким образом, образуется густое сплетение побегов ветвления. В середине–конце июля конец дуги (ПФ) соприкасается с почвой и может укорениться (или укоренение наступает позже). Часто ПФ ложатся на чайные кусты и продолжают рост в горизонтальном направлении. Длина ПФ может достигать 5 м. Длина “шага” ПФ также значительна и новая зона кущения возникает на расстоянии 3–4 м от материнской.

М.Г. Попов [5] обратил внимание на особенности укоренения плетей (ПФ). Он пишет: “По приближению к земле, часто еще в воздухе, около верхушечной почки роста появляются многочисленные корни, быстро прикрепляющие почку к почве”

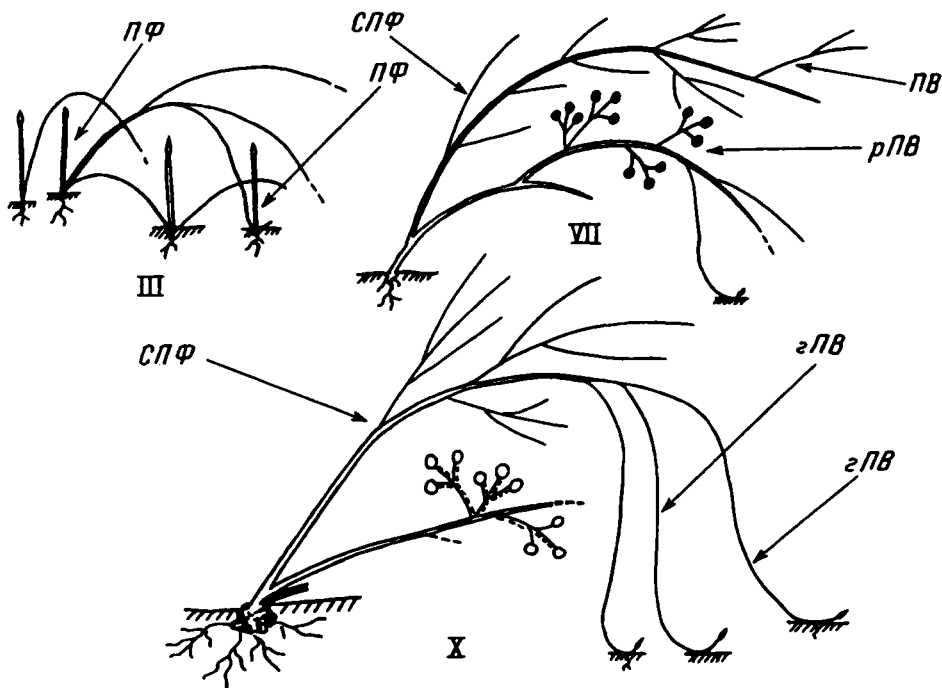


Рис. 2. Основной цикл развития *Rubus hirtus*

III-X – месяцы развития СПФ, СПФ – система побега формирования, 1ПВ – геотропический побег ветвления, рПВ – репродуктивный побег ветвления

(С. 10). Мы обратили внимание на характер этой почки. Она всегда открытого типа в период покоя зимой. Осенью же укореняется верхушка побега, не оформленная в почку.

ПВ первого и второго порядка переплетаются между собой, напластовываются поверх прошлогодних одревесневших плетей, образуя шатер, и служат хорошим укрытием для шакалов. Образование шатра усиливается тем, что ПВ второго порядка, возникающие на ПВ первого порядка, часто в свою очередь изгибаются, полегая поверх ПФ. Уже в первый год образуется слой в три яруса (рис. 2, б).

С начала августа и вплоть до окончания вегетации в ноябре–декабре ПВ начинают вытягиваться и расти вниз. Бросаются в глаза длинные, вытянутые на 2–3 м и более побеги, свисающие вдоль стен, дорожных откосов, крутых склонов. Тонкие, вытянутые, облиственные по всей протяженности, достигая поверхности почвы, они укореняются. Геотропическим ростом обладают ПВ как первого, так и второго порядков.

Верхушка ПФ, как и верхушка геотропических ПВ, укореняется, но не продолжает роста, превращаясь в открытую почку (1–2 см) с двумя-тремя недоразвитыми листьями, которая приподнимается над почвой и находится в покое три месяца.

Рост ПФ кончается в сентябре–декабре, а геотропических ПВ длится до ноября–начала декабря.

Листья на разветвленной СПФ на зиму не отмирают. В январе–феврале они становятся красноватыми, расцветивая зимний ландшафт нижней Аджарии.

В относительном покое, без видимого роста побегов, заросли ежевики существуют до начала марта – до новой вегетации. От узлов кущения в марте следующего года отрастают новые ПФ, повторяющие цикл развития. Прошлогодние пути теряют листья в марте–апреле. Слабые ПВ отмирают до основания, а более сильные остаются

живыми. У некоторых из них отмирают верхушки, основания дуги ПФ в большинстве случаев укореняются.

В апреле–мае на прошлогодних дугах ПФ, а также наиболее сильных ПВ первого порядка акротонно или мезотонно на изгибе дуги отрастают репродуктивные побеги ветвления (рПВ) (рис. 2, в). Из пазух прошлогодних листьев могут отрастать из сериальных почек сразу два рПВ. Верхний рПВ более сильный (длиной до 10–15 см), несет до 10 листьев. Свой рост он завершает в мае формированием сложного верхушечного соцветия закрытого тирса дихазального типа. Второй сверху (дополнительный) рПВ меньше, с четырьмя-пятью листьями, структурно подобен верхнему, часто у растений на более слабых или затененных лугах дополнительные рПВ отсутствуют, возникают единично или рПВ вообще отсутствуют.

Бутоны появляются в начале мая, цветение падает на вторую половину мая, часто растягиваясь в связи с временным похолоданием до середины июня. Плодоношение начинается в первой декаде июля и продолжается вплоть до начала августа. После плодоношения ПВ отмирают, а вслед за ними и материнский двухлетний ПФ и весь СПФ.

РПВ – 1 м и более. Чем ближе рПВ к основанию материнского побега ПФ или ПВ, тем они крупнее. Конструкция рПВ подобна таковым малины (*Rubus idaeus* L.), т.е. они ветвятся только в верхней части и ветви соцветия рПВ представляют собой, видимо, параклади, заканчивающиеся терминальными цветками. Самые развитые из них, более ветвистые находятся ближе к верхушке рПВ, ниже – более слабые, всего с пятью-тремя цветками, а еще ниже, в пазухах листьев, находятся маленькие недоразвитые побеги: скорее, это почки открытого типа, которые никогда не реализуются. Лишь в порядке исключения от рПВ первого порядка может возникнуть силлептически рПВ второго порядка, но меньшего размера, чем первого (паракладия).

На этом двулетний цикл развития СПФ ежевики заканчивается. В местах укоренения дуг после их отмирания остаются узлы кущения с мощной корневой системой, уходящей в почву на глубину до 30 см. Отмирающие одревесневевшие побеги быстро разрушаются во влажном теплом климате. Лишь некоторое время видны небольшие пенки. От узла кущения отрастают новые два-три ПФ следующей второй генерации.

Корневых отпрысков ежевика опушенная не дает, что характерно для видов с дуговидно изогнутыми побегами, укореняющимися верхушками, типа *R. phoenicolasius* Maxim., *R. occidentalis* L. и др. [10].

Стареющих растений нами не обнаружено. Ежевика благодаря вегетативной подвижности, активному укоренению, огромным приростам и быстрому ветвлению завоевывает большие пространства на нарушенных обитаниях, не имея конкурентов.

Экобиоморфа 2. Долина р. Кинтриция, пос. Хино, опушка буково-каштанового леса. В среднем лесном поясе выше 500 м над ур. моря развитие ежевики идет по той же схеме, но при большей активности ветвления. Сроки вегетации ее сокращаются в связи с более холодным климатом гор и длительным снежным покровом (с XI по VI).

Начальные стадии онтогенеза почти те же, но размеры растений на первых двух этапах меньше, а полегающие и укоренение побегов происходят уже на стадии кущения, когда снег плотно прижимает побеги к почве.

В онтогенезе три фазы, соответственно три онтобиоморфы: 1-я – проросток, одноосное растение; 2-я – кущение, кустовидное растение; 3-я – формирование клона, онтобиоморфа вегетативно подвижных плетей.

1-я онтобиоморфа. Проростки одноосных растений подобны низкогорным. На второй год жизни: ПП растет моноподиально, прирост розеточный, величиной 1–2 мм, несет два-три простых (однолопастных) листа. Размеры растений уступают таковым низкогорных особей. Моноподиальное нарастание может длиться два-три

года при сохранении розеточности приростов. В некоторых случаях моноподиальный побег увеличивается до 1 см, при некотором увеличении листовых пластинок. Листья и под снежным покровом сохраняются зелеными, отмирая только вместе с отрастанием нового прироста или с появлением новых побегов.

2-я о н т о б и о м о р ф а. Кустовидные растения. В зоне кущения, после отмирания ПП почти до основания, возникают один или два ПФ небольших размеров. Растение приобретает кустовидную форму. В течение трех-четырех лет ПФ последовательно увеличиваются при одновременном отмирании более слабых. К 10-му году жизни растение распадается на несколько самостоятельных СПФ, существующих отдельно друг от друга в результате укоренения верхушек плетей.

3-я о н т о б и о м о р ф а. Вегетативно подвижные плети (СПФ). В результате укоренения плетевидных побегов возникает новое растение, теряющее связь с системой главного корня. Плетей достигают максимальных для данных условий размеров – 1–3 м.

В среднегорном поясе густые сплошные заросли ежевики опушенной возникают на ответвленных прогалинах, образуя на лесных опушках сплошной покров высотой от 1 до 1,7 м.

Вегетация начинается после схода снега в конце мая–начале июня. Как и у нижнегорной экобиоморфы, первоначально отрастают ортотропные ПФ с розовыми неокрепшими шипами. К июлю они сплошь закрывают прошлогодние, уже утратившие листву побеги, от которых в свою очередь отрастают рПВ, бутонизирующие в конце июня и плодоносящие в июле (как и у нижнегорных растений).

В данном случае наблюдается ускорение развития, так как вегетация в горах начинается позже, чем близ моря и течение всех фенофаз проходит более быстро. Число рПВ не столь велико, как у нижнегорной формы, и чаще всего они возникают по одному на каждый узел, а не по два, как внизу. Геотропический рост удлинённых побегов наблюдается у растений на крутых склонах. Вытянутые длинные побеги достигают почвы, укореняются и прекращают рост. На их конусах образуется короткий, не более 1 см, проросток, направленный вверх (зимующая почка). Но до начала вегетации следующего года почка находится в состоянии покоя, после чего усиливается и начинает отрастать вверх, производя новый дуговидный ПФ.

Экобиоморфа 3. Высокогорная форма ежевики на верхней границе леса (2000 м над ур. моря) отличается от лесной меньшими размерами растений и мельшей высотой заросли, не превышающей 40 см. Но плети ее переплетаются так же густо, образуя сплошной покров. Плодоношение в высокогорьях не так обильно как у низкогорной, так как на плетях формируется меньшее число рПВ. Высокогорные заросли ежевики так же вегетативно подвижны, но захват площади идет не так быстро, ибо плети меньшего размера. Стареющих растений и в горах мы не обнаружили.

Таким образом, вся СПФ функционирует у ежевики кавказской всего два года, хотя порядок ветвления может быть выше двух, до трех и четырех за счет силлептических побегов ветвления, возникающих на ПФ в первый год. В высокогорьях силлептическое ветвление ослаблено – не более первого порядка или отсутствует и на второй год на ПФ возникают лишь генеративные рПФ, как это свойственно малине (*Rubus idaeus* L.).

У низкогорной формы лишь в порядке исключения могут появиться рПФ второго порядка, также силлептические. Весь цикл и тогда укладывается в два вегетационных сезона.

Во время цветения и созревания плодов в середине лета – с мая по конец июля и до начала августа – идет интенсивный рост новых ПВ и удлинённых ПФ. Молодые побеги достигают размеров побегов предыдущей генерации. В то же время отплодоносившие рПВ под тяжестью плодов повисают и в дальнейшем отмирают вместе со всей СПФ.

Лианой в типичном смысле эту биоморфу можно назвать с натяжкой. Это не вьющаяся и не стелющаяся форма роста. Побеги формирования достигают иногда до 7 м в длину. В высоту заросли могут достигать 4–5 м, благодаря чему они иногда опираются на нижние ветви деревьев.

Сближает ежевику с лианой и то, что рост ее длится почти круглый год – с февраля до начала декабря, т.е. около 10 мес.

Годичная длительность цикла весьма скоротечна и равна таковому у бореальной малины – всего два года, два вегетационных периода с коротким перерывом. Но если у малины цикл занимает 5 мес первого сезона и 4 – второго, т.е. в целом 9 мес вегетации, то у ежевики опушенной $10 + 6 = 16$ мес вегетации, а у высокогорной $4 + 3 = 7$ мес вегетации, т.е. гораздо короче, чем у малины.

По Н.П. Соколовой [11], ежевика опушенная относится к типичному дициклическому типу III. Основной ее цикл длится две вегетации, но в экстремальных условиях его длительность резко сокращается.

Первая часть цикла – первая вегетация – это образование ПФ, а образование ПВ первого-второго порядков может быть квалифицировано как ростовая фаза, осуществляющая захват площади – расселительная. Вторая часть основного цикла – второй год – репродуктивная фаза.

Бутонизация, цветение и созревание плодов длится с апреля по июль – всего 4 мес (у малины и высокогорной ежевики – 3 мес).

Геотропический рост ПФ подобен таковому у костяники (*Rubus saxatilis* L.), однако у костяники побеги дифференцированы на ортотропные генеративные рПВ и дуговидно плагиотропные исключительно вегетативные укореняющиеся ПФ. У ежевики опушенной ПФ с усиленным ортотропным ростом, активным ветвлением ПВ дуговидного роста первичны, а геотропические побеги возникают лишь как фенологическая фаза во второй половине лета для усиления вегетативной подвижности. Но они весьма специализированы.

Интересно и то, что ежевика опушенная несет на себе черты и малины (ортотропный рост ПФ) и костяники (геотропический).

На примере ежевики опушенной и близких к ней видов мы видим своеобразную жизненную форму (биоморфотип), сочетающий в себе признаки разных близкородственных биоморфотипов как деревянистых (малина), так и травянистых (костяника). К своеобразным чертам этого своеобразного биоморфотипа относятся: 1 – быстрое развитие в течение первой вегетации (8–9 мес) СПФ из двух порядков побегов ветвления, только вегетативных; 2 – большая длина этих побегов (2,5 м) и дуговидный их рост (не ортотропный и не лиановидный, а арковидный); 3 – способность этих побегов к верхушечному укоренению и предварительному геотропическому росту и столь же интенсивному (как рост) отмиранию предукорененной апикальной их части (для ПФ – на 1/1, для ПВ второго порядка на 1/3–1/2 длины); 4 – развитие рПВ только одного порядка, но на материнских побегах разной природы (как ПФ, так и ПВ-1 и ПВ-2); 5 – быстротечность всего основного цикла, не превышающего двух лет, и быстротечность цикла развития всего куста, заключающего не более двух порядков ПФ и СПФ.

Безусловно, ежевика опушенная, как и малина, является кустарником, но с очень быстротечным “почти травянистым” циклом развития как СПФ, так и всего куста.

ЛИТЕРАТУРА

1. Дмитриева А.А. Определитель растений Аджарии. Тбилиси, 1990. Т. 1. 325 с.
2. Юзепчук С.В. Род *Rubus*. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941. 637 с. (Флора СССР).
3. Гроссгейм А.А. Флора Кавказа. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. 453 с.
4. Гроссгейм А.А. Растительные богатства Кавказа. М.: МОИП, 1952. 632 с.
5. Попов М.Г. Дикорастущая форма Батумского сада // Вопросы биоэкологии местных и интродуцированных растений Батумского ботанического сада. Тбилиси, 1980. Т. 24. С. 5–30.

6. Мазуренко М.Т., Хохлаков А.П. Структура и морфогенез кустарников. М.: Наука, 1977. 158 с.
7. Мазуренко М.Т. Рододендроны Дальнего Востока: Структура и морфогенез. М.: Наука, 1980. 231 с.
8. Мазуренко М.Т. Вересковые кустарнички Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. 184 с.
9. Мазуренко М.Т. Биоморфологические адаптации растений Крайнего Севера. М.: Наука, 1986. 207 с.
10. Гатцук Л.Е., Дервис-Соколова Т.Г., Иванова И.В. и др. Пути перехода от кустарничковых форм к травянистым в некоторых таксонах покрытосеменных // Проблемы филогении высших растений. М.: Наука, 1974. С. 16–23.
11. Соколова Н.П. Эволюционные взаимоотношения жизненных форм в роде *Rubus* L.: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1974. 30 с.

Ботанический сад Тверского гос. университета,
Тверь

Поступила в редакцию 15.04.97

SUMMARY

*Mazurenko M.T. Ontogeny of *Rubus hirtus* in Adzharia*

The detailed description of *R. hirtus* ontogeny is given on the basis of observations in natural conditions in Adzharia. High vegetative activity of the plant is noted. Short development cycle of the bush is considered to be similar to development cycle of herbs.

ЦВЕТОВОДСТВО, ОЗЕЛЕНЕНИЕ

УДК 582.623.2.:635.977.2

САДОВЫЕ ФОРМЫ РОДА *SALIX*

Ю.А. Кузовкина

Садовые формы рода *Salix* являются перспективными растениями для озеленения города. Но отсутствие информации о декоративных качествах различных садовых форм сдерживает возможности их широкого применения.

Перспективность ивы обуславливается:

высокой декоративностью в течение всего года (ива одна из немногих лиственных пород, формы которой привлекательны и в зимнее время года благодаря яркой окраске побегов, ажурности, форме кроны, спиралевидным побегам;

необыкновенной устойчивостью к токсичным веществам, промышленным выбросам в городских условиях [1–6], ива остролистная выдерживает четырехкратное уничтожение листьев, вызванное загрязненностью атмосферы;

широкой географической (от Полярного круга до южных субтропиков) и экологической амплитудами (морозо- и засухоустойчивостью, нетребовательностью к почвам), способностью успешно произрастать на переувлажненных территориях;

разнообразием жизненных форм (деревья, кустарники и кустарнички), в последние годы в США и Англии развивается культура карликовых и стелющихся форм ивы, которые незаменимы для альпийских садов;

способностью к пионерному освоению антропогенно нарушенных территорий.

Немаловажно также, что агротехника выращивания ивы достаточно проста, а себестоимость посадочного материала низкая (отличная укореняемость черенков большинства форм, быстрый рост в первый год жизни – до 2 м за сезон, благодаря чему декоративный эффект наблюдается уже на второй год).

При анализе собранных автором описаний садовых форм ивы выявлены некоторые неточности и противоречия, наблюдается определенная путаница с клонами, имеющими плакучую крону, так, различные клоны (в том числе и разных полов) объединяются под одним названием. Американские авторы предлагают даже отказаться от принятых названий и начать переименование клонов заново [2]. Нечетко сформулировано отличие форм *Salix acutifolia* 'Pendulifolia' и 'Tatarica'. Встречаются противоречивые описания одной и той же формы. Так, форма *S. alba* 'Vitellina', известная своими ярко-желтыми побегами, описана как форма с блестящими желтыми листьями [3]. Некоторые названия садовых форм (*S. × blanda* 'Wisconsin') скорее всего являются синонимами видового названия.

Садовые формы двух видов – *S. matsudana* и *S. babylonica*, являющиеся синонимами, нами рассматриваются отдельно, как в большинстве литературных источников, включая современные каталоги.

Анализ описаний садовых форм показал, что формовое разнообразие ивы проявляется в следующих признаках.

