

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

БЮЛЛЕТЕНЬ
ГЛАВНОГО
БОТАНИЧЕСКОГО
САДА

Выпуск 62



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

1966

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

БЮЛЛЕТЕНЬ
ГЛАВНОГО
БОТАНИЧЕСКОГО
САДА

Выпуск 62



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
МОСКВА
1966

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ:

Ответственный редактор академик *Н. В. Цицин*

Члены редколлегии: *А. В. Благовещенский, В. Н. Былое,*
В. Ф. Вервилов, М. В. Культиасов,
П. И. Лапин (зам. отв. редактора), *Ю. Н. Малыгин,*
Г. С. Оволевцев (отв. секретарь),
К. Т. Сухоруков, *Е. С. Черкасский*

ИНТРОДУКЦИЯ И АККЛИМАТИЗАЦИЯ



ОБ ИНТРОДУКЦИИ НА СЕВЕР РАЗЛИЧНЫХ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ

Б. Н. Головкин

Работами Раункиера (Raunkiaer, 1904, 1908) были заложены основы статистической географии жизненных форм растений. Предложенные им спектры для различных областей земного шара, несмотря на упрощенность основных единиц и в ряде случаев на их сборный характер, давали наглядный материал для соответствующих эколого-биологических характеристик и важных филогенетических обобщений. Статистический анализ жизненных форм явился по существу одной из сторон эколого-исторического анализа конкретных ботанико-географических областей, флористический, а впоследствии флорогенетический статистический анализ которых был начат еще в начале прошлого века Р. Броуном. Именно на этом материале была подтверждена закономерность основного эволюционного ряда переходов от деревьев через кустарники к травам, выведенного ранее Галлиром (Hallier, 1905).

Созданное Раункиером направление в ботанической географии получило развитие в работах более поздних исследователей (Буш, 1913; Казакевич, 1922; Зозулин, 1959; Любарский, 1963; Серебряков, 1964 и др.), показавших статистически роль различных жизненных форм в составе ботанико-географических зон и отдельных фитоценозов.

Несколько по-иному обстоит дело с изучением роли жизненных форм при интродукции (естественной или искусственной) растений в новые для них условия. Впервые падение интродукционных возможностей в связи с различной зимостойкостью в ряду однолетники — многолетники — кустарники — деревья было отмечено А. Н. Бекетовым (1870) и подтверждено многими авторами. «Древесная биоморфа, — указывает С. Я. Соколов (1957), — наиболее тесно связана с факторами атмосферного характера, тогда как травянистые растения уходят от воздействия многих неблагоприятных факторов внешней среды под снежный покров и под почву или под защиту одной почвы, или переносят вредные воздействия почти в анабиозе в состоянии семян».

Для адвентивных видов флоры предложено «правило уподобления большинству видов в фитоценозе» (Серебряков, 1964), которое сводится к следующему. В процессе естественного распространения или искусственного расселения растений в новые климатические и эколого-ценотические условия ритм и побегообразование у этих растений изменяются в сторону приобретения или усиления признаков, свойственных большинству видов в окружающих фитоценозах. Следуя этому правилу, которое автор рассматривает в зональном аспекте, адвентивные или интродуци-

рованные растения на Севере должны в процессе адаптации сократить до минимума число генераций побегов и листьев, уподобляясь большинству видов, проанализированных автором в фитоценозах р. Пясины, Приполярного Урала и Хибин. В частности, им отмечается постепенное исчезновение способности к образованию зимующих розеток листьев у хибинских популяций бодяка разнолистного по сравнению с его подмосковными популяциями. К такому же выводу пришла еще ранее Е. И. Лапшина (1928). Ирмиш (Irmisch, 1857) указывал, что *Sonchus arvensis* в Германии зимует в фазе розеток; в Петергофе этот вид имеет на корневище зимующие почки.

В местных флорах с продвижением к северу в составе фитоценозов отмечается уменьшение процента эпикотильных видов травянистых растений, связанное с увеличением числа видов розеточных растений; в частности, в Хибинских горах богатые эпикотильными видами семейства выпадают почти полностью (Ворошилов, 1960).

Если принять предложенное И. Г. Серебряковым правило, можно прийти к выводу, что переселяемые в субтропические и арктические районы травянистые растения в процессе адаптации должны полностью или в большой степени лишиться зимнезеленых зимующих органов, формируя летние розетки листьев и безлистные генеративные побеги. В результате травянистые растения, консервативные в своей морфологической структуре, обречены на гибель, а в лучшем случае — на более или менее продолжительное существование в фазе вегетации. Однако условия культуры для интродуцируемых растений и рудеральные местообитания для заносных значительно отличаются от условий естественных фитоценозов произрастания аборигенных растений. Тем не менее правило И. Г. Серебрякова может стать важным звеном в общей теории интродукции и позволит предугадать изменения жизненной формы растений в процессе акклиматизации.

С целью уточнения этого нами была предпринята статистическая обработка наблюдений над травянистыми растениями, выращивавшимися в 1932—1963 гг. на питомниках Полярно-альпийского ботанического сада. Всего было учтено 2762 вида травянистых растений, многие из которых испытывались в саду неоднократно в виде образцов из различных мест.

Большое количество и разнообразие материала не позволило определить жизненную форму каждого вида с одинаковой степенью детализации. В результате выделено сравнительно небольшое число групп жизненных форм, причем многие, по-видимому, являются сборными. Поэтому наши выводы следует считать предварительными, подлежащими уточнению по мере накопления наблюдений по отдельным группам жизненных форм.

Нами выделены следующие группы: облигатных однолетников; факультативных однолетников, или двуручек (переннирующих однолетников, по терминологии В. О. Казаряна, 1952); более или менее облигатных двулетников; розеточных гемикриптофитов; безрозеточных (эпикотильных) гемикриптофитов; корневищных геофитов; клубневых и клубнелуковичных геофитов; луковичных геофитов и хамефитов (в понимании Раункиера).

По успешности приживаемости все виды были разбиты на три группы: только вегетировавшие; дошедшие до бутонизации или до цветения, но не давшие зрелых семян; плодоносившие в Полярно-альпийском ботаническом саду (таблица).

Таблица позволяет сделать несколько интересных выводов. Прежде всего бросается в глаза сравнительно низкая приживаемость хамефитов, т. е. той группы жизненных форм, которую Раункиер считал ведущей в холодных областях северного полушария. Именно поэтому климат таких областей был назван им «климатом хамефитов».

Степень приживаемости различных жизненных форм травянистых растений

Группа жизненных форм	Общее число видов	Вегетация		Бутонизация—цветение		Плодоношение	
		число видов	%	число видов	%	число видов	%
Облигатные однолетники	453	90	19,9	218	48,1	145	32,0
Факультативные однолетники . . .	55	15	27,3	25	45,4	15	27,3
Двулетники	122	50	41,0	48	39,4	24	19,6
Розеточные гемикриптофиты	1034	269	26,0	298	28,8	467	45,2
Эпикотильные гемикриптофиты . .	497	170	34,2	197	39,6	130	26,2
Корневищные геофиты	191	71	37,2	63	33,0	57	29,8
Клубневые и клубнелуковичные геофиты	34	15	44,1	7	20,6	12	35,3
Луковичные геофиты	130	56	43,1	38	29,2	36	27,7
Хамефиты	246	117	47,3	74	30,1	55	22,6
Итого	2762	853	30,9	968	35,0	941	34,1

Такое расхождение между результатами интродукционных экспериментов и данными анализа аборигенных северных флор, во-первых, подтверждает мнение многих исследователей (Hagecup, 1930; Du Rietz, 1931; Серебряков, 1962 и др.) о гетерогенности группы хамефитов. Нужно рассматривать отдельно подгруппы полукустарников, низких кустарничков и травянистых многолетников с приподнимающимися зимующими, но не одревесневшими побегами, и учитывать, что по происхождению и преимущественной ботанико-географической приуроченности хамефиты свойственны как полярным, так и средиземноморским (в широком понимании) областям.

Во-вторых, эти данные показывают, что при применении «правила уподобления» нельзя пользоваться спектрами жизненных форм Раункиера. Это подтверждается и сравнительно высокой степенью приживаемости однолетников, которые в спектрах Раункиера для северных широт по численности неизменно стоят на последнем месте.

При обсуждении степени приживаемости жизненных форм удобнее рассматривать совместно две последние группы (виды бутонизирующие или цветущие и виды плодоносящие), объединяющие растения, способные закладывать в новых для них условиях генеративные почки возобновления и развивать генеративные побеги. Этим группам противопоставляются виды только вегетирующие.

В данном случае выделяются группы луковичных, клубневых и клубнелуковичных геофитов со сравнительно большим процентом видов, оставшихся в виргиниальной фазе развития. Причиной этому, вероятно, служит растянутость ювенильного и виргиниального периодов у многих представителей этих групп, связанная с замедленными темпами развития и, следовательно, более поздним, чем в других группах, достижением нормальных размеров взрослого растения. Именно в этот период наблюдается наибольший выпад растений, часто приводящий к полной гибели испытываемого образца.

Сравнивая группы розеточных и эпикотильных гемикриптофитов, мы еще раз убеждаемся в справедливости отмеченной В. Н. Ворошиловым закономерности уменьшения роли последних при продвижении к северу. Розеточные гемикриптофиты в основном имеют ди- и полициклические побеги, а побеги эпикотильных гемикриптофитов чаще всего

моноциклические. Короткий вегетационный период, длящийся у нас в среднем 105 дней, более соответствует растянутому (нередко на протяжении более двух лет) развитию генеративного побега, свойственному растениям с ди- и полициклическими побегами, нежели развитию моноциклических побегов, совершающемуся в одно лето. Постепенная подготовка для перехода к цветению, которая заключается в предварительном формировании фотосинтезирующего аппарата и нередко высокой степени дифференциации элементов цветков и соцветий в осенних почках возобновления, является причиной того, что многим из розеточных растений свойственно раннее цветение. Ранние сроки цветения в свою очередь дают возможность растению быстро завязать и сформировать семена. Побеги же моноциклического типа, фотосинтезирующий аппарат которых формируется и год цветения, а степень дифференциации генеративных органов в почке возобновления осенью в связи с этим ниже, чем в предыдущем случае, обычно зацветают во второй половине лета или не цветут совсем. Часто это является основной причиной, препятствующей таким растениям сформировать зрелые семена до наступления осенних заморозков. По-видимому, этим можно объяснить то, что в группе эпикотильных гемикриптофитов число видов, цветущих, но не плодоносящих, значительно превышает число видов, дающих зрелые семена.

Побеги двулетников близки к дициклическим побегам розеточных гемикриптофитов. Однако у многолетников граница между ди- и полициклическими побегами никогда не бывает резкой. Дипицичность часто заменяется полициклическостью, если побеги на второй год развития не находят условий, необходимых им для перехода к цветению. Цветение наступает при благоприятном сочетании метеорологических условий двух последующих вегетационных периодов. Поэтому розеточный гемикриптофит может пребывать в вегетативном состоянии довольно долго и при благоприятных условиях зацветает и дает зрелые семена. Двулетники же при неблагоприятном сочетании двух последующих вегетационных периодов либо полностью отмирают, не дойдя до цветения, либо (что наблюдается значительно реже) превращаются в монокарпические малолетники. Отмеченное различие и является, вероятно, причиной более низкой приживаемости двулетников.

В отличие от облигатных двулетников, факультативные однолетники в нашем саду развиваются большей частью по типу облигатных однолетников, образуя моноциклические незимующие побеги и успевая завершить развитие в год всходов. Поэтому по степени приживаемости факультативные однолетники приближаются к облигатным.

В заключение остановимся на указании Раункиера (Raunkiaer, 1908) о том, что он не стоит на позиции определения и д е а л ь н ы х (разрядка наша.—Б. Г.) жизненных форм, которые явились бы суммой всех адаптаций к условиям существования. Это указание вполне согласуется с результатами наших исследований и анализов. Действительно при интродукции растений на север трудно предпочесть какую-либо одну жизненную форму, так как ни одна из них не является идеальной для жизни в новых условиях. Тем не менее выявленные закономерности могут оказаться полезными в интродукционной работе на севере.

ЛИТЕРАТУРА

- Бекетов А. Н. 1870. Две публичные лекции об акклиматизации.— «Из жизни природы и людей». СПб.
 Буш Н. А. 1913. Биологические типы Раункиера и применение их к изучению растительных формаций.— Труды Бот. сада Юрьевского ун-та, т. 14, вып. 4.

- Ворошилов В. Н. 1960. Ритм развития у растений. М., Изд-во АН СССР.
- Зозулин Г. М. 1959. Подземные части основных видов травянистых растений и ассоциаций плакоров Среднерусской лесостепи в связи с вопросами формирования растительного покрова. — Труды Центр.-чернозем. гос. заповедн., вып. 5.
- Казакевич Л. И. 1922. Материалы к биологии растений юго-востока России. — Изв. Саратовск. обл. с.-х. опытн. станции, т. 3, вып. 3—4.
- Казарян В. О. 1952. Стадийность развития и старения однолетних растений. Ереван, Изд-во АН АрмССР.
- Лапшина Е. И. 1928. О перезимовывании высших растений по наблюдениям в окрестностях Петергофа. — Труды Петергофск. естеств.-научн. ин-та, № 5.
- Любарский Е. Л. 1963. Роль длиннокорневищных видов в сложении травостоя в связи с влажностью почвы. — Бот. ж., т. 48, № 3.
- Серебряков И. Г. 1962. Экологическая морфология растений. М., изд-во «Высшая школа».
- Серебряков И. Г. 1964. Сравнительный анализ некоторых признаков ритма сезонного развития растений различных ботанико-географических зон СССР. — Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы, отд. биол., т. 69, вып. 5.
- Соколов С. Я. 1957. Современное состояние теории акклиматизации и интродукции растений. — Труды Бот. ин-та АН СССР, сер. 6, вып. 5.
- Du Rietz G. E. 1931. Life-forms of terrestrial flowering plants. Uppsala.
- Hagerup O. 1930. Etudes des types biologiques de Raunkiaer dans la flore autour Timbuctou. — Kgl. danske Tid. selsk. bid. — medd., Bd. 9, N 4.
- Hallier H. 1905. Ein zweiter Entwurf des natürlichen (phylogenetischen) Systems der Blütenpflanzen. — Ber. Dtsch. bot. Ges., Bd. 23.
- Irmisch Th. 1857. Über die Keimung und die Erneuerungsweise von *Convolvulus sepium* und *C. arvensis*. — Bot. Ztg., Jg. 15.
- Raunkiaer C. 1904. Om biologiske Typer, med Hensyn til Planternes Tilpasning til at overleve ugunstige Aarstider. — Bot. Tidsskr., Bd. 26.
- Raunkiaer C. 1908. Livsformen Statistik som Grundlag for biologisk Plantegeografi. — Bot. Tidsskr., Bd. 29.

Полярно-альпийский ботанический сад
Кольского филиала Академии наук СССР
г. Кировск

ПЕРЕЗИМОВКА НЕКОТОРЫХ СУБТРОПИЧЕСКИХ РАСТЕНИЙ В КАРАБАХСКОЙ СТЕПИ

Л. М. Зубарева, Б. В. Молокович

В Карабахской степи Азербайджанским научно-исследовательским институтом лесного хозяйства и агролесомелиорации (г. Барда) осенью 1959 г. заложен дендрарий на площади более 120 га. Здесь собрано свыше 500 видов древесных и кустарниковых растений, из которых 300 видов проходят испытания в течение 4—5 лет.

Зима в Карабахской степи мягкая и непродолжительная. Средняя температура в ноябре $+3,6^{\circ}$, декабре $+4,4^{\circ}$, январе $+1,3^{\circ}$, феврале $+3,6^{\circ}$, марте $+7,3^{\circ}$. Вегетация древесных растений приостанавливается с конца октября — начала ноября по март. Средний абсолютный минимум -8° . В годы наблюдений (1959—1963) зимы были типичными для Центрального Азербайджана. Зима же 1963/64 г. была исключительно суровой. Периодические ночные заморозки в 1963 г. начались с конца ноября. В ноябре абсолютный минимум температуры достиг $-1,4^{\circ}$. Начиная с 20 декабря, ночные заморозки доходили до $-6, -8^{\circ}$, иногда вынадал снег, который в дневные часы таял. 17 января 1964 г. наблюдался сильный снегопад, а 18 января — сильный штормовой ветер, из-за чего почва местами оказалась оголенной от снега. Снежный покров мощностью 5—8 см держался до конца января. Температура воздуха ночью в это время была $-8-10^{\circ}$, а днем нередко повышалась до 0. В ночь на 20 января резко похолодало. В 19 час. температура была -12° , к утру понизилась до $-16,4^{\circ}$ (абсолютный минимум). До конца января темпе-

ратура ночью удерживалась на уровне -8° . Такое резкое отклонение от средних многолетних данных — явление весьма редкое для этой зоны. Зима 1963/64 г. дала возможность установить, какие из испытываемых субтропических растений можно выращивать в этих районах без риска.

В результате проведенных в 1964 г. наблюдений установлено, что от мороза полностью погибла четырехлетняя магнолия крупноцветковая (*Magnolia grandiflora* L.) и трехлетняя клещевина (*Ricinus communis* L.). Сильно пострадала пальма финиковосная (*Phoenix dactylifera* L.), у которой корни сохранились неповрежденными только в защищенных от ветра местах, где лежал снег. Весной 1964 г. от части оставшихся корней она очень медленно стала отрастать.

Полностью погибла 10-летняя опунция буроколючковая (*Opuntia phaeacantha* Engelm.), двулетние же растения, под прикрытием опавшей листвы, сохранились. Погибли двух четырехлетние растения акации стойкой (*Acacia retinodes* Schlecht.); у однолетних растений в питомнике обмерзла только крона выше снегового покрова; за 1964 г. акация стойкая в питомнике дала прирост в среднем 51 см. То же наблюдалось и у паркинсонии колючей (*Parkinsonia aculeata* L.): четырехлетние плодоносящие растения погибли, а в питомнике у них подмерзла только часть кроны. В 1964 г. паркинсония прекрасно восстановилась и дала средний прирост 93 см.

Надземная часть растений была полностью убита морозом у всех молодых эвкалиптов (*Eucalyptus umbellata* Domin., *E. viminalis* Labill., *E. camaldulensis* Dehnh.), четырехлетних — схинуса свешивающегося (*Schinus dependens* Ortega) и тунга сердцелистного (*Aleurites cordata* R. Br.), двухлетней руслинии (*Ruslantia* sp.), трех- и четырехлетнего олеандра (*Nerium oleander* L.), однолетних казуарины хвощевидной (*Casuarina equisetifolia* L.) и кассии вечноветущей (*Cassia floribunda* Collad.), четырехлетнего мирта обыкновенного (*Myrtus communis* L.), трехлетней маслины европейской (*Olea europaea* L.). От корней всех этих растений в 1964 г. отросли новые побеги.

Четырехлетние деревья эвкалиптов, замерзшие до корневой шейки, перед началом вегетации были посажены на пенек, что обеспечило получение обильной поросли, которая уже к концу вегетационного сезона достигла 2—2,5 м. Деревья, которые своевременно не были посажены на пенек, погибли. От корней однолетних растений за вегетационный период побеги достигли средней высоты 210 см. Средний прирост в 1964 г. составлял (в см): схинуса свешивающегося — 120, казуарины — 90, кассии — 92, руслинии — 60, олеандра — 76, маслины — 18, мирта — 8.

Однолетняя древесина погибла у трех- и четырехлетней цезальпинии (*Caesalpinia gilliesii* Wall.), трех- и четырехлетнего питтоспорума (*Pittosporum tobira* Dryand., *P. heterophyllum* Franch.). У растений старшего возраста и растений, находящихся в защищенных от ветра местах, погибли отдельные побеги последнего года.

Отдельные недревесневшие концы побегов последнего года оказались побитыми морозом у метельника прутьевидного (*Spartium junceum* L.), мелии тоозендан (*Melia toosendan* Nakai), акации серебристой (*Acacia dealbata* Link), чекалкиного ореха (*Xanthoceras sorbifolium* Bge.), схинуса теребинтолистного (*Schinus terebinthifolius* Raddi).

Внешние признаки повреждений морозом не отмечены у большинства испытываемых в дендрарии субтропических древесных растений — секвойи, криптомерии японской, кипарисов вечнозеленого и аризонского, сосен крымской, алепской, эльдарской и итальянской, хамеропса приземлистого, трахикарпуса высокого, юкки сизой и отогнутолистной, дубов пробкового, каменного, красного и пильчатого, каркаса миссисипского, тюльпанного дерева и других. Всего было учтено до 100 видов.