Форма кроны:

плакучая (*S. fcutifolia*, *S. alba*, *S. babylonica*, *S. blanda*, *S. caprea*, *S. matsudana*, *S. purpurea*, *S. sepulcralis*);

пирамидальная (*S. alba*, *S. babylonica*, *S. sepulcralis*);

шаровидная (*S. fragilis*, *S. matsudana*, *S. repens*);

зонтиковидная (*S. matsudana*);

коническая (*S. alba*).

Окраска листа:

желтая (*S. alba*, *S. babylonica*, *S. repens*);

серебристая (*S. alba*, *S. repens*);

бело-пестрая (*S. caprea*);

бело-красно-пестрая (*S. cinerea*, *S. integra*).

Форма листа:

эллиптическая (*S. alba*, *S. caprea*);

спиральнозакрученная (*S. babylonica*, *S. eleagnos*, *S. matsudana*);

крупнолистная (*S. daphnoides*).

Окраска побегов:

желтая (*S. alba*, *S. babylonica*, *S. matsudana*);

красная (*S. alba*, *S. daphnoides*, *S. repens*, *S. tsugaluensis*, *S. viminalis*).

Форма и размер побегов:

спиральнозакрученные (*S. babylonica*, *S. matsudana*, *S. sachalinensis*);

длинные (*S. viminalis*);

сплюснутые (*S. sachalinensis*).

Форма роста:

карликовая (*S. purpurea*);

стелющаяся (*S. lanata*).

Следует отметить, что ива очень вариабельна по форме листовой пластинки. В большинстве случаев такие формы не рассматривались нами, так как они не имеют декоративной ценности.

Анализ направлений формообразования у различных видов в роде *Salix* выявил следующие закономерности:

частое проявление плакучести кроны (восемь видов), желтолиственности (три вида), изменение окраски побегов (семь видов);

полное отсутствие пурпурилистности и рассеченолистных форм;

достаточно редкое (всего у нескольких видов) проявление пестролистности.

Также отмечено, что у пяти видов ивы наблюдается редкое явление – спиральнозакрученные побеги и листья (известное лишь у *Corylus avellana*).

При дальнейшей селекционной работе, учитывая приведенные ниже описания форм рода *Salix*, можно прогнозировать появление определенных форм признаков у тех видов, которые ранее этих признаков не проявляли. И наоборот, маловероятно появление того признака, который ни у одного вида не отмечался. Поэтому вряд ли когда-либо проявится пурпурилистность у какого-либо вида ивы (имеется ввиду устойчивая пурпурная окраска, сохраняющаяся если не весь вегетационный сезон, то хотя бы большую его часть).

Благодаря высокому полиморфизму рода *Salix* и большим возможностям получения новых гибридов методом спонтанной полиплоидии ведется активная работа по получению новых форм. В Украинском научно-исследовательском институте лесного хозяйства и агролесомелиорации были получены гибриды: морщинистолистные розовопобеговые многоярусного типа (с ярусами узких и широких листьев на одном дереве). В этом же институте Н.В. Старовой [4] получены декоративные гибриды *S. alba* × *S. fragilis* – 'Лесная песня', 'Мавка', 'Лукаш', а также гибридные формы: 'Кружевная' – с мелкими узколанцетными игольчатыми листьями и светло-желтыми побегами, 'Олимпийский огонь' – с ярко-алыми побегами, 'Печальная' – с темно-зеленым стволом и побегами и плакучей кроной, 'Факел' – с пирамидальной кроной, серебристыми листьями и красными побегами.

Из новейших зарубежных форм следует упомянуть недавно селектированные в США *S. babylonica*, 'Golden Curls', *S. matsudana* 'Navajo', 'Tortuosa Aurea Pendula', *S. × 'Scarlet Curls'*; в Голландии: *S. alba* 'Barlo', 'Belders', 'Bredevoort', 'Drakenburg', 'Het Goor', 'Lichtenvoorde', 'Liempde', 'Lieveelde', 'Rockanje'; в Канаде: *S. 'Prairie Cascade'*.

В коллекции ГБС РАН имеется семь форм ивы: *S. alba*, 'Sericea', 'Tristis', 'Vitellina Pyramidalis', *S. fragilis* 'Bullata', *S. matsudana* 'Tortuosa', *S. purpurea* 'Gracilis', 'Nana'.

Наблюдения, проведенные в ГБС, показали, что плакучие формы (*S. alba* 'Tristis') недостаточно устойчивы и часто обмерзают. Небольшие, карликовые формы (*S. purpurea* 'Nana') и формы с компактной кроной (*S. fragilis* 'Bullata', *S. purpurea* 'Gracilis') устойчивы в наших условиях и сохраняют свои декоративные качества.

К сожалению, в озеленении Москвы садовые формы ивы почти не используются. По данным Э.И. Якушиной [5], в насаждениях города были выявлены лишь две формы – *S. alba* 'itellina' и *S. fragillis* 'Bullata'. В новых районах юга Москвы автором были обнаружены *S. alba* 'hermesina' и 'Pendula'.

Для дальнейшего расширения ассортимента городских насаждений можно рекомендовать наиболее интересные в декоративном отношении и достаточно устойчивые формы: *S. alba* 'Chermesina', 'Sericea', 'Tristis Resistentia', 'Vitellina', *S. babylonica* 'Babylon', 'Crispa', *S. caprea* 'Pendula', *S. cinerea* 'Tricolor', *S. fragilis* 'Bullata', *S. hastata* 'Ehrhni', *S. matsudana* 'Tortuosa', *S. purpurea* 'Angustifolia', 'Gracilis', 'Nana', *S. repens* 'Golden Dwarf', *S. sachalinensis* 'Sekka', *S. sepulcralis* 'Tristis', *S. × Salamonii*, а также перечисленные выше новейшие формы зарубежной селекции.

И в заключение, рекомендуя эти формы для широкого распространения, необходимо остановиться на агротехнике их выращивания.

Следует помнить, что самым важным фактором их успешного культивирования является свет. Лучшее время укоренения черенков – до распускания листьев (март), время посадки – конец октября и апрель. Для большей декоративности некоторых форм необходимо делать обрезку раз в несколько лет после листопада или до распускания листьев.

Ниже приводим описание 84 садовых форм, относящихся к 26 видам, полученных автором из различных источников. Наибольшим числом представлены *S. alba* (22), *S. babylonica* (11), *S. purpurea* (6), *S. matsudana* (5), *S. viminalis* (5)

S. × acuminata Koch (*S. caprea* × *S. viminalis*) 'Globra' (Kern, 1933). Форма, выращиваемая в ЛОСС. Описание отсутствует.

S. acutifolia Willd.

'Pendulifolia'. Дерево до 6 м высоты и 6 м в диаметре кроны с изящными тонкими поникающими побегами. Листья свисающие, длинно-заостренные, 10–16 см длиной с клиновидным основанием, сверху зеленые, снизу – сизоватые. Встречается в природе. Описана у Н.Ф. Минченко [6] наряду с 'Tatarica'. В чем отличие этих двух форм – неясно.

'Tatarica' (Nas.). Форма с плакучей кроной и тонкими, изящными ярко-красными побегами. Более декоративна, чем вид. Описана у Н.Ф. Минченко и А.И. Колесникова [6].

S. alba L.

'Aurea'. Слаборастущая форма с желтовато-зелеными побегами и желтыми листьями.

'Calva' (G.F. Mey), (*S. coerulea* Sm., *S. 'Coerulea'*, *S. alba* ssp. *coerulea* Rech.). Высокое дерево с ширококонической кроной и восходящими ветвями, направленными косо вверх; побеги на верхушке на солнечной стороне красно-коричневые. Листья ланцетовидные, около 9,5 см длиной, 1,5 см шириной и черешком длиной 7 см, блестящие, зеленые сверху, сероватые снизу, часто с коричневым краем; в начале роста с шелкови-

стым опушением, из-за чего листья кажутся голубоватыми, позже опушение почти полностью исчезает. Завязь часто на ножке. Предположительно, дерево было обнаружено около 1700 г. в Норфолке (Англия). В Англии из древесины этой ивы изготавливали биты для крикета, поэтому ее часто называют 'Cricket-bat Willow'.

'Chermesina' (T. Hartig), (*S. alba britzensis* Spath., var *coccinea*). Дерево конической формы в молодости, с ярко-красными и оранжевыми ветвями, особенно зимой. Обнаружена в Германии около 1840 г. Рекомендуется регулярная обрезка, что позволяет сохранить яркий цвет побегов. Данная садовая форма, как и описанные ниже 'Vitellina' и 'Tristis', являются, по мнению А.К. Скорцова [8], продуктами старинной средне- и южноевропейской селекции. Об их южном происхождении свидетельствует слабая морозостойкость в условиях Подмосковья, а также ритм развития (безостановочный рост в течение всего сезона, развитие трех-четырёх генераций побегов в условиях Москвы).

'Kosterii'. Быстрорастущее дерево с широкопирамидальной кроной и буровато-красными побегами. Культивируется на Украине. Описана у Н.Ф. Минченко [6].

'Ovalis' (Wimm.). Форма с продолговато-эллиптическими листьями.

'Pendula' Форма с плакучей кроной.

'Sericea' (Gaudin), (*F. splendens* Anderss., f. *regalis* Hort., f. *argentea* Wimm.). Изящная форма, но растущая медленнее, чем вид. Глянцеватые листья достаточно плотно опушены серебристо-серыми волосками с обеих сторон. Обнаружена в Германии около 1840 г. В отечественной литературе упоминается под названием *f. splendens* [3, 7]. По данным W.J. Bean [9], менее устойчива, чем вид.

'Tristis' (Gaudin), (*S. alba* var. *vitellina pendula* Rehd., *S. × sepulcralis* 'Chrysocoma', 'Vitellina Pendula', *S. chrysocoma* Dode). Дерево до 20 м высотой с четко выраженным центральным стволом. Ветви с изящными желтыми плакучими побегами. Экземпляры, растущие в Арнольд Арборетуме, не имеют ветвей, опускающихся до земли, но более молодые экземпляры, растущие на плодородной почве около Бостона, имеют ветви, "подметающие землю". Листья желтеют ранней осенью, позже становятся серыми и опадают. Цветки женские. Обнаружена во Франции около 1815 г. Неустойчивая форма, часто страдающая от насекомых и различных болезней. Происхождение неясно: является ли данная форма разновидностью *S. alba* или гибридом *S. alba × S. babylonica* (*S. × sepulcralis*).

'Tristis Resistenta'. Клон, селекционированный в Германии, быстрее растущий и более устойчивый, чем 'Tristis'

'Vitellina' (J. Stokes), (*S. vitellina* L.). Пряморастущее дерево с округлой кроной, с ярко-желтыми побегами, особенно зимой. Листья сизоватые снизу. Селекционирована в Швейцарии около 1671 г. По данным, приведенным в книге "Деревья и кустарники СССР" [3], большое дерево с блестящей желтой листвой, что скорее всего ошибочно.

'Vitellina Britzensis'. Форма с красными побегами. Описана в отечественной литературе [3, 7]. Скорее всего, синоним 'Chermesina'.

'Vitellina Pyramidalis'. Дерево с широкопирамидальной серебристой ажурной кроной. Восходящие побеги ярко-красного цвета, голые, блестящие. Листья серебристо-зеленые, овальноланцетные. Эффективна в любое время года. Культивируется на Украине. Описана у Н.Ф. Минченко [6]. (Неясно, правомерно ли такое название, так как первая его составляющая *vitellina* – форма с ярко-желтыми побегами, но не с ярко-красными).

G. Krussmann [10] описывает некоторые быстрорастущие клоны *S. alba*, селекционированные и широко распространенные в Голландии, рекомендованные для озеленения улиц:

'Barlo' (Geessink, 1968). Женский клон с очень узкой кроной и множеством коротких, плавно поднимающихся, плотнооблиственных коричнево-зеленых побегов. Листья 7–9 см длиной, 1,5 см шириной, светло-зеленые сверху и серо-голубые снизу, опадающие поздно осенью. Черешки до 8 см длиной, коричнево-зеленые.

'Belders' (1967). Мужской клон с узкой кроной, иногда с изогнутым стволом. Молодые побеги зеленые на верхушке. Угол ветвления около 60°. Листья до 11,5 см длиной и 1,5 см шириной, черешок около 10 мм длиной, красноватый. Листовые почки летом с четкими зелеными пятнами у основания.

'Redevoort' (Geessink, 1968). Женский клон с узкой кроной и достаточно короткими плавно поднимающимися ветвями. Стебель прямой, побеги темно-зеленые. Листья 11–13 см длиной, 2,5 см шириной, зеленые сверху, серо-голубые снизу; черешок 1 см длиной, красно-коричневый с железкой 4 мм длиной.

'Drakenburg' (Staatsbosbeheer). Женский клон с достаточно широкой конической кроной, прямым стволом, углом ветвления 70–80°. Молодые побеги зеленые, на верхушке коричневатые. Почки красно-коричневые. Листья до 12 см длиной и 1,5 см шириной; черешок 7 мм длиной; прилистник до 9 мм длиной и 1 мм шириной. В культуре с 1955 г.

'Het Goor' (Geessink, 1968). Мужской клон с прямым стволом, широкоовальной кроной. Побеги оливково-зеленые до коричневых. Листья 7,5–9 см длиной, 1,5 см шириной, светло-зеленые сверху и голубовато-зеленые снизу; черешок 7–8 мм длиной, светло-зеленый, местами красный. Листья опадают поздно.

'Lichtenvoorde' (Geessink, 1968). Мужской клон с прямым стволом, очень узкой цилиндрической кроной, достаточно короткими ветвями, поднимающимися, но на верхушках плакучими. Побеги глянцевые, зеленые. Листья 8–10 см длиной, 1,5 см шириной, зеленые сверху, голубовато-зеленые снизу; черешок 11 мм длиной, светло-зеленый. Листья опадают поздно.

'Liempde' (H.C. van Vleuten). Мужской клон с прямым стволом и узкоконической кроной. Угол ветвления около 50°. Молодые побеги красные на верхушке. Листья 9–11 мм длиной, красные; прилистники 3–5 мм длиной. Очень часто встречается в культуре в Голландии.

'Lievelede' (Geessink, 1968). Мужской клон с конической кроной: угол ветвления около 45°. Побеги обычно серо-коричневые с крупными почками. Длина листа почти в 6–7 раз превышает ширину листа, опадают поздно.

'Rockanje' (Sipkes, 1950). Женский клон. Молодые побеги коричнево-зеленые, на верхушке красные. Угол ветвления около 60°. Листья 9–10,5 см длиной, 1,5 см шириной, зеленые сверху, серо-зеленые снизу. Черешок 9 мм длиной, светло-зеленый, местами красный; прилистник 4 мм длиной. Этот клон довольно устойчив к сильным ветрам.

S. babylonica L.

'Aurea'. Форма с золотисто-желтыми ветвями. Описана у L.H. Bailey [11].

'Babylon'. Женский клон, широко распространенный в Европе и восточной части США, как *S. babylonica*. Дерево высотой около 1% м с длинными плакучими ветвями. Ветви коричневые (не желтые), неопушенные. Листья ланцетовидные до линейно-ланцетовидных, 8–16 см длиной, длинно-заостренные, с клиновидным основанием и мелкопильчатый краем. Женские сережки изогнутые, до 2 см длиной. Типичным представителем этой формы считается дерево, растущее в Национальном Арборетуме США.

'Crispa' (*S. annularis*; f. *annularis* Aschers), 'Ringleaf' (H.P. Kelsey, W.A. Dayton, 1942). Медленнорастущая форма с плакучими ветвями и спирально закрученными в кольцо листьями. Очень декоративная форма. Предположительно, происходит из Бельгии около 1827 г. По А.И. Колесникову [7], форма с кольцеобразным (крутоспиральным) расположением листьев на ветвях.

'Dolorosa'. Возможно, синоним *S. × blanda*.

'Golden Curls' (Girard Nurs., Огайо, 1976), *S. tortuosa aurea pendula*. Форма с золотистой, плакучей кроной, скрученными ветвями и курчавыми листьями. Селектирована в 1976 г. в США. Подробно описана у W. Wandell [12]. По данным F.S. Santamour [2], форма с золотистыми листьями.

'Lavallei'. Мужской клон *S. babylonica*. Ветви менее плакучие, чем у женского клона 'Babylon'. Возможно, этот же клон культивируется в Японии под названием *S. babylonica* var. *lavallei* f. *seiko* Kimura.

'Napoleon'. Согласно W.J. Bean [9], эта ива была посажена на надгробье Наполеона на о-ве Св. Елены. Продавали ее различные питомники под названием ива Наполеона. Являлись ли все растения, известные под этим названием, представителями одного клона, неизвестно. Описание не найдено. По мнению G. Krusmann [10], ива Наполеона (*S. napoleonis* Schultz.) является синонимом 'Crispa', по мнению F.S. Santamour [2], – синонимом 'Babylon'.

'Amulis Aureis'. Форма с желтыми ветвями. Возможно, не отличается от 'Aurea'. Описана у L.H. Bailey [11].

'Sacramento' (Krusmann). Малоизвестный клон с крупными листьями и менее выраженными, чем у вида, плакучими ветвями. В гербарии Национального Арборетума США хранится образец, собранный в 1955 г. в Аргентине от женского экземпляра, названного *S. babylonica* var. *sacramenta*, ранее полученного из Швейцарии.

S. blanda Anderss.

'Niobe'. Форма неизвестного происхождения. Названа в честь героини из греческой мифологии. Часто путается с *S. alba* 'Tristis'. Дерево с широкой округлой кроной, плакучими ветвями, тускло-зелеными или коричневыми, хрупкими у основания. Данное название объединяет несколько клонов.

'Wisconsin'. Предположительно, синоним *S. blanda*.

S. caprea L.

'Pendula' (var. *pendula* Lang.). Слабее растущая, чем вид, форма, густо обветвленная. Ветви достаточно жесткие, изгибающиеся в короткие дуги. Сережки размером с большой палец с золотистыми тычинками, очень красивы ранней весной. В культуре в Европе с 1835 г. Известны только мужские экземпляры. А.И. Колесников [7] описывает 'Pendula' как весьма эффектную карликовую форму, обычно прививаемую на высокоом штамбе *S. caprea*, используется как солитер на газоне в северных парках.

'Variegata' (var. *variegata* Weston). Форма с бело-пестрыми листьями.

В отечественной литературе [3, 7] описаны также менее интересные в декоративном отношении формы с различной формой листа:

f. *elliptica* – с эллиптическими листьями;

f. *obovata-oblonga* – с продолговато-ланцетными листьями;

f. *orbiculata* – с широкоовальными листьями;

f. *rotundata* – с округлыми листьями.

S. cinerea L.

'Tricolor' (*S. caprea tricolor* Hort.). По данным Krusmann [10], медленнорастущая форма с маленькими листьями с белыми, красными и зелеными пятнами. Женский клон. Происходит из Германии около 1772 г. По данным W.J. Bean [9], форма с желтыми и белыми пятнами на листьях.

'Variegata'. Листья желто- и бело-пестрые, местами с красными пятнами. Описана у L.H. Bailey [11]. Скорее всего, синоним 'Tricolor'.

S. daphnoides Vill.

'Latifolia' (1864), (*S. daphnoides aglaia* Schneid.). Быстрорастущая форма со слегка покрытыми белым налетом ветвями. Листья больше и шире, чем у вида, в молодости опушенные.

'Ruberrima' (*S. pulcra* 'Ruberrima'). Форма до 8 м высотой с очень длинными, блестящими красными побегами. Сережки красноватые.

S. dasyclados Wimm.

'*Angustifolia*' (Kern, 1933). Форма, выращиваемая в ЛОСС. Описание не найдено.

S. elaeagnos Scop.

'*Angustifolia*' (f. *lavandulifolia* Koch, var. *rosmarinifolia* Hort.). Кустарник до 3 м высотой. Листья до 10 см длиной и всего лишь 3–5 мм шириной, закрученные. Обнаружена во Франции в 1806 г.