Холодная зима 1963/64 г. в какой-то степени повлияла на дальнейшее развитие растений. Несмотря на то, что февраль и март не отличались от средних многолетних данных и предыдущих лет наблюдений, растения в 1964 г. вступили в вегетацию на 15—25 дней позднее, чем в 1963 г., и на 20—30 дней позднее, чем в 1962 г. Сдвинулись также фазы цветения. Некоторые растения зацвели на 20—25 дней позднее, чем в два предыдущих года наблюдений.

Зима 1963/64 г. послужила проверкой испытываемых в Карабахской степи новых и субтропических растений. Многие это испытание выдержали, показали высокую холодостойкость и хорошую способность к восстановлению, и, очевидно, заслуживают дальнейшего продвижения в защитное лесоразведение и озеленение. Опыт интродукции растений, проводимый в Карабахской степи Азербайджана, показывает, что ассортимент древесных и кустарниковых пород в защитном лесоразведении и озеленении населенных пунктов может быть значительно расширен за счет новых для этих районов субтропических и иноземных древесных растений.

*Азербайджанский научно-исследовательский институт
лесного хозяйства и агролесомелиорации
г. Барда Азербайджанской ССР*

ЗАСУХОУСТОЙЧИВОСТЬ ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ ДЕКОРАТИВНЫХ ДЕРЕВЬЕВ И КУСТАРНИКОВ НА ЮЖНОМ БЕРЕГУ КРЫМА

А. Н. Глазурина

Засушливый климат Южного берега Крыма требует прежде всего изучения засухоустойчивости интродуцированных растений. Работа в этом направлении проводилась в 1963 и 1964 гг. Лето 1963 г. было особенно засушливым. Из годовой суммы осадков за летние месяцы выпало 58 мм (при норме 114 мм). Жаркая погода держалась с конца июня до середины сентября. В третьей декаде июля абсолютный максимум температуры достиг 33—34° при относительной влажности воздуха 34—39%.

Для быстрой оценки засухоустойчивости древесных растений и получения достоверных данных мы наряду с полевым методом и фенологическими наблюдениями пользовались эколого-физиологическими методами.

При изучении водного режима растений водоотдачу листьев определяли способами, описанными в литературе (Ничипорович, 1926; Кормилицы, Марченко, 1960), а содержание воды в листьях и водный дефицит — по методике Л. С. Литвинова.

Исследовано 14 новых и 10 местных растений по 3—6 экземпляров каждого вида в возрасте от 4 до 10 лет.

По степени приспособленности к засушливому климату изученные растения можно отнести к двум экологическим группам: ксерофильной — эуксерофиты и гемиксерофиты — и мезофильной — ксеромезофиты и мезофиты (табл. 1).

Среди ксерофильных растений преобладали гемиксерофиты — растения, которые в засуху расходовали влагу не больше, чем в благоприятный период — в начале лета. Оводненность листьев у этих растений в разное время года и при различных условиях колебалась незначительно — в пределах от 0 до 8%. Водный дефицит в течение лета был выравнен

Таблица 1

Водный режим листьев древесных пород и кустарников в условиях ассуэти

Порода	Год	Водоотдача, %			Содержание воды в листь- ях, % на сырой вес			Остаточный водный дефицит	
		июнь	август	отношение август июнь	июнь	август	июнь	август	
Эуксерофиты и гемиксерофиты									
Дуб македонский — <i>Quercus macedonica</i> A. DC.	1963	39,8	39,8	100	52,0	46,3	13,8	13,8	
	1964	45,9	43,3	94	53,8	49,7	7,5	9,7	
Можжевельник полушаровидный — <i>Juniperus semiglobosa</i> Rgl.	1963	18,1	13,8	76	66,7	66,2	9,9	11,0	
	1964	29,2	17,3	59	76,2	69,2	4,0	9,8	
Фисташка китайская — <i>Pistacia chinensis</i> Bge.	1963	46,9	35,6	76	62,6	56,5	6,1	4,6	
	1964	48,8	23,9	51	67,2	60,6	4,4	5,8	
Хвойник хвощовый — <i>Ephedra equisetina</i> Bge.	1963	24,5	15,8	64	57,2	50,6	9,8	9,1	
	1964	18,9	13,3	73	59,2	50,8	7,4	5,6	
Ксеромезофиты									
Дзельква китайская — <i>Zelkova sinica</i> Schneid.	1963	48,3	46,9	97	54,2	52,3	16,3	15,1	
	1964	39,7	45,7	115	52,6	52,0	6,2	8,3	
Дзельква Шнейдера — <i>Zelkova schneideriana</i> Hand.	1963	55,3	53,8	97	60,0	57,9	18,2	15,5	
	1964	50,1	54,0	107	57,6	59,0	9,5	10,8	
Лагерстремия слаборебристая — <i>Lagerstroemia subcostata</i> Koehe	1963	32,7	57,8	177	64,9	60,0	9,4	4,7	
	1964	28,1	51,9	185	73,7	70,9	4,3	4,9	
Орех Хиндаи — <i>Juglans hindii</i> Jeps.	1963	34,6	42,2	122	62,8	55,9	13,0	8,9	
	1964	36,8	42,7	111	70,0	65,3	7,1	5,3	
Сирень широколистная — <i>Syringa oblata</i> Lindl.	1963	27,0	48,7	180	68,5	67,7	6,6	5,5	
	1964	20,4	40,8	200	69,0	68,3	2,0	5,1	
Цеанотус американский — <i>Ceanotus americanus</i> L.	1963	41,6	58,3	140	70,6	66,1	6,3	7,1	
	1964	38,7	43,6	112	73,4	61,6	4,0	4,8	
Ясень Марьеа — <i>Frazinus mariesii</i> Hook.	1963	37,1	46,9	127	59,9	56,0	7,7	7,0	
	1964	23,3	30,5	131	66,1	61,7	6,1	7,7	
Ясень опушенноперный — <i>Frazinus rubinervis</i> Bl.	1963	25,8	48,8	189	57,1	58,4	12,5	10,4	
	1964	18,3	29,9	165	63,3	60,0	8,1	7,1	
Мезофиты									
Багрянник японский — <i>Cercidiphyllum japonicum</i> Sieb. et Zucc.	1963	48,5	50,2	103	61,2	62,2	5,8	6,1	
	1964	51,9	52,4	101	62,3	58,0	3,8	6,8	
Клекачка Бумальда — <i>Staphylea bumalda</i> Sieb. et Zucc.	1963	65,0	68,7	106	76,1	69,1	9,0	13,6	
	1964	67,0	67,6	100	78,7	74,0	7,8	9,5	

Таблица 2

Водный режим листьев местных древесных растений и экзотов давней интродукции в условиях засухи

Порода	Год	Водоотдача, %			Содержание воды в листьях, % на сырой вес		Остаточный водный дефицит	
		июнь	август	отношение август июнь	июнь	август	июнь	август
Эуксерофиты и гемиксерофиты								
Дуб пушистый — <i>Quercus pubescens</i> Willd.	1963	49,0	45,7	93	52,6	52,3	11,9	11,3
	1964	52,0	48,2	93	51,8	49,5	8,4	9,4
Можжевельник высокий — <i>Juniperus excelsa</i> M. B.	1963	25,1	12,0	48	58,1	51,2	8,2	7,4
	1964	13,4	9,6	61	57,0	50,2	8,4	7,0
Фисташка дикая — <i>Pistacia tatica</i> L.	1963	42,7	41,8	98	56,4	53,6	11,8	11,5
	1964	36,8	33,0	81	64,0	56,0	6,1	7,3
Ксеромезофиты								
Дзельква граболистная — <i>Zelcowa carpinifolia</i> Dipp.	1963	50,6	48,0	95	62,1	48,4	7,1	12,4
	1964	40,4	46,5	115	64,6	53,2	3,0	13,1
Клекачка колхидская — <i>Staphylea colchica</i> Stev.	1963	48,1	57,2	119	73,8	66,8	6,2	11,8
	1964	33,5	59,2	147	75,6	68,5	5,8	8,9
Орех грецкий — <i>Juglans regia</i> L.	1963	32,7	30,3	93	70,8	65,8	6,1	5,3
	1964	37,9	34,6	91	76,0	72,1	5,6	4,0
Сирень обыкновенная — <i>Syringa vulgaris</i> L.	1963	25,0	31,3	124	70,4	64,9	5,6	4,5
	1964	16,7	19,8	119	67,5	65,4	2,7	6,0
Ясень остроплодный — <i>Frazinus oxycarpa</i> Willd.	1963	30,1	51,9	172	72,7	54,5	8,9	8,2
	1964	40,4	57,1	141	67,4	58,0	5,0	14,3
Мезофиты								
Лапина узкокрылая — <i>Pterocarya stenoptera</i> DC.	1963	55,5	56,3	102	69,4	67,2	3,9	8,2
	1964	61,1	57,3	94	67,5	58,6	3,0	5,3

в июне и августе, в утренние часы разница не превышала 2—3%, а в отдельных случаях была даже несколько ниже, чем в начале лета. Водоотдача листьев в засуху была пониженной, т. е. водоудерживающая способность их была повышенной.

Из местных видов к гемиксерофитам относятся дуб пушистый, фисташка дикая и можжевельник высокий, из интродуцированных — дуб македонский, фисташка китайская, хвойник хвощовый и можжевельник полушаровидный (табл. 2).

Растения ксерофильной группы в засуху не имели повреждений; окраска их листьев не изменялась. Такие растения отнесены нами к засухоустойчивым.

Приспособляемость к засухе растений мезофильной группы оказалась более разнообразной.

Ксеромезофиты в неорошаемых условиях отличались неустойчивостью водного режима. Оводненность их листьев резко колебалась и в августе была на 12—18% ниже, чем в июне. Водоотдача в летнюю засуху повышена, водный дефицит в конце лета нарастает. Эти растения в засуху прекращают рост и сравнительно рано заканчивают вегетацию. Такой путь приспособления к засушливым условиям отмечен нами у местного вида ясени остроплодного и у интродуцированной дзельквы граболистной. Последняя переносит значительное обезвоживание тканей и удерживает воду в листьях с большей силой, чем ясень остроплодный. По данным

Таблица 3

Засухоустойчивость интродуцированных и местных древесных пород и кустарников различного географического происхождения в связи с ростом годичных побегов

Порода	Происхождение семенного материала	Год	Начало роста	Окончание роста	Продолжительность роста, дни	Степень засухоустойчивости
Багрянник японский	Румыния, Клуж, Ботанический сад	1963 1964	22.III 3.IV	10.VII 15.VI	100 74	НЗ
Дзельква граболистная	Талыш, АзССР	1963 1964	4.IV 8.IV	15.V 20.V	42 43	ОЗ
Дзельква китайская	Франция, арборетум в Баррах	1963 1964	29.IV 1.VII 20.IV	25.V 6.VIII 16.VI	27 37 57	ОЗ
Дзельква Шнейдера	Китай, Шанхайский дендрологический питомник	1963 1964	16.IV 5.IV	5.IX 15.IX	143 164	ОЗ
Дуб пушистый	Местный вид	1963 1964	18.IV 20.IV	10.VI 10.V	54 21	З
Клекачка Бумальда	Китай, Нанкинский ботанический сад	1963 1964	10.III 10.IV 18.III 25.V	15.V 20.VI 10.V 30.VI	66 71 54 35	НЗ
Клекачка колхидская	Западное Закавказье	1963 1964	21.III 25.III	18.VI 25.V	89 62	СЗ
Лагерстремия слабо-ребристая	Китай, Пекинский ботанический сад	1963 1964	6.V 26.IV	22.VII 15.VII	77 81	СЗ
Липа узкокрылая	Китай, Пекинский ботанический сад	1964	8.IV	20.VII	103	НЗ
Можжевельник высокий	Местный вид	1963 1964	25.III 5.IV	1.VI 5.VI	68 62	З
Можжевельник полусферовидный	УССР, Устимовский дендрологический парк	1963 1964	22.IV 25.III	1.IX 10.VIII	133 139	З
Орех грецкий	Вид древней интродукции	1963 1964	15.IV 10.IV	25.V 5.VI	41 57	З
Орех Хиндзи	г. Ташкент, Ботанический сад АН УзССР	1963 1964	16.IV 19.VII 17.IV 10.IV 20.VII	25.V 6.VIII 5.VI 10.VII 20.VIII	40 18 50 92 31	ОЗ
Сирень обыкновенная	Вид древней интродукции	1963 1964	20.III 20.III	15.V 10.V	57 52	ОЗ
Сирень широколистная	Китай, Шанхайский питомник	1963 1964	15.II 10.III	1.VII 25.V	135 77	ОЗ
Фисташка дикая	Местный вид	1963 1964	10.V 30.IV	12.VI 5.VI	34 37	З
Фисташка китайская	Китай, Нанкинский ботанический сад	1963 1964	30.III 10.VI 24.VII 5.IV 5.VI 15.VII	10.V 1.VII 6.VIII 10.VI 30.VI 5.VIII	42 21 14 67 25 20	З
Хвойник хвощовый	г. Фрунзе, Ботанический сад	1963 1964	20.III 15.III	20.V 25.V	62 72	З
Цеанотус американский	Австрия, Вена, Ботанический сад	1963 1964	15.III 8.IV	5.VII 5.VII	112 89	СЗ

Таблица 3 (окончание)

Порода	Происхождение семенного материала	Год	Начало роста	Окончание роста	Продолжительность роста, дни	Степень засухоустойчивости
Ясень Марьеца	Китай, Пекинский ботанический сад	1963 1964	25.IV 29.IV	30.V 10.VI	36 43	ОЗ
Ясень остроплодный	Местный вид	1963 1964	15.IV 10.IV	10.V 10.V	26 30	ОЗ
Ясень опушенно-нервный	Голландия, Утрехт	1963 1964	20.IV 15.IV	25.V 30.V	36 46	ОЗ

Примечание. З — засухоустойчивые, ОЗ — относительно засухоустойчивые, СЗ — средnezасухоустойчивые, НЗ — незасухоустойчивые виды.

С. Д. Эрперт (1962), подобными свойствами обладает вяз мелколистный, систематически близкий к дзелькве. Способность дзельквы удерживать воду и переносить сильное обезвоживание связана со свойствами протоплазмы и, по-видимому, с анатомическим строением листьев и корней.

В условиях полива ксеромезофиты хорошо переносят воздушную засуху и по динамике влажности листьев и водного дефицита сходны с гемиксерофитами.

Ксеромезофиты относительно засухоустойчивы. Полевые наблюдения показали, что в засуху они не повреждаются.

Менее ксерофилизированные ксеромезофиты — клекачка колхидская, цеанотус американский и лагерстремия слаборебристая — по особенностям водного режима сходны с растениями предыдущей группы. Повышенная в конце лета водоотдача и водный дефицит при сравнительно неглубоких корневых системах делают эти растения более чувствительными к почвенной и воздушной засухе. Они отнесены нами к группе средnezасухоустойчивых. В засуху их листья получают ожоги и теряют тургор, а завязи увядают и осыпаются.

Типичные мезофиты с трудом переносят засуху даже при поливе. Они не выносят большого обезвоживания тканей. Багрянник японский и лапина узкокрылая в засуху сбрасывают до 80% листьев, что уменьшает расход воды. Оводненность сохранившихся листьев остается примерно такой же, как в начале лета, и колеблется в пределах 2—4%. У клекачки Бумальда листья гибли от ожогов и побеги усыхали. Эти растения отнесены нами к группе незасухоустойчивых.

Весенний рост большинства засухоустойчивых местных видов отличается малой продолжительностью (табл. 3). Многие местные породы (ясень остроплодный, фисташка дикая, дуб пушистый) прекращали рост и закладывали зимние почки в конце мая — начале июня, используя для роста осенне-зимние запасы влаги в полове. Сходный ритм имели средиземноморские растения (орех грецкий, дзельква граболистная, хвойник хвощовый).

Зависимость между засухоустойчивостью и продолжительностью роста у мезофильных растений нами не обнаружена. Некоторые из них (багрянник японский и клекачка Бумальда) в засуху прекращали рост, другие отличались многократным или продолжительным ростом.

Отмечена группа местных растений, приспособившихся к засушливому климату путем сокращения вегетации. Незасухоустойчивые растения — багрянник японский и лапина узкокрылая — рано заканчивают вегетацию, так как страдают от летней засухи (табл. 4).

Таблица 4

Засухоустойчивость местных древесных пород и интродуцентов, рано заканчивающих вегетацию

Порода	Начало роста	Окончание роста	Продолжительность роста, дни	Степень засухоустойчивости*
Фисташка дикая — <i>Pistacia mutica</i> L. . .	17.IV	2.X	169	3
Ясень остроплодный — <i>Fraxinus oxycarpa</i> Willd.	5.III	20.IX	199	03
Багрянник японский — <i>Cercidiphyllum japonicum</i> Sieb. et Zucc.	10.III	28.VIII	172	НЗ
Лапина узкокрылая — <i>Pterocarya stenoptera</i> DC.	12.III	10.VIII	152	НЗ

* См. примечание к табл. 3.

Выводы

Исследование засухоустойчивости интродуцированных древесных и кустарниковых растений показало, что по характеру водного режима, роста, продолжительности вегетации и географическому происхождению в условиях Южного берега Крыма их можно отнести к двум экологическим группам — ксерофильной и мезофильной.

В группу ксерофильных растений входят эуксерофиты и гемиксерофиты, а в группу мезофильных — ксеромезофиты и мезофиты.

Ксерофильные растения происходят из сухих субтропиков Средиземья и юга Средней Азии или растут на сухих местах в Северном и Западном Китае. В большинстве случаев они снижают водоотдачу во второй половине лета.

Ареалы мезофильных растений лежат в пределах муссонных областей Китая, Японии и в приатлантической части Северной Америки. Водоотдача их листьев в конце лета повышается.

На Южном берегу Крыма ксерофильные растения относятся к засухоустойчивым, ксеромезофиты — к относительно засухоустойчивым и среднезасухоустойчивым, мезофиты — к незасухоустойчивым. Засухоустойчивые виды средиземноморского происхождения отличаются коротким периодом весеннего роста.

Интродуцированные растения повышенной засухоустойчивости — можжевельник полусферовидный, хвойник хвощовый, фисташка китайская и дуб македонский — можно рекомендовать для посадок по всему Южному берегу Крыма в нижнем поясе гор в неорошаемых условиях; хвойник хвощовый следует использовать для укрепления крутых склонов и предохранения почвы от размыва; можжевельник полусферовидный желательно испытать в среднем и верхнем поясе гор. Большинству интродуцированных мезофильных растений свойствен продолжительный рост, но четкая зависимость между засухоустойчивостью и продолжительностью роста не установлена.

К хорошим парковым деревьям можно отнести дзелькву Шнейдера и китайскую, орех Хиндзи, ясень Марьеа и опушеннонервный; их следует выращивать в сравнительно увлажненных местах на юге Крыма.

Цеанотус американский и лагерстремия слабобербристая при их выращивании нуждаются в тщательном уходе.

Клекачка Бумальда и багрянник японский непригодны для культуры на Южном берегу Крыма как совершенно незасухоустойчивые.

ЛИТЕРАТУРА

- Кормилицын А. М., Марченко Н. Г. 1960. Водоудерживающая способность листьев деревьев и кустарников как показатель приспособленности при интродукции на Южном берегу Крыма.— Труды Гос. Никитск. бот. сада, т. 32.
- Ничипорович А. А. 1926. О потере воды срезанными растениями в процессе завязания.— Журн. «Опытная агрономия юго-востока», т. 3, вып. 1.
- Серебряков И. Г. 1952. Морфология вегетативных органов высших растений. М., изд-во «Советская наука».
- Эрперт С. Д. 1962. Рост и влагопотребление вяза мелколистного в условиях различной влагообеспеченности в Северо-Западном Прикаспии. М., Изд-во АН СССР.

Государственный Никитский ботанический сад
г. Ялта

О ПЛОДНОШЕНИИ
ACANTHOPANAX SESSILIFLORUM (RUPR. ET MAXIM.)
SEEM. В МОСКВЕ

В. И. Некрасов, О. М. Князева

Изучение индивидуальной изменчивости плодоношения интродуцированных растений проводится с целью выявления особей, проявивших при первичном испытании большую приспособленность к новым условиям среды. Нами в течение трех лет (1962—1964 гг.) изучалось плодоношение отдельных особей *Acanthopanax sessiliflorum*.

Семена, полученные из Лесостепной опытной станции Липецкой области, были посеяны в 1952 г. и дали всходы весной 1953 г. В 1956 г. 21 растение было высажено в дендрарий на постоянные места; в 1958 г. растения начали плодоносить.

Методика работы предусматривает ежегодное проведение фенологических наблюдений, учет урожая плодов и семян, определение качества семян и наблюдение за ростом и развитием сеянцев, полученных из этих семян. Потомство отдельных особей должно характеризовать их наследственные особенности, на основании чего намечено выделять маточные экземпляры для дальнейшей работы.