S. fragilis L.

'*Americana*' (Spath, 1929). Форма, выращиваемая в ЛОСС. Описание не найдено.

'*Bullata*' (Spath), (f. *sphaerica* Hryniewicki and Kobendza, var. *capitata* Snarskis.). Компактный кустарник шаровидной формы с коротким стволом и густо расположенными короткими побегами. Старые экземпляры до 6 м высотой и 9 м шириной. Происходит из Швеции около 1785 г.

'*Repandens*'. Название встречается у L.H. Bailey [11] без описания.

S. hastata L.

'*Wehrhahnii*' (Bonstedt), (*S. wehrhahnii*). Форма с толстыми ветвями до 1,5 м высотой. Листья 3–6 см длиной, овально-округлые, короткозаостренные, в начале роста с обеих сторон плотно опушенные, позже голые и зеленые снизу, с сетчатым жилкованием. Сережки очень плотные, светло-желтые, известны только мужские экземпляры. По данным G. Krusmann [10], факт обнаружения формы в Швеции в 1930 г. сомнителен. Скорее всего происходит из Скандинавии.

S. integra Thund.

'*Nakura Nishiki*'. Форма с розово-пестрыми листьями. Данная форма имеется в Саласпилском ботаническом саду (Латвия). Описание в литературе не найдено.

S. lanata L.

'*Stuartii*'. Возможно, гибрид *S. lanata* × *S. lapponum*. Более стелющаяся форма, чем вид. Листья более удлиненные, с плотным белым опушением. Сережки темно-желтые. Обнаружены в горах Шотландии до 1912 г. Чарльзом Стюартом.

S. matsudana Koidz

'*Navajo*'. Очень устойчивая форма с округлой кроной, способная расти на самых разнообразных почвах, включая пустынные. Впервые описание было встречено в каталоге F. Schmidt and Sun Nursery (1993).

'*Pendula*' (1908). Ветви плакучие. В основании сережек четыре-пять маленьких цельных цветочка. Возможно, синоним *S. babylonica* 'Pendula'.

'*Tortuosa*' (A. Rehder, 1925) ['*Contorted*' (H.P. Kelsey, W.A. Dayton, 1942), '*Corkscrew*', '*Dragon's Claw*']. Ветви и листья скрученные, напоминают растянутую пружину. Женский клон. Лучше всего выглядит при высокой обрезке. В Китае известен под названием '*Lung Chao Liu*'. Очень эффектная форма, особенно после опадения при посадке около воды. Используется для зимних букетов. Засухоустойчива [13]. По данным W. Wandell [12], чувствительна к болезням.

'*Tortuosa Aurea Pendula*' (*S.* × *erythro flexuosa* Ral.). Гибрид *S. alba* '*Trisstis*' × *S. matsudana* '*Tortuosa*'. Маленькое деревце, схожее с *S. matsudana* '*Tortuosa*', но с ветвями широкоизогнутыми и скрученными и с золотисто-желтой или оранжевой корой. Листья удлиненно-ланцетовидные, также кудреватые и закрученные. Обнаружена в 1971 г. в

Аргентине, откуда была привнесена в культуру в Beardslee Nursery (Огайо) в 1972 г. Очень эффектная форма.

'Mbraculifera' (1960) ['Umbrella' (H.P. Kelsey, W.A. Dayton, (1942)]. Крона плоско-шаровидная или зонтиковидная. Часто встречается в Китае под названием 'Map T'OW Liu'. Пол неизвестен. Образец, растущий в Национальном Арборетуме США, женский.

S. nigra Marshall

'Falcata'. Разновидность, описанная у W.J. Bean [9], с искривленными серповидными листьями 0,4–0,6 см длиной, зелеными с обеих сторон.

S. pentandra L.

'Laurifolia' (Romen, 1925). Форма, выращиваемая в ЛОСС. Описание не найдено.

S. purpurea L.

'Angustifolia'. Кустарник до 4 м с сизовато-голубоватой ажурной кроной и очень тонкими зеленовато-оливковыми побегами и линейными длинно-заостренными листьями 7–12 см длины и 0,6–0,8 см ширины, сохраняющимися на побегах до конца октября. Годичный прирост до 2 м. Описание этой формы встречено у Н.Ф. Минченко [6], по данным которой, это самая декоративная форма ивы пурпурной. Найдена в 1924 г. около Полтавы. Засухоустойчива, зимостойка, светолюбива, нетребовательна к плодородию почвы.

'Busulukensis' (Sylv., 1954, osqua). Форма, выращиваемая в ЛОСС. Описание не найдено.

'Gracilis' (var. uralensis Spath, var. nana Diech). Форма 1,5–2 м высотой, с округлой густой кроной, изящными ветвями 2–3 мм в диаметре и узкими листьями 2–5 см длины и 0,4–1 см ширины. Цветки женские. Обнаружена около 1900 г. Используется для создания небольших изгородей. Засухоустойчива и светолюбива.

'Nana' ('Arctic'). Компактная карликовая форма с изящной листвой голубовато-зеленого цвета, очень декоративна и в зимнее время. Используется для изгородей. Устойчива в северных областях. Переносит сильную засоленность почвы, в связи с чем рекомендуется для посадки вдоль дорог.

'Pendula' (S. purpurea scharfendergensis Bolle, S. americana pendula De Vos, S. nigra pendula). Ветви очень тонкие, плакучие. Обнаружена около 1830 г. Прививается на штамб S. praeca.

'Pyramidalis' (Kem, 1933). Форма, выращиваемая в ЛОСС как S. purpurea var. pyramidalis.

В.Н. Сукачев выделил из S. purpurea, произрастающей в Бузулукском бору, ценный для производства сорт Бузпур-1 с линейно-ланцетными листьями и очень длинными, тонкими прутьями, достигающими длины 2,5 м [7].

S. repens L.

'Golden Dwarf'. Форма с поднимающимися красно-коричневыми побегами и золотистыми листьями. Была обнаружена во Франции. Культивируется в США.

'Nitida'. Форма с серебристо-зелеными листьями 1,2–1,5 м высотой и до 2,5 м в диаметре.

S. sachalinensis F. Schmidt

'Sekeea' [S. 'Setsuka' f. ligulata Kimura, 'Dzyariu-yanagi', f. ligulata Kimura, 'zyariuyanagi', 'Sekko']. Очень причудливая кустарниковая форма с листьями 5–10 см длиной и 1–2 см шириной, блестящими, зелеными сверху и серебристыми снизу. Серебристые

сережки, появляющиеся весной до распускания листьев, до 5 см длиной. Побеги с большим количеством сережек на концах ветвей сплющены до 5 см шириной, часто скрученные. Известны только мужские экземпляры. Часто встречается в природе. Очень популярна в Японии, где известна под названием "ива дракона". В Европу интродуцировал Жапрек (Голландия) в 1950 г. Очень эффектна при использовании в цветочных аранжировках.

S. × sepulcralis Simonkai

'Tristis'. Форма с длинными плакучими ветвями, часто касающимися земли. Одна из лучших плакучих ив. Часто продается под ошибочным названием *S. alba* 'Tristis'. Является гибридом *S. alba* × *S. babylonica*.

S. tenuifolia Turcz.

'Kjachten' (Сукачев). Форма, выведенная Сукачевым из черенков, взятых из-под Усть-Кяхты (Южное Забайкалье). Декоративна формой куста, достигающего 3 м, узкими листьями 4–6 см длины и 3–5 мм ширины и цветом темно-зеленых побегов с пурпурным оттенком. Описание встречено у Б.Н. Видяева [14]. Культивируется в Казахстане.

Также В.Н. Сукачевым выведено несколько сортов с высокими техническими качествами прута [7], но декоративной ценности они не имеют.

S. triandra L.

'Viridis' (Spenn.) (var. *concolor*). Форма с листьями темно-зелеными сверху и зелеными снизу. Как декоративная форма описана А.И. Колесниковым [7].

'Glaucophylla' (Ser.) (f. *discolor*). Форма с листьями темно-зелеными сверху и беловато-сизыми снизу. Как декоративная форма описана А.И. Колесниковым [7].

S. tsugaluensis Koidz. (S. untegra × S. vulpina).

'Ginme'. Побеги текущего года красноватого цвета. Сережки красивого серебристого цвета. Известны только женские экземпляры. Форма селектирована в Японии. Культивируется в Голландии (Boskoop) под названием *S. 'Ginme'* с 1950 г.

S. viminalis L.

'Chikoana' (Chibini, 1932). Форма, выращиваемая в ЛОСС. Описание не найдено.

'Cinnamomea'. Очень старая садовая форма с длинными красно-коричневыми ветвями.

'Gigantea'. Форма с очень длинными ветвями – до 4 м.

'Obensis' (Sylv., 1954). Форма, выращиваемая в ЛОСС как *S. rossica* 'Obensis'. Описание не найдено.

'Regalis'. Форма с ежегодным приростом до 3 м. Широко известна в культуре еще до 1887 г.

В.Н. Сукачев вывел путем отбора и гибридизации весьма ценные для хозяйства формы, некоторые из них весьма декоративны. Особенно эффектна Илькин-7 [7].

Гибриды

S. × 'Basfordiana' (*S. fragilis* var. *basfordiana* Bean, *S. basfordiana* Salter, *S. sanguinea* Scaling). Форма гибридного происхождения, одним из родителей которой является *S. tubens*. Достаточно высокое дерево с молодыми побегами оранжево-красного цвета зимой. Листья ланцетовидные, 10–15 см длиной и 1,5–2 см шириной, длинно-заостренные, пильчатые. Сережки появляются одновременно с распусканием листьев, 5–10 см

длиной, плакучие. Обнаружена в Англии около 1863 г., где широко распространена в настоящее время.

S. × 'Raijie Cascade'. Форма с плакучей кроной, золотистым стволом и очень блестящими плотными листьями. Устойчива в северных областях. Селектирована в Минтобе (Канада) (Morden Research Station) в 1981 г. Гибрид S. pentandra × S. alba. Описание встречено у W. Wandell [12].

S. × 'Scarlet Curls'. Быстрорастущее дерево со скрученными золотистыми ветвями и алым стволом. Цвет коры становится ярче и интенсивнее после мороза. Селектирована в США (Lake County Nursery). Описание встречено у W. Wandell [12].

S. × 'Salamonii' (S. Salamonii Carriere, S. × sepulcralis Simonkai, S. babylonica 'Sepulcralis'). Гибрид S. Babylonica × S. alba. Молодые растения развивают красивую пирамидальную крону, и только концы веточек плакучие. Известны только женские растения. По данным А.К. Скворцова [8], обладает почти такой же морозостойкостью, как S. blanda или S. alba 'Vitellina', но по декоративности почти не уступает S. babylonica.

Также известно много гибридов ивы, искусственно полученных В.Н. Сукачевым для промышленности. Они отличаются по скорости роста, качеству прута и высокой урожайности (до 8–12 т сырого однолетнего прута на 1 га): S. dahurica × S. rossica, S. rossica × S. chilkoana, S. viminalis × S. acutifolia и многие другие [7].

В данной работе эти гибриды мы не рассматриваем из-за отсутствия у них декоративных качеств.

ЛИТЕРАТУРА

1. Кулагин А.Ю. К вопросу об использовании быстрорастущих пород в озеленении промышленных центров // Интродукция, акклиматизация, охрана и использование растений: Межвуз. сб. Куйбышев: Изд-во Куйбышев. ун-та, 1986. С. 59–65.
2. Santamour F.S., McArdle A.J. Cultivars of Salix babylonica and other Weeping Willows // J. Arboricult. 1988. Vol. 14, N 7. P. 180–184.
3. Деревья и кустарники СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1951. Т. 2. 661 с.
4. Старова Н.В. Новые декоративные гибриды ив и тополей для ландшафтных насаждений // VIII Дендрол. конгр. соц. стран. Тбилиси: Мецниереба, 1982. С. 140.
5. Якушина Э.И. Древесные растения в озеленении Москвы. М.: Наука, 1982. 160 с.
6. Минченко Н.Ф. Декоративные формы некоторых видов рода перспективных для использования в зеленом строительстве // Интродукция и акклиматизация деревьев и кустарников, выращивание новых сортов. Киев: Наук. думка, 1989. С. 58–64.
7. Колесников А.И. Декоративная дендрология. М.: Лесн. пром-сть, 1974. 704 с.
8. Скворцов А.К. Ивы СССР. М.: Наука, 1968. 262 с.
9. Bean W.J. Trees and shrubs hardy in the British Isles. L.: Murray, 1951. 664 p.
10. Krussmann G. Manual of cultivated broad-leaved trees and shrubs. L.: Batsford, 1976.
11. Bailey L.H. Hortus third. N.Y.; L., 1978.
12. Wandell Willet N. Handbook of landscape tree cultivars. Wash. (D.C.): Horticult. Res. Inst. Foundation, 1989. 318 p.
13. Карликовая ива в озеленении // Цветоводство. 1972. № 2. С. 30.
14. Виднев Б.Н. Тополя и ивы для озеленения // Озеленение сельских населенных пунктов. Алма-Ата: КазНИИИЛХА, 1973. С. 27–31.

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

Поступила в редакцию 18.09.97

SUMMARY

Kuzovkina Ju.A. Cultivars of the genus Salix

The descriptions of more than 40 cultivars of willow are presented. Their peculiarities, decorative features, form of crown, perspectives for using in horticulture have been shown.

ДОРАЩИВАНИЕ УКОРЕНЕННЫХ ЧЕРЕНКОВ СОРТОВОЙ СИРЕНИ

М.Т. Кръстев, И.Б. Окунева

Одной из проблем при размножении сортовой сирени черенкованием является длительное доращивание укорененных черенков до размеров стандартных саженцев. Согласно общепринятой схеме выращивания посадочный материал сирени содержит два года на пикировочных грядах, после чего высаживают в школу, где растения находятся еще в течение двух лет [1-4]. До тех пор, пока корни не распространятся достаточно глубоко в почву, прирост побегов бывает небольшим [5], что затрудняет уход за корнесобственными саженцами сирени и делает невыгодным их промышленное разведение. В связи с этим мы поставили цель – выявить наиболее перспективный способ выращивания укорененных черенков сортовой сирени в первый год после их укоренения.

В Главном ботаническом саду РАН на пяти сортах сирени (Katherine Havemeuer, Красавица Москвы, Мечта, Надежда, Анна Nickels) проводили изучение комплексного воздействия различных способов выращивания укорененных черенков на их рост и развитие в первый год вегетации. В опыте было три варианта условий выращивания: I – в парнике на месте укоренения; II – на грядах открытого грунта; III – в 12-сантиметровых пластмассовых контейнерах, прикопанных в песке в открытом грунте. Повторность трехкратная, в каждой по пять черенков всех взятых в опыт сортов. Почвенная смесь в парниках, на грядах и в контейнерах была составлена из песка, торфа, растительной и дерновой земли в соотношении 1:1:1:1. В конце вегетационного периода измеряли общую длину годичного прироста черенков. Для оценки достоверности полученных результатов экспериментальные данные обрабатывали статистическим методом двухфакторного дисперсионного анализа [6].

В результате проведенных исследований было установлено, что существует связь между способом выращивания укорененных черенков и их ростом и развитием. Сравнение средних результатов по вариантам опыта показывает, что наибольшее значение среднего прироста (43,0 см) отмечено у черенков, выращенных в парнике; на втором месте черенки, выращенные традиционным способом – на грядах открытого грунта (средняя длина прироста 21,8 см), и последнее место занимают черенки, выращенные в контейнерах, с наименьшим приростом – всего 4,9 см (табл. 1). Отмеченная закономерность сохраняется независимо от сортовой принадлежности черенков. Самая большая длина годичного прироста для всех изученных пяти сортов сирени зафиксирована у растений, выращенных в открытых холодных парниках. При этом самый низкий результат, полученный для сорта Katherine Havemeuer (34,5 см), на 7,5 см превышает самый высокий результат (27,0 см), полученный при выращивании черенков на грядах для 'Анна Nickels'. В варианте с выращиванием черенков в контейнерах наибольший прирост – 6,7 см – зафиксирован у черенков 'Анна Nickels', а самый маленький – 2,8 см – у 'Надежды'.

Хотя в среднем у черенков разных сортов наблюдаются некоторые небольшие различия в длине прироста (максимально 8,2 см), тем не менее статистическая обработка экспериментальных данных показала, что эти различия не являются результатом сортовых особенностей, а, скорее всего, результатом воздействия некоторых факторов, не учтенных в данном опыте. Косвенным подтверждением этому выводу служит незначительный процент доли влияния сортовых особенностей (3,6%) из общего влияния факторов, от которых зависит величина годичного прироста (табл. 2). Статистическая обработка подтвердила достоверность выявленных различий в длине прироста

Таблица 1

*Длина годовичного прироста (в см) укоренённых черенков сортовой сирени
в зависимости от условий выращивания*

Сорт	Число укорененных черенков	Способ выращивания			Среднее
		в парнике	на грядах	в контейнерах	
Katherine Havemeyer	15	34,5	19,1	4,6	19,4
Красавица Москвы	15	43,2	17,9	5,3	22,1
Мечта	15	48,9	23,6	5,3	25,9
Надежда	15	39,3	21,4	2,8	21,2
Анна Nickels	15	49,1	27,0	6,7	27,6
<i>Среднее</i>	15	43,0	21,8	4,9	23,2

Таблица 2

*Дисперсионный анализ влияния сортовых особенностей (фактор 1)
и способа выращивания укоренённых черенков сирени (фактор 2)
на длину годовичного прироста*

Варьирование данных	Сумма квадратов отклонений	Степень свободы ν	Дисперсия σ^2	Критерий Фишера		Доля влияния, %
				F	F'(p1 = 0,95)	
Общее	3856,10	14	275,44			100
По градациям фактора 1	139,60	4	34,9	3,52	3,84	3,6
По градациям фактора 2	3637,15	2	1818,57	183,69	4,46	94,3
Остаточное	79,35	8	9,9			2,1

ста у черенков сирени в зависимости от способа выращивания. На долю этого фактора приходится 94,3% от общего влияния всех факторов на рост и развитие черенков в первый год выращивания.

Таким образом, можно заключить, что величина прироста укорененных черенков сортовой сирени в основном зависит от способа выращивания. Для сортовой сирени наиболее перспективным является двухлетнее содержание черенков в парниках на месте укоренения. При таких условиях происходит, по-видимому, не только наиболее сильное развитие надземной части черенков, но и более активное накопление корневой массы. Выращивание укорененных черенков традиционным способом – на грядах открытого грунта – приводит к замедлению их роста и развития. Наименее перспективным в наших исследованиях оказался способ выращивания укорененных черенков в контейнерах. Практически без каких-либо дополнительных агротехнических мероприятий (таких, как частые подкормки полным набором макро- и микроэлементов, как корневые, так и внекорневые, обработка регуляторами роста и т.д.) наблюдается полное или частичное угнетение роста у пересаженных в контейнеры укорененных черенков.

ЛИТЕРАТУРА

1. Белорусец Е.Ш., Горб В.К. Сирень. Киев: Урожай, 1990. 176 с.
2. Былов В.Н., Штанько И.И., Михайлов Н.Л. Сирень: Краткие итоги интродукции. М.: Наука, 1974. 120 с.
3. Рубаник В.Г., Мельник А.Ф., Паршина З.И. Сирень. Алма-Ата: Кайнар, 1977. 104 с.
4. Тарасенко М.Т. Зеленое черенкование садовых и лесных культур. М.: МСХА, 1991. 272 с.
5. Вехов Н.К. Сирени. М.: Изд-во МКХ РСФСР, 1953. 152 с.
6. Зайцев Г.Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М.: Наука, 1984. 424 с.

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

Поступила в редакцию 13.10.97

SUMMARY

Krstev M.T., Okuneva I.B. Growing of rooted cuttings of lilac cultivars

The rooted cuttings of five lilac (*Syringa vulgaris* L.) cultivars were studied during the first year of vegetation under different conditions in the Main Botanic Garden RAS. The way of cultivation was determined to effect on shoot increase in length. The best results were obtained under glass: mean length of annual shoots was 43,0 cm. Under cultivation in beds this index was equal to 21,8 cm. The cultivation in containers was proved to depress the growth of cuttings: mean increase of shoots in length was 4,9 cm.

ЗАЩИТА РАСТЕНИЙ

УДК 632.38:633.7

ВЛИЯНИЕ СИНЕГО СВЕТА НА РЕПРОДУКЦИЮ ВТМ В ЛИСТОВЫХ ВЫРЕЗКАХ NICOTIANA TABACUM

В.И. Шатило, Н.Н. Балашова

Известно, что устойчивость растений к вирусной инфекции можно индуцировать обработкой полианионами. Показана активность полиакриловой кислоты против ряда фитопатогенных вирусов: ВТМ, Х и У вирусов картофеля, вирусов огуречной мозаики, крапчатости красного клевера, мозаики вигны, карликовости табака, курчавости листьев горца птичьего [1]. Найдены и другие полианионы, обладающие свойством вызывать противовирусную устойчивость – малеиновый ангидрид, малеиновая кислота, стеаринмалеиновый ангидрид, поливинилпирролидон [1, 2].

Представляют интерес сообщения некоторых авторов о возможности индуцировать устойчивость к вирусам обработкой экзогенными регуляторами роста, а именно этиленом, цитокининами: кинетином и 6-БАП [3–5]. Установлено, что в некоторых случаях противовирусная устойчивость связана с синтезом патогенезозависимых белков (PR-белков) [6, 7]. Физиологически активные вещества способны индуцировать синтез PR-белков. Их появление зарегистрировано при действии цитокининов (бензиладенина, кинетина), ауксинов 2,4-Д и ИУК, а также полиакриловой кислоты и салициловой кислоты, которая и сама может функционировать как эндогенный трансдуктор, вызывающий устойчивость [8–11].

Синий свет (СС) регулирует многие физиологические процессы и реакции. Среди них фототропизм, фототаксис, ориентация хлоропластов, фотоморфогенетические явления, индукция синтеза белков и регуляция активности ферментов и т.д. Что касается непосредственного влияния СС на вирусный патогенез, то об этом в литературе удалось обнаружить только данные С.С. Шаина [цит. по 12], который показал, что облучение СС в течение 20 сут перед посадкой картофеля снижало процент растений, имеющих симптомы вирусных заболеваний до 11% у сорта Лорх и до 30% у сорта Берлихинген против 40% в контроле (в темноте).

СС поглощается специфическими фоторецепторами криптохромами и фитохромами. Криптохромы – это группа веществ, в которую предположительно входят производные флавинов и каротиноидов [13, 14]. Флавины поглощают свет в видимой части спектра с максимумом около 450 нм. Что касается фитохромов, то они, помимо поглощения света в красной и дальней красной областях, воспринимают также СС [15].

К быстрым реакциям растительной клетки на спектральный свет относится изменение свойства мембран. Благодаря наличию в плазмалемме флавопротеин-цитохромного комплекса как фоторецептора и участника электронтранспортной цепи, плазмалемма способна поглощать СС [16]. Н. Дазе и др. [17] считают, что локализованный в

плазмалемме рецептор СС флавопротеин участвует в системе фоторегуляции окислительно-восстановительных процессов и мембранного потенциала.

СС может изменять активность ряда ферментов в клетке, в частности, как показано Г.М. Новиковой и др. [18], увеличивать активность каталазы пероксисом. В результате фотоактивации СС ферментов растительных микротелец (глиоксиссом и пероксиссом) они становятся важным звеном светозависимых окислительных процессов в клетке.

Природа множества процессов, связывающих первичные реакции фоторецепторов с метаболическими явлениями, очень сложна и в большинстве случаев неясна. Однако накоплены экспериментальные данные, указывающие на то, что под воздействием света изменяется баланс эндогенных гормонов и, следовательно, изменяются регуляторные процессы. Начиная с открытия фитохрома, действие этого фоторецептора связывают с функциями фитогормонов [19]. К быстрым реакциям на монохроматический свет относят изменения, обусловленные взаимопревращением свободных и связанных форм фитогормонов, а не синтез их *de novo*. И.Н. Головацкой [20] показано, что облучение листьев фасоли СС снижало содержание свободной ИУК, не изменяло содержание и активность этого гормона в листьях овса и активизировало ГА₄₋₇ у обоих видов. Следовательно, реакция на спектральный свет определенным образом генетически детерминирована.

Медленные эффекты спектрального света связаны с фотозависимым синтезом ауксинов и гиббереллинов [21]. Представляют интерес исследования Р.А. Карначук [22], которая показала изменение спектра и активности эндогенных гиббереллинов, ИУК и АБК под влиянием различного монохроматического света.

Фоторегуляторная экспрессия генов также относится к медленным реакциям на спектральный свет. Она включает изменение под действием света транскрипции и трансляции ядерных, хлоропластных и митохондриальных генов, о чем в литературе есть довольно много сообщений [16, 23].

Генетическая и гормональная системы являются наиболее интегральными в регуляции жизнедеятельности растений. Вместе с механизмами быстрого ответа они формируют реакции растения на монохроматический свет.

Мы руководствовались рабочей гипотезой о том, что плеiotропные действия спектрального света будут затрагивать те или иные стороны механизмов активной защиты растения от вирусной инфекции. В связи с этим мы поставили задачу зарегистрировать возможный эффект СС на репродукцию ВТМ в листовых вырезках *Nicotiana tabacum*. Такая патосистема была выбрана из-за изученности объектов и большого числа литературных данных, в том числе и по вопросам устойчивости и иммунитета.

Эксперимент проводили на *N. tabacum* – системном хозяине ВТМ. Использовали вырезки размером 2,5 × 4,0 см. Проводили механическую инокуляцию гомогенатом листа системно инфицированного табака, который был получен растиранием с дистиллированной водой в соотношении 1:5 (г мл). Место инокуляции размером 1 × 1 см сразу после натирания облучали СС ($\lambda = 450$ нм) в течение 5 мин. В качестве источника СС использовали фотометр КФК-3Ц с галогенной лампой КГМ 12–10, в котором монохроматический свет выделялся с помощью дифракционной решетки. Интенсивность света – 0,84 × 10¹³ квант/см² · с. Контроль – белый свет (без облучения). Зараженные вырезки экспонировали во влажной камере в чашках Петри в течение 4 сут. Каждые сутки после инокуляции отбирали образцы – высежки из листа для иммуноферментного анализа (ИФА). Эксперимент проводили в девяти повторностях.

Анализ полученных данных показывает, что облучение СС заметно снижает накопление вирусного антигена в первые сутки после инокуляции (см. таблицу). В литературе есть сведения, что СС, поглощаемый плазмалеммой, вызывает изменение мембранного потенциала [17]. Возможно, это затрудняет присоединение и дальнейшее по-

*Динамика накопления антигена ВТМ под воздействием СС
в листовых вырезках Nicotiana tabacum (оптическое поглощение)*

Вариант	Продолжительность инкубации, сут			
	1	2	3	4
СС	0,057 ± 0,016*	0,114 ± 0,057	0,178 ± 0,067	0,149 ± 0,089
Контроль	0,137 ± 0,084	0,161 ± 0,087	0,154 ± 0,110	0,210 ± 0,104

* Среднее значение со стандартным отклонением.

глощение частиц ВТМ с суммарным отрицательным поверхностным зарядом подобно тому, как это происходит в присутствии полианионов в среде. Белки с молекулярной массой 183 и 126 кД, кодируемые РНК ВТМ, по-видимому, обладают репликазной активностью [24]. Вероятно, СС блокирует осуществляемый с помощью репликаз синтез вирусных РНК или их трансляцию, что, в свою очередь, приводит к подавлению образования структурного белка.

Как отмечалось выше, СС является регулятором светозависимых окислительных процессов в клетке. С другой стороны, есть сообщения о том, что резистентность к ВТМ сопровождается активацией пероксидазы [25].

Показана определенная роль фитогормонов в реализации механизмов устойчивости растений к вирусам. Так, установлено, что экзогенный этилен, кинетин, 2,4-Д и ИУК способны индуцировать синтез PR белков [8, 3, 4].

Таким образом, мы можем предположить, что облучение СС низкой интенсивности может быть регулирующим фактором, способствующим высвобождению определенных фитогормонов из связанных форм и переходу их в активное состояние, что в нашем случае может являться гипотетическим механизмом активной противовирусной защиты.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Schuster G. Outline of the current status of the development of fully synthetic antiphytoviral substances and their prospective practical applications // *Zesz. Probl. Postep. Nauk Pol.* 1983. Vol. 291. P. 275–289.
2. Коваленко А.Г., Жмурко Л.И., Трухманова Л.В. и др. Действие синтетических поликарбоксилатов на заражение ВТМ сверхчувствительных растений-хозяев // *Intern. Congr. Phytopathol.* 1982. Vol. 6, N 1. P. 1–51.
3. Spigel S., Stein A. Changes in polyribosomes following injection of a resistance inducing synthetic polyanion into tobacco leaves // *Active defence mechanisms of plants.* N.Y.; L., 1982. P. 355–356.
4. Milo G., Srivastava S. Effect of cytokinins on tobacco mosaic virus production in local-lesion and systemic hosts // *Virology.* 1969. Vol. 38, N 1. P. 26–31.
5. Aldwinckle H.S. Stimulation and inhibition of plant virus replication in vivo by 6-benzylaminopurine // *Ibid.* 1975. Vol. 66, N 1. P. 341–345.
6. Kassanis B. Some speculations on the nature of the natural defence mechanism of plants against virus infection // *Phytopathol. Ztschr.* 1981. Vol. 102, N 3/4. P. 277–291.
7. Redolfi P. Occurrence of pathogenesis-related (b) and similar protein in different plant species // *Netherl. J. Plant Pathol.* 1983. N 6. P. 245–254.
8. Van Loon L. The induction of pathogenesis-related proteins by pathogens and specific chemicals // *Ibid.* 1983. Vol. 89, N 6. P. 265–273.
9. Gianinazzi S., Kassanis B. Virus resistance induced in plants by polyacrylic acid // *Gen. Virol.* 1974. Vol. 23, N 1. P. 1–9.
10. Каплан И.Б., Мальишенко С.И., Шакулова Э.Р. и др. Индукция PR белков и приобретенной противовирусной устойчивости под влиянием кинетина в растениях табака // *Физиология растений.* 1988. Т. 35, № 5. С. 849–857.
11. Malamy J., Carr J.P., Klessig D.F., Raskin I. Salicylic acid: A likely endogenous signal in the resistance response of tobacco to viral infection // *Science.* 1990. Vol. 250, N 4983. P. 1002–1004.

12. Ланецкий В.П. Действие света на фитопатогенные организмы и восприимчивость растений к заболеваниям. М.: Наука, 1984. 70 с.
13. Frankland B., Taylorson R. Photomorphogenesis. В.: Spriner, 1983. 428 p.
14. Ahmad M., Cashmore A.R. HY 4 gene of *A. thaliana* encodes a protein with characteristics of a blue-light photoreceptor // Nature. 1993. Vol. 366, N 6452, P. 162–165.
15. Oelmüller R., Mohr H. Responsivity amplification by light in phytochrome-mediated induction of chloroplast glyceraldehyde-3 phosphate dehydrogenase (NADP-dependent, Ec 1.2.1.13) in the shoot of milo (*Sorghu vulgare*) // Plant, Cell and Environ. 1984. Vol. 7, N 1. P. 29–37.
16. Шахов А.А. Фотоэнергетика растений и урожай. М.: Наука, 1993. 412 с.
17. Dahse I., Bernstein M., Müller F. et al. Possible functions of electron transport in the plasmalemma of plant cells // Biochem. und Physiol. Pflanz. 1989. Bd. 185, N 3/4. S. 145–180.
18. Новикова Г.М., Ракитина Т.Я., Шахов А.А. Действие света на активность малатдегидрогеназы и каталазы пероксиом // Физиология растений. 1981. Т. 28, № 3. С. 503–509.
19. Black N., Vitos A. Phytochrome. L.; N.Y.: Acad. press, 1972. 172 p.
20. Головацкая И.Ф. Влияние света разного спектрального состава на рост и гормональный комплекс листа растений: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 1992. 17 с.
21. Кефели В.И. Фотоморфогенез, фотосинтез и рост как основа продуктивности растений. Пущино, 1991. 133 с.
22. Карначук Р.А. Регуляторная роль света разного спектрального состава в процессах роста и фотосинтетической активности листа растений: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1989. 42 с.
23. Eskins K., Alexander M. Blue and red light irradiance effects on chloroplasts gene expression in *Arabidopsis* and *Sorghu* // Research in photosynthesis. Dordrecht: Kluwer, 1992. Vol. 4, P. 325–328.
24. Ishikawa M., Meshi Y., Motoyoshi F. et al. In vitro mutagenesis of putative replicase genes of tobacco mosaic virus // Nucl. Acids Res. 1986. Vol. 14, N 21. P. 82–91.
25. Коваленко А.Г., Щербатенко И.В., Коган Э.М. и др. Индукция устойчивости растений к вирусу табачной мозаики двухнитевым комплексом поли (Г) поли (Ц) // Вопр. вирусологии. 1980. № 3. С. 364–368.

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

Поступила в редакцию 3.02.97

SUMMARY

*Shatilo V.I., Balashova N.N. Influence of blue light on TMV reproduction in leaf cuts of *Nicotiana tabacum**

Blue light has shown to suppress the reproduction of TMV in leaf cuts of *N. tabacum*. The possible mechanisms of this phenomenon are discussed.

УДК 632.7+581.49:582.973

ОПУШЕННОСТЬ ВЬЮЩИХСЯ ВИДОВ ЖИМОЛОСТИ И ЕЕ СВЯЗЬ С ПОВРЕЖДЕНИЕМ ТЛЕЙ

Д.Р. Костырко, Т.П. Коломоец

Род *Lonicera* L. (сем. Caprifoliaceae Juss.) давно привлекает внимание исследователей. Большинство видов рода отличаются ценными декоративными качествами. Особое место среди них принадлежит группе вьющихся видов, которых насчитывается 20 [1].

В Донецком ботаническом саду НАН Украины с 1967 г. проходят испытания 16 видов и форм жимолости [2, 3]:

Сроки испытания, лет	25–24	21–20	16–15	14–13	12–11
Число видов и форм	3	5	2	2	5

Они относятся к четырем секциям и двум под родам [4–6]

Секция	Вид, форма	Секция	Вид, форма
	Подрод Lonicera		Подрод Caprifolium
Breviflorae	L. giraldii Rehd. L. henryi Hemsl.	Cypheolae	L. flavida Rehd. L. prolifera (Kirchn.) Rehd.
Longiflorae	L. japonica Thunb. L. j. 'Reticulata' L. similis Hemsl.	Caprifolium	L. caprifolium L. L. etrusca Santi. L. periclymenum L. L. p. 'Aurea' L. p. 'Belgica' L. p. 'Serotina' Ait.

В ходе многолетнего интродукционного эксперимента за последние годы было отмечено, однако, сильное повреждение отдельных видов семяфис жимолостной (*Semiaphis lonicerina* Shar.) и как следствие этого – значительное снижение декоративности растений. В связи с этим было обращено внимание на степень и тип опушенности отдельных органов растений и наличие на них вредителей. Отмечена прямая связь между опушенностью и численностью тли. Чем гуще опушение, тем меньше степень повреждения растений (см. таблицу).

Опушение отдельных органов чаще смешанное (рис. 1), волоски неветвистые,

Численность Semiaphis lonicerina на отдельных органах различных видов Lonicera (1993 г.)

Вид, форма	Численность семяфис				
	на побегах		на соцветиях		на листьях
	вегетативных	генеративных	стеблеобъем- лющих листьях	цветках	
	Неопушенные				
L. x brownii	7	–	31	26*	–
L. caprifolium	12	–	45	32	–
L. prolifera	35	51	108	150	–
L. x tellmanniana	–	–	53	38	–
	Слабоопушенные				
L. flavida	–	–	–	300	–
L. x heckrottii	–	–	–	70	–
L. periclymenum	–	–	–	–	–
L. p. 'Aurea'	–	–	–	20	–
L. p. 'Belgica'	–	–	–	–	–
	Густоопушенные				
L. confusa	–	–	–	–	–
L. etrusca	–	–	–	–	–
L. japonica	–	–	–	–	–
L. j. 'Reticulata'	–	–	–	–	–

* Иногда у самого основания трубки отдельных цветков, где опушение отсутствует, наблюдаются единичные экземпляры вредителя.

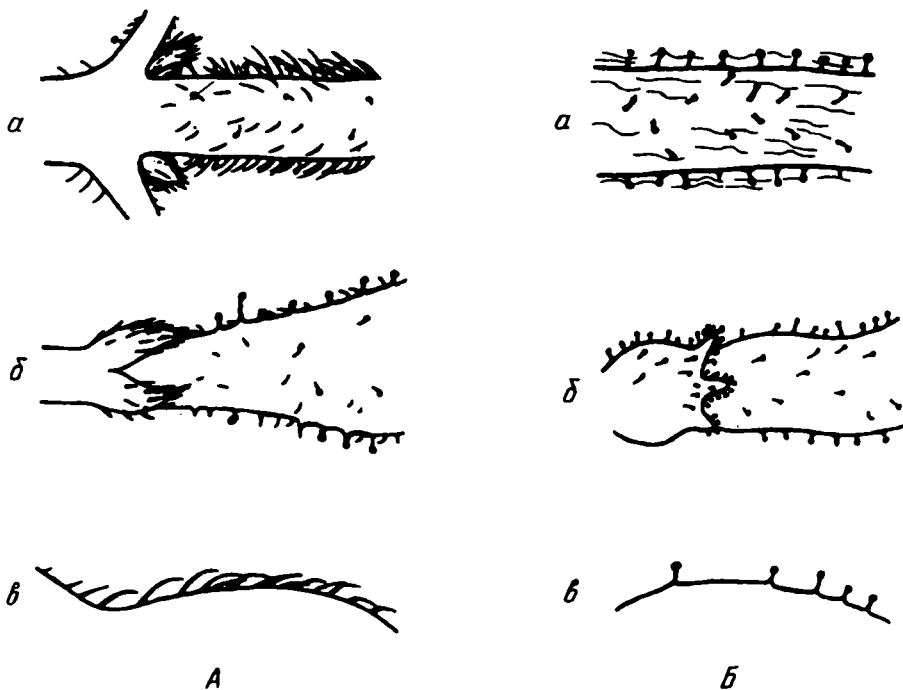


Рис. 1. Опушение отдельных органов вьющихся видов жимолости

А - *Lonicera japonica*, В - *L. periclymenum*, а - часть вегетативного побега (× 10), б - трубка венчика (× 10), в - край листовой пластинки (× 10)

сидячие (рис. 2). Так, в опушении побегов жимолости Гекрота (рис. 2, 3) волоски шаровидно-головчатые, у тосканской (рис. 2, 4) и японской (рис. 2, 1) - мохнатые и шаровидно-головчатые, у обвивающей (рис. 2, 2) - шаровидно-головчатые и паутинистые. У жимолости изменчивой (рис. 2, 5) побеги опушены мохнатыми волосками.