Фенологические наблюдения проводили по схеме, разработанной С. В. Сидневой. Особое внимание уделяли началу цветения, росту завязи и созреванию плодов (рис. 1). Метеорологические условия 1963 г. характеризовались жаркой и засушливой весной (в мае средняя температура воздуха на 5—7° превышала многолетнюю среднюю), а осадки во второй и третьей декадах были почти в 6 раз ниже нормы), повышенным количеством осадков в середине и конце июня при температуре воздуха, близкой к средней многолетней. Такая погода способствовала более раннему цветению и плодоношению. Неодновременность начала цветения у отдельных особей достигала в 1962 и 1963 гг. 11 дней, а в 1964 г.—12. Продолжительность цветения колебалась от 3—4 до 15—19 дней. Период цветения у отдельных особей в различные годы был неодинаков, но некоторые экземпляры отличались во все годы наименьшей продолжительностью цветения. По срокам цветения выделяли ранцветущие и поздцветущие экземпляры.

Важным в селекционном отношении признаком для летнецветущих растений, к которым относится *Acanthopanax sessiliflorum*, является время созревания плодов.

Урожайность каждого экземпляра и выход семян устанавливали путем сбора и взвешивания всех плодов и извлеченных из них семян.

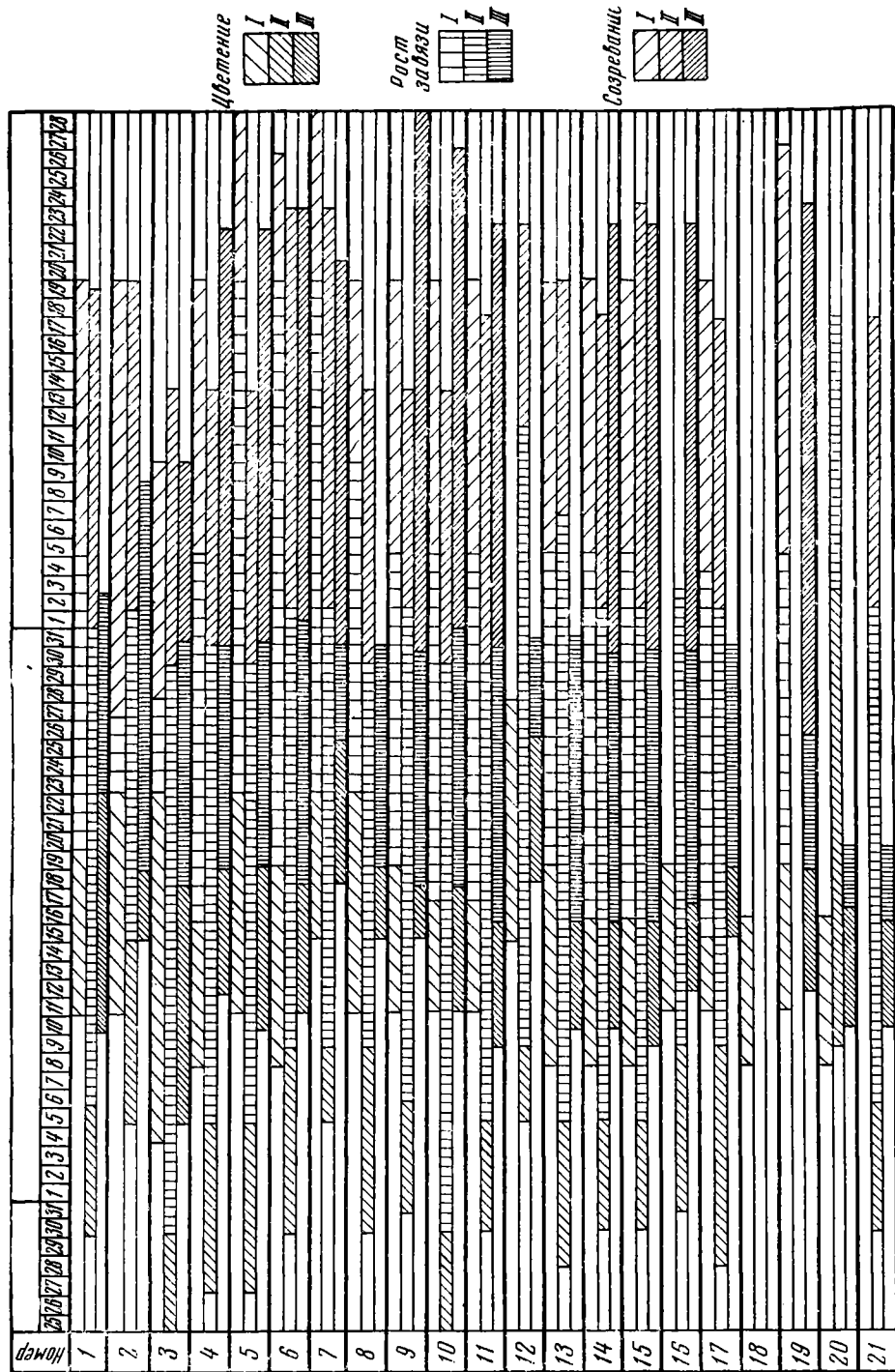


Рис. 4. Феноспектр цветения и плодоношения отдельных особей (1—21) *Asanthorax sessiliflorum* (с 25 июня по 28 сентября)
 I — 1962 г., II — 1963 г., III — 1964 г.

Полнозернистость, или выполненность, семян в 1962 и 1963 гг. определяли рентгенографически (рис. 2). У вполне зрелых семян, как и у всех представителей аралиевых, зародыш недоразвит и на рентгеновском снимке не виден. О полнозернистости можно судить лишь по заполнению оболочки семени эндоспермом. В 1964 г. жизнеспособность определяли проращиванием семян по методу, разработанному в Главном ботаническом саду И. А. Ивановой (3,5 месяца семена содержат при 18–20°, 1 месяц — при 12° и затем проращивают при 5°).

Акантопанакс характеризуется ежегодным плодоношением, но урожай плодов и семян сильно колеблется по годам; наибольшая урожайность отмечена в 1963 г.

В таблице приведена характеристика отдельных экземпляров. Наиболее стабильной высокой урожайностью по годам отличались экземпляры 3, 4, 5, 8, 9 и 10, а по крупноплодности (вес 100 плодов) выделяются экземпляры 3, 4, 9.

По выходу семян высшие показатели имели растения 9 и 11; наибольшим весом 1000 семян в течение двух-трех лет отличались экземпляры 4, 8, 9 и 10. Относительно высокую всхожесть семян в течение трех лет сохраняли особи 4, 9, 10, 11 и 14. В то же время некоторые растения (12, 16, 20, 21) в течение трех лет либо совсем не дали плодов, либо урожай был очень низким.

В 1964 г. у каждого растения определяли жизнеспособность пыльцы проращиванием на целлофане по методу Я. Г. Оголевца.

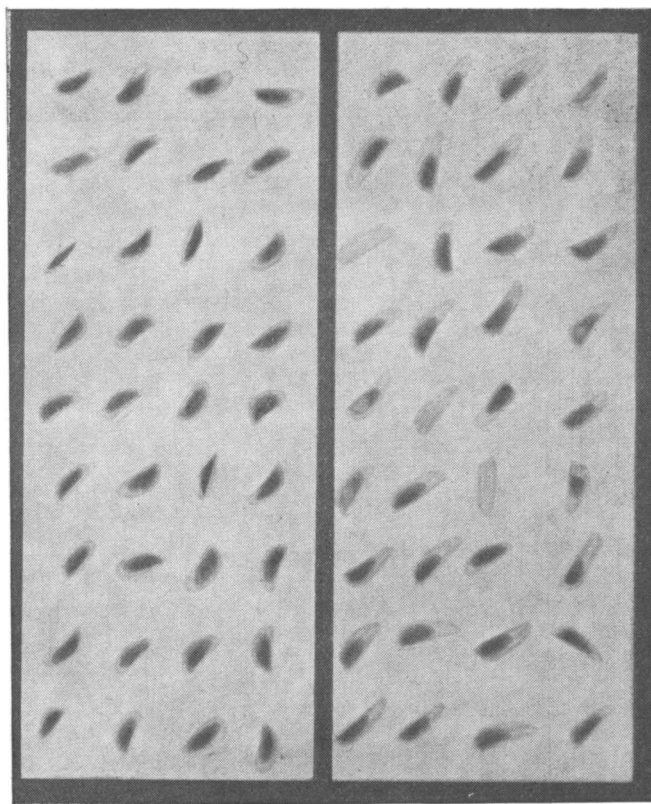


Рис. 2. Позитивы рентгеновских снимков семян *Acanthopanax sessiliflorum*

Семенная продуктивность и качество семян отдельных особей *Acanthopanax sessiliflorum* за 1962—1964 гг.

Показатель	Год опреде- ления	Номер экземпляра												
		3	4	5	8	9	10	11	12	14	15	16	20	21
Количество плодов, г	1962	60	85	10	180	95	45	10	—	30	195	—	—	—
	1963	305	1050	1465	1255	655	845	65	225	330	760	100	150	30
	1964	18	29	71	—	19	9	1	—	4	0,5	1	—	—
	1962	11,2	12,1	6,9	11,7	12,2	9,3	7,3	—	11,1	10,7	—	—	—
Вес 100 плодов, г *	1963	23,8	24,4	15,8	16,1	26,2	21,2	12,1	22,9	12,3	18,3	15,3	12,9	20,3
	1964	9,0	13,1	10,5	—	9,5	9,0	8,4	—	5,8	5,5	7,5	—	—
	1962	166	170	195	183	189	176	200	—	197	177	—	—	—
	1963	199	197	198	195	200	203	203	197	187	190	200	195	198
Число семян в 100 плодах	1964	159	173	137	—	190	135	191	—	157	150	130	—	—
	1962	4,5	4,8	5,1	6,6	5,6	5,2	5,0	—	4,3	5,6	—	—	—
	1963	6,1	9,4	6,9	9,3	9,1	8,9	5,0	7,8	6,4	7,4	7,0	6,8	7,7
	1964	4,0	4,8	4,5	—	4,7	5,0	3,5	—	3,2	2,0	2,8	—	—
Вес 1000 семян, г *	1962	80	81	79	93	95	87	92	—	78	80	—	—	—
	1963	72	94	83	100	79	100	94	91	100	74	84	94	91
	1964	62	62	36	—	66	74	65	—	62	100	14	—	—
	Жизнеспособность семян, %													

* При меньшем количестве плодов и семян вес 100 плодов и 1000 семян определен пропорционально весу общего количества.

Интересно, что во многих случаях при относительно высокой всхожести пыльцы семя почти не сформировалось (экземпляры 1, 12, 13, 15). В то же время растения, продуцирующие пыльцу с невысокой всхожестью (12—15%), дали семена (экземпляры 3, 5, 10). Можно предположить, что лучшее развитие пыльцы у одних растений и некоторая дегенерация ее у других свидетельствуют о начале процесса формирования функционально полового диморфизма.

По каждому показателю урожайности ежегодно выделяли пять лучших экземпляров. Наиболее часто лучшими по общей сумме показателей были особи 3, 4, 8, 9, 10. Наиболее раннее цветение ежегодно отмечалось у экземпляров 3 и 13, наиболее позднее — у 7 и 12. По созреванию плодов наиболее ранними были растения 3, 4, 9, 10 и 11.

Проверка по потомству была начата в 1962 г. Предварительные результаты по грунтовой всхожести семян, росту и устойчивости (выживаемости) сеянцев показали, что лучшим было потомство растений 3, 4, 6, 9, 10, 14 и 15. Таким образом, можно полагать, что при выделении маточных растений к наиболее перспективным особям по сумме признаков можно отнести экземпляры 3, 4, 9 и 10.

Специальный отбор маточных растений и растений-опылителей обеспечивает получение полноценных семян интродуцированных растений и успешность дальнейшего их размножения.

Изучение индивидуальных особенностей плодоношения имеет важное значение при проведении опытов по ступенчатой акклиматизации.

Главный ботанический сад
Академии наук СССР

ГЕНЕТИКА И СЕЛЕКЦИЯ



СЕЛЕКЦИЯ АЛЫЧИ

К. Ф. Костина

Алыча как плодовая культура до недавнего времени была очень слабо распространена в СССР и в западноевропейских странах. Она использовалась в основном в питомниках как подвой для сливы, реже для персика и абрикоса, и лишь в немногих южных районах на приусадебных участках встречались отдельные деревья — обычно непривитые сеянцы. Однако ценные свойства этого растения (неприхотливость к условиям произрастания, сравнительная устойчивость против болезней и вредителей, раннее вступление в плодоношение, высокая и регулярная урожайность, раннее созревание плодов, легкая скрещиваемость с другими видами косточковых и т. д.) привлекли к алыче внимание пловодоводов и селекционеров (Ковалев, 1955; Еремин, 1958; Гаджиханов, 1962).

Работа с алычей была начата Никитским ботаническим садом в 1923 г. обследованием и сбором семян и черенков в садах Ялтинского и Гурзуфского районов. Среди значительного разнообразия местных форм были обнаружены группы растений с крупными плодами хороших вкусовых качеств.

Ботанико-систематическое изучение местной алычи показало, что основные формы относятся к понтийскому и северо-кавказскому экотипам вида *Prunus cerasifera* Ehrh. и тесно связаны по происхождению с дикорастущими и культурными формами кавказской алычи. Наряду с типичными формами была обнаружена своеобразная группа, значительно отличающаяся от них по морфологическим и биологическим признакам. Крона у деревьев этой группы округлая или широкораспростертая со значительным (до прямого) углом отхождения побегов от основных ветвей, с более сильным развитием побегов и сближенным их расположением в верхних частях ветвей и слабым развитием или полным затуханием роста в нижних частях. В связи с этим довольно быстро загущается крона и оголяется внутренняя часть кроны от обрастающей плодовой древесины.

Листья довольно мелкие, снизу вдоль жилок более или менее опушенные. Цветки белые, мелкие, выходит по одному из почек, расположенных группами на однолетних ростовых побегах и на укороченных плодовых веточках различной длины и возраста. Цветение обильное, раннее, до появления листьев. Все формы требуют перекрестного опыления. Плоды более или менее крупные, темной красновато-фиолетовой со светлыми точками, реже ярко-красной или желтой окраски; мякоть плотная, с пониженной кислотностью; косточка очень маленькая, округлая, хорошо отделяется.

Зимостойкость растений, по сравнению с большинством типичных форм, несколько понижена, но устойчивость против кластероспориоза,

или дырчатой пятнистости листьев (возбудитель — *Clasterosporium carporophilum* Aderh.), выше. Однако в Южном Крыму в годы с влажной весной эта группа сильнее повреждается сумчатой болезнью¹ или кармашками (возбудитель — *Ectoascus pruni* Sadeb.).

Комплекс морфологических и биологических признаков, характерный для этой группы форм, дал основание выделить ее в особый подвид под названием «алыча таврическая» — *P. cerasifera* ssp. *taurica* m. (Костина, 1946). В Никитском саду выделены следующие сорта алычи таврической: Учансу, Никитская красная 73, Крымская 63, Васильевская 41, Крымская поздняя 143, Люша вишневая, Крымская шаровидная, Золотой колос, Черноморская. Среди дикорастущих и культурных форм алычи Северного Кавказа и Закавказья представители этой группы не найдены, что исключает ее кавказское происхождение.

В 1957 г. мы обнаружили формы алычи типа таврической в Болгарии под местными названиями «Еньбаканка» и «Афизка» (Велков, Мигов, 1964). По устному сообщению доцента югославского университета в Сараево Н. Б. Капитонович, подобные формы алычи с отделяющейся косточкой и плотной мякотью произрастают и в Югославии и известны под названием «Джан-эрика». Опубликованные описания² форм алычи, выращенных в Мюнхенберге (Германия) из косточек, собранных Бауром в 1928 г. в Турции в районах Константинополя, Адана, Анкары, Адабазара, Камурума (Schmidt, 1940; Muravski, Wieloch, 1955), а также описания отобранных из них сортов (Фертилия, Церес, Анатолия), известных под названием турецкие сливы (Krümmel, Groh, Friedrich, 1964), указывают на их сходство с сортами алычи таврической или ее гибридами. Все это не оставляет сомнений в турецком происхождении обнаруженной в Крыму алычи таврической. Этот подвид имеет определенный ареал и характерные морфологические признаки и биологические особенности.

Изучение собранных и вегетативно закрепленных местных форм алычи и их сеянцев в опытно-коллекционных и селекционных насаждениях Никитского ботанического сада позволило выделить по комплексу хозяйственно-ценных признаков свыше 20 перспективных сортов различных сроков созревания (от второй половины июня до конца июля — начала августа) и передать их в государственное испытание. Из этих сортов в последние годы в районированный сортимент республик, краев и областей южной зоны включены следующие сорта (в порядке созревания): Вишневая ранняя (Скороспелка), Кизилташская ранняя, Пурпуровая, Пионерка, Никитская желтая, Красавица, Румяное яблочко (Урожайная), Желтая поздняя. Из группы алычи таврической в список районированных в Дагестане и Чечено-Ингушетии сортов включен сорт Васильевская 41.

Плоды большинства сортов пригодны для потребления в свежем виде, а также могут быть использованы для переработки — изготовления джема, варенья, соков, компотов.

В целях дальнейшего улучшения качества и увеличения размеров плодов в Никитском ботаническом саду и на Среднеазиатской опытной станции Всесоюзного института растениеводства были проведены скрещивания алычи с так называемыми японскими сливами (*P. salicina* Lindl.), которые являются ее гибридами с китайским видом — сливой Симона, или абрикосовой сливой (*P. simonii* Carr.).

В качестве материнских форм использовали сорта японских слив селекции Бербанка (Бербанк и Виксон), а на Среднеазиатской опытной

¹ В степном Крыму и других районах юга Украины эта болезнь на алыче не отмечена.

станции — сливу Японскую желтую, найденную нами в одном из садов восточной части Ферганской долины (Ошский район). В качестве опылителей использовали в основном сорта алычи таврической и в меньшей степени сорта из других групп.

Первое поколение гибридных сеянцев имеет промежуточный характер между исходными родительскими видами, но по габитусу, росту и плодоношению, меньшей долговечности, более крупным размерам плода стоит несколько ближе к японским сливам. По богатству же окраски кожицы и мякоти плодов первое поколение значительно превосходит родительские сорта.

Во втором поколении гибридных сеянцев, полученных от повторных скрещиваний гибридов первого поколения с сортами алычи, уже явно преобладают растения алычового типа с более крупными и более долговечными деревьями, с меньшими размерами и более слабой ароматичностью плодов.

Из первого поколения гибридных сеянцев отобраны по комплексу хозяйственно ценных признаков перспективные формы, получившие следующие названия: Победа, Десертная, Обильная, Земляничная, Ароматная, Золотисто-оранжевая. Первые три сорта рекомендуются нами и рядом опытных учреждений для районирования в более благоприятных по климатическим условиям южных районах Украины, на Северном Кавказе и в Средней Азии. Сорта Земляничная, Ароматная, Золотисто-оранжевая и Фиолетовая поздняя включены в списки районированных сортов Туркмении в связи с их жароустойчивостью, ранним вступлением в плодоношение, высокой урожайностью и хорошими товарными качествами плодов. На Среднеазиатской опытной станции ВИРа выделены перспективные сеянцы гибридной алычи — Южная красавица, Пунцовая, Альцина и другие (Ковалев, 1955).

Раннее и дружное вступление в плодоношение, быстрое его нарастание (в первые два-три года после посадки), высокая урожайность, способность плодов созревать при хранении, хорошая лежкость и транспортабельность привлекают внимание плодоводов к этой новой для нашей страны группе гибридной алычи. Ценным свойством растений является их повышенная жаровыносливость и большая устойчивость против воздушной засухи по сравнению с домашней сливой. В связи с этим сорта гибридной алычи заслуживают особого внимания для выращивания в южных районах с жарким сухим климатом, где сорта домашней сливы недостаточно продуктивны.

Признаки стерильности, присущие обычно в той или иной степени межвидовым гибридам, у этой группы гибридов проявляются только в пониженной фертильности пыльцы. Для успешного перекрестного опыления и хорошего завязывания плодов необходима совместная посадка гибридных сортов с сортами типичной или таврической алычи, являющихся для них отличными опылителями.

Легкая скрещиваемость алычи с японскими сливами, получение жизнеспособного и высокоплодового потомства с хорошим качеством плодов подтверждают перспективность использования межвидовой гибридизации алычи для дальнейшего улучшения качества ее плодов.

Выводы

В результате изучения 110 образцов сортов алычи и их сеянцев, произрастающих в опытно-коллекционных и селекционных насаждениях Никитского ботанического сада, выделено по комплексу хозяйственных признаков и передано в государственное испытание 20 перспективных

форм, из которых к настоящему времени 9 включено в списки районированных сортов в отдельных районах Крыма и Северного Кавказа.

Среди местных культурных форм крымской алычи по комплексу морфолого-систематических признаков выделена особая группа форм, объединенных нами в подвид *Prunus cerasifera* ssp. *taurica*. Исследования показали, что эта группа отличается от типичной алычи также по зимостойкости и устойчивости против некоторых болезней.

Путем гибридизации алычи таврической с так называемыми японскими сливами (*P. salicina* Lindl.) выведены ценные крупноплодные жаровыносливые сорта алычи гибридной, районированные в Туркмении и оказавшиеся перспективными для некоторых районов Средней Азии, Крыма, Северного Кавказа.

ЛИТЕРАТУРА

- Велков В., Мигов П. 1964. Помологично проучване на джанковит сортове Еньбаканка, Жълта афизка и Ранна жълта афизка. — Градинарство и лозарство, № 8.
- Гаджиханов Б. И. 1962. Алыча в Дагестане. — Сельское хозяйство Северного Кавказа, № 8.
- Еремин Г. В. 1958. Слива и алыча в Краснодарском крае. — Сад и огород, № 10.
- Ковалев Н. В. 1955. Значение алычи в селекции косточковых плодовых пород. — В сб. «Проблемы ботаники», вып. 2.
- Костина К. Ф. 1946. Культурная алыча Крыма. — Труды Гос. Никитск. бот. сада, т. 24, вып. 1.
- Костина К. Ф. 1946. Новые сорта слив, полученные путем межвидовой гибридизации. — Там же.
- Костина К. Ф. 1951. Культура сливы. Симферополь, Крымиздат.
- Krümml, Groh, Friedrich. 1964. Die türkischen Pflaumen. Deutsche Obstsorten. Steinobst.
- Murawski H., Wieloch E. 1955. Türkische Pflaumen für den Anbau auf leichten Böden. — Dtsch. Gartenbau, N 6.
- Schmidt M. 1940. Untersuchungen über den züchterischen Wert von Sämlingen der Kirschpflaume *Prunus cerasifera* Ehrh. — Die Gartenbauwissenschaft, Bd. 15, N. 3.

Государственный Никитский ботанический сад
г. Ялта

ОБ УРОЖАЙНОСТИ СОРТОВ-ОПЫЛИТЕЛЕЙ ХУРМЫ

А. К. Пасенков

Обязательным условием для получения высоких урожаев восточной хурмы является правильный подбор сортов-опылителей. Так, например, при искусственном опылении сортами Шаготсу Гаки, Зенджи Мару, Фуйю, Опылитель-48 и Опылитель 142 урожай сортов-производителей увеличился в 1,5 раза, а иногда и больше (Пасенков, 1957). Однако сорта, используемые в качестве опылителей, различаются между собой по регулярности и обильности плодоношения (Теньковцева, 1956, 1959).

В отделе субтропических плодовых культур Никитского ботанического сада нами проведено исследование самофертильности сортов-опылителей с целью выявления среди них наиболее урожайных. Для опытов были взяты четыре иностранных сорта (Зенджи Мару, Шаготсу Гаки, Гейли, Фуйю) и четыре сорта селекции Никитского ботанического сада (Спутник-142, Опылитель-45, Опылитель-87 и Золотая осень-58). Сорта селекции сада — типичные однодомные формы, характеризующиеся ежегодной урожайностью.

Из группы иностранных сортов-опылителей постоянной однодомностью обладают сорта Шаготсу Гаки, Гейли и Зенджи Мару. Сорт Фуйю в отдельные годы почти не приносит мужских цветков. У сорта Зенджи Мару наблюдается периодичность в плодоношении.

Очень важно, чтобы сорт-опылитель не поддавался зимним и ранневесенним оттепелям и не подмерзал во время последующих похолоданий, что характерно для Зенджи Мару и Гейли и не наблюдается у большинства сортов семенного происхождения.

Сравнительные данные по урожайности испытанных сортов приведены в табл. 1.

Таблица 1

*Урожайность сортов-опылителей хурмы в Никитском ботаническом саду
(в кг с 1 дерева)*

Сорт	Год посадки	Год сбора урожая										
		1954	1955	1956	1957	1958	1959	1960	1961	1962	1963	1964
Спутник-142 . . .	1945	0	15	3	10	4	13	16	12	13	19	37
Опылитель-45 . .	1945	18	35	0,5	—	0	16	0	23	0	6	1
Опылитель-87 . .	1945	9	15	6	—	4	8	5	10	7	5	6
Фуйю-91	1945	4	15	0	17	2	13	15	26	0,4	9	2
Зенджи Мару . .	1947	2	30	3,5	—	3	12	6	7,5	0,5	32	13
Шаготсу Гаки . .	1951	0	0	1,2	10	26	7	30	40	50	35	58
Золотая осень . .	1952	0	0	2,5	3,8	5	8	12	28	12	32	1
Гейли	1953	0	0	0	0	0	0	0	0,8	2,3	11	2

Самофертильность изучаемых сортов определяли путем изоляции 25—50 бутонов марлевыми мешочками с оставлением в качестве контроля такого же числа цветков без изоляции для свободного опыления.

В период массового цветения пыльцу, собранную заранее с этих же деревьев, наносили на завязи изолированных цветков кисточкой или кусочком резинки, насаженной на деревянный стержень.

Таблица 2

*Завязывание плодов (в %) и урожайность (в кг) сортов-опылителей
восточной хурмы в Никитском ботаническом саду*

Сорт	Год наблюдений	При свободном опылении	При искусственном самоопылении	Количество женских цветков, %	Урожайность одного дерева
Опылитель-45	1961	53,3	60,6	10—15	23
Золотая осень-583	1961	95,0	92,6	75	28
Шаготсу Гаки	1956	—	81,8	20	1,2
Шаготсу Гаки	1961	69,2	62,3	5—10	40
Гейли	1961	100	86,4	40	0,8
Зенджи Мару	1961	25	5	—	7
Спутник-142	1957	77,7	50,0	10	10
Фуйю-91	1955	84	51,5	90	15
Фуйю-91	1957	31	28,1	50—60	17,9
Опылитель-87	1954	44,4	40,0	90	9
Опылитель-87	1957	97,1	37,8	50	—
Опылитель-87	1961	88,8	66,6	1—2	10

Через 25—30 дней марлевые изоляторы снимали и производили первую ревизию завязи, а в конце октября собирали урожай и учитывали окончательные результаты опыта (табл. 2).

Все изучаемые сорта-опылители произрастают на одной плантации в окружении других сортов-опылителей на расстоянии от 5 до 15—20 м друг от друга, что вполне обеспечивает свободное взаимное опыление контрольных ветвей.

Опыты показали, что сорт Зенджи Мару при искусственном самоопылении образовал только 5% завязей. В течение нескольких лет подряд он плодоносил слабо.

У сортов Шаготсу Гаки, Золотая осень и Спутник урожайность нарастала с каждым годом и незначительно колебалась по годам, что вполне согласуется с их хорошей самофертильностью. Сорта Опылитель-45 и Опылитель-87 показали в 1961 г. хорошую способность к самоопылению (до 66,6%), но не отличались ежегодным плодоношением (или оно бывало незначительным, как у сортов Фуйю и Гейли).

Для получения устойчивых урожаев восточной хурмы необходимо использовать в качестве опылителей сорта с высокой одностомностью, способностью к самоопылению и ежегодному плодоношению.

Таковыми свойствами, по нашим наблюдениям, характеризуются сорта Шаготсу Гаки, Золотая осень-583 и Спутник-142.

ЛИТЕРАТУРА

- П а с е н к о в А. К. 1957. Повышение урожайности хурмы в зависимости от опыления.— Бюлл. научн. информации Гос. Никитск. бот. сада, № 5—6.
- Т е н ь к о в ц е в а Э. С. 1956. Биологии опыления восточной хурмы.— Бюлл. Всес. н.-и. ин-та чая и субтропических культур, № 4.
- Т е н ь к о в ц е в а Э. С. 1959. Подбор опылителей для стандартных сортов восточной хурмы.— Бюлл. Всес. н.-и. ин-та чая и субтропических культур, № 2.

Государственный Никитский ботанический сад
г. Ялта

ЗЕЛЕНОЕ СТРОИТЕЛЬСТВО



ШИПОВНИКИ — ДЕКОРАТИВНЫЕ И ВИТАМИНОНОСНЫЕ РАСТЕНИЯ—НА ПОЛЯРНОМ СЕВЕРЕ

Н. М. Александрова, П. Д. Бухарин

На Крайнем Севере шиповники имеют большое значение для озеленения, так как суровые климатические и неблагоприятные почвенные условия не позволяют выращивать в открытом грунте садовые формы роз. Полярно-альпийский ботанический сад начал заниматься интродукцией



Рис. 1. Роза морщинистая

шиповников и разработкой агротехники их выращивания еще в 30-е годы. Количество вводимых в испытание видов с каждым годом увеличивалось; в настоящее время на коллекционных и репродукционных питомниках сада имеется 46 видов и форм шиповника. Некоторые из них используются в озеленении городов и поселков Мурманской области. Шиповники декоративны в течение всего летнего периода. Прекрасно выглядят на фоне газонов групповые или солитерные посадки розы морщинистой — *Rosa rugosa* Thunb. (рис. 1) с темно-зелеными до глубокой осени листьями, крупными яркими цветками и плодами. Высоко эффектны шпалеры из розы камчатской — *Rosa amblyotis* С. А. М., посаженные вокруг крупных елей. Роза краснolistная (*Rosa rubrifolia* Vill.) очень декоративна в сочетании с березами и рябинами.

Таблица 1

Фазы развития некоторых видов шиповника в Полярно-альпийском ботаническом саду (1964 г.)

Вид	Начало вегетации (расхождение почечных чешуй)	Рост побегов	Годичный прирост побегов, см	
			средний	наибольший
<i>Rosa alpina</i> Ldb.	18.V	10.VI—	40	120
<i>R. amblyotis</i> C. A. M.	18.V	6.VI—1.VIII	20	125
<i>R. davurica</i> Pall.	21.V	10.VI—1.VIII	30	110
<i>R. glutinosa</i> Smith	20.V	17.VI—	20	20
<i>R. mollis</i> Smith	20.V	17.VI—	17	28
<i>R. pomifera</i> Herrm.	21.V	17.VI—	40	120
<i>R. rugosa</i> Thunb.	20.V	17.VI—	40	60
<i>R. spinosissima</i> L.	19.V	16.VI—8.IX	19	38

Таблица 1

Вид	Цветение	Созревание плодов	Появление осенней окраски	Листопад
<i>Rosa alpina</i> Ldb.	8.VII—28.VII	20.X	16.VIII	18.IX
<i>R. amblyotis</i> C.A.M.	6.VII—28.VII	8.IX	18.VIII	26.VIII—20.X
<i>R. davurica</i> Pall.	7.VII—28.VII	8.IX	18.VIII	26.VIII—2.X
<i>R. glutinosa</i> Smith	22.VII—10.VIII	2.X	8.IX	15.IX—20.X
<i>R. mollis</i> Smith	18.VII—30.VII	23.IX	26.VIII	26.VIII—
<i>R. pomifera</i> Herrm.	18.VII—28.VII	23.IX	20.VIII	26.VIII—
<i>R. rugosa</i> Thunb.	25.VI—до зимы	2.X	18.VIII	8.X—
<i>R. spinosissima</i> L.	16.VII—3.VIII	2.X	16.VIII	18.IX—12.X

Таблица 2

Химический состав плодов различных видов шиповника (в % к сухому веществу мякоти плодов)

Вид	Азот		Глюкоза	Сахароза	Мальтоза	Крахмал	Гемипеллоза	Сумма сахаров	Сумма углеводов	Аскорбиновая кислота
	общий	белковый								
<i>Rosa alpina</i> Ldb.	0,98	0,73	22,89	6,27	0	1,76	3,84	29,16	34,76	13,86
<i>R. amblyotis</i> C. A. M.	2,50	1,35	28,00	9,90	7,60	1,74	2,03	45,50	49,27	18,46
<i>R. davurica</i> Pall.	0,95	0,83	19,24	4,41	2,46	0,93	2,97	26,11	30,01	11,06
<i>R. glutinosa</i> Smith	1,05	0,97	10,33	8,63	2,86	0,65	6,74	21,82	29,21	18,45
<i>R. mollis</i> Smith	0,53	0,43	20,50	15,43	0	1,49	1,69	35,93	39,11	12,78
<i>R. pomifera</i> Herrm.	1,39	1,24	20,97	6,0	0	1,42	3,02	26,97	31,41	5,72
<i>R. rugosa</i> Thunb.	1,30	0,73	23,92	2,60	3,24	1,76	3,16	29,76	34,68	9,81
<i>R. spinosissima</i> L.	1,05	1,00	19,81	5,09	0	2,09	6,30	24,90	33,29	4,02

Таблица 3

Урожайность плодов и семян некоторых видов шиповника в 1964 г. (при расстояниях между растениями 2×2 м)

Вид	Возраст испытывавшихся растений, лет	Средняя высота куста, см	Урожай		Вес одного плода, г	Количество мякоти, г	Размер плода		Число семян в одном плоде	Вес 1000 семян, г
			средний с одного куста, г	ц/га			диаметр, мм	длина, мм		
<i>Rosa alpina</i> Ldb. .	6	130	2560	61,4	3,2	81	16	20	31	20
<i>R. amblyotis</i> C. A. M. . . .	8	140	3000	72	2,0	85	16	16	26	10
<i>R. davurica</i> Pall. .	6	140	3200	86,8	3,4	88	17	17	44	11
<i>P. glutinosa</i> Smith	11	70	780	18,7	2,6	90	15	15	38	9
<i>R. mollis</i> Smith .	13	90	405	9,7	2,7	85	15	22	35	10
<i>R. pomifera</i> Herrm.	7	120	800	19,2	4,0	85	19	23	37	16
<i>R. rugosa</i> Thunb.	9	80	280	6,7	4,0	87	22	17	77	6
<i>R. sponosissima</i> L.	8	110	900	21,6	3,0	76	17	17	33	20

В 1964 г. восемь видов шиповника дали зрелые плоды (табл. 1). У большинства видов вегетация начиналась третьей декады мая, а начало видимого роста побегов наблюдалось с 6 по 17 июня. Массовое цветение



Рис. 2. Роза колючейшая



Рис. 3. Роза яблочная

отмечено 13—22 июля. Начиная со второй половины августа листья стали принимать осеннюю окраску; листопад начался в конце августа, рост побегов закончился, и растения ушли в зиму с полностью одревесневшими побегами. Средний годичный прирост составлял от 20 до 40 см, а прирост побегов, идущих от корня, до 125 см.

Помимо высокой декоративности шиповников большую ценность представляют их плоды, содержащие большое количество различных витаминов, флавоновых гликозидов, сахаров, пектиновых веществ, органических кислот и т. д.

В плодах восьми видов шиповника были определены азотистые вещества, различные фракции углеводов и аскорбиновая кислота (табл. 2).

Отдельные виды шиповника различаются по содержанию азотистых веществ, аскорбиновой кислоты и углеводов, а также по качественному и количественному составу углеводов. Известно, что на содержание витаминов существенно влияет эколого-географический фактор (Розанова, 1946, 1947; Ярошенко, 1947). В то же время интенсивность накопления аскорбиновой кислоты является видовым признаком (Хржановский, 1951).

Все исследованные виды шиповника по содержанию аскорбиновой кислоты в плодах можно разделить на три группы: высоковитаминные (*R. amblyotis* С. А. М., *R. glutinosa* Smith), средневитаминные (*R. alpina* Ldb., *R. mollis* Smith, *R. davurica* Pall.) и низковитаминные (*R. pomifera* Herrm., *R. rugosa* Herrm., *R. spinosissima* L.). Высоковитаминные виды, выросшие в условиях Полярного Севера (*R. amblyotis* С. А. М., *R. glutinosa* Smith), не уступают лучшим видам шиповника Кавказа и Средней Азии (Кирсанова, 1944; Чайлахян, 1945; Розанова, 1947).



Рис. 4. Роза альпийская

Большинство шиповников, выращенных из семян, начинает плодоносить в шести—девятилетнем возрасте, а черенки, взятые с плодоносящих экземпляров, прекрасно укореняются и зацветают на второй год. Наибольший урожай в наших опытах дали *R. davurica*, *R. amblyotis* и *R. alpina* (табл. 3).

Крупные темноокрашенные реповидные плоды дает *Rosa spinosissima* L.— в среднем по 900 плодов с куста (рис. 2). Красивые крупные плоды яйцевидной формы (до 800 г с куста) дает роза яблочная (*Rosa pomifera* Herrm.) (рис. 3). Много ярких желто-оранжевых плодов на ветках розы альпийской (*Rosa alpina* Ldb.) (рис. 4).

Таким образом, на Полярном Севере многие виды шиповника могут расти, зацветать и плодоносить. Весьма декоративны роза морщинистая (*R. rugosa* Thunb.), тупоушковая (*R. amblyotis* С.А.М.) и краснолистная (*R. rubrifolia* Vill). По содержанию углеводов и особенно аскорбиновой кислоты лучшими видами являются роза тупоушковая (*R. amblyotis* С.А.М.) и роза клейкая (*R. glutinosa* Smith).

Отдельные виды шиповника (*R. amblyotis* С.А.М., *R. alpina* Ldb.) весьма урожайны и способны давать по 2,5—3 кг плодов с одного куста.

ЛИТЕРАТУРА

- Розанова М. А. 1946. К вопросу о корреляции между содержанием витамина С в плодах и формой чашелистиков у видов шиповника.— Сов. бот., № 4.
 Розанова М. А. 1947. Изменчивость аскорбиновой кислоты в роде *Rosa*. Рефераты н.-и. работ за 1945 г. АН СССР. М.—Л., Изд-во АН СССР.
 Кирсанова В. А. 1944. Содержание витамина С в некоторых видах шиповников Ташкентской области.— Биохимия, т. 9, вып. 1.
 Хржановский В. Г. 1951. Существует ли корреляция между характером чашелистиков и накоплением витамина С у шиповников? — Бот. ж., т. 35, № 5.
 Чайлахян М. Х. 1945. О корреляции между содержанием витамина С и формой чашелистиков плодов шиповника.— Сов. бот., № 2.
 Ярошенко П. Д. 1947. О корреляции между содержанием витамина С и характером чашелистиков у шиповников.— Сов. бот., № 5.

О ПРЕДПОСЕВНОЙ ПОДГОТОВКЕ СЕМЯН ШИПОВНИКА ОБЫКНОВЕННОГО — *ROSA CANINA* L.

А. В. Попцов, Т. Г. Буч

Шиповник обыкновенный (*Rosa canina* L.) — один из лучших подвоев в культуре роз (Кичунов, 1941). Однако семенное размножение его вызывает значительные осложнения вследствие затрудненного прорастания семян¹, выраженного более резко, чем у многих других видов шиповника.

Крокер (Crosker, 1927) считает, что для прорастания семян шиповника непременным условием является низкая температура или предварительная стратификация. В опытах Крокера и Бартон (Crosker, Barton, 1931) семена *R. canina* прорастали при 5° чрезвычайно медленно и неравномерно. Прорастание одного из образцов началось через 7—8 месяцев, и только через 27 месяцев после начала проращивания общее количество проросших семян достигло 59%. В другом образце за 24 месяца проросло всего 6% семян.

Затрудненное прорастание семян шиповника зависит от ряда причин, среди которых наибольшее значение имеет толщина и прочность одревесневших тканей плодовой оболочки (Поповская, 1949).

В природных условиях распространение семян шиповника осуществляется при помощи энтозоохории — прохождения семян через желудочно-кишечный тракт животных (Левина, 1957). Химические и механические воздействия, оказываемые при этом на покровы семени, в значительной степени уменьшают прочность оболочки, что облегчает прорастание семян.

Кичунов (1941) считал, что семена *R. canina* следует высевать осенью, после стратификации в течение целого года. Махатадзе (1949) указывает, что при осеннем высева семян шиповника непосредственно после сбора всходы появляются только через полтора года, и также рекомендует стратифицировать их в течение года. Однако при такой длительной стратификации не исключена возможность частичного израстания материала. Мисник (1949) рекомендует закладывать семена шиповников на стратификацию сразу после сбора и высевать той же осенью или следующей весной. Гладкий (1954) советует немедленную, вслед за сбором, стратификацию и весенний посев, а в случае даже незначительного запоздания стратификации переносить посев на следующую осень. Огиевский и Рубцов (1960) для семян *R. pomifera* вводят стратификацию с переменным температурным режимом: 3 месяца при 12—15° и 3 месяца при 3—5°.

Тинкер (Tincker, 1935) сообщает, что полное или частичное удаление плодовой оболочки и проращивание в обогащенной киелпродом атмосфере не приводило к прорастанию семян шиповников. Только холодная стратификация (при переменной температуре от —2 до +2°, при +5°, при перезимовке) дала в его опытах положительные результаты. Однако и в этом случае прорастание семян *R. canina* было неполным и в крайне растянутым: за 3 месяца проросло 9%, а за 15 месяцев — 39% семян. Указанные воздействия автор применял порознь, а не в сочетании.