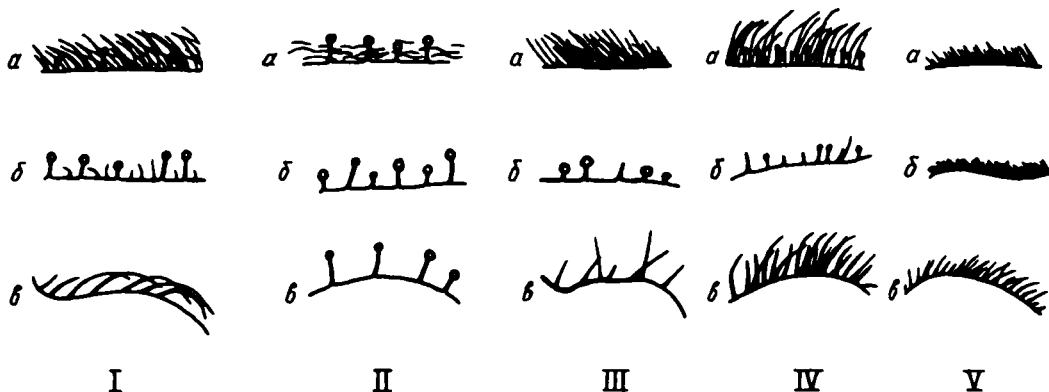


Рис. 2. Морфологическое строение волосков изученных видов жимолости (× 10)

I - *Lonicera japonica*, II - *L. periclymenum*, III - *L. heckrottii*, IV - *L. etrusca*, V - *L. similis*, а - вегетативный побег, б - трубка венчика, в - край листовой пластинки

Изученные виды вьющейся жимолости по степени опушенности и повреждаемости тлей разделены на три группы:

- I – густоопушенные виды (*L. confusa*, *L. etrusca*, *L. japonica* и ее форма *L. j. 'Reticulata'*). Повреждение отсутствует;
- II – слабоопушенные виды (*L. flavida*, *L. × heckrottii*, *L. periclymenum* и ее формы *L. p. 'Aurea'* и *'Belgica'*). Повреждение слабое;
- III – неопушенные виды (*L. × brownii*, *L. sarpiifolium*, *L. prolifera*, *L. × tellmanniana*). Повреждение очень сильное.

На примере изученных видов жимолости мы склонны рассматривать опушение растений как защитный барьер, препятствующий проникновению насекомых с колюще-сосущим ротовым аппаратом (в данном случае семиафис жимолостной). Хотя в литературе по этому поводу имеются противоречивые высказывания. Так, в Мексике на деревьях *Arbutus xalapensis* (Ericaceae) с опушенными листьями преобладают сосущие насекомые, которые, как более мелкие, находят под трихомами защиту от паразитов и хищников [7].

Таким образом, полученные данные имеют определенное практическое значение и могут быть использованы при подборе ассортимента для озеленения городов и других населенных пунктов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Головач А.Г. Лианы, их биология и использование. Л.: Наука, 1973. 258 с.
2. Костырко Д.Р. Интродукция вьющейся жимолости в Донецк // Бюл. Гл. ботан. сада. 1976. Вып. 101. С. 20–25.
3. Костырко Д.Р. Лианы в Донбассе. Киев: Наук. думка, 1989. 130 с.
4. Зайцев Г.Н. Интродукция жимолости в Ленинграде // Тр. БИН АН СССР. Сер. 6. 1962. Вып. 8. С. 184–275.
5. Regder A. Synopsis of the genus *Lonicera* // Annu. Rep. Miss. Bot. Garden. 1903. Vol. 14. P. 27–232.
6. Рябова Н.В. Жимолость: Итоги интродукции в Москве. М.: Наука, 1980. 160 с.
7. Ezcurra E., Gomez J.C., Beccera Y. Diverging patterns of host use by phytophagous insects in relation to leaf pubescence in *Arbutus xalapensis* (Ericaceae) // Oecologia. 1987. Vol. 72, N 3. P. 479–480.

Донецкий ботанический сад НАН Украины

Поступила в редакцию 18.03.97

SUMMARY

Kostyrko D.R., Kolomoets T.P. Pubescence of climber species of honeysuckle and its connection with injury by *Semiaphis loniceriana* Shap.

The degree and the type of pubescence in 13 climber species and forms of honeysuckle and the pests injuring these plants were studied in the Donetsk Botanical Garden in the Ukraine. The degree of pubescence and number of aphid proved to be directly correlated. The degree of pubescence in investigated plants was considered to be a protective barrier and at the same time an indirect indicator of introduction and selective perspectives.

ОТДАЛЕННАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ

УДК 631.526.32+631.527.5:633.1

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СОРТОВ ЯРОВЫХ 42-ХРОСОСОМНЫХ ПШЕНИЧНО-ПЫРЕЙНЫХ ГИБРИДОВ И МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ С РАЗЛИЧНОЙ СТАБИЛЬНОСТЬЮ УРОЖАЯ

Л.И. Королева, А.М. Дзюба

Внедрение в производство сортов пшеницы интенсивного типа привело к увеличению ее урожайности в мире за 80 лет XX века в среднем в 2 раза [1]. Рекордные урожаи достигли 96–141 ц/га [2] и даже 192 ц/га [3].

Однако селекция на дальнейшее увеличение продуктивности пшеницы сопряжена с определенными трудностями. Отмечено, что по мере приближения уровня урожайности к 100 ц/га значительно возрастают затраты на его повышение селекционными методами [4]. Кроме того, с ростом урожайности пропорционально увеличились и ее колебания под влиянием варьирующих условий среды [1]. В связи с этим наряду с направлением на увеличение потенциальной урожайности приобретает все большее значение селекция на ее стабилизацию [4].

Одним из методов создания широко адаптированных сортов с повышенной стабильностью урожая является отдаленная гибридизация [5], в частности гибридизация пшеницы с пыреем [6]. Стабильность же урожая может быть связана с широкой изменчивостью некоторых морфологических и физиологических признаков [5].

В связи с изложенным выше в настоящей работе предпринята попытка установить возможное наличие связи между существующими сортовыми различиями по стабильности урожая и различиями по его компонентам.

Материалом послужили 10 сортов яровой мягкой пшеницы и 42-хромосомных пшенично-пырейных гибридов селекции отдела отдаленной гибридизации Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН, на базе которого проводили эксперименты в 1989–1993 гг. Полевые опыты были организованы взаимно ортогонально и заложены методом рендомизированных повторений. Посевы размещали на 7-рядковых делянках площадью 10 м² в 6-кратной повторности с нормой высева 700 зерен на 1 м². Для структурного анализа брали случайно по 30 растений каждого сорта за исключением растений с крайних рядков. Данные обрабатывали методом вариационной статистики.

Не вдаваясь в дискуссию о правомерности использования терминов “стабильность” или “пластичность” сорта, которым уделено большое внимание в литературе [5; 7], далее будем оперировать понятиями “стабильный урожай” и “сорт со стабильным урожаем”.

Для оценки стабильности признака используют различные параметры: коэффициент регрессии сорта на среду (b), коэффициент мультипликативности (a), показатель гомеостатичности (Ном) и другие [5; 7; 8; 9], которые имеют свои достоинства и

Таблица 1

Урожай и его варьирование у сортов яровой пшеницы
и 42-хромосомных пшенично-пырейных гибридов
(1989–1993 гг.)

Сорт	Урожай, параметры его варьирования и их ранги					
	ц/га	ранг	σ , ц/га	ранг	V, %	ранг
ППГ 2430	29,1	1	10,74	6	37,2	7
ППГ 2714	28,7	2	10,06	8	35,0	8
ППГ 2727	28,0	3	10,85	5	38,7	6
ППГ 910	27,7	4	11,21	4	40,5	5
ППГ 15	27,6	5	26,56	1	96,2	1
Скала	24,8	6	10,44	7	42,1	4
Саратовская 29	24,3	7	11,61	3	47,8	3
Ботаническая 2	23,9	8	18,69	2	78,2	2
НСР ₀₅	5,07	—	—	—	—	—

свои недостатки. Но есть и мнение, что стабильность может быть охарактеризована фенотипической вариансой генотипа в средах [5].

В настоящей работе к сортам со стабильным урожаем отнесены сорта, имевшие сравнительно меньшую вариацию урожаев по годам в процессе испытания. Мерой вариации было избрано стандартное отклонение (σ).

Из 10 изученных сортов только 8 не отличались друг от друга статистически значимо по урожаю. Они и послужили основой для дальнейших исследований (табл. 1), так как различия в варьировании их урожаев могут быть обусловлены разным уровнем стабильности, а не урожайности сортов.

Сорта ранжированы по урожаю, стандартному отклонению (σ) и коэффициенту вариации урожая (V). Последний был вычислен для проверки правильности ранжирования по величине σ .

Сорта одинаково располагались по мере убывания рангов обеих характеристик, лишь Скала поменяла ранги. Это вполне объяснимо, поскольку коэффициент вариации (V) зависит не только от величины σ , но и от среднего урожая, а урожай Скалы, статистически не отличаясь от урожайности других сортов, фактически уступал большинству из них. Окончательно градация сортов проведена по величине σ . Сравнение вариантов по критерию Фишера (F_{05}) показало, что только Ботаническая 2 и ППГ 15 существенно превосходили по вариабельности урожая другие сорта. Сорта расположились по мере убывания стабильности (соответственно увеличения варьирования) урожая в следующем порядке: ППГ 2714; Скала; ППГ 2430; ППГ 2727; ППГ 910; Саратовская 29; Ботаническая 2; ППГ 15. В этом же порядке они приведены и в табл. 2.

Первые 6 отнесены к сортам со стабильным урожаем, а Ботаническая 2 и ППГ 15 — соответственно с нестабильным.

Урожай, являясь интегральным признаком, в той или иной степени определяется действием всей генетической системы сорта. Он коррелирует со своими компонентами, к которым относятся количественные признаки, наиболее часто учитываемые в процессе селекции. Это продуктивность растения и колоса по массе зерна, озерненность растения и колоса, крупность зерна, обычно оцениваемая через массу 1000 (или в нашем случае 100) зерен. Они могут иметь высокие, средние или низкие показатели. В настоящей работе относительная величина компонента у сорта выражена через его ранг (см. табл. 2). Если условно обозначить высокое значение компонента рангами 1–3, среднее — 4–5, а низкое 6–8, то изученные сорта будут иметь определенные соотношения величин компонентов, описанные соотношениями их рангов (табл. 3).

Таблица 2

Компоненты урожая у сортов яровой пшеницы и 42-хромосомных пшенично-пырейных гибридов (1991–1993 гг.)

Сорта	Масса зерна в 1 растении, г			Масса зерна в колосе, г			Число зерен в 1 растении			Число зерен в колосе			Масса 100 зерен, г							
	1991	1992	1993	Ср.	1991	1992	1993	Ср.	1991	1992	1993	Ср.	1991	1992	1993	Ср.				
ППГ 2714	$\frac{1,31^*}{1-2}$	$\frac{0,88}{5}$	$\frac{0,96}{3}$	$\frac{1,05}{3}$	$\frac{1,12}{1}$	$\frac{0,78}{6}$	$\frac{0,81}{4}$	$\frac{0,90}{3}$	$\frac{36,2}{3}$	$\frac{20,9}{6}$	$\frac{25,4}{6}$	$\frac{27,5}{4}$	$\frac{29,0}{1}$	$\frac{18,0}{7}$	$\frac{21,0}{6}$	$\frac{22,7}{6}$	$\frac{3,51}{2}$	$\frac{4,24}{3-4}$	$\frac{3,71}{3}$	$\frac{3,82}{3}$
Скала	$\frac{0,96}{5}$	$\frac{0,86}{7}$	$\frac{0,76}{8}$	$\frac{0,86}{7}$	$\frac{0,81}{6}$	$\frac{0,80}{5}$	$\frac{0,67}{8}$	$\frac{0,76}{7}$	$\frac{34,2}{5}$	$\frac{24,3}{3}$	$\frac{27,3}{3}$	$\frac{28,6}{2}$	$\frac{27,4}{2}$	$\frac{22,0}{3}$	$\frac{24,7}{2}$	$\frac{24,7}{3}$	$\frac{2,84}{6-7}$	$\frac{3,51}{7}$	$\frac{2,77}{7}$	$\frac{3,04}{7}$
ППГ 2430	$\frac{1,31}{1-2}$	$\frac{1,09}{1}$	$\frac{0,91}{5}$	$\frac{1,10}{1}$	$\frac{1,09}{2}$	$\frac{0,95}{2}$	$\frac{0,83}{3}$	$\frac{0,96}{1-2}$	$\frac{35,1}{4}$	$\frac{26,1}{2}$	$\frac{23,0}{7}$	$\frac{28,1}{3}$	$\frac{27,3}{5}$	$\frac{21,3}{4}$	$\frac{20,6}{7}$	$\frac{23,1}{5}$	$\frac{3,78}{1}$	$\frac{4,32}{2}$	$\frac{3,91}{1}$	$\frac{4,00}{1}$
ППГ 2727	$\frac{0,75}{8}$	$\frac{0,87}{6}$	$\frac{0,99}{2}$	$\frac{0,87}{6}$	$\frac{0,71}{8}$	$\frac{0,84}{3-4}$	$\frac{0,89}{2}$	$\frac{0,81}{4-6}$	$\frac{23,7}{8}$	$\frac{18,9}{8}$	$\frac{26,0}{4}$	$\frac{22,9}{8}$	$\frac{22,5}{8}$	$\frac{18,3}{6}$	$\frac{22,7}{5}$	$\frac{21,2}{7}$	$\frac{3,14}{5}$	$\frac{4,76}{1}$	$\frac{3,77}{2}$	$\frac{3,89}{2}$
ППГ 910	$\frac{1,26}{3}$	$\frac{0,90}{4}$	$\frac{0,77}{7}$	$\frac{0,98}{5}$	$\frac{0,95}{3}$	$\frac{0,75}{7}$	$\frac{0,72}{6-7}$	$\frac{0,81}{4-6}$	$\frac{37,2}{2}$	$\frac{22,2}{5}$	$\frac{21,4}{8}$	$\frac{26,9}{5}$	$\frac{26,4}{6}$	$\frac{17,3}{8}$	$\frac{19,7}{8}$	$\frac{21,1}{8}$	$\frac{3,44}{3}$	$\frac{4,06}{5}$	$\frac{3,55}{5}$	$\frac{3,68}{5}$
Саратовская 29	$\frac{1,24}{4}$	$\frac{1,07}{2}$	$\frac{0,95}{4}$	$\frac{1,09}{2}$	$\frac{0,86}{5}$	$\frac{0,84}{3-4}$	$\frac{0,72}{6-7}$	$\frac{0,81}{4-6}$	$\frac{44,6}{1}$	$\frac{32,7}{1}$	$\frac{33,6}{1}$	$\frac{37,0}{1}$	$\frac{27,9}{3}$	$\frac{22,6}{2}$	$\frac{24,3}{3}$	$\frac{24,9}{2}$	$\frac{2,84}{6-7}$	$\frac{3,40}{8}$	$\frac{2,79}{8}$	$\frac{3,01}{8}$
Богалин- ческая 2	$\frac{0,86}{7}$	$\frac{0,74}{8}$	$\frac{0,85}{6}$	$\frac{0,82}{8}$	$\frac{0,74}{7}$	$\frac{0,73}{8}$	$\frac{0,78}{5}$	$\frac{0,75}{8}$	$\frac{33,3}{6}$	$\frac{19,4}{7}$	$\frac{25,9}{5}$	$\frac{26,2}{7}$	$\frac{28,3}{2}$	$\frac{18,9}{5}$	$\frac{23,2}{4}$	$\frac{23,5}{4}$	$\frac{2,29}{8}$	$\frac{3,83}{6}$	$\frac{3,30}{6}$	$\frac{3,14}{6}$
ППГ 15	$\frac{0,91}{6}$	$\frac{1,02}{3}$	$\frac{1,08}{1}$	$\frac{1,00}{4}$	$\frac{0,89}{4}$	$\frac{1,02}{1}$	$\frac{0,98}{1}$	$\frac{0,96}{1-2}$	$\frac{27,1}{7}$	$\frac{23,7}{4}$	$\frac{29,5}{2}$	$\frac{26,8}{6}$	$\frac{25,9}{7}$	$\frac{23,7}{1}$	$\frac{26,3}{1}$	$\frac{25,3}{1}$	$\frac{3,27}{4}$	$\frac{4,24}{3-4}$	$\frac{3,61}{4}$	$\frac{3,71}{4}$
Среднее значение НСР _{0,10}	1,08	0,93	0,91	0,97	0,90	0,84	0,80	0,84	34,0	23,5	26,5	28,0	26,8	20,3	22,8	23,3	3,14	4,04	3,43	3,54
				0,210				0,149				5,17	различия не существуют							0,351

* В числителе – компоненты урожая, в знаменателе – ранг сорта.

Таблица 3

Характеристика сортов по величине компонентов урожая

Сорт	Компоненты урожая				
	Масса зерна 1 растения	Масса зерна колоса	Число зерен в 1 растении	Число зерен в колосе	Масса 100 зерен
ППГ 2714	в.	в.	ср.	н.	в.
Скала	н.	н.	в.	в.	н.
ППГ 2430	в.	в.	в.	ср.	в.
ППГ 2727	н.	ср.	н.	н.	в.
ППГ 910	ср.	ср.	ср.	н.	ср.
Саратовская 29	в.	ср.	в.	в.	н.
Ботаническая 2	н.	н.	н.	ср.	н.
ППГ 15	ср.	в.	н.	в.	ср.

Примечание. в. – высокое значение компонента; ср. – среднее; н. – низкое.

Сорта со стабильным урожаем отличались как высокими относительными показателями продуктивности растения (ППГ 2714, ППГ 2430, Саратовская 29), так и средними (ППГ 910), и низкими (Скала, ППГ 2727).

Высокая масса зерна растения сочеталась с высокой массой зерна колоса и крупностью зерна (ППГ 2714, ППГ 2430) либо соответственно со средней и низкой (Саратовская 29). При этом низкая крупность зерна компенсировалась высокой озерненностью растения и колоса (Саратовская 29), а низкая или средняя озерненность – высокой крупностью (ППГ 2714). Отмечено и сочетание высоких значений изученных компонентов у стабильного сорта ППГ 2430 при средней озерненности колоса.

Стабилизация урожая достигается также в том случае, когда сорт имеет средние значения большинства изученных компонентов (ППГ 910).

При низких значениях массы зерна растения сорта со стабильным урожаем имели либо высокую озерненность растения или колоса (Скала), либо высокую крупность зерна (ППГ 2727).

Таким образом, сорт со стабильной урожайностью может иметь как низкую, так и среднюю и высокую продуктивность растения, а компоненты урожая у него находятся в компенсационных отношениях.

Сорта с нестабильным урожаем имели низкую (Ботаническая 2) или среднюю (ППГ 15) продуктивность. При этом низкой продуктивности сопутствовали низкие показатели других компонентов, а средней – как высокие, так и низкие и средние (см. табл. 3).

Для данных сортов компенсирующим признаком могла бы быть озерненность колоса, однако между сортами по этому признаку не было статистически значимых различий (см. табл. 2), и, следовательно, их ранжирование в известной мере условно. У ППГ 15 отмечено высокое значение массы зерна в колосе, но это также не могло компенсировать низкие показатели других компонентов, поскольку из-за незначительной продуктивной кустистости у сорта практически не было различий между продуктивностью растения и колоса (см. табл. 2).

У сортов со стабильной урожайностью показатели ряда компонентов были близки к средним по всем сортам значениям (см. табл. 2). Так, у ППГ 2714 в отдельные годы это наблюдалось для продуктивности растения (1992 и 1993 гг.), продуктивности колоса (1993 г.) и озерненности растения (1991 и 1993 гг.); у Скалы – для продуктивности растения (1991 и 1992 гг.) и колоса (1992 г.), озерненности растения (1991 и 1992 гг.); у ППГ 2430 – для продуктивности растения и колоса (1993 г.), озерненности растения (1991 г.); у ППГ 2727 – для продуктивности растения (1992 и 1993 гг.) и колоса (1992 г.), озерненности растения (1993 г.), крупности зерна (1991 г.); у ППГ 910 – для

продуктивности растения (1992 г.) и колоса (1991 г.), озерненности растения (1991 и 1992 гг.) и крупности зерна (1992 и 1993 гг.) у Саратовской 29 – для продуктивности растения (1993 г.) и колоса (1991 и 1992 гг.).

У ППГ 2714 и ППГ 910, кроме того, были близки к общему среднему средние значения массы зерна колоса и озерненности растения (у первого), массы зерна растения и колоса, крупности зерна (у второго).

У сортов с нестабильной урожайностью Ботанической 2 и ППГ 15 сближение показателей компонентов с их общесортным средним менее выражено и не наблюдается для продуктивности растения. Оно имело место лишь для продуктивности колоса (у Ботанической 2 в 1993 г., а у ППГ 15 – в 1991 г.), озерненности растения (соответствовало в 1991 и 1992 гг.) и крупности зерна (в 1993 и 1991 гг.).

Таким образом, сорта со стабильной урожайностью обладают компенсационными способностями наиболее часто учитываемых в процессе селекции количественных признаков – элементов структуры урожая. В то же время у сортов с нестабильной урожайностью этой особенности не обнаружено, по крайней мере на изученном материале.

У сортов со стабильной урожайностью отмечена тенденция к сближению показателей некоторых количественных признаков с их средним общесортным значением. У сортов же с нестабильным урожаем случаи сближения эпизодичны.

В селекции на стабилизацию урожая, по-видимому, было бы оправдано рассчитывать общесортные средние компоненты урожая и проецировать на них показатели компонентов испытываемых сортов, учитывая одновременно компенсационные способности отдельных элементов урожая.

ВЫВОДЫ

На 8 сортах яровых 42-хромосомных пшенично-пырейных гибридов и мягкой пшеницы показано:

1) сорта со стабильной урожайностью обладают компенсационными способностями изученных компонентов урожая и имеют тенденцию к их сближению со средним общесортным значением соответствующего компонента;

2) сорта с нестабильной урожайностью обладали этими особенностями в значительно меньшей степени.

ЛИТЕРАТУРА

1. Дорощев В.Ф., Бараш С.И., Горбатенко Л.Е. Количественные характеристики мирового производства зерна и картофеля в XX веке // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1982. Т. 72, вып. 2. С. 121–129.
2. Борович С. Принципы и методы селекции растений. М.: Колос, 1984. 344 с.
3. Жученко А.А. Адаптивное растениеводство: (Эколого-генетические основы). Кишинев: Штиинца, 1990. 432 с.
4. Дорощев В.Ф., Удачин Р.А. и др. Пшеницы мира. Л.: Агропромиздат, 1987. 559 с.
5. Кильчевский А.А., Хотылева Л.В. Генотип и среда в селекции растений. Минск: Наука и техника, 1989. 191 с.
6. Цицин Н.В. О формо- и видообразовании // Гибриды отдаленных скрещиваний и полиплоиды. М.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 5–24.
7. Моргунов А.И., Наумов А.А. Селекция зерновых культур на стабилизацию урожая. М.: ВНИИТЭИагропром, 1987. 61 с.
8. Драгацев В.А., Цильке Р.А., Рейтер Б.Г. и др. Генетика признаков продуктивности яровых пшениц в Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1984. 230 с.
9. Хангильдин В.В. О принципах моделирования сортов интенсивного типа // Генетика количественных признаков сельскохозяйственных растений. М.: Наука, 1978. С. 111–116.

SUMMARY

Koroleva L.I., Dzuba A.M. Comparative characteristics of sorts of spring corn 42-chromosomes wheat-couch-grass hybrids and soft wheat with various yield stability

The weight and number of grains per plant and per ear were investigated in 8 sorts of spring corn wheat-couch-grass hybrids and soft wheat with statistically equal mean value of yield. The sorts with yield stability were ascertained to possess compensation abilities of studied components and to show a tendency to equalizing the value of the component with its mean value within the sort. The compensation abilities in sorts with yield unstability were less expressed.

УДК 631.527.5:633.1

НОВЫЕ ФОРМЫ ОЗИМЫХ ГЕКСАПЛОИДНЫХ ТРИТИКАЛЕ С ГЛАДКОЙ ПОВЕРХНОСТЬЮ ЗЕРНОВКИ

С.М. Градсков, С.П. Долгова

История новой злаковой культуры тритикале крайне коротка по сравнению с ее родительскими формами пшеницей и рожью. На первых этапах перед селекцией стояла задача достичь продуктивности исходных родительских форм. В настоящее время районированные сорта тритикале по урожайности значительно превосходят озимую пшеницу. Однако тритикале присущи такие трудноустраняемые недостатки, как позднеспелость, склонность к прорастанию зерна на колосе, недостаточно выполненное зерно.

Тритикале имеет менее легковесное зерно, чем пшеница (табл. 1). При близких значениях массы 1000 зерен пшеница значительно превосходит тритикале по натуре зерна. Выполненность зерна – одна из основных проблем в становлении тритикале как культуры. Этой теме посвящено много работ как отечественных, так и зарубежных авторов. Она обусловлена сложной полигенной структурой тритикале и ее несбалансированностью [1; 2]. Первые практические результаты в этом направлении были получены путем отбора яровых форм со значительно лучшей поверхностью зерна [3]. М.А. Махалиным в 1976 г. была отобрана озимая гексаплоидная форма тритикале "... с

Таблица 1

Урожайность, крупность и выполненность зерна у сортов тритикале в сравнении с озимой мягкой пшеницей сорта Заря в конкурсном сортоиспытании

Сорт	1995			1996			1997			Среднее		
	Урожайность, ц/га	Масса 1000 зерен, г	Натура зерна, г/л	Урожайность, ц/га	Масса 1000 зерен, г	Натура зерна, г/л	Урожайность, ц/га	Масса 1000 зерен, г	Натура зерна, г/л	Урожайность, ц/га	Масса 1000 зерен, г	Натура зерна, г/л
Снегиревский зернокармовой	68,3	41,2	686	57,2	40,1	672	60,6	37,6	664	62,0	39,6	674
Снегиревский 699	77,5	45,6	725	60,3	34,7	664	56,9	41,8	684	54,9	40,7	691
Заря (оз. пшеница)	45,0	42,7	762	43,6	37,5	754	58,6	39,4	780	49,1	39,9	765

Таблица 2

Крупность и выполненность зерна новых форм озимых тритикале в сравнении с районированными сортами тритикале и озимой пшеницей, 1997 г.

Сорт. Форма	Масса 1000 зерен, г	Натура зерна, г/л	Стекловидность, %
413	48,0	782	70
412	45,1	775	55
414	48,2	774	50
421	44,3	765	68
415	42,3	760	47
Снегиревский зернокормовой	41,2	664	61
Снегиревский 699	45,6	684	33
Заря	42,7	762	59

очень гладкой, почти пшеничной, поверхностью зерна". Однако сохранить ее не удалось из-за слабой зимостойкости [4]. Продолжая работу по данной проблеме, мы в 1995 г. на делянке сорта АД 3/5 отобрали 39 нетипичных для данного сорта растений явно гибридного происхождения (тритикале склонно к перекрестному переопылению).

Среди них было выделено четыре растения, которые отличались по выполненности зерна, особо выделялось одно со стекловидным выполненным зерном. Его потомство оказалось неконстантным, появились растения с обычным для тритикале морщинистым зерном и даже совсем щуплым. При повторном отборе по выполненности зерна были отобраны константные по выполненности зерна формы. Они имеют довольно крупное выполненное зерно, значительно превышающее по своей натурной массе районированные сорта Снегиревский зернокормовой, Снегиревский 699 и находятся на уровне пшеницы по этому показателю (табл. 2). По внешнему виду зерно напоминает твердую пшеницу.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В лаборатории тритикале и ржи отдела отдаленной гибридизации ГБС РАН получены новые формы озимых гексаплоидных тритикале с гладкой поверхностью зерновок. Включение их в селекционные программы по тритикале позволит значительно улучшить технологическое качество зерна, особенно его натурную массу.

ЛИТЕРАТУРА

1. Branlard G., Bernard M., Antraygue C., Barloy D. Shrivelling and alfa amylase activity in triticale and its parental species: Preliminary studies // Genetics and breeding of Triticale: Eucarpia meeting. Clermont-Ferrand, 1984. P. 617-631.
2. Максимов И.Г., Ставнийчук В.Г. Особенности формирования и генетическая обусловленность морщинистости зерновок у озимых гексаплоидных тритикале // Науч.-техн. бюл. ВСГИ. 1987. № 3. С. 22-27.
3. Zillinsky F.G. Progress and problem in developing triticale // CIMMIT News. 1970. Vol. 5. P. 5-6.
4. Махалин М.А. Межродовая гибридизация зерновых колосовых культур. М.: Наука, 1992. 239 с.

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

Поступила в редакцию 22.04.98

SUMMARY

Gradskov S.M., Dolgova S.P. New forms of winter hexaploid Triticale with smooth coat of corn seed

The new forms of winter hexaploid Triticale were selected in Triticale and Rye Laboratory, Department of Remote Hybridization, the Main Botanical Garden RAS. Inclusion of these forms into Triticale Selection Programmes is supposed to improve technological quality of grain especially its nature mass.

УДК 061.75

ВЛАДИМИР НИКОЛАЕВИЧ ВОРОШИЛОВ (к 90-летию со дня рождения)

2 сентября 1998 г. исполнилось 90 лет выдающемуся исследователю отечественной флоры, автору многих капитальных трудов, составивших неосценимый вклад в различные разделы ботаники, Владимиру Николаевичу Ворошилову.

В.Н. родился в селе Хомяково Загорского района Московской области. Его отец, Н.Н. Ворошилов, – агроном, в 1920-х годах – директор опытного совхоза “Битца” под Москвой, мать – домашняя хозяйка. В 1926 г. В.Н. окончил техникум семеноводства в Битце, а в 1931 г. – Ленинградский сельскохозяйственный институт. Первый период самостоятельной деятельности В.Н. связан с Всесоюзным институтом лекарственных и ароматических растений (ВИЛАР), где он проработал в качестве заведующего отделом ботаники, а затем директора института до 1945 г. В 1945 г. он переходит в только что созданный Главный ботанический сад Академии наук СССР, где становится сотрудником отдела флоры СССР; в 1966–1972 гг. он заведующий отделом, а затем до выхода на пенсию в 1987 г. – консультант.

Первая печатная работа В.Н., посвященная применению и культуре первоцвета лекарственного, появилась в 1939 г. в журнале “Фармация”. В 1941 г. в “Трудах ВИЛАРа” выходит обобщающая сводка “Поиски нового лекарственного сырья”. К этому времени у В.Н. уже был накоплен значительный опыт собственных полевых флористических исследований. Еще в 1925–1926 годах он начал экскурсировать по Московской области и собирать гербарий. В 1936–1937 и 1939 гг. побывал на Дальнем Востоке, в 1938 г. в Саянах, в 1940 г. на Алтае. В дальнейшем и основные интересы В.Н. перемещаются в область флористики и систематики. В 1941–1945 гг. он публикует первые описания новых видов растений (6 видов рода *Aconitum*).

С переходом в Главный ботанический сад экспедиционная деятельность В.Н. интенсифицируется; в основном он сосредотачивается на Дальнем Востоке, куда в период 1950–1970 гг. В.Н. выезжал почти ежегодно на длительные сроки и с широким территориальным размахом маршрутов. Так, экспедиция 1967 г., в которой довелось побывать и одному из авторов настоящей статьи (А.П.Х.), имела такой маршрут: в июне – Камчатка вместе с Командорскими островами и о. Карагинским; в июле – север Охотского побережья (Магадан, Охотск), в августе – Нижний Амур (Николаевск, Комсомольск) и Сов. Гавань; в сентябре – побережье Приморского края (Светлая, Ольга, Владивосток); в октябре – крайний юг Приморья. Поражало, что на всем Дальнем Востоке В.Н. был как у себя дома; казалось, что всюду у него хорошие знакомые, которые всегда и во всем идут ему навстречу.

В.Н. – первоклассный, да и, пожалуй, на протяжении нескольких десятилетий и самый авторитетный знаток флоры русского Дальнего Востока. Похоже, что он – последний из классической плеяды русских флористов, охватывавших в своих работах крупные территории с большим количеством видов, о каждом из которых они имели собственное суждение – как В.Л. Комаров (Камчатка, Северо-Восточный Китай, Приморье), В.И. Та-



Доктор биологических наук В.Н. Ворошилов

тегорий) он имеет собственную глубоко продуманную концепцию, которой и неуклонно следует. Поэтому все “ворошиловские” виды, число которых приближается к сотне – весьма высокой пробы.

Весьма значителен вклад В.Н. в создание живых коллекций Главного ботанического сада. Им разработаны и осуществлены проекты экспозиций флоры Дальнего Востока и диких полезных растений, которые и поныне принадлежат в ГБС к числу наиболее интересных. Один из авторов настоящей статьи (А.К.С), которому в начале 1950-х годов довелось создавать экспозицию по систематике растений в новом ботаническом саду Московского университета, с благодарностью вспоминает, как тогда В.Н. помог ему и советами, и живым материалом.

Работы по интродукции с живыми растениями, естественно, подвели В.Н. к более общим биологическим проблемам, которым он и посвятил ряд публикаций. Это: 1. Изучение ритмов развития, фотопериодизма и этапности онтогенеза растений. 2. Разработка понятия “косвенные приспособления”. 3. Изучение биологических особенностей некоторых экологических групп дальневосточных растений – крупнотравья и флоры речных отмелей. 4. Изучение жизненных форм, и в частности разработка представлений об эпикотильных и безэпикотильных растениях; о замещающей двулетности как этапе перехода между монокарпическими и поликарпическими жизненными циклами; о возможности перехода древесных растений непосредственно в травянистые однолетники.

В.Н. никогда не гнался ни за почестями, ни за успехами в карьере. Диссертации, и кандидатскую, и докторскую, он защитил поздно, и то только под нажимом коллег и администрации. Славу, признание и уважение ему создают его 163 научные публикации, в числе которых 10 монографий, его авторитет и вместе с тем отзывчивость и всегдашняя готовность помочь коллегам, особенно дальневосточным.

лиев (Европейская Россия), П.Н. Крылов (Западная Сибирь), А.А. Гроссгейм (Кавказ), М.Г. Попов (Карпаты, Средняя Сибирь). По мнению В.Н., написание “флоры” или “определителя” одним лицом имеет то большое преимущество, что в таком случае на вид и прочие таксономические категории проводится единая точка зрения. Однако реализовать такой подход теперь очень непросто.

В.Н. – прекрасный гербаризатор; большинство собранных им гербарных образцов – действительно образцовые. Им положено начало гербарии Главного ботанического сада, а Дальневосточный раздел этого гербария в значительной степени состоит из его сборов, являясь одной из важнейших коллекций дальневосточной флоры. Замечательные черты В.Н. как флориста и гербаризатора – точность, аккуратность и высокая работоспособность – позволяют ему в короткое время обрабатывать собранные материалы, не допуская образования залежей. При этом В.Н. предъявляет высокое требование к таксономической стороне дела, к качеству определений и к самому понятию “вид”; в отношении вида (и других ка-

Несмотря на возраст, и болезни, В.Н. продолжает трудиться. Сейчас он занят критическим пересмотром вышедших 8-ми томов "Сосудистых растений советского Дальнего Востока".

Пожелаем дорогому юбиляру здоровья и еще многих лет творческой активности!

Н.В. Трулевич, А.К. Скворцов, А.П. Хохряков

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

Поступила в редакцию 12.05.98

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

СПИСОК НОВЫХ ТАКСОНОВ, ОПИСАННЫХ ВЛАДИМИРОМ НИКОЛАЕВИЧЕМ ВОРОШИЛОВЫМ

1941 г.

1. *Aconitum axilliflorum* Worosch.
2. *A. birobidshanicum* Worosch.

1942

3. *Chenopodium integrifolium* Worosch.

1943 г.

4. *Aconitum cochleare* Worosch.
5. *A. decipiens* Worosch. et Anfalov
6. *A. paskoi* Worosch.

1945 г.

7. *Aconitum alatavicum* Worosch.

1947 г.

8. *Raphanus candidus* Worosch.
9. *Viola pseudostagnina* Worosch.

1949 г.

10. *Bidens minor* (Wimm. et Grab.) Worosch.

1950 г.

11. *Aconitum pekinense* Worosch.

1952 г.

12. *Aconitum leucostomum* Worosch.

1953 г.

13. *Valeriana grossheimii* Worosch.

1954 г.

14. *Polygonum patuliforme* Worosch.
15. *Valeriana palustroides* Worosch.

1959 г.

16. *Valeriana sumnevicii* Worosch.
17. *V. tanaitica* Worosch.

1960 г.

18. *Maianthemum intermedium* Worosch.
19. *Cucubalus japonicus* (Miq.) Worosch.
20. *Aconitum subvillosum* Worosch.
21. *Valeriana pseudoumbrosa* Worosch.

1961 г.

22. *Caltha sylvestris* Worosch.
23. *Aconitum possieticum* Worosch.
24. *Sedum sichotense* Worosch.

25. *Euphorbia chankoana* Worosch.

26. *Peucedanum litorale* Worosch. et Gorovoi

1962 г.

27. *Aconitum saxatile* Worosch. et Vorobiev

1963 г.

28. *Aconitum virobievii* Worosch.

1965 г.

29. *Carex ajanensis* Worosch.
30. *Populus komarovii* Ja. Vassil. ex Worosch.
31. *Aconitum neokurilense* Worosch.
32. *A. phragmiticola* Kom. ex Worosch.
33. *A. selemdshense* Worosch.
34. *Sedum kurilense* Worosch.
35. *Erigeron tilingii* Worosch.
36. *Ligularia glabrescens* Worosch.
37. *L. vorobievii* Worosch.
38. *Sonchus arenicola* Worosch.

1966 г.

39. *Saxifraga selemdzshensis* Gorovoi et Worosch.

1967 г.

40. *Aconitum contractum* Worosch.
41. *A. kuzenevae* Worosch.
42. *A. longiracemosum* Worosch.
43. *A. montibaicalense* Worosch.
44. *A. pseudokusnezowii* Worosch.
45. *A. stubendorffii* Worosch.
46. *Polygonum sabulosum* Worosch.
47. *P. sparsiflorum* Worosch.
48. *P. suifunense* Worosch. et Pavlova
49. *Taraxacum ajanense* Worosch.
50. *T. nudiscaposum* Worosch.
51. *T. ochotense* Worosch.

1968 г.

52. *Juncus limosus* Worosch.
53. *Stellaria inundata* Worosch.

1969 г.

54. *Valeriana fasciculata* Worosch. et Gorovoi
55. *Viola extremorientalis* Worosch. et N. S. Pavlova
56. *Taraxacum lineare* Worosch. et Schaga

- 1970 г.**
 57. *Cortusa discolor* Worosch. et Gorovoi
 58. *Sedum paradoxum* A. Khokhr. et Worosch.
 59. *Saussurea fulcrata* A. Khokhr. et Worosch.
- 1971 г.**
 60. *Saussurea kolesnikovii* A. Khokhr. et Worosch.
- 1972 г.**
 61. *Silene obscura* Worosch.
 62. *Dontostemon intermedius* Worosch.
 63. *Euphrasia ajanensis* Worosch.
 64. *Taraxacum stepanovae* Worosch.
 65. *T. vestitum* Worosch.
 66. *Saxifraga staminosa* Schlothg. et Worosch.
- 1973 г.**
 67. *Pulsatilla magadanensis* A. Khokhr. et Worosch.
- 1976 г.**
 68. *Megadenia speluncarum* Vorobiev, Worosch. et Gorovoi
- 1977 г.**
 69. *Saxifraga svetlanae* Worosch.
- 1978 г.**
 70. *Aconitum stoloniferum* Worosch.
 71. *A. consanguineum* Worosch.
 72. *Vicia heterophylla* Worosch.
 73. *Ligularia alticola* Worosch.
- 1979 г.**
 74. *Leontopodium blagoveszczenskyi* Worosch.