Часто указывают, что семена шиповника, собранные до покраснения плодов, обладают менее затрудненным прорастанием. В опыте Цюрупы (1953) лучшие результаты были получены при таком сочетании: семена неполной спелости, стратификация при 25° и осенний посев в год сбора.

Затрудненность прорастания семян шиповника у разных видов неодинакова, поэтому для подготовки к прорастанию требуются различные

¹ «Семена» шиповника в ботаническом смысле являются плодами — семянками (или орешками).

условия и продолжительность стратификации (Kains, McQuesten, 1950). Один и тот же вид может иметь формы, семена которых в той или иной мере различаются по трудности прорастания. Абрамс и Хэнд (Abrams, Hand, 1956) показали, что глубина и длительность покоя семян 10 гибридов роз определенного генетического происхождения широко варьировали из года в год и от района к району. Авторами обнаружена очень тесная зависимость глубины покоя от температурных условий в последний 30-дневный период созревания семян: более низкая температура способствует получению семян с более затрудненным прорастанием и наоборот.

Затрудненное прорастание семян шиповника обусловлено покровами, окружающими зародыш (плодовая оболочка, семенная кожура, эндосперм), и состоянием самого зародыша. В опытах Абрамса и Хэнда зародыши, выделенные из нестратифицированных семян, прорастали в стерильных условиях (85—100%), независимо от условий созревания семян. В наших опытах зародыши, выделенные из нестратифицированных семян *R. canina*, прорастали при разной температуре в нестерильных условиях со следующими результатами: при 25° — 86% (при 30° — 30%), при 18° — 100%, при 10° — 95%, при 5° — 86%, при переменной температуре 10—30° — 100%. Проростки имели нормальный вид, однако прорастание растягивалось до 20 дней, а при 9 и 5° даже до 50—60 дней. Зародыши же из стратифицированных семян прорастали в течение недели, и проростки их по внешнему виду были сильнее. Зародыши в семенной кожуре в течение длительного срока наблюдений не прорастали; удаление кожеры (и остатка эндосперма) вело к прорастанию.

В нашей работе мы стремились разработать приемы и способы получения высокой всхожести семян и дружности их прорастания.

В первом опыте использовали семена *R. canina* сбора 1960 г., полученные из Нальчика. Опыт был начат в апреле 1961 г. с семенами, хранившимися до этого времени в сухих условиях. В вариантах опыта были представлены различные сочетания теплой и холодной стратификации, обработки семян серной кислотой, слабой щелочью, подкисления субстрата при стратификации. Обработку семян концентрированной серной кислотой проводили 1 час при комнатной температуре. Общая длительность предпосевной подготовки — 6,5 месяца, теплой стратификации — 3 месяца; в вариантах с теплой стратификацией длительность холодной стратификации была равна 3,5 месяца. После подготовки проращивание семян производили при 20 и 10—12°. Показано, что обычная (холодная) стратификация в течение 6,5 месяца и она же в сочетании с умеренным промораживанием оказалась неэффективной. Отрицательные результаты получены также в вариантах с обработкой семян перед стратификацией слабой щелочью и стратификацией в подкисленном субстрате. Поэтому в табл. 1 помещены данные по динамике прорастания семян только 1, 4, 6, 7 и 8 вариантов, оказавшихся более или менее эффективными.

Для испытания были взяты семена без внешних признаков прорастания. Количество наклюнувшихся и проросших во время стратификации семян достигает значительной величины в шестом варианте. Седьмой и восьмой варианты оказались наиболее перспективными. При 20° семена закончили прорастание за 18 дней, далее, вплоть до конца испытания (40 дней), прорастания уже не наблюдалось. При 10—12° прорастание было более растянутым, но основная масса семян (90% и более от общего количества проросших) проросла в течение 21 дня. Неплохие результаты, но только при 10—12°, получены в четвертом варианте.

Оценивая результаты опыта, мы приходим к выводу, что относительно полное и дружное прорастание семян *R. canina* может быть достигнуто только при условии комбинированной подготовки, состоящей из обработки

Таблица 1

Прорастание различных подготовленных семян шиповника (в %)

Вариант	Прорастание семян во время стратификации	При 20°					При 10—12°				
		число дней, в течение которых проросли семена									
		5	7	18	21	40	5	7	18	21	40
1. Холодная стратификация (при 5—6°)	0,5	0	0	2	2	2	0	0	0	0	2
4. Теплая (при 25°)+холодная стратификация	3,7	14	16	18	18	18	20	20	54	54	58
6. Обработка серной кислотой+холодная стратификация	29	12	14	14	14	14	8	10	16	16	18
7. Обработка серной кислотой+теплая (при 25°)+ холодная стратификация	14	68	68	72	72	72	40	52	72	74	78
8. Обработка серной кислотой+теплая (при 20°)+ холодная стратификация	5	60	60	66	66	66	28	48	76	82	84

семян серной кислотой, теплой стратификации и, вслед за этим, холодной стратификации.

Для уточнения оптимальной температуры был поставлен опыт с проращиванием семян при температуре от 5 до 25°. Материалом послужили семена *R. canina* сбора 1961 г. на участке дендрария Главного ботанического сада. Общая продолжительность подготовки была такой же, как и в предыдущем опыте (6,5 месяца). Однако теплая стратификация в данном случае продолжалась только 2 месяца 5 дней, а следовавшая за ней холодная — 4 месяца 10 дней. Длительность обработки серной кислотой — 1 час (табл. 2).

Таблица 2

Прорастание семян шиповника при разной температуре (в %)

Вариант	Температура проращивания, °C	Число дней, в течение которых проросли семена					
		2	4	8	16	30	45
Холодная стратификация (при 5°)	8—9*	0	0	0	0	4	4
	10—12*	0	0	0	2	4	4
	5	0	0	0	0	6	14
	8—9	2	2	2	6	10	10
	10—12	2	2	2	4	6	6
Обработка семян серной кислотой+холодная стратификация	18—20	4	4	4	4	4	4
	25	2	2	2	2	2	2
	5	6	16	64	92	94	94
	8—9	24	44	94	100		
	10—12	26	46	92	94	98	98
Обработка серной кислотой+теплая (при 25°)+холодная стратификация	18—20	58	92	92	98	98	98
	25	68	76	78	78	78	78
	5	0	14	68	72	76	84
	8—9	4	14	72	74	82	86
	10—12	6	22	52	62	66	68
Обработка серной кислотой+теплая (при 18—20°)+холодная стратификация	18—20	16	46	58	60	60	60
	25	24	40	46	46	46	46

* При другой температуре проросших семян не было.

Так же, как и в первом опыте, для испытания брали семена, не начавшие еще прорастать. Семена, проросшие к моменту окончания подготовки, не были учтены. За две недели до этого проросших было: в первом варианте — 0%, во втором 2,5, в третьем — 4,5 и в четвертом — 3,5%.

Опыт показал, что чем лучше подготовлены семена, тем выше всхожесть и тем меньше она снижается при увеличении температуры проращивания.

Температурные условия имеют большое значение для прорастания и даже для хорошо подготовленных семян не должны превышать постоянного уровня $+20^{\circ}$, что, очевидно, следует учитывать и при посеве. Посев при установившейся теплой, а тем более жаркой погоде (обычно в связи с его запозданием) даже хорошо подготовленными семенами может дать неудовлетворительные результаты.

Опыт с посевом в грунт (на микроделянках) был проведен в 1963 г. Для опыта использованы семена в полной спелости, собранные осенью 1962 г. на участке дендрария Главного ботанического сада. Семена были хорошо просушены. Подготовка их началась только 20 октября. Холодная и влажная летога во время созревания способствовала более глубокому, чем обычно, покою семян (см. Abrams, Hand, 1956). Поэтому проверка семян в апреле показала, что они далеко еще не закончили подготовку к прорастанию. Кроме того, вариант с теплой стратификацией (при 25°) пришлось исключить из-за неисправности термостата.

Семена были высеяны только 12 июня, когда жаркая погода мая сменялась прохладной и дождливой. Однако температурные условия прорастания семян в почве приближались к верхнему пределу прорастания даже хорошо подготовленных семян (см. табл. 2), что, несомненно, сказалось на прорастании и всходах (табл. 3).

Таблица 3

Динамика появления всходов шиповника (в %)

Вариант предпосевной обработки	Число дней, в течение которых появлялись всходы			
	8	15	23	36
1. Стратификация при 5° (7,5 месяца)	0	0	0,7	0,7
2. Теплая стратификация при $15-20^{\circ}$ (3 месяца)+холодная (4,5 месяца) :	0,7	4	7	8
3. Обработка серной кислотой (1 час)+холодная стратификация (7,5 месяца)	0	0	0	0
4. Обработка серной кислотой (1 час)+теплая стратификация при $15-20^{\circ}$ (3 месяца)+холодная (4,5 месяца)	3	30	45	46

Удовлетворительные всходы — 46% от числа высеянных семян — были получены только в четвертом варианте. Можно предпологать, что такая же комбинированная подготовка, но с теплой стратификацией при 25° , несомненно, могла бы дать лучшие результаты. В этом варианте для полных всходов потребовалось всего 20—23 дня, что свидетельствует о скорости и дружности прорастания семян.

Таким образом, проведенные опыты показывают, что семена шиповника обыкновенного (*R. canina*) могут дать хорошую всхожесть и дружное прорастание при применении комбинированной подготовки, включающей обработку серной кислотой, теплую и холодную стратификацию. При этом приходится учитывать глубину покоя семян, которая зависит и от

района произрастания растений, и от погодных условий периода созревания семян. Обычно период от созревания до посева следующей весной вполне достаточен для подготовки. Начавшееся прорастание можно задержать выносом семян под снег.

Выводы

Затрудненное прорастание семян шиповника обыкновенного (*Rosa canina*) зависит от прочности плодовой оболочки, семенной кожуры с остатком эндосперма и отчасти состояния самого зародыша.

Наиболее эффективной является комбинированная подготовка семян, состоящая из трех звеньев: обработки семян серной кислотой в продолжение 1 часа, теплой стратификации в течение 2—3 месяцев (при 20—25°) и холодной стратификации в продолжение 3—5 месяцев (в зависимости от глубины покоя семян). Первое звено и, в основном, второе направлены на ослабление торможения со стороны плодовой оболочки, третье — на преодоление торможения со стороны семенной кожуры, эндосперма и самого зародыша.

В результате такой подготовки семена приобретают способность к сравнительно быстрому и дружному прорастанию, в результате чего достигается высокая всхожесть в короткие сроки. Хорошо подготовленные семена дают высокую всхожесть в интервале пониженной и средней температуры; при 25° отмечается уже уменьшение всхожести.

ЛИТЕРАТУРА

- Гартман Х., Кестер Д. 1963. Размножение садовых растений. М., Сельхозиздат.
- Гладкий Н. П. 1954. Питомник декоративных деревьев и кустарников. М.—Л., Сельхозгиз.
- Кичунов Н. И. 1941. Цветоводство. М.—Л., Сельхозгиз.
- Левина Р. Е. 1957. Способы распространения плодов и семян. М., Изд-во МГУ.
- Махатадзе Л. Б. 1949. Стратификация древесных семян.— Труды Бот. сада АН АрмССР, т. 2.
- Мисник Г. Е. 1949. Производственная характеристика семян деревьев и кустарников городских насаждений. М.—Л., Изд. Мин. ком. хоз-ва РСФСР.
- Огиевский В. В., Рубцов Н. И. 1960. Лесные культуры и лесные мелиорации. М., изд-во «Высшая школа».
- Поповская Е. М. 1949. Анатомо-физиологическое изучение плодов и семян шиповника.— Уч. зап. Рязанск. гос. пед. ин-та, вып. 7.
- Цюрупа Б. Н. 1953. Влияние летней стратификации на прорастание семян некоторых древесно-кустарниковых пород.— Уч. зап. Ростовск. н/Д ун-та, т. 19. Труды биол.-почв. фак-та, вып. 3.
- Abrams G., Hand M. 1956. Seed dormancy in *Rosa* as a function of climate.— Amer. J. Bot., v. 43, N 1.
- Crocker W. 1927. Dormancy in hybrid rose seeds. Boyce-Thomp. Inst. Prof. pap. v. 1. (6).
- Crocker W., Barton L. 1931. After-ripening, germination and storage of certain rosaceous seeds.— Contr. Boyce-Thomp. Inst., v. 3, N 3.
- Kains M., McQuesten L. 1950. Propagation of plants. N.Y.
- Rowley G. 1956. Germination in *Rosa canina*.— Amer. Rosa ann., v. 41.
- Tinker M. 1935. Rose seeds: their after-ripening and germination.— J. Roy. Hort. Soc., v. 60, part 9.

УКОРЕНЕНИЕ ПОЛУОДРЕВЕСНЕВШИХ ЧЕРЕНКОВ РОЗ В ЗАКРЫТОМ ГРУНТЕ

Н. А. Горячкина

Размножение роз полуодревесневшими черенками не уступает по эффективности размножению прививками (Десятов, 1915; Кичунов, 1911; Юдинцева, 1950; Barton, 1953; Veski, 1958). Для черенкования рекомендуются розы полиантовые, гибриднополиантовые, плетистые и некоторые из ремонтантных, чайных и чайногибридных. Черенки размером 7—12 см с тремя-четырьмя почками обычно укореняют в речном песке или почве. Японские авторы (Shisa, Hazu, 1957) испытывали укоренение черенков *Rosa multiflora* в вермикулите, причем процент укоренения был ниже, чем в песке и почве.

На укоренение черенков, особенно облиственных, оказывает большое влияние степень освещенности (Коваль, 1958; Тавлинова, 1953), а также режим влажности и температуры. Одни авторы считают, что температура воздуха и субстрата должна быть стабильной (Лемпицкий, 1953; Турецкая, 1951), по мнению других авторов, суточные колебания температуры положительно влияют не только на корнеобразование, но также на рост и развитие растений (Люддегорд, 1937; Вашкулат, 1958; Чаплыгин и Шахова, 1964).

Лучшим «актиноритмическим» условием для укоренения черенков большинства растений является непрерывное освещение (Мошков, Кочерженко, 1939).

С осени 1962 г. некоторыми научно-исследовательскими институтами были начаты работы по применению вермикулита в сельском хозяйстве и в других отраслях народного хозяйства. В Мурманской области в июле 1963 г. был заложен опыт по укоренению двуглазковых полуодревесневших черенков *R. pimpinellifolia*, *R. amblyotis* и *R. excelsa*. Растения высаживали в ящики с различными субстратами: керамзитом, термозитом, вермикулитом, гравием и песком — по 30 черенков в каждом варианте. Одна часть черенков непрерывно освещалась люминесцентными лампами, другая в таких же субстратах была помещена при естественном освещении (период непрерывного полнотного дня). Температура воздуха в том и другом случае в первую половину суток была равна 20—25°, во вторую падала до 8—10°. Полив производили теплой водой по мере надобности. Субстраты были составлены из фракций от 2 до 7 мм, взятых в одинаковой пропорции. Смесь фракций песка составляли частицы от 0,5 до 1 мм в диаметре. Окончательное укоренение наступило под лампами через 18 дней, а при естественном освещении — через 28 дней, считая от момента черенкования (табл. 1 и 2).

Таблица 1

Количество укоренившихся черенков в теплице при естественном освещении и температуре 20—25°

Субстрат	<i>R. pimpinellifolia</i>		<i>R. amblyotis</i>		<i>R. excelsa</i>	
	число	%	число	%	число	%
Керамзит . .	19	63	20	67	18	60
Термозит . . .	14	47	16	53	15	50
Вермикулит .	10	33	9	30	12	40
Гравий	4	13	10	33	11	37
Песок	9	30	12	40	12	40

Таблица 2

Количество укоренившихся черенков при непрерывном освещении люминесцентными лампами и температуре воздуха 20—25°

Субстрат	<i>R. pimpinellifolia</i>		<i>R. amblyotis</i>		<i>R. excelsa</i>	
	число	%	число	%	число	%
Керамзит . .	29	97	28	93	30	100
Термозит . . .	30	100	25	83	29	97
Вермикулит .	14	47	16	53	18	60
Гравий	14	47	16	53	16	53
Песок	15	50	16	53	15	50

Из табл. 1 и 2 видно, что при непрерывном освещении черенков люминесцентными лампами процент укоренения значительно выше, чем при естественном освещении. Лучшие результаты в обоих случаях получились при укоренении в керамзите и термозите.

В начале августа 1963 г. был поставлен опыт по укоренению черенков тех же видов и по той же схеме, но с несколько измененным температурным режимом. Как под люминесцентными лампами, так и при естественном освещении черенки в первую половину суток находились при температуре 28—32°, во вторую — при 20—25°. Температура субстратов в пер-

Таблица 3

Количество укоренившихся черенков в теплице при естественном освещении и температуре воздуха 28—32°

Субстрат	<i>R. pimpinellifolia</i>		<i>R. amblyotis</i>		<i>R. excelsa</i>	
	число	%	число	%	число	%
Керамзит . .	26	87	25	83	25	83
Термозит . . .	21	70	20	67	24	80
Вермикулит .	28	93	27	90	28	93
Гравий	14	47	16	53	12	40
Песок	17	57	17	57	13	43

Таблица 4

Количество укоренившихся черенков при непрерывном освещении люминесцентными лампами и температуре воздуха 28—32°

Субстрат	<i>R. pimpinellifolia</i>		<i>R. amblyotis</i>		<i>R. excelsa</i>	
	число	%	число	%	число	%
Керамзит . .	30	100	30	100	28	93
Термозит . . .	26	87	28	93	26	87
Вермикулит .	29	97	30	100	29	97
Гравий	19	63	21	70	17	57
Песок	20	67	23	77	18	60

вом и во втором опытах в среднем была на 2—3° выше температуры воздуха. Укоренение закончилось через 17—21 день (табл. 3, 4).

Как видим, электрический свет благоприятно действует на процессы укоренения. На укореняемость черенков большое влияние оказывает и температура. В вермикулите и керамзите под лампами и при естественном освещении получен самый высокий процент укоренения. В термозите под лампами укореняемость несколько понизилась при повышенной температуре воздуха. Следует отметить, что регулировать полив черенков в песке и особенно в гравии было трудно, в то время как вермикулит в отношении влажности наиболее стабилен. Следовательно, при температуре воздуха не ниже 28° вермикулит — самый удобный материал для укоренения черенков. Достоинством является также его низкий объемный вес (0,15), что обеспечивает ивлечение черенков при пересадке без повреждения корневой системы.

Для установления оптимальных фракций лучших субстратов в декабре в период полярной ночи был поставлен опыт по укоренению полуодревесневших двуглазковых черенков *R. excelsa* в гидрофлогопите и вермикулите Ковдорского месторождения — золотисто-коричневом и сунгулитовом. Эти разновидности вермикулита различаются физико-химическими свойствами, pH водной вытяжки и технологией обжига. Опыт показал, что в условиях непрерывного люминесцентного освещения при температуре воздуха 28—32° процент укоренения черенков составлял (в каждом варианте было 30 черенков):

гидрофлогопит, фракция	2—7 мм	90
»	» 5—10 мм	60
вермикулит сунгулитовый, фракция	2—7 мм	100
»	» 5—10 мм	87
» золотисто-коричневый, фракция	2—7 мм	70
»	» 5—10 мм	93

Таким образом, исходя из результатов наших опытов, можно сказать, что вермикулиты Ковдорского месторождения могут служить хорошим субстратом для размножения корнесобственных роз с учетом света, температуры и влажности.

Проведенная нами работа позволяет сделать некоторые предварительные выводы.

Испытание различных субстратов и их фракций для черенкования роз при различном температурном режиме показало, что наилучшим субстратом для укоренения полуодревесневших двуглазковых черенков роз в закрытом грунте при температуре воздуха 20—25° оказался керамзит, а при температуре 28—32° — вермикулит.

Лучшими фракциями для укоренения черенков роз являются: у гидрофлогопита — от 2 до 7 мм, вермикулита сунгулитового — от 2 до 7 мм, вермикулита золотисто-коричневого — от 5 до 10 мм.

Искусственное освещение дает возможность черенковать розы в закрытом грунте зимой, осенью и ранней весной, т. е. получать посадочный материал круглый год, что особенно важно для условий Крайнего Севера. Процесс корнеобразования, по сравнению с естественным освещением, ускоряется от 4 до 10 дней в закрытом грунте.