- 1980 г.**
 75. *Poa alexeji* Sofeikova et Worosch.
- 1981 г.**
 76. *Taraxacum collariatum* Worosch.
 77. *Aquilegia ochotensis* Worosch.
- 1984 г.**
 78. *Polygonum extremiorientale* Worosch.
 79. *Caltha gorovoi* Worosch.
 80. *Aconitum charkeviczii* Worosch.
 81. *A. helenae* Worosch.
 82. *Polemonium sachalinense* Worosch.
 83. *Taraxacum neokamtschaticum* Worosch.
 84. *Sedum pseudohybridum* Worosch. et Schlothg.
 85. *Valeriana gotvanskyi* Worosch. et Schlothg.
- 1985 г.**
 86. *Aconitum baburinii* (Worosch.) Schlothg.
- 1986 г.**
 87. *Taraxacum badzhalense* Worosch. et Schlothg.
- 1987 г.**
 88. *Spiraea schlothgaueriae* Ignatov et Worosch.
 89. *Viola bezdelevae* Worosch.
 90. *Aconitum pavlovae* Worosch.
- 1989 г.**
 91. *Aconitum taigicola* Worosch.
- 1991 г.**
 92. *Aconitum gubanovii* Worosch. et Lufarov
 93. *A. x steinbergianum* Taizhanov et Worosch.

ВИДЫ, НАЗВАННЫЕ В ЧЕСТЬ В.Н. ВОРОШИЛОВА

- | | |
|--|---|
| Apiaceae | <i>Juncus woroschilovii</i> A.A. Neczajev & V. Novik. |
| <i>Heraclium dissectum</i> var. <i>woroschilovii</i> (Gorovoi) M. Pimen. | |
| Asteraceae | Lamiaceae |
| <i>Aster woroschilovii</i> Zdorovjeva & Schapoval | <i>Phlomosoides woroschilovii</i> (Makarov) Czer. |
| <i>Taraxacum woroschilovii</i> Gubanov | Poaceae |
| Cyperaceae | <i>Elymus woroschilovii</i> Probat. |
| <i>Carex woroschilovii</i> A.E. Kozhevnikov | Ranunculaceae |
| Febaceae | <i>Aconitum woroschilovii</i> A. Lufarov |
| <i>Vicia woroschilovii</i> N.S. Pavlova | Saxifragaceae |
| Juncaceae | <i>Chrysosplenium woroschilovii</i> Neczajeva |
| | <i>Corydalis woroschilovii</i> Urussov |

СПИСОК ОСНОВНЫХ РАБОТ В.Н. ВОРОШИЛОВА

1939

О подсециях в роде Первоцвет лекарственный – его применение и культура // Фармация. № 11. С. 19–21.

1940

Об отсечении импорта лексиры // Информ. бюл. по обмену опытом Всесоюз. лекрасконторы. № 8. С. 13–14.

Витаминные растения // Сборник Всесоюзной сельскохозяйственной выставки. М.: Сельхозгиз. С. 42–50.

1941

Поиски нового лекарственного растительного сырья // Тр. ВНИИ лекарств. растений. М.: Сельхозгиз. Вып. 6. С. 1–256.

1942

Обзор видов *Chenopodium* L. из секции *Ambrina* (Spath) Hook. fil. // Ботан. журн. Т. 27, № 3/4. С. 33–47.

1943

Новые виды аконита флоры СССР // Там же. Т. 27, № 1. С. 24–47.

1945

Заметки по систематике видов аконита флоры СССР // Там же. Т. 30, № 3. С. 125–143.

Фенологические наблюдения в связи с работами по интродукции и систематике растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 50, вып. 1/2. С. 104–113.

1946

Основные задачи в области изучения дикорастущих растений // Фармация. № 3. С. 16–22.

1947

Материалы к флоре Воронежской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 52, вып. 3. С. 45–53.

1949

Из флористических работ Тяньшанской экспедиции // Бюл. Гл. ботан. сада. Вып. 2. С. 67–70.

Описание особой формы череды – *Bidens tripartita* var. *minor* Wimm. et Grab // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 54, вып. 2. С. 56–60.

О произрастании лютика клубненосного под Москвой // Бюл. Гл. ботан. сада. Вып. 3. С. 85–86.

1951

Ботанические сады // Энциклопедический словарь лекарственных, эфиромасличных и ядовитых растений. М.: Сельхозгиз. С. 47–48.

О принципах устройства экспозиции полезных растений природной флоры // Бюл. Гл. ботан. сада. Вып. 10. С. 36–42.

1952

Об аконите высоком и близким к нему видам на территории СССР // Там же. Вып. 11. С. 59–63.

К систематике дальневосточных аконитов // Там же. Вып. 13. С. 48–52.

1953

Valeriana grossheimii nov. spec. // Список семян Гл. ботан. сада АН СССР. № 8. С. 12–13.

О принципах классификации полезных растений // Бюл. Гл. ботан. сада. Вып. 16. С. 127.

О шавелелистом горце и его формах в Московской области // Тр. ГБС АН СССР. Т. 3. С. 125–142.

1954

Valeriana palustroides nov. spec. // Список семян Гл. ботан. сада АН СССР. № 9. С. 25–26.

К систематике спорышей средней полосы европейской части СССР // Бюл. Гл. ботан. сада. Вып. 18. С. 97–108.

1955

Длина дня, как фактор формообразования у растений в природе // Там же. Вып. 20. С. 85–95.

1957

Эфирномасличные растения // Большая советская энциклопедия. М.: Сов. энциклопедия. Т. 49. С. 277–279.

Ядовитые растения // Там же. С. 481–483.

1959

Лекарственная валериана. М.: Изд-во АН СССР. 160 с.

1960

Ритм развития у растений. М.: Изд-во АН СССР. 163 с.

Новые находки во флоре советского Дальнего Востока и описание новых видов растений // Бюл. Гл. ботан. сада. Вып. 38. С. 42–52.

1961

К флоре советского Дальнего Востока (дополнение II) // Там же. Вып. 40. С. 45–51.

(Совместно с П.Г. Горовым). Новый вид горчичника (*Reusedapum*) // Там же. Вып. 41. С. 79–81.

(Совместно с О.В. Даевой, М.А. Евтюховой, Е.М. Егоровой, В.М. Кузнецовым, М.В. Культнасовым, А.А. Некрасовым, В.П. Суровой, Т.Л. Тарасовой). Растения природной флоры СССР. Краткие итоги интродукции в Главном ботаническом саду АН СССР. М.: Изд-во АН СССР. 359 с.

1962

(Совместно с Д.П. Воробьевым). Акониит скальный // Бюл. Гл. ботан. сада. Вып. 45. С. 53–55.

Акониит джунгарский // Атлас лекарственных растений СССР. М.: Медгиз. С. 20.

1963

К флоре советского Дальнего Востока (дополнение III) // Бюл. Гл. ботан. сада. Вып. 49. С. 53–58.

1964

Дальневосточные виды рода *Aconitum* // Там же. Вып. 52. С. 46–52.

Сем. Polygonaceae – Гречишные // Маевский П.Ф. Флора средней полосы Европейской части СССР. Л.: Колос. С. 200–212.

Сем. Valerianaceae – Валериановые // Там же. С. 520–522.

1965

Новые виды дальневосточных растений // Бюл. Гл. ботан. сада. Вып. 60. С. 35–43.

1966

(Совместно с А.К. Скворцовым и В.Н. Тихоновым). Определитель растений Московской области. М.: Наука. 366 с.

Флора советского Дальнего Востока. М.: Наука. 477 с.

(Совместно с П.Г. Горовым и Н.С. Павловой). К флоре бассейна реки Амур // Бюл. Гл. ботан. сада. Вып. 62. С. 92–95.

(Совместно с Д.П. Воробьевым, П.Г. Горовым и А.И. Шретером). Определитель растений Приморья и Приамурья. М.; Л.: Наука. 490 с.

(Совместно с П.Г. Горовым). Новый вид рода *Saxifraga* L. из Амурской области // Новости систематики высш. растений. Т. 3. С. 144–147.

1967

Сибирские виды рода *Aconitum* // Бюл. Гл. ботан. сада. Вып. 64. С. 33–40.

Спорыши Дальнего Востока // Там же. Вып. 66. С. 59–62.

Три новых одуванчика из окрестностей Аяна // Систематические заметки по материалам гербария им. П.Н. Крылова при Томском государственном университете им. В.В. Куйбышева. № 84. С. 6–10.

1968

Об отшельной флоре умеренных областей муссонного климата // Бюл. Гл. ботан. сада. Вып. 68. С. 45–48.

(Совместно с П.Г. Горовым). Новый вид валерианы с Дальнего Востока // Там же. Вып. 69. С. 77–78.

- (Совместно с Н.С. Павловой). Новый вид валерианы с Дальнего Востока // Там же. С. 79–81.
(Совместно с В.С. Шагой). Новый вид одуванчика с реки Буреи // Новости систематики высш. растений. Т. 5. С. 230–232.
(Совместно с П.Г. Горовым и Н.С. Павловой). Редкие и новые для советского Дальнего Востока растения // Там же. С. 239–242.

1969

- Среднеазиатские виды роста *Aconitum* // Бюл. Гл. ботан. сада. Вып. 72. С. 36–40.
Брусника // Сельскохозяйственная энциклопедия. М.: Сов. энциклопедия. Т. 1. С. 596.

1970

- (Совместно с П.Г. Горовым). Новый вид кортузы с Дальнего Востока // Бюл. Гл. ботан. сада. Вып. 75. С. 40–41.
(Совместно с А.П. Хохряковым). Два новых вида из Приморья (*Sedum, Saussurea*) // Там же. С. 41–44.

1971

- Роль косвенных приспособлений растений в природе при интродукции // Там же. Вып. 81. С. 26–31.
(Совместно с Н.Н. Гурзенковым и П.Г. Горовым). К флоре острова Карагинский (Камчатская область) // Биологические ресурсы суши севера Дальнего Востока. Т. 1. С. 141–152.
(Совместно с А.П. Хохряковым). Новый вид соссюреи из Приморья // Бюл. Гл. ботан. сада. Вып. 82. С. 36–38.

1972

- Новые таксоны из флоры Дальнего Востока // Там же. Вып. 83. С. 34–38.
К ревизии флоры советского Дальнего Востока // Там же. Вып. 84. С. 30–35.
(Совместно с С.Д. Шлоттауэр). Новая камнеломка с хребта Джугджур // Там же. Вып. 85. С. 43–46.

1973

- Эволюция подземных органов у *Aconitum L.* // Ритм роста и развития интродуцентов: Тез. докл. Всесоюз. совещ. М. С. 24–26.
(Совместно с А.П. Хохряковым). Новый вид прострела из окрестностей Магадана // Бюл. Гл. ботан. сада. Вып. 90. С. 40–41.
(Совместно с Е.Е. Гогиной, Р.А. Карпионовой, Н.В. Трулевич). Привлечение растений природной флоры СССР в интродукцию // Успехи интродукции растений. М.: ГБС АН СССР. С. 27–42.
(Совместно с Д.П. Воробьевым, Н.Н. Гурзенковым, Ю.А. Дорониной, Е.М. Егоровой, Т.И. Печаевой, Н.С. Пробановой, А.И. Толмачевым, А.М. Черняевой). Определитель высших растений Сахалина и Курильских островов. Л.: Наука. 372 с.
Дальневосточные ботанические экспедиции отдела флоры ГБС АН СССР // Ботанико-географические районы СССР. М.: Наука. С. 36–42.

1975

- Акониты Кавказа и Средней Азии // Бюл. Гл. ботан. сада. Вып. 96. С. 20–26.
Официальные виды валерианы в СССР // Там же. Вып. 98. С. 39–44.

1976

- (Совместно с Д.П. Воробьевым, П.Г. Горовым). Новый вид *Megadenia Maxim.* (Brassicaceae) на Дальнем Востоке // Там же. Вып. 101. С. 58–61.
(Совместно с И.А. Губановым и И.Ф. Мусаевым). Борец джунгарский // Атлас ареалов лекарственных растений. М.: ГУГК. С. 207.
(Совместно с Е.П. Солдатенко и А.И. Шрегером). Валериана лекарственная // Там же С. 212.
(Совместно с И.Ф. Мусаевым и А.И. Шрегером). Пиретрум розовый // Там же. С. 282.

1977

- Новый вид камнеломки с хребта Геран // Бюл. Гл. ботан. сада. Вып. 103. С. 39–40.
(Совместно с П.Г. Горовым). Новый подвид калужницы (*Caltha L.*) с Дальнего Востока // Там же. Вып. 106. С. 45–46.
Замещающая двулетность как этап периода между монокарпической и поликарпической формами // Там же. С. 71–78.

1978

- Валериана – *Valeriana L.* // Флора Европейской части СССР. М.: Наука. Т. 3. С. 32–36.
Десять новых таксонов из флоры Дальнего Востока // Бюл. МОИП Отд. биол. Т. 83, вып. 5. С. 116–118.

1979

(Совместно с А.К. Скворцовым, Н.В. Трулевич и др.). Интродукция растений природной флоры. М.: Наука. 431 с.

Новый вид эдельвейса // Бюл. МОИП Отд. биол. Т. 84, вып. 4. С. 102–104.

К флоре советского Дальнего Востока (дополнение IV) // Бюл. Гл. ботан. сада. Вып. 113. С. 34–36.

(Совместно с К.Д. Степановой). Новые материалы по флоре о. Монерон (Японское море) // Ботан. журн. Т. 65, № 1. С. 116–118.

(Совместно с Т.М. Сорейновой). Новый мятлик с Камчатки // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 85, вып. 4. С. 96.

К методике флористических обработок // Бюл. Гл. ботан. сада. Вып. 117. С. 20–26.

1981

Два новых таксона с Сахалина // Там же. Вып. 119. С. 26–27.

Новый вид водосбора из материкового Прехотья // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 86, вып. 5. С. 104–105.

1982

Феномен дальневосточного крупнотравья // Природа. № 2. С. 28–35.

Определитель растений советского Дальнего Востока. М.: Наука. 372 с.

1984

Новые таксоны дальневосточной флоры // Бюл. Гл. ботан. сада. Вып. 130. С. 35–40.

(Совместно с С.Д. Шлоттауэр). Семь новых таксонов дальневосточной флоры // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 89, вып. 4. С. 117–120.

Новые для флоры СССР виды растений // Бюл. Гл. ботан. сада. Вып. 133. С. 24–28.

Критический пересмотр некоторых видов флоры Дальнего Востока // Там же. Вып. 134. С. 33–39.

Смородина уссурийская // Красная книга СССР. М.: Лесн. пром-сть. Т. 2. С. 204–205.

1985

Список сосудистых растений советского Дальнего Востока // Флористические исследования в разных районах СССР. М.: Наука. С. 139–200.

(Совместно с С.Д. Шлоттауэр). Новые и редкие виды восточного участка БАМ и прилегающих территорий // Бюл. Гл. ботан. сада. Вып. 136. С. 40–44.

(Совместно с П.П. Грищенко). *Epimedium koreanum* Nakai – новый вид для флоры СССР // Там же. Вып. 138. С. 26–27.

1986

О видах песчанки из родства *Arenaria ciliata* L. // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 91, вып. 3. С. 108–110.

(Совместно с С.Д. Шлоттауэр). Новый вид одуванчика с Баджальского хребта // Там же. Вып. 3. С. 115.

1987

(Совместно с М.И. Игнатовым). *Spiraea schlothaueriae* Ignatov et Worosch. – еще один эндемик Баджальского хребта // Там же. Т. 92, вып. 1. С. 132–134.

Новый вид фиалки с Курильских островов // Там же. С. 134–135.

Валерианы советского Дальнего Востока // Бюл. Гл. ботан. сада. Вып. 143. С. 29–33.

Новый вид борца из Магаданской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 92, вып. 6. С. 125–126.

1988

Азиатские представители из родства *Aconitum napellus* L. // Там же. Т. 93, вып. 1. С. 88–91.

Род смеловския (сем. Капустные) в СССР // Бюл. Гл. ботан. сада. Вып. 149. С. 29–33.

Критические замечания о некоторых дальневосточных видах мятлика // Там же. Вып. 150. С. 54–58.

1989

Об *Aconitum tokii* Nakai и *A. pulcherrimum* Nakai // Там же. Вып. 151. С. 41–44.

К систематике дальневосточных аконитов из секции *Aconitum* // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 94, вып. 2. С. 82–87.

1990

О составе флоры советского Дальнего Востока // Там же. Т. 95, вып. 2. С. 89–95.

Европейские виды *Aconitum* L. // Бюл. Гл. ботан. сада. Вып. 158. С. 36–41.

1991

- К изменениям в списке дальневосточной флоры // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 96, вып. 1. С. 129–133.
Катенатные акониты Кавказа // Бюл. Гл. ботан. сада. Вып. 159. С. 17–19.
Виды лабазника (*Filipendula Rosaceae*) на советском Дальнем Востоке // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 96, вып. 3. С. 15–128.
(Совместно с Я.Н. Луферовым). Новый вид борца (*Aconitum L., Ranunculaceae Juss.*) из Центральной Азии // Там же. Вып. 4. С. 111–114.
Таксономический анализ среднеазиатских представителей рода *Aconitum* // Бюл. Гл. ботан. сада. Вып. 160. С. 17–21.

1992

- Этапно-хорологический анализ жимолости (*Lonicera L., Caprifoliaceae*) из подсекции *Caeruleae* Rehd. секции *Isika* (Adans.) Rehd // Бюл. МОИП. Отд. биол., Т. 97, вып. 1. С. 89–94.
Заметки о наядовых – *Najadaceae* Jnes. советского Дальнего Востока // Там же. Вып. 4. С. 111–112.
Виды подмаренника из родства *Galium davuricum* и *G. triflorum* на российском Дальнем Востоке // Там же. Вып. 5. С. 72–73.

1993

- О составе некоторых групп борца из секции *Aconitum (Ranunculaceae)* // Там же. Т. 98, вып. 4. С. 94–102.
К систематике *Aconitum delphinifolium (Ranunculaceae)* // Бюл. Гл. ботан. сада. Вып. 167. С. 22–26.
(Совместно с В.В. Макаровым и Н.А. Шевыревой). *Aconitum jaluense* Kom. на Дальнем Востоке // Там же. Вып. 168. С. 41–43.

1994

- Заметки о некоторых сложноцветных (*Compositae*) российского Дальнего Востока // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 99, вып. 4. С. 88–92.
Дальневосточные лютики из родства *Ranunculus acris L., R. nivalis L.* и *R. pedatifidus* Smith // Там же. Вып. 6. С. 116–121.

1997

- О полынях из родства *Artemisia gmelinii* // Там же. Т. 102, вып. 1. С. 68.
Aconitum L. (Ranunculaceae) // Там же. Вып. 3. С. 62–63.

SUMMARY

Vladimir Nikolaevich Voroschilov. To the 90th anniversary of birth

The article is dedicated to the 90th anniversary of birth of V.N. Voroschilov, Doctor of Biology, outstanding connoisseur of the Far-Eastern flora, one the oldest officials of the Main Botanical Garden RAS. The list of his scientific publications and the list of new plant taxa described by him (93) are given.

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 58:061.75

ПАМЯТИ АНДРЕЯ ПАВЛОВИЧА ХОХРЯКОВА (2.IX.1933–25.V.1998)

Отечественная ботаника понесла тяжелую утрату: 25 мая 1998 г. скоропостижно скончался доктор биологических наук Андрей Павлович Хохряков.