Л И Т Е Р А Т У Р А

- Вашкулат П. К. 1958. К вопросу о значении температуры и влажности субстрата при черенковании корней.— Изв. Куйбышевск. с.-х. ин-та, т. 13.
- Десятов Г. 1915. Роза. Руководство к культуре. Пг.
- Кичунов Н. И. 1911. Размножение роз черенками, делением кустов и корнями.— Садовод, № 11. Ростов н/Д.
- Коваль А. А. 1958. Новое в агротехнике размножения роз полуодревесневшими черенками с зелеными листьями.— В кн. «Декоративное садоводство». М., Изд. Мин. комм. хоз-ва РСФСР.
- Лемпицкий Л. П. 1953. Повышение укореняемости черенков роз под влиянием температуры.— Труды Бот. сада АН УССР.
- Люндегорд Г. 1937. Влияние климата и почвы на жизнь растений. М., Сельхозгиз.
- Мошков Б. С., Кочерженко И. Е. 1939. Фотопериодизм и укоренение черенков древесных растений.— Докл. АН СССР, т. 24, № 4.
- Тавлинова Г. К. 1953. Влияние светового фактора на процесс корнеобразования у облиственных травянистых черенков. Автореф. канд. дисс. М.
- Турецкая Р. Х. 1951. Влияние света на процесс корнеобразования у черенков некоторых растений.— Докл. АН СССР, т. 76, № 1.
- Чаплыгин Б. К., Шахова Г. И. 1964. Применение светопроницаемых пленок для зеленого черенкования декоративных кустарников.— Бюлл. Гл. бот. сада, вып. 55.
- Юдинцева Е. В. 1950. Культура корнесобственных роз.— Бюлл. Гл. бот. сада, вып. 6.
- Barton L. 1953. Rose reproduction. *Commerc. Grower*, N 3010.
- Shisa M., Hazu I. 1957. Энгей таккай дзасси. *J. Hortic. Soc. Japan*, v. 26, N 4.
- Veski V. 1958. Juurechtsate rooside vegetatiivsest palihdamisest. *Botanika-alased tööd* I. Tartu.

*Полярно-альпийский ботанический сад
Кольского филиала Академии наук СССР
г. Кировск*

НАУЧНЫЕ СООБЩЕНИЯ



К ИЗУЧЕНИЮ БЕЛКОВ В СЕМЕНАХ РАСТЕНИЙ ПОРЯДКА БУКОЦВЕТНЫХ

Е. В. Колобкова

Настоящая работа представляет собой продолжение опубликованных ранее исследований, позволивших установить количественные родовые и видовые отличия в белковых комплексах (альбуминах, глобулинах и глютелинах) семян порядка Fagales—букоцветных (Колобкова, 1964). Кроме того, изучение соотношения между филогенезом формы и белковыми комплексами семян растений 10 родов из двух семейств — березовых (Betulaceae С. А. Agardh.) и буковых (Fagaceae А. Br.), составляющих порядок букоцветных, показало, что по характеру белковых комплексов семян растения этого порядка в большинстве своем относятся к прогрессивно эволюционирующим формам растений, т. е. преобладающими в них являются легкорастворимые белки — альбумины и глобулины (Благовещенский, 1958). Труднорастворимые крупномолекулярные белки — глютелины были обнаружены в незначительных количествах, кроме древних родов *Castanea* (Tourn.) Mill., *Quercus* L. и *Pasania* Oerst., в семенах которых они доминировали.

Альбумины, глобулины и глютелины являются не гомогенными белками, а равновесными ассоциирующе—диссоциирующими системами, состоящими из меньших компонентов. В семенах белки существуют, по-видимому, в ассоциированной форме (Johnson, Shoter, 1950). Диссоциация на меньшие компоненты осуществляется или в результате изменений в физической среде, например при изменении ионной силы и рН раствора (Joubert, 1955, 1957; Petri, Staverman, Pals, 1955, и др.), или же при помощи мочевины и додецилсульфата (Haurowitz, 1963). И чем выше молекулярный вес белка, тем менее стабильна эта система и тем легче ее равновесие может быть смещено в сторону диссоциации на составляющие ее компоненты (Reithel, 1963).

Неоднородность целочерастовимых белков — глютелинов была установлена пока только на глютенине пшеницы. Джонс, Бебкок, Тэйлор и Сенти (Jones, Babcock, Taylor, Senti, 1961), определив с помощью ультрацентрифуги молекулярный вес (м. в.) глютенина в 2—3 млн., показали, что эти большие молекулы глютенина гетерогенны при электрофорезе и образованы из компонентов с м. в. 50 000. Вальдшмидт-Лейтц с сотрудниками (Waldschmidt-Leitz, Mindeman, Keller, 1961; Waldschmidt-Leitz, Mindeman, Christa, 1957) показали, что глютелины из муки злаковых состоят из нескольких компонентов и образуют самостоятельные и своеобразные группы белков, нерастворимость которых зависит от дисульфидных связей между субъединицами с м. в. около 46 000. Нильсон, Бебкок и Сенти (Nielsen, Babcock, Senti, 1962) на основании своих опытов приходят к заключению, что глютенин пшеницы содержит основные

полипептидные члены с м. в. 20 000, различное число которых связывается посредством дисульфидных связей и образует нативный белок с м. в. в пределах 1 млн. Расщепление таких дисульфидных связей, например путем окисления, влечет за собой потерю свойств сцепления и превращает нативный белок в ряд членов с м. в. около 20000. Хотя все исследования щелочерастворимых белков касались главным образом глютелинов пшеницы, весьма вероятно, что все указанное присуще и глютелинам семян различных других семейств.

Что же касается гетерогенности других белков семян, а именно глобулинов, то в этом отношении они изучены довольно хорошо. Здесь остановимся только на некоторых из последних работ по этому вопросу. Так, Виевиоровский и Августиняк (Wiewiorgowsky, Augustyniak, 1956) методом электрофореза на бумаге обнаружили в семенах узколистного люпина три глобулиновые фракции. Джоуберт (Joubert, 1957) из семян белого люпина выделил глобулины, дававшие в ультрацентрифуге один большой компонент с константой седиментации $S_{8,3}$ (первый компонент) и два небольших с $S_{12,1}$ и $S_{2,8}$ (второй и третий компоненты), причем первый и второй компоненты образуют обратимые системы ассоциации—диссоциации. Компонент второй диссоциирует, начиная с ионной силы 0,31 и рН 7,0 до ионной силы 0,1 и рН 9,0. Компонент первый в этих условиях ассоциирует. На состояние ассоциации — диссоциации второго компонента влияет главным образом рН буфера, а первого компонента — ионная сила.

В белках семян клеверины Мург, Дохман и Рейно (Mourgue, Dokhman, Reunaud, 1956) обнаружили 6—8 фракций, различающихся по токсичности.

В. А. Кретович, М. И. Смирнова и С. Я. Френкель (1958) на основании исследований в ультрацентрифуге пришли к заключению, что глицинин состоит из субмолекул, образующих устойчивый олигомер, способный к ассоциации в зависимости от условий среды. Так как степень ассоциации определяется условиями окружающей среды, то можно наблюдать наличие разного количества компонентов, соответствующих глицинину.

Гетье (Ghetie, 1960), выделив глобулины из семян фасоли, разделил их электрофорезом на три различных компонента — α , β и γ , различающихся и по аминокислотному составу.

А. В. Благовещенским и Е. Г. Александровой (1961) было показано, что глобулиновая фракция семян *Entada* sp. из сем. бобовых чрезвычайно гетерогенна — электрофорезом на бумаге в ней обнаружено семь компонентов.

Н. А. Кудряшова и Т. Н. Лафицкая (1964) разделили суммарные глобулины вики на два компонента, причем обычно в сравнительно небольшом количестве отделялся и третий компонент.

Гетерогенность альбуминов изучена меньше, но в последнее время появилось много работ, подтверждающих их многокомпонентность. Так, Пенс (Pence, 1953) электрофорезом на бумаге показал многокомпонентность альбумина пшеницы, разделив его на 11 компонентов. Данные Пенса хорошо согласуются с результатами работы Н. А. Тиуновой (1960), выделившей из альбумина пшеницы 8—10 компонентов методом диффузионного высаливания, и работы В. И. Сафонова и М. П. Сафоновой (1964), разделившими на 13 компонентов альбумины пшеницы электрофорезом на полиакриламидном геле.

В работе В. Л. Кретовича, А. А. Бундель, С. С. Мелик-Саркисян и К. К. Степанович (1954) показано, что альбумины семян гороха состоят из четырех электрохимически индивидуальных компонентов, обладающих рядом весьма ярко выраженных ферментативных функций.

А. В. Благовещенским и Е. Г. Александровой в альбуминах *Astragalus sieversianus* Pall. и *A. cicer* L. и Л. Б. Шеметайте (1961) в альбумине вигны китайской методом электрофореза на бумаге обнаружены три компонента.

В исследованиях Н. А. Кудряшовой и Т. Н. Лафицкой (1964) альбуминовая фракция семян вики тем же методом четко подразделялась на три зоны, с тенденцией к отделению и четвертой.

Приведенные литературные данные показывают, что многие растительные белки, считавшиеся ранее гомогенными, можно рассматривать как комплексные системы или смеси, состоящие из различного числа компонентов. Даже кристаллическое состояние оказалось недостаточным критерием химической индивидуальности белка, примером чему может служить поликомпонентность кристаллического кукурбитаина, обнаруженная В. Л. Кретовичем с сотрудниками в 1958 г.

Для исследований гетерогенности белков были применены различные методы: электрофорез (как фронтальный, так и зональный), ультрацентрифугирование, измерение осмотического давления и т. д. Из них наиболее доступным оказался электрофорез на бумаге. Этот метод позволяет определять степень гетерогенности белка, подвижность и количественное содержание отдельных компонентов. Он получил широкое распространение при исследовании сывороточных белков и применяется при диагностике многих заболеваний. Электрофоретическое изучение можно применять и для выяснения таксономических и филогенетических различий растительных белков.

В нашей работе для более детального выяснения родовых и видовых различий белков семян букоцветных были исследованы электрофорезом на бумаге белки семян: из подсем. *Corylaceae* Eichl. — четыре вида лещины (*Corylus avellana* L., *C. chinensis* Franch., *C. colurna* L. и *C. maxima* Mill.), четыре вида граба (*Carpinus betulus* L., *C. caucasica* A. Grossh., *C. japonica* Blume, *C. orientalis* Mill.), хмелеграб (*Ostrya carpinifolia* Scop.) и из сем. *Fagaceae* A. Br. — два вида бука (*Fagus silvatica* L. и *F. orientalis* Lipsky), бук антарктический (*Nothofagus antarctica* Oerst.) и три вида каштана (*Castanea sativa* Mill., *C. crenata* Sieb. et Zucc. и *C. pumila* Mill.).

Для выделения отдельных фракций белков из перечисленных семян обезжиренная мука экстрагировалась 4 раза 10-кратным количеством стандартного буфера Даниельсона с pH 7,0 (Danielsson, 1949). Предварительные электрофоретические исследования суммарных экстрактов показали, что в этих случаях не происходит достаточно четкого разделения белков на отдельные компоненты, возможно, вследствие близких электрофоретических подвижностей некоторых белков (например, глобулинов и альбуминов), а также присутствия других веществ, создающих помехи. Поэтому для дальнейших исследований производилась 2-, 3-кратная очистка суммарных экстрактов переосаждением сернокислым аммонием (0,85 насыщения). Полученные после переосаждения прозрачные экстракты для разделения на глобулиновую и альбуминовую фракции подвергали диализу против дистиллированной воды при температуре $+2^{\circ}$ до полного удаления ионов сульфата. Осадки глобулинов удаляли центрифугированием и для более полной очистки их опять переосаждали сернокислым аммонием и подвергали диализу против дистиллированной воды.

Альбумины, оставшиеся после удаления глобулинов в прозрачном первом центрифугате, осаждали сернокислым аммонием, центрифугировали и полученный осадок вторично подвергали диализу против дистиллированной воды. Таким образом, производилась очистка альбуминов, причем получались более концентрированные растворы альбуминов, чем в первоначальной вытяжке.

Электрофоретическое исследование полученных глобулинов проводили в приборе ЭМИБ на бумаге ватман ВММ при градиенте потенциала 2—5 в/см и силе тока 0,3—1,5 ма/см при комнатной температуре в течение 18—20 час. Белковые растворы в количестве 0,01 мл наносили на среднюю линию, так как предварительные опыты показали, что при таком нанесении получается, в наших условиях опыта, лучшее разделение с довольно компактными пятнами отдельных компонентов.

Испытав несколько буферов с различными значениями рН и ионной силы, мы остановились на боратном буфере Блока, Дуррума и Цвейга (Block, Durrum, Zweig, 1955) с рН 8,6, но увеличили ионную силу до 0,25 прибавлением NaCl, так как компактность пятен в большой степени зависит от ионной силы: чем выше ионная сила (конечно, до известных пределов), тем более компактные пятна белков получаются на электрофореграммах с довольно хорошим расхождением на отдельные компоненты.

Полученные электрофореграммы фиксировали и окрашивали по Блоку, Дурруму и Цвейгу.

Для сравнительной характеристики электрофореграмм белков различных семян последние разрезали на полоски шириной в 5 мм. Окраску каждой полоски элюировали 5%-ным раствором Na_2CO_3 в 50%-ном метаноле (Sreter, Tiselius, 1950) и экстинкции полученных элюатов определяли в ФЭК. Контрольной пробой служил экстракт из участка электрофореграммы, не содержащий белков. На основании полученных экстинкций построены кривые распределения окрашенных белковых компонентов по длине электрофореграмм таким образом, что на оси ординат откладывали значения экстинкций, а на оси абсцисс — отрезки в 0,5 см. Электрофореграммы суммарных глобулинов и альбуминов представлены на рис. 1—6, кривые экстинкций элюатов всех исследованных белков — на рис. 7.

Сопоставляя полученные данные по электрофоретическому исследованию, т. е. по числу, богатству белком и подвижности отдельных белковых компонентов у различных семян, можно обнаружить родовые и видовые различия в белках изучаемых растений. Так, глобулины семян четырех видов лещины, разделившиеся на три компонента, характеризуются наличием одного большого и двух меньших компонентов (рис. 1, 1—4; рис. 7, 1—4). Эти компоненты распределены таким образом, что основной, преобладающий и в то же время наиболее электрофоретически подвижный компонент и один из меньших малоподвижных компонентов двигаются в сторону анода, а второй малоподвижный компонент — к катоду (к сожалению, фотографии электрофореграмм недостаточно четко передают разделение белков на отдельные компоненты и число последних). Но если преобладающие компоненты более или менее электрофоретически одинаковы у всех четырех видов, то характер меньших малоподвижных компонентов различен у каждого из исследованных видов, что особенно заметно из кривых экстинкций на рис. 7. Так, у *Corylus avellana* (рис. 7, 1) первый малоподвижный компонент довольно большой и выражен достаточно резко, а второй значительно меньше по размерам и носит расплывчатый характер. У *Corylus chinensis* (рис. 7, 2) все компоненты с низкой электрофоретической подвижностью небольшие, выражены нерезко и кроме двух отделяется еще и третий малоподвижный компонент. Оба меньших малоподвижных компонентов у *Corylus colurna* (рис. 7, 3) выражены достаточно четко, а у *Corylus maxima* они носят расплывчатый характер (рис. 7, 4).

Подобные же электрофореграммы и их кривые были получены и для альбуминов семян этих видов лещины (рис. 2 и рис. 7, 5—8). Здесь также обнаружены один большой, быстродвигающийся компонент и два меньших. Но соотношения этих компонентов и их подвижности совершенно иные,

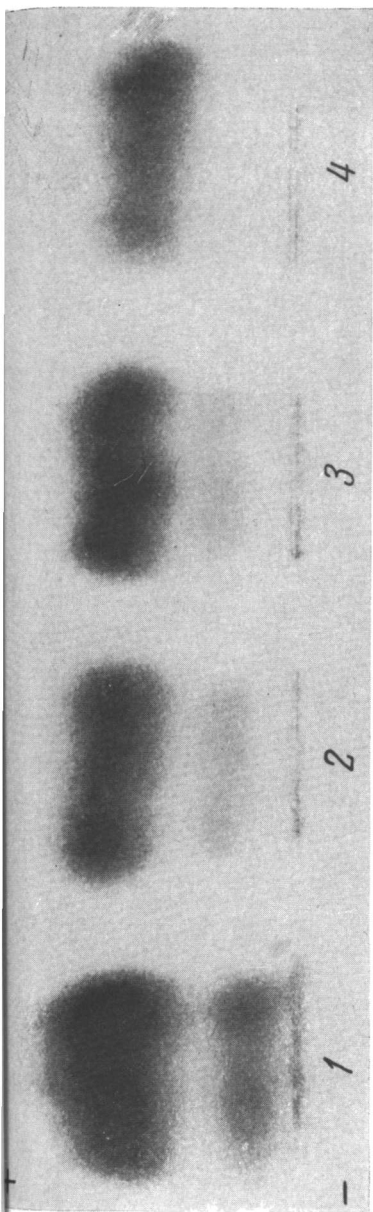


Рис. 1. Электрофореграммы суммарных глобулинов видов *Corylus*
 1 — *C. avellana*; 2 — *C. maxima*; 3 — *C. chinensis*; 4 — *C. colurna*

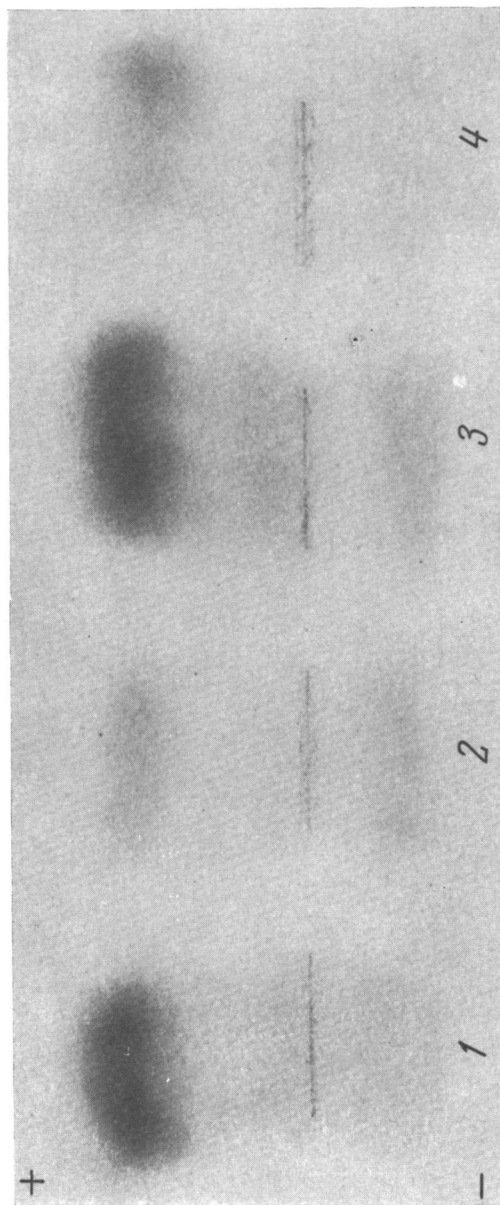


Рис. 2. Электрофореграммы суммарных альбуминов видов *Corylus*
 1 — *C. maxima*; 2 — *C. colurna*; 3 — *C. chinensis*; 4 — *C. avellana*

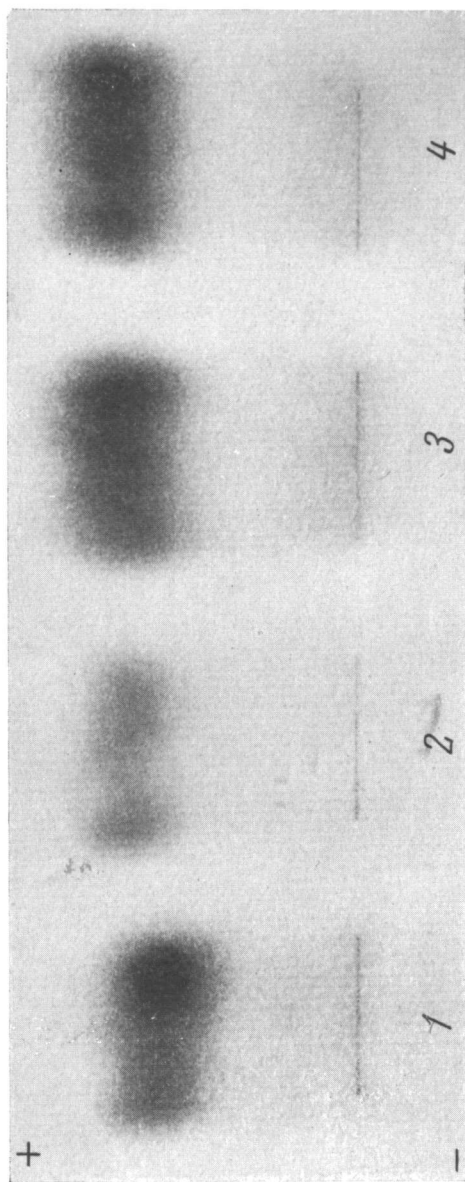
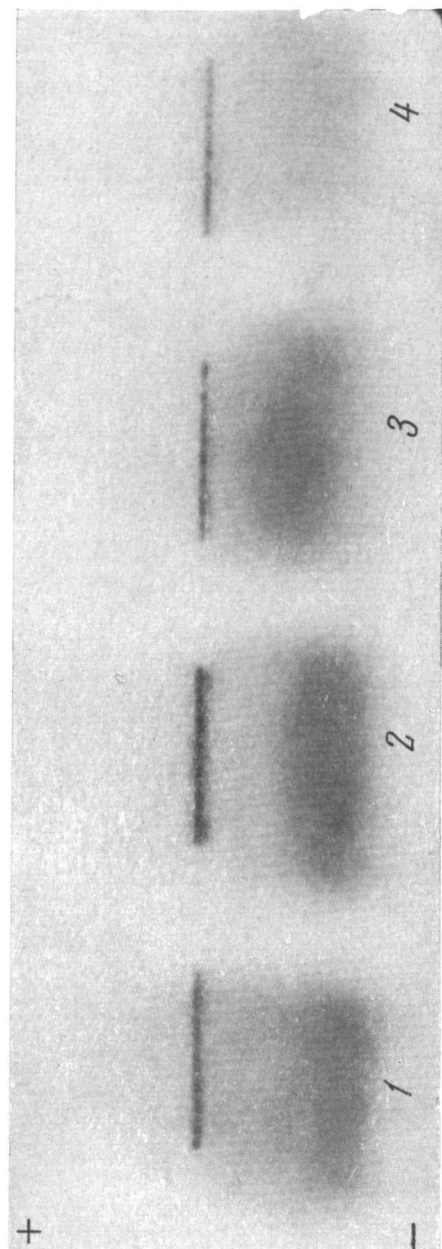


Рис. 3. Электрофореграммы суммарных глобулинов видов *Sagrinus*
 1 — *C. orientalis*; 2 — *C. japonica*; 3 — *C. caucasica*; 4 — *C. betulus*



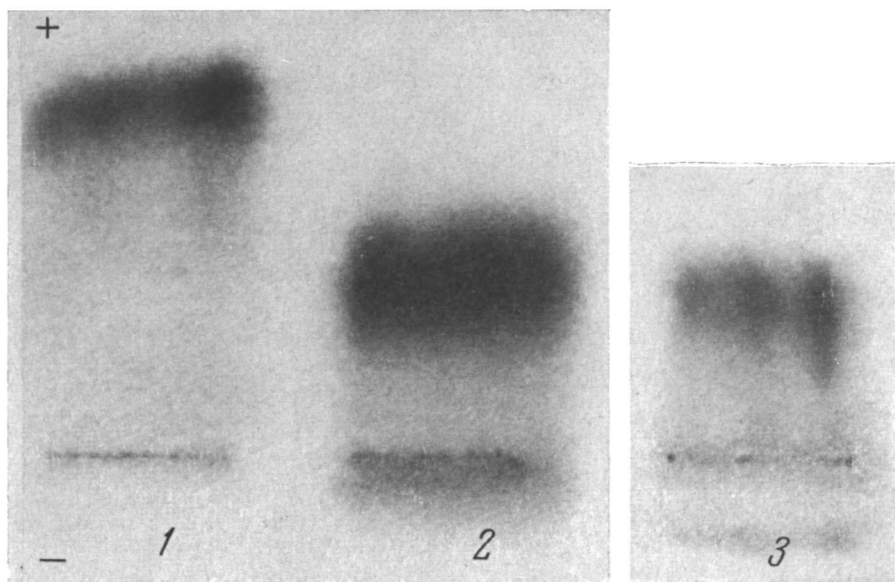


Рис. 5. Электрофореграммы суммарных глобулинов
 1 — *Nothofagus antarctica*; 2 — *Ostrya carpinifolia*; 3 — *Castanea sativa*

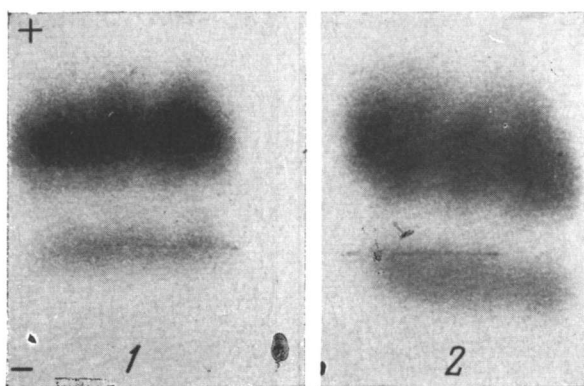


Рис. 6. Электрофореграммы суммарных глобулинов видов *Fagus*
 1 — *F. silvatica*; 2 — *F. orientalis*

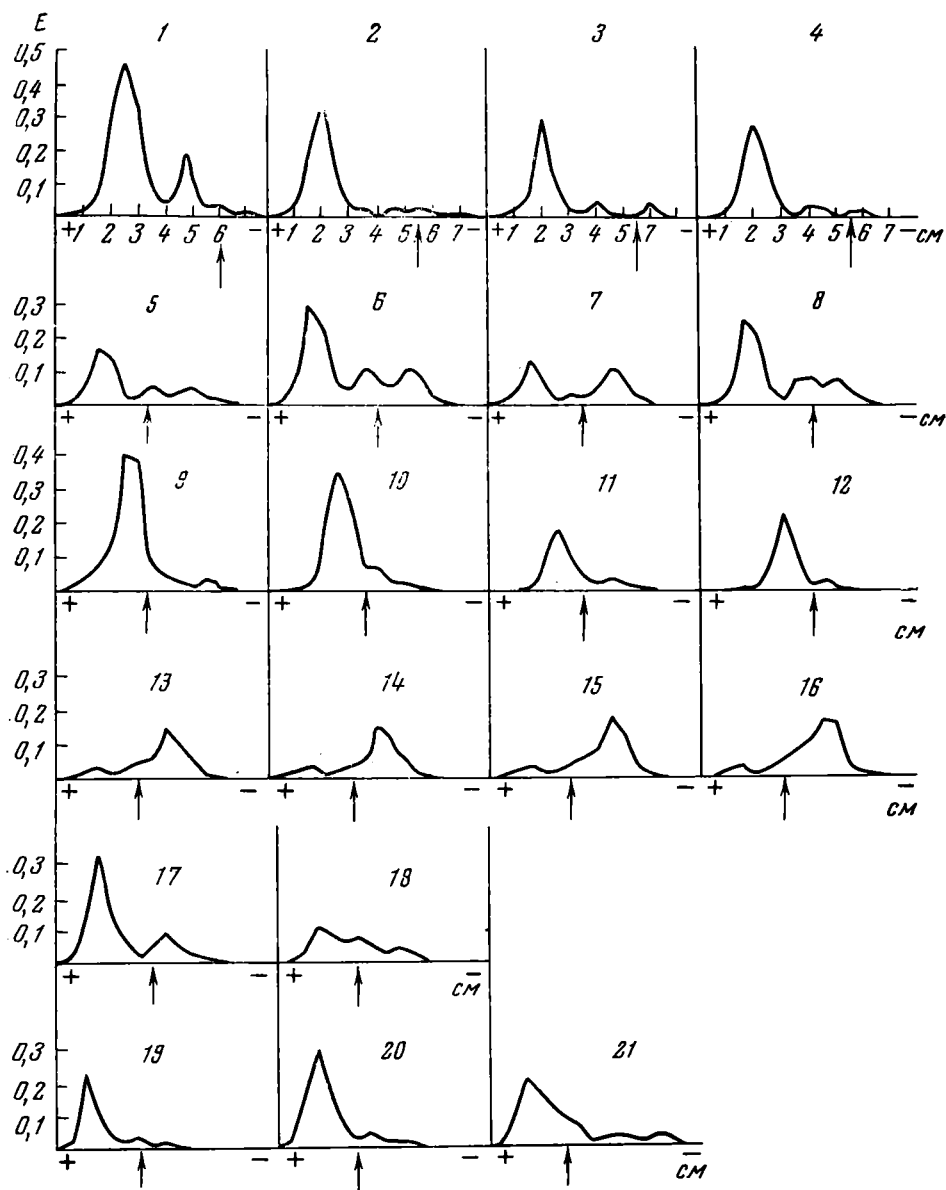


Рис. 7. Кривые экстинкций элюатов электрофореграмм

1—4, 9—12, 17—21 — суммарные глобулины; 5—8, 13—16 — суммарные альбумины;
 1 — *Corylus avellana*; 2 — *C. chinensis*; 3 — *C. colurna*; 4 — *C. maxima*; 5 — *C. avellana*; 6 — *C. chinensis*; 7 — *C. colurna*; 8 — *C. maxima*; 9 — *Carpinus betulus*; 10 — *C. caucasica*; 11 — *C. japonica*; 12 — *C. orientalis*; 13 — *C. betulus*; 14 — *C. caucasica*; 15 — *C. japonica*; 16 — *C. orientalis*; 17 — *Ostrya carpinifolia*; 18 — *Castanea sativa*; 19 — *Fagus silvatica*; 20 — *F. orientalis*; 21 — *Nothofagus antarctica*

Стрелкой обозначено место нанесения растворов белка

чем у глобулинов. Большой компонент быстро движется к аноду, один из меньших компонентов или остается на месте нанесения, или же медленно движется также к аноду. Третий же компонент довольно быстро передвигается к катоду. И в количественном отношении второй и третий

компоненты играют большую роль, чем у глобулинов; например, у *Corylus colurna* третий компонент по величине мало отличается от первого.

Глобулины семян четырех видов граба в наших условиях опыта разделились только на два компонента, разошедшихся в разные стороны: один наиболее богато представленный, двигался в сторону анода, а другой — меньший, неярко выраженный сдвигался к катоду (рис. 3 и рис. 7, 9—12). Были получены также электрофореграммы альбуминов семян этих видов граба. Разделение здесь получилось на два компонента не очень четкое, причем перемещались они в сторону катода, что указывало, по-видимому, на их основной характер (рис. 4, 1 — 4; рис. 7, 13—16).

У второго представителя подсем. *Corylaceae*, у хмелеграба, глобулины разделились также на два компонента: первый, преобладающий, с большой электрофоретической подвижностью, мигрировал к аноду, а второй, довольно большой, медленно перемещался к катоду (рис. 5, 2; рис. 7, 17).

На электрофореграммах глобулинов двух видов бука из рода *Fagus* обнаружено по одному основному компоненту, преобладающему по количеству и в то же время наиболее электрофоретически подвижному. перемещавшемуся к аноду, и по нескольким меньшим, с низкой подвижностью, мигрировавшим к катоду, причем у *Fagus silvatica* малоподвижных компонентов два, а у *F. orientalis* — три (рис. 6, 1, 2 и рис. 7, 19, 20).

У антарктического бука (*Nothofagus antarctica*) глобулины дали при электрофорезе три компонента, причем главный компонент был сосредоточен в зоне наибольшей электрофоретической подвижности, второй — с меньшей подвижностью — шел за ним к аноду, а третий — тоже незначительный мигрировал к катоду (рис. 5, 1 и рис. 7, 21).

Альбумины обоих видов бука, а также и антарктического бука в наших условиях проведения электрофореза были однокомпонентными и двигались к аноду. Весьма вероятно, что для разделения этих альбуминов на отдельные компоненты требуются иные буфера, с другими значениями pH и ионной силы, что указывает на их отличие от исследованных альбуминов семян подсем. *Corylaceae*.

Большие трудности представило электрофоретическое разделение глобулинов семян трех видов каштана (*Castanea*). Удовлетворительные результаты удалось получить только для глобулинов *Castanea sativa*. На электрофореграммах обнаружено наличие одного основного компонента с довольно большой электрофоретической подвижностью и двух меньших, один из которых, по величине почти такой же, как основной, оставался на месте нанесения, а второй уходил к катоду (рис. 5, 3; рис. 7, 18).

Выводы

Электрофорезом на бумаге показана гетерогенность глобулинов и альбуминов семян девяти представителей подсем. *Corylaceae* и шести представителей сем. *Fagaceae* из порядка букоцветных. Выявлены родовые и видовые различия как по числу, по богатству белком, так и по электрофоретическим подвижностям отдельных белковых компонентов, входящих в состав глобулинов и альбуминов изученных семян.

ЛИТЕРАТУРА

- Благовещенский А. В. 1958. Биохимия белковых веществ и эволюция растений. — Бюлл. Гл. бот. сада, вып. 31.
 Благовещенский А. В., Александрова Е. Г. 1961. Эволюция белков у семян бобовых. — Труды Гл. бот. сада, т. 8.
 Колобова Е. В. 1964. О филогенезе и эволюции белков порядка *Fagales*. — В сб. «Эволюционная биохимия растений». М., изд-во «Наука».

- Кретович В. А., Бундель А. А., Мелик-Саркисян С. С., Степанович К. К. 1954. О так называемых запасных белках семян. — Биохимия, т. 19, вып. 2.
- Кретович В. Л., Смирнова Т. И., Френкель С. Я. 1958. Исследование фракций глицинина в ультрацентрифуге. — Биохимия, т. 23, вып. 1.
- Кретович В. Л., Бундель А. А., Лепина Н. А., Мелик-Саркисян С. С. 1958. Исследование белков семян тыквы. — В сб. «Биохимия зерна», № 3. М., Изд-во АН СССР.
- Кудряшова Н. А., Лафицкая Т. Н. 1964. О белках семян вики и люцерны. — В сб. «Эволюционная биохимия растений». М., изд-во «Наука».
- Сафонов В. И., Сафонова М. П., 1964. Метод электрофореза белков растений в синтетической среде — полиакриламидном геле. — Физиология растений, т. 11, вып. 1.
- Трунова Н. А. 1960. Белковый комплекс пшенично-пырейного гибрида М-2 и его исходных форм. — Биохимия зерна. Труды научной конференции Всес. н.-и. ин-та зерна и продуктов его переработки, вып. 38. М.
- Шеметайте Л. Б. 1961. О белках семян желтой акации и вигны китайской. — Труды Гл. бот. сада, т. 8.
- Block R. J., Durum E. L., Zweig G. 1955. A manual of paper chromatography and paper electrophoresis. N.Y.
- Cramer H. D., Tiselius A. 1950. Elektrophorese von Eiweiss in Filtrierpapier. — Biochem. Z., Bd. 320.
- Danielsson C. E. 1949. Seed globulins of the Gramineae and Leguminosae. — Biochem. J., v. 44, N 4.
- Ghetie V. 1960. Revue de chimie (RPR), v. 5, N 1.
- Haurowitz F. 1963. The chemistry and function of proteins. Second edition. Academic Press. N.Y.
- Johnson P., Shoter E. M. 1950. The globulin of the ground nut (*Arachis hypogea*). I. Investigation of arachin as a dissociation system. — Biochim. et biophys. acta, v. 5.
- Jones R. W., Babcock G. E., Taylor N. W., Senti F. R. 1961. Molecular weights of wheat gluten fraction. — Arch. Biochem. and Biophys., v. 94, N 3.
- Joubert F. J. 1955. Lupin seed proteins. — Biochim. et biophys. acta, v. 16.
- Joubert F. J. 1957. Ultracentrifuge studies on seed proteins of the family leguminosae. — J. South. Afric. Chem. Inst., v. 10, N 1.
- Mourgue M., Dokhman R., Reynaud J. 1956. Etude des protéines de la graine de ricin (*Ricinus communis*). — Bull. Soc. chim. biol., v. 38, N 1.
- Nielsen H. C., Babcock G. E., Senti F. R. 1962. Molecular weight studies on glutenin before and after disulfide-bond splitting. — Arch. Biochem. and biophys., v. 96, N 2.
- Pence J., Elder A. H. 1953. The albumine and globuline proteins of wheat. — Cereal Chem., v. 30, N 4.
- Petri E. M., Staverman A. J., Pals D. T. F. 1955. The proteins of lupin seed (*L. luteus*). — Biochim. et biophys. acta, v. 17.
- Reithel F. J., 1963. The dissociation and association of protein structures. — Advanced Protein Chem., v. 18.
- Waldschmidt-Leitz E., Mindeman R., Keller L. 1961. Versuche zur Fraktionierung des Glutenins aus Gerste. — Z. physiol. Chem., Bd. 323, N 1.
- Waldschmidt-Leitz E., Mindeman R., Christa S. 1957. Über Zusammensetzung und Eigenart der Glutenine in Getreidenmehlen. — Z. physiol. Chem., Bd. 308, N 5—6.
- Wiewirowsky M., Augustyniak J. 1956. Elektroforeza bibulowa bialek nasion lubini. — Acta biochim. polon., v. 3, N 3.

Главный ботанический сад
Академии наук СССР

КАЧЕСТВО КАТАЛАЗЫ У ПШЕНИЦ В СВЯЗИ С МОРОЗОСТОЙКОСТЬЮ

С. М. Соколова

Успешность интродукции и акклиматизации растений в зоне умеренного климата по существу определяется их зимо- и морозостойкостью.

Одним из важных показателей физиологического состояния растений служат термические коэффициенты ферментативных реакций (Благове-

щенский, 1938а, б). Качество ферментов предлагается определять, измеряя способность ферментов снижать энергию активации катализируемых ими реакций. Чем сильнее снижается энергия активации, тем меньше значение термического коэффициента Вант-Гоффа (Q_{10}) и тем выше качество фермента ($pN_{\text{акт}}$).

Многочисленными исследованиями показано, что качество ферментов не остается постоянным в течение жизни организма и снижается по мере его старения (Благовещенский, 1941; Колобкова, Кудряшова, 1951, и др.).

Качество ферментов растительных организмов зависит от условий обитания. Интересные данные были получены для растений, произрастающих в различных экологических условиях.

В Сухуми у растений 38 видов величина Q_{10} каталазы составляла 1,85 ($pN_{\text{акт}}$ 15,95), на Памире у 24 видов Q_{10} каталазы равнялся 1,38 ($pN_{\text{акт}}$ 19,74) и в заповеднике Аксу-Джебоглы, в условиях более мягких, чем на Памире, у растений 28 видов $pN_{\text{акт}}$ равнялась 17,29 (Благовещенский, 1959). Чем менее благоприятны условия обитания растительных организмов, тем выше у них качество ферментов. Изменения термических коэффициентов у растений Памира изучала О. А. Семихатова (1952). Растения здесь имеют очень низкие термические коэффициенты. У интродуцированных же растений наблюдалось снижение термических коэффициентов каталазы, характерное для аборигенов Памира.

Интересна небольшая неопубликованная работа А. Н. Кренке, выполненная в 1954 г. Она изучала стебли семян *Robinia pseudoacacia*, выращенных из семян разного географического происхождения. Определения проводили в октябре и ноябре.

Оказалось, что у растений, выращенных из московских семян, термический коэффициент Q_{10} составлял 1,34 ($pN_{\text{акт}}$ 20,19); у растений же, выращенных из кишиневских семян, Q_{10} был равен 1,53 ($pN_{\text{акт}}$ 18,57).

Высокое качество ферментов характерно не только для растений, устойчивых к резким колебаниям температуры. В литературе имеются указания, что устойчивость к раку картофеля и к вилту хлопчатника также связана с качеством ферментов (Вишневский, 1940; Лорх, 1955; Благовещенский, 1950).

Изменение термического коэффициента под влиянием пониженной температуры изучалось у семян и проростков растений (Благовещенский, 1946; Благовещенский, Кириллова, 1954; Благовещенский, Иванова, 1955). Было показано, что у семян и проростков, подвергшихся охлаждению, качество ферментов становится выше.

Важность определения термических коэффициентов растительных организмов для характеристики холодостойкости растений подтверждается исследованием разных видов цитрусовых (японский мандарин, лимон, мексиканский лимон и т. д.), различающихся по степени морозостойкости (Благовещенский, 1938). Оказалось, что зимостойкие формы имели низкие термические коэффициенты, а формы, чувствительные к пониженной температуре, имели более высокие термические коэффициенты.

Высокое качество ферментов каталазы и инвертазы ($pN_{\text{акт}}$) было обнаружено у зимостойких озимых сортов пшеницы — Лютесценс 116 и Яранка. Так, у Лютесценс 116 $pN_{\text{акт}}$ — 20,1, а инвертазы — 18,63. У менее зимостойкого сорта Московская 4 качество каталазы — 16,7, а инвертазы — 15,94 (Гаврилова, 1954).

Исследование эвкалиптов на Черноморском побережье Кавказа подтвердило связь между холодостойкостью и качеством каталазы (Бограчева, 1955).

Зависимость между качеством ферментов и холодостойкостью была подтверждена определением термических коэффициентов для нескольких

ферментов у ряда растений. Показатели термических коэффициентов каталазы, полипептидазы и пептидазы были очень близкими, что говорит о приблизительно одинаковой способности организма снижать энергетический порог катализуемых ими реакций (Благовещенский, 1960).