А.П. Хохряков родился 2 сентября 1933 г. в Москве, здесь же закончил среднюю школу и в 1957 г. – Московский университет (кафедру геоботаники). По окончании университета короткое время был учителем в сельской школе, затем сотрудником зональной Закавказской станции института лекарственных растений (ВИЛАР). В 1958–1961 гг. прошел аспирантуру в Главном ботаническом саду у проф. М.В. Культясова и до 1970 г. работал в отделе природной флоры ГБС. Кандидатскую диссертацию “Морфолого-биологическая характеристика эремурусов в связи с их происхождением, эволюцией и культурой” защитил в 1964 г. (в 1965 г. она издана как монография “Эремерусы и их культура”). Интерес к лилиецветным у Андрея Павловича сохранился и в дальнейшем, что нашло отражение и в его докторской диссертации (1974 г.) “Филогения и систематика лилейных по данным биоморфологического анализа”.

В 1970–1985 гг. А.П. заведует лабораторией ботаники в Институте биологических проблем Севера в Магадане, а с 1985 г. и до конца жизни возглавлял филиал ботанического сада Московского университета (“старый” сад на проспекте Мира). Деятельность А.П. Хохрякова в науке была многогранной, очень интересной и продуктивной. Она отражена более чем в 250 научных публикациях, среди которых 7 монографий.

Отличительной чертой А.П. было стремление все увидеть своими глазами и обо всем составить свое собственное мнение. Его энергия, подвижность и преданность своей науке были поистине беспредельны. Прежде всего это сказывалось в том, что Андрей Павлович был неутомимым путешественником и полевым исследователем. Как флорист он обладал редкой остротой взгляда и вместе с тем способностью проникнуть в самые труднодоступные местообитания, благодаря чему постоянно находил новое там, где, казалось бы, все уже раньше было высмотрено. Где бы он ни побывал, хотя бы даже в качестве туриста, отовсюду он привозил гербарные сборы, всегда содержащие много интересного.

Особенно подробно была им изучена флора Магаданской области; ей посвящены целая серия статей, а также две монографии: “Флора Магаданской области” (1985 г.) и “Анализ флоры Колымского нагорья” (1989 г.). Начиная с 1992 г., А.П. Хохряков много путешествовал по Турции, особенно по ее северо-восточным провинциям, и готовил монографический обзор флоры этого района. Общий же перечень стран и местностей, где он побывал и откуда привез свои сборы, поистине поразителен. В России и бывшем СССР это области Средней России, Карпаты, Крым, Урал, Байкал, Приморье, Якутия, Кавказ (особенно Аджария), Узбекистан, Киргизия, а в “дальнем зарубежье” – Норвегия, Франция, Болгария, Италия, Канарские острова, Куба, США и Канада, Япония, Филиппины, Непал...

А.П. организовал гербарий в Институте биологических проблем Севера в Магадане – первый солидный научный гербарий на крайнем северо-востоке Азии. Значительная часть его сборов хранится и в Москве (МГУ, ГБС РАН), и в Петербурге (БИН РАН).

Основную массу собранных материалов А.П. Хохряков успевал обрабатывать сам. Преимущественно по своим сборам он описал около 80 новых для науки видов и подвидов, 5 родов, ряд других подвидовых таксонов.

Другим важным направлением деятельности А.П. было изучение жизненных форм растений (“биоморфология”). Здесь он выступил и как продолжатель московской школы, восходящей в основном к работам И.Г. Серебрякова, и как автор ряда важных новых идей. Представление о жизненной форме А.П. Хохряков значительно расширил: в его понимании оно охватывает не только вегетативный облик растения, но и его генеративные органы; не только высшие растения, но и весь растительный (и даже весь живой) мир. Вполне логично это привело А.П. к сопоставлению эволюции жизненных форм с эволюцией таксонов. В рассмотрении проблем эволюции и макро-систематики А.П. Хохряков идет и еще далее: к принципам построения общей системы растительного мира (“Проблемы многоклеточности и классификации высших таксонов растительного мира”, 1988). В качестве основного принципа им принимается дарвиновское представление о дивергенции, сформулированное в виде строгой кладистической дихотомии.

Будучи “легким ни подъем”, Андрей Павлович часто и охотно посещал различного рода конференции и совещания, почти всегда активно на них выступая и своими суждениями, часто весьма неординарными, очень оживлял дискуссии.

А.П. Хохряков награжден орденом “Знак Почета”, избран членом-корреспондентом Академии естественных наук.

С Главным ботаническим садом А.П. официально был связан только в первой трети своей научной деятельности, однако фактически его связи с нашим садом никогда не прекращались. Он был для нас частым и интересным гостем; значительное количество его сборов хранится в нашей гербарии. Поэтому кончину Андрея Павловича мы воспринимаем как потерю не только российской ботаники, но и как нашу собственную утрату. Мы выражаем глубокое соболезнование супруге А.П. Хохрякова, участнице и соавтору многих его работ и спутнице почти всех путешествий – Майе Тимофеевне Мазуренко и всем членам семьи.

А.К. Скворцов, В.Ф. Семихов

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

Поступила в редакцию 20.06.98

SUMMARY

Obituary Andrei Pavlovich Khokhryakov

The article is dedicated to the memory of A.P. Khokhryakov (1933–1998), Doctor of Biology, outstanding botanist, notable scientist in the field of plant taxonomy and evolution. He formulated a number of significant new ideas concerning the conception of biomorphs and their evolution, the problems of macrotaxonomy and the general system of vegetable kingdom.

СОДЕРЖАНИЕ

Николай Васильевич Цицин (к 100-летию со дня рождения)	3
"Бюллетеню Главного ботанического сада" – 50 лет.....	8

Интродукция и акклиматизация

Плотникова Л.С. Роль интродукции в обогащении дендрофлоры флористических районов России	12
Беляева Ю.Е., Мухина Л.Н., Якушина Э.И. Результаты интродукции клена в Главном ботаническом саду РАН	17
Куклина А.Г. Результаты сортоизучения жимолости синей в Московской области.....	24
Левандовский Г.С., Конон Н.Т. Сравнительное изучение образцов <i>Digitalis lanata</i> в связи с селекцией нового сорта	29
Опанасенко В.Ф. Коллекция жимолости в ботаническом саду Днепропетровского университета	32

Флористика и систематика

Скворцов А.К. К систематике секций <i>Foebosae</i> и <i>Fibrillosae</i> рода <i>Scorzonera</i> (<i>Asteraceae</i>)	36
Куваев В.Б., Хохряков А.П. Очерк сосудистой флоры Северной Норвегии (область Тромсё).....	39
Колаковский А.А., Костылева Н.В. Новое в таксономии и биоэкологии гирканского колокольчика (<i>Campanula odontosepala</i> Boiss.).....	54
Юрьев А.И. Проблема вида, структура популяций и генные потоки у водяного ореха....	61

Охрана растительного мира

Полякова Г.А., Ротов Р.А., Швецов А.Н. Популяция <i>Cypripedium calceolus</i> L. в подмосковном заповеднике "Горки".....	68
Виноградова Т.Н. Цикл развития и динамика численности <i>Corallorhiza trifida</i> (<i>Orchidaceae</i>) в Мурманской области.....	73
Мидоус Дж. Состояние и необходимость охраны ивановской популяции <i>Allium microdictyon</i> (Западный Алтай)	81

Морфология, анатомия

Михалевская О.Б. Структура и развитие годичных побегов у видов калины.....	86
Костина М.В. Ветвление пазушных почек у древесных представителей розоцветных...	95
Татаренко И.В., Аверкова Г.П. Развитие годичных побегов и корневых систем некоторых видов дальневосточных орхидных.....	108
Мазуренко М.Т. Онтогенез <i>Rubus hirtus</i> в Аджарии.....	114

Цветоводство, озеленение

<i>Кузовкина Ю.А.</i> Садовые формы рода <i>Salix</i>	122
<i>Кръстев М.Т., Окунева И.Б.</i> Дорастивание укорененных черенков сортовой сирени.....	132

Защита растений

<i>Шатило В.И., Балашова Н.Н.</i> Влияние синего цвета на репродукцию ВТМ в листовых вырезках <i>Nicotiana tabacum</i>	135
<i>Костырко Д.Р., Коломоец Т.П.</i> Опущенность вьющихся видов жимолости и ее связь с повреждением тлей.....	138

Отдаленная гибридизация

<i>Королева Л.И., Дзюба А.М.</i> Сравнительная характеристика сортов яровых 42-хромосомных пшенично-пырейных гибридов и мягкой пшеницы с различной стабильностью урожая.....	142
<i>Градсков С.М., Долгова С.П.</i> Новые формы озимых гексаплоидных тритикале с гладкой поверхностью зерновки.....	147

Юбилей и даты

Владимир Николаевич Ворошилов (к 90-летию со дня рождения)	149
--	-----

Потери науки

Памяти Андрея Павловича Хохрякова (2.IX.1933–25.V.1998).....	158
--	-----

CONTENTS

Nikolai Vasiljevich Tsitsin (Centennial Birthday anniversary)	3
Ivanova I.A., Shatko V.G. The 50th anniversary of "Bulletin of the Main Botanical Garden"	8

Introduction and acclimatization

Plotnikova L.S. Importance of introduction for enrichment of arboreal flora in floristic regions of Russia	12
Belyaeva Ju.E., Mukhina L.N., Yakushina E.I. Results of maple introduction in the Main Botanical Garden	17
Kuklina A.G. Results of study of blue honeysuckle sorts in the Moscow Province	24
Levandovsky G.S., Konon N.T. Comparative study of <i>Digitalis lanata</i> specimens in connection with selection of new sort	29
Opanasenko V.F. Honeysuckle collection in the Botanical Garden of the Dnepropetrovsk State University	32

Floristics and taxonomy

Skvortsov A.K. On taxonomy of the sections <i>Foliosae</i> and <i>Fibrillosae</i> in the genus <i>Scorzonera</i>	36
Kuvaev V.B., Khokhryakov A.P. A sketch of the vascular flora in Northern Norway (the Tromsø District)	39
Kolakovsky A.A. , Kostyleva N.V. Contribution to taxonomy and biogeology of <i>Campanula odontosepala</i> Boiss.	54
Juryev A.I. Problem of species, structure of population and genetic drifts in the genus <i>Trapa</i> L. ...	61

Plant kingdom conservation

Polyakova H.P., Rotov R.A., Schvetsov A.N. Population of <i>Cypripedium calceolus</i> L. in the nature reserve "Gorki", the Moscow Province	68
Vinogradova T.N. Life cycle and population dynamics of <i>Corallorhiza trifida</i> Chatel. (Orchidaceae) in the Murmansk Province	73
Meadous G. State of Ivanovskaya population of <i>Allium microdictyon</i> (West Altai) and necessity of its protection	81

Morphology, anatomy

Mikhalevskaya O.B. Structure and development of annual shoots in some species of <i>Viburnum</i>	86
Kostina M.V. Branching of axillary buds in woody plant species in the family Rosaceae	95
Tatarenko I.V., Averkova H.P. Development of annual shoots and root systems in some species of Far-Eastern orchids	108
Mazurenko M.T. Ontogeny of <i>Rubus hirtus</i> in Adzharia	114

Landscape and shade gardening

<i>Kuzovkina Ju.A.</i> Cultivars of the genus <i>Salix</i>	122
<i>Krstev M.T., Okuneva I.B.</i> Growing of rooted cuttings of lilac cultivars	132

Plant protection

<i>Shatilo V.I., Balashova N.N.</i> Influence of blue light on TMV reproduction in leaf cuts of <i>Nicotiana tabacum</i>	135
<i>Kostyrko D.R., Kolomoets T.P.</i> Pubescence of climber species of honeysuckle and its connection with injury by <i>Semiaphis loniceriana</i> Shap.	138

Distant hybridization

<i>Koroleva L.I., Dzuba A.M.</i> Comparative characteristics of sorts of spring corn 42-chromosomes wheat-couch-grass hybrids and soft wheat with various yield stability	142
<i>Gradskov S.M., Dolgova S.P.</i> New forms of winter hexaploid Triticale with smooth coat of corn seed	147

Jubilees and dates

Vladimir Nikolaevich Voroschilov. To the 90th anniversary of birth	149
--	-----

Obituary

Obituary Andrei Pavlovich Khokhryakov	158
---	-----

ПРАВИЛА ПРЕДСТАВЛЕНИЯ РУКОПИСЕЙ В “БЮЛЛЕТЕНЬ ГЛАВНОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА”

1. В “Бюллетене Главного ботанического сада” публикуются в основном оригинальные статьи, написанные по результатам законченных экспериментальных работ и выполненные в пределах тематики, разрабатываемой ботаническими садами. Обзорные статьи и материалы по истории науки к печати не принимаются.

2. Статьи должны быть технически вполне подготовлены к печати и литературно обработаны. Их объем не должен превышать 12 страниц машинописного текста, включая таблицы, список литературы и иллюстрации.

3. К статье, направляемой в “Бюллетень”, должны быть приложены необходимая документация и краткий реферат на английском языке (не более 0,5 страниц машинописного текста через два интервала). В реферате сжато излагаются существо работы и основные выводы.

4. В редколлегию “Бюллетеня” представляются два экземпляра рукописи, перепечатанных на пишущей машинке через два интервала.

5. Латинские названия растений, формулы и условные обозначения также должны быть напечатаны на машинке. Указывать авторов таксонов не обязательно, но в сноске необходимо привести источники, по которым даются латинские названия растений. Если авторы таксонов приводятся, то их следует указывать лишь при первом упоминании таксона в тексте или таблице, содержащей перечень видов.

6. Ссылки на литературу в тексте даются цифрами, заключенными в квадратные скобки. Список литературы составляется в порядке упоминания источников в тексте и печатается на отдельном листе.

В библиографическом описании источника последовательно приводятся: порядковый номер; фамилия и инициалы автора; название книги или статьи (с указанием названия книги, сборника или журнала, в которых она опубликована). Для монографий, сборников указывается место издания (город); издательство или издание; год издания и общее число страниц; для статей из журналов — год, том, номер, выпуск и страница (от и до); для авторефератов диссертаций указывается также место защиты. Например:

1. Черепанов С.К. Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 509 с.

2. Род Шафран — *Stocus L.* // Флора Европейской части СССР. Л.: Наука, 1979. Т. 4. С. 293–299.

3. Колобов Е.С. Экологическая дислокация шияновников Дагестана // Бюл. Гл. ботан. сада. 1982. Вып. 125. С. 34–40.

4. Габриэлян Э.Ц. Род *Sorbus L.* в Западной Азии и Гималаях: Автореф. дис. ...д-ра биол. наук. Ереван: БИН АН СССР, 1974. 40 с.

Описания депонированных работ и авторских свидетельств приводятся в следующем порядке, например:

Косых В.М., Голубев В.Н. Современное состояние редких и эндемичных растений Горного Крыма / Гос. Никитский ботан. сад. 1983. 119 с. Деп. в ВИНТИ 03.06.83, № 3360–83.

А.с. 753386 (СССР). МКИ А050 8/10. Жатка зерновых культур / Ярмашев Ю.Н., Кукушкин В.И. Заявл. 07.10.77, № 2532810–15. Опубл. в Б.И. 1980, № 29. С. 30.

7. Картографический материал принимается только на контурных картах последних лет издания или в виде схем.

8. Повторение одних и тех же данных в тексте, графиках и таблицах не допускается.

9. Иллюстрации (рисунки, графики и фотографии) объединяются общей нумерацией в тексте и в “Описи рисунков”. Все условные обозначения должны быть объяснены в подписи к рисункам, которые следует максимально разгрузить от текста. В тексте обязательны ссылки на номера рисунков и таблиц.

10. Графики, чертежи и рисунки должны быть выполнены тушью на плотной бумаге, ватмане, кальке или миллиметровке и представляются в одном экземпляре. Фотоснимки (для тоновых клише) представляются в двух экземплярах, отпечатанных на белой глянцева бумаге. Формат иллюстраций должен быть таким, чтобы при их воспроизведении не требовалось уменьшение более чем в 3 раза. На оборотной стороне каждой иллюстрации мягким карандашом без нажима делаются надписи — указываются номер рисунка по описи, автор и название статьи, отмечается верх и низ рисунка. Лицевая сторона одного из экземпляров фотографии не должна иметь пояснительных условных знаков. Подписи к рисункам и картам представляются на отдельном листе перепечатанном на машинке через два интервала.

11. Редколлегия оставляет за собой право делать в рукописи необходимые исправления, сокращения и дополнения. После рецензирования рукопись может быть возвращена автору для доработки. Копия отредактированного экземпляра направляется автору для окончательной проверки и подписи в печать. Этот экземпляр заменяет корректуру и должен быть срочно возвращен в редакцию для перепечатки. Невозвращение копии рукописи в срок не приостанавливает публикацию статьи.

12. При направлении рукописи в редакцию обязательно указывать почтовый индекс и телефон (домашний или служебный), фамилию, имя, отчество (полностью), специальность, должность и звание автора.

13. Рукописи следует направлять по адресу: 127276, Москва И-276, Ботаническая ул., 4, Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, редакция "Бюллетеня ГБС".

14. Статьи, составленные без соблюдения настоящих правил, редколлекцией не рассматриваются и возвращаются авторам.

"Бюллетень ГБС" – безгонорарное издание, автор дает письменное согласие на публикацию материалов на данных условиях. Оттиски статей не изготавливаются; "Бюллетень ГБС" следует заказывать через систему магазинов "Академкнига".

Научное издание

**Бюллетень
Главного ботанического сада**

Выпуск 177

*Утверждено к печати Ученым советом
Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина
Российской академии наук*

Заведующая редакцией "Наука – биология, химия"
А.М. Гидалевич

Редактор *Г.П. Панова*
Художественный редактор *В.Ю. Яковлев*
Технический редактор *В.В. Лебедева*
Корректоры *З.Д. Алексеева, Е.Л. Сысоева*

**Набор и верстка выполнены в издательстве
на компьютерной технике**

ЛР № 020297 от 23.06.1997

Подписано к печати 22.04.99

Формат 70 × 100 ¹/₁₆. Гарнитура Таймс

Печать офсетная

Усл.печ.л. 13,7. Усл.кр.-отг. 14,1. Уч.-изд.л. 15,1

Тираж 320 экз. Тип. зак. №259.

Издательство "Наука"

117864 ГСП-7, Москва В-485, Профсоюзная ул., 90

Санкт-Петербургская типография "Наука"

199034, Санкт-Петербург В-34, 9-я линия, 12

**АДРЕСА КНИГОТОРГОВЫХ ПРЕДПРИЯТИЙ
ТОРГОВОЙ ФИРМЫ "АКАДЕМКНИГА"**

Магазины "Книга—почтой"

121009 Москва, Шубинский пер., 6
197345 Санкт-Петербург, ул. Петрозаводская, 7

Магазины "Академкнига" с указанием отделов "Книга—почтой"

690088 Владивосток, Океанский проспект, 140 ("Книга—почтой")
620151 Екатеринбург, ул. Мамина-Сибиряка, 137 ("Книга—почтой")
664033 Иркутск, ул. Лермонтова, 289 ("Книга—почтой")
660049 Красноярск, ул. Сурикова, 45 ("Книга—почтой")
117312 Москва, ул. Вавилова, 55/7
117192 Москва, Мичуринский проспект, 12
103642 Москва, Б. Черкасский пер., 4
630091 Новосибирск, Красный проспект, 51 ("Книга—почтой")
630090 Новосибирск, Морской проспект, 22 ("Книга—почтой")
142292 Пушкино, Московской обл., МР "В", 1 ("Книга—почтой")
443002 Самара, проспект Ленина, 2 ("Книга—почтой")
199034 Санкт-Петербург, В.О., 9-я линия, 16
191104 Санкт-Петербург, Литейный проспект, 57
199164 Санкт-Петербург, Таможенный пер., 2
194064 Санкт-Петербург, Тихорецкий проспект, 4
634050 Томск, Набережная реки Ушайки, 18 ("Книга—почтой")
450059 Уфа, ул. Р. Зорге, 10 ("Книга—почтой")
450025 Уфа, ул. Коммунистическая, 49

*По вопросам приобретения книг
просим обращаться также
в издательство по адресу:
117864, Москва, ул. Профсоюзная, 90
тел. (095) 334-98-59*