С этими данными согласуются результаты, полученные нами при определении термических коэффициентов у роз различной зимостойкости. Оказалось, что зимостойкие формы *Rosa beggeriana* 'Hollands rugosa' и *Rosa rugosa* 'Fructibus densissimus' имели наименьшие термические коэффициенты, т. е. высокое качество ферментов, и побеги у них совершенно не подмерзали (Соколова, 1961).

Определение величин термических коэффициентов и качества ферментов первого года жизни у пшенично-пырейных гибридов *Triticum agropyrotriticum* Сісін показало, что многолетние пшеницы имели более высокое качество ферментов и лучше зимовали, чем пшеницы зернокармального типа (Благовещенский и Соколова, 1961).

Таким образом, низкие значения термического коэффициента указывают на высокую приспособляемость организма к резким сменам температуры; чем ниже величина термического коэффициента реакции, тем больше требуется приток энергии извне для ее осуществления.

Перед нами стояла задача изучить качество фермента каталазы как объективного показателя морозостойкости растений. В работе применяли навеску материала, тщательно растертую с кварцевым песком с добавлением небольшого количества мена для избежания кислой реакции (разрушающей каталазу).

Каталазу изучали газометрически при температуре 5 и 15° с отсчетами через 30, 60, 90, 120 и 150 сек. Из этих данных вычислялась константа скорости реакции и термический коэффициент.

Первым этапом работы было изучение термических коэффициентов и качества каталазы в семенах пшеницы и ржи разной степени зимостойкости (табл. 1).

Т а б л и ц а 1

Изменение термического коэффициента
и качества каталазы у ржи и пшеницы

Сорт	Термический коэффициент, Q_{10}	Качество каталазы ($pN_{акт}$)
Рожь Вятка	$1,41 \pm 0,01$	19,64
Пшеница		
Лютесценс 329 . . .	$1,54 \pm 0,03$	18,41
ППГ 599	$1,13 \pm 0,05$	22,06
ППГ 186	$1,49 \pm 0,005$	18,80
ППГ 1	$1,76 \pm 0,008$	16,90
ППГ 48	$1,54 \pm 0,021$	18,41
Безостая 1	$1,91 \pm 0,01$	15,89

В табл. 1 сорта пшениц расположены по степени уменьшения зимостойкости. У семян пшеничного типа наименьший термический коэффициент у пшенично-пырейного гибрида 599 ($Q_{10} 1,13$), наибольший у пшенично-пырейного гибрида 1 ($Q_{10} 1,76$). По данным лаборатории отдаленной гибридизации Главного ботанического сада АН СССР, из приведенных в табл. 1 сортов наиболее зимостойким является пшенично-пырейный гибрид 599, который имеет качество ферментов наиболее высокое ($pN_{акт} 22,06$).

Пшеница Безостая 1 незимостойка, и качество ферментов у нее самое низкое ($pN_{\text{акт}} 15,89$). Всходы ржи имеют высокое качество ферментов.

Следующим этапом работы было изучение изменений качества ферментов в зеленых проростках, выращенных в ящике в естественных условиях. Были взяты семена ржи, пшенично-пырейных гибридов 599 и 1 (табл. 2).

Проростки ржи обладали более высоким качеством ферментов, чем пшенично-пырейные гибриды. В период между 18-м и 48-м днем с момента посева наблюдалось возрастание качества ферментов. Заметных различий у пшениц обнаружено не было. Многодневные опыты были заложены в холодной комнате при температуре $0, +2^\circ$ на непрерывном освещении (табл. 3 и 4).

Таблица 2

Изменение качества ферментов у проростков в естественных условиях

Сорт	День с момента посева		
	18-й	48-й	78-й
Рожь Вятка . . .	16,84	22,46	19,74
ППГ 599	15,89	17,13	17,95
ППГ 1	17,42	19,56	19,13

Таблица 3

Изменение качества ферментов у проростков, выращенных в холодной комнате

Сорт	День с момента посева		
	14-й	15-й	22-й
ППГ 599	19,83	20,77	21,04
ППГ 1	20,95	19,13	20,56
ППГ 48	19,92	20,01	40,47

Таблица 4

Изменение качества каталазы у семян и проростков, выращенных в холодной комнате

Сорт	Покоящиеся семена	День с момента посева					
		12-й	14-й	15-й	16-й	22-й	77-й
Рожь Вятка	18,80	23,18	18,80	17,27	14,97	11,82	20,03
Ржано-пшеничный гибрид 46/131 .	16,23	20,10	14,66	16,90	14,38	13,57	22,03
Лютесценс 323	18,41	15,26	—	16,56	18,41	23,17	19,13

Приведенные данные показывают, что в проростках пшеницы и ржи понижаются термические коэффициенты и соответственно повышается качество ферментов, что указывает на повышение энергетического уровня окислительных ферментов. Длительное воздействие пониженной температурой не снижает деятельность каталазы, а повышает ее качество. В проростках пшеницы отмечается повышение качества ферментов к 22 дню с момента прорастания, а у ржи и ржано-пшеничного гибрида это повышение наблюдается в промежутке между 22-м и 77-м днем. Активность каталазы при 5 и 15° в промежутке между 22-м и 77-м днем возрастает.

Для сравнения сортов пшеницы были изучены в течение вегетационного периода по фазам развития термический коэффициент и качество каталазы (табл. 5).

У изучаемых форм термический коэффициент неуклонно снижается с некоторым возрастанием к фазе молочной спелости, что указывает на

Таблица 5

Изменение термического коэффициента у ржи и пшеницы в течение вегетационного периода

Сорт	Термический коэффициент	Кущение		Вегетация, 23. V	Выход в трубку, 28. V	Вегетация, 6. VI	Колошение, 14. VI	Цветение, 17. VI	Молочная спелость, 29. VI
		19. IV	14. V						
Лютесценс 329	Q ₁₀	1,88	1,72	1,73	1,44	1,48	1,50	1,14	1,37
	pN _{акт}	16,23	17,27	16,56	19,21	19,23	18,80	22,06	23,10
ППГ 48	Q ₁₀	2,71	—	1,85	1,81	1,50	1,39	1,20	1,39
	pN _{акт}	11,59	—	16,23	16,56	18,80	19,64	21,54	19,64
ППГ 599	Q ₁₀	—	—	1,96	—	1,30	—	1,18	—
	pN _{акт}	—	—	15,57	—	20,56	—	21,54	—
ППГ 1	Q ₁₀	—	—	1,75	1,44	—	—	1,25	—
	pN _{акт}	—	—	16,90	19,21	—	—	21,04	—
Рожь Вятка	Q ₁₀	—	—	2,00	2,03	—	1,23	1,17	1,52
	pN _{акт}	—	—	15,26	15,23	—	21,54	22,06	18,80

снижение качества ферментов в эту фазу, связанное со старением растительного организма.

В период цветения качество ферментов возрастало. Если в фазе выхода в трубку качество ферментов у пшеницы Лютесценс 323 было 19,21, то в фазе цветения — 22,06. Аналогичная картина наблюдалась у всех изучаемых форм.

При сравнении сортов обращает на себя внимание то, что качество ферментов у пшеницы Лютесценс 323 выше, чем у пшенично-пырейного гибрида 48 в течение всего вегетационного периода.

Выводы

Термические коэффициенты и качество ферментов являются показателями, характеризующими физиологическое состояние растений.

Семена пшенично-пырейных гибридов 599 и 186 имеют более высокое качество каталазы, чем семена пшенично-пырейного гибрида 1 и Безостой 1. Морозостойкость первых значительно выше, чем вторых.

Под воздействием пониженной температуры в проростках пшеницы наблюдается повышение качества ферментов к 22-му дню, а у ржи — к 77-му дню, что связано с повышением морозостойкости в этот период.

В течение вегетационного периода термический коэффициент у изучаемых форм неуклонно снижается. Качество ферментов у пшеницы Лютесценс 329 выше, чем у пшенично-пырейного гибрида 48.

ЛИТЕРАТУРА

- Благовещенский А. В. 1938а. О факторах холодостойкости растений. — Сов. субтропики, № 1.
- Благовещенский А. В. 1938б. Холодостойкость растений и качество ферментов. — Природа, № 2.
- Благовещенский А. В. 1941. Качественные различия ферментов. — Природа, № 7—8.
- Благовещенский А. В. 1946. Влияние временного охлаждения тканей на качество их ферментов. — Докл. Всес. совещания по физиологии растений, вып. 1.
- Благовещенский А. В. 1950. Биохимические основы эволюционного процесса у растений. М. — Л., Изд-во АН СССР.
- Благовещенский А. В., Гаврилова Л. В. 1954. Зимостойкость озимых пшениц и качество ферментов. — Докл. АН СССР, т. 95, № 3.
- Благовещенский А. В., Иванова И. П. 1955. Азотистый обмен при стратификации семян. — Докл. АН СССР, т. 100, № 3.

- Благовещенский А. В. 1960. Ферменты и холодостойкость растений. — В кн. «Физиология устойчивости». М., Изд-во АН СССР.
- Благовещенский А. В., Соколова С. М. 1961. Некоторые биохимические особенности многолетних и зернокармликовых пшениц. — Бот. ж., т. 64, № 6.
- Бограчева Т. Н. 1955. Сравнительно-физиологическая характеристика водного режима эвкалиптов. — Автореф. канд. дисс. М.
- Вишневский В. П. 1940. Качество каталазы свекловичного корня и устойчивость сахарной свеклы к кагатной гнили. — Биохимия, т. 5, вып. 4.
- Кириллова Г. А. 1955. Азотистый обмен и протеолитические ферменты у озимой пшеницы при яровизации. Канд. дисс. М.
- Колобкова Е. В., Кудряшова Н. А. 1951. О качестве ферментов листьев. — Труды Гл. бот. сада, т. 2.
- Лорх Л. А. 1955. О показателях ракоустойчивости картофеля. Автореф. канд. дисс. М.
- Семихатова О. А. 1952. Термические коэффициенты каталазы Памирских растений. — Изв. отд. естеств. наук, № 1.
- Соколова С. М. 1961. Некоторые физиологические особенности роз. — Бюлл. Гл. бот. сада, вып. 41.

Главный ботанический сад
Академии наук СССР

СПЕКТРОФОТОМЕТРИЧЕСКОЕ ОПРЕДЕЛЕНИЕ ФУЗАРИНОВОЙ КИСЛОТЫ

Я. Г. Оголевец, В. С. Пономарева

При изучении фузариального увядания растений часто возникает необходимость определить токсичность того или иного штамма гриба, обусловленную фузариновой кислотой (Gäumann, Naef-Roth, Köbel, 1952; Gäumann, 1957; Gäumann, 1958). Это может быть выяснено с достаточной степенью вероятности определением способности изучаемого штамма к синтезу фузариновой кислоты в условиях чистой культуры.

Разумеется, такой анализ не дает исчерпывающей характеристики паразита, но может служить для ориентировочной оценки его вредного действия на растения.

Перед разработкой предлагаемой методики нами были определены спектры поглощения чистых препаратов фузариновой кислоты, полученной из лаборатории Гоймана при Политехническом институте в Цюрихе. Фузариновая кислота обладает двумя выраженными максимумами поглощения. Один из них расположен при 278 мкм во всех интервалах pH, положение другого меняется в зависимости от реакции среды: в 0,2 н. КОН он лежит в области 270 мкм, в 0,2 н. HClO₄ — в области 272 мкм; при этом ультрафиолетовые лучи поглощаются подкисленными растворами значительно более интенсивно (рисунок). Кроме высоких максимумов имеются менее значительные, расположенные также в ультрафиолетовой области.

Анализируя кривые спектров поглощения фузариновой кислоты в кислом и щелочном растворах, можно отметить следующие практические важные закономерности: при двух значениях длин волн — 259 и 289 мкм (точки 2 и 4 на рисунке) — поглощение кислого и щелочного растворов при одинаковых количествах изучаемого вещества одинаково. Максимальное различие коэффициентов поглощения обнаруживается при длине волны 274 мкм (точки 1 и 3 на рисунке).

Таблица 1

Разность экстинкций растворов фузариновой кислоты

Концентрация, мкг/мл	Толщина слоя, см	Разность экстинкций			ΔE (средняя)	$K = \frac{C}{l \Delta E}$	Примечания
		ΔE	ΔE	ΔE			
1,0	1,00	0,025	0,025	0,025	0,025	40,0	$K_{\text{средн.}}$ 39,3
2,0	1,00	0,050	0,050	0,055	0,052	38,6	
5,0	1,00	0,125	0,130	0,125	0,127	39,2	
10,0	1,00	0,255	0,255	0,250	0,253	39,0	Область соблюдения закона Бугера-Бера
20,0	1,00	0,500	0,495	0,505	0,503	39,9	
30,0	1,00	0,760	0,770	0,780	0,763	39,2	
40,0	0,45	0,455	0,455	0,460	0,467	39,4	
50,0	0,45	0,565	0,570	0,570	0,567	39,6	
60,0	0,45	0,680	0,690	0,690	0,688	39,2	
70,0	0,45	0,800	0,800	0,810	0,803	39,4	
100,0	0,45	1,050	1,050	1,070	1,057	42,5	

В предварительных опытах установлено, что и в щелочных, и в кислых растворах фузариновая кислота подчиняется закону Бугера-Бера в интервале концентраций от 1 до 100 мкг/мл.

Отмеченные свойства легли в основу разработанной методики, принцип которой состоит в сравнении интенсивности поглощения света подкисленным и подщелоченным растворами, содержащими фузариновую кислоту.

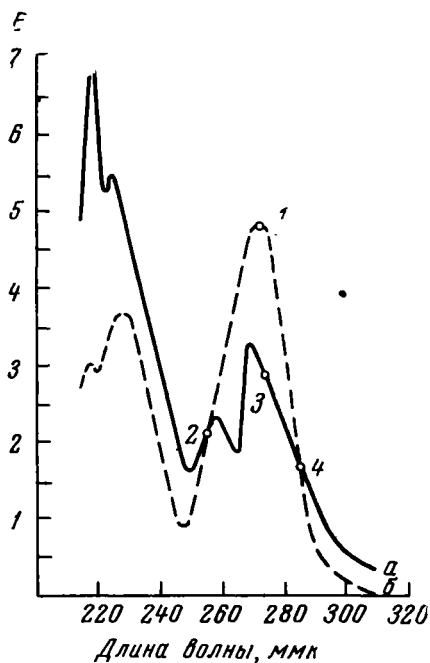
Измерения, проведенные в трех повторностях, показали, что пропорциональность между концентрацией фузариновой кислоты и разностью экстинкций ее растворов в 0,2 н. HClO_4 и 0,2 н. KOH сохраняется в интервале от 2 до 70 мкг/мл (табл. 1).

Таким образом, и в этом случае соблюдается закон Бугера-Бера:

$$\Delta E_{274} = Cl(e),$$

где ΔE_{274} — разность экстинкций подкисленного и подщелоченного растворов фузариновой кислоты (дифференциальная экстинкция); C — концентрация этих растворов; l — толщина поглощающего слоя, (e) — коэффициент поглощения. Концентрации в таблице и дальнейших расчетах выражены в микрограммах на 1 мл, толщина поглощающего слоя — в сантиметрах, а вместо величины (e) взята обратная ей: $K = \frac{l}{(e)}$.

Содержание фузариновой кислоты после указанных преобразований



Кривые поглощения ультрафиолетовых лучей растворами фузариновой кислоты в щелочной (а) и кислой (б) средах

Точки 1 и 3 соответствуют максимальному различию коэффициентов поглощения (длина волны 274 ммк); точки 2 и 4 — одинаковому поглощению света щелочным и кислым растворами (259 ммк в точке 2 и 289 ммк в точке 3)

вычисляется по формуле:

$$C_{\text{мкг/мл}} = \frac{K\Delta E}{l} = \frac{39,3\Delta E}{l}.$$

Величина K вычислена на основании данных табл. 1.

Измерение ΔE_{274} проводили на стандартном препарате фузариновой кислоты, в контрольную кювету помещали ее раствор в 0,2 н. КОН, а в кювету для образца — раствор в 0,2 н. HClO_4 .

Приведенная формула позволяет без особых затруднений определять концентрацию фузариновой кислоты в присутствии примесей, обладающих значительным поглощением в УФ-области спектра.

Действительно, при расчете концентрации учитывается не полное поглощение ультрафиолета при $\lambda = 274 \text{ мкм}$, а только дифференциальное изменение адсорбции, связанное со способностью фузариновой кислоты изменять высоту и положение максимума поглощения при различной реакции среды. Довольно трудно предположить присутствие в среде двух одинаковых по указанному свойству соединений, однако это все-таки возможно; чтобы убедиться в том, что таких мешающих примесей нет, можно воспользоваться точками пересечения спектров поглощения при 259 или 289 мкм (точки 1—4 на рисунке). В том случае, если дифференциальная адсорбция обусловлена только фузариновой кислотой, то в этих точках дифференциальная адсорбция практически равна нулю. Небольшие отклонения, связанные с нестабильностью оптико-механической части прибора не должны превышать 15% от адсорбции при 274 мкм. Именно такие величины отклонений были отмечены на нашем спектрофотометре (СФ-4а) при повторных перестройках шкалы длин волн и чувствительности, при работе со стандартным образцом фузариновой кислоты (табл. 2).

Таблица 2

Определение содержания фузариновой кислоты
в водном растворе ($l = 0,5 \text{ см}$)

Концентрация раствора, мкг/мл (заданная)	E_{274}	E_{289}	E_{259} •	Концентрация раствора, по- лученная ана- литически	Ошиб- ка, %
5,0	0,065	0	0	5,10	2
7,5	0,095	0,005	0	7,50	0
10,0	0,135	0,015	0	10,50	5

После предварительных опытов была проверена следующая схема анализа: в жидкости, подлежащей исследованию, белки осаждали хлорной кислотой с таким расчетом, чтобы концентрация последней не превышала 0,2 н. После отделения осадка жидкость нейтрализовали КОН до pH 6—7. Из нейтрального раствора отбирали две пробы по 4 мл, к первой пробе добавляли 1 мл 1 н. КОН, а ко второй — 1 мл 1 н. HClO_4 . Полученные пробы помещали в кюветы спектрофотометра, причем «щелочную» кювету устанавливали как контрольную, а кювету с подкисленным раствором — как опытную. На фотометре проводили отсчеты дифференциального поглощения при 259, 274 и 289 мкм. Расчет проводили по приведенной выше формуле.

Описанная методика была проверена в следующих вариантах: 1) свежеприготовленная среда Чапека; 2) среда Чапека с дрожжевым автолизатом и аскорбиновой кислотой; 3) среда Чапека с пептоном после культуры

фитофторы (около месяца); 4) среда Чапека, случайно инфицированная муковой плесенью; 5) мясопептонный бульон с *Agrobacterium tumesciens* (возраст культуры пять дней).

Во всех перечисленных случаях поглощение света, соответствующего фузариновой кислоте, обнаружено не было, а дифференциальная экстинкция при всех проверяемых длинах волн практически равнялась нулю.

Кроме того, испытывали следующие варианты: 6) среда Чапека с добавлением дозированных количеств фузариновой кислоты; 7) среда Чапека после 10-дневной культуры *F. vasinfectum*; 8) среда Чапека после 10-дневной культуры *F. vasinfectum* с дозированными добавками фузариновой кислоты; 9) влияние возраста культуры *F. oxysporum* f. *melonis* на среде Чапека с аспарагином вместо NaNO_3 .

Результаты анализа некоторых из этих вариантов приведены в табл. 3.

Таблица 3

Содержание фузариновой кислоты в некоторых испытанных вариантах смесей

Вариант	Фактор разбавления	Добавлено, мкг/мл	Ожидаемая концентрация, мкг/мл	Е при $l = 1$ см			Содержание в пробе, мкг/мл	Содержание в образце, мкг/мл	Ошиб-ка, %	Описание варианта
				$\lambda=259$ мкм	$\lambda=274$ мкм	$\lambda=289$ мкм				
1	2,5	0	0	0	0	0	0	0	—	Свежая среда Чапека
6	2,5	5,0	5	0	0,050	0	1,97	4,95	1	Свежая среда+фузариновая кислота 10-дневная культура фузариум 10-дневная культура фузариум+фузариновая кислота
6	2,5	14,3	14,3	0	0,145	0,005	5,7	14,3	0	
7	2,5	0	7	0	0,190	0,010	7,5	18,8	—	
8	2,5	3,3	22,1	0	0,215	0,010	8,45	21,1	5	
8	2,5	4,8	26,3	0	0,265	0,015	10,4	26,0	1,2	

Из табл. 3 видно, что в испытанных вариантах содержание фузариновой кислоты может быть определено с большей степенью точности. Это позволило приложить разработанную методику к определению накопления фузариновой кислоты культурами гриба *Fusarium oxysporum* f. *melonis* Sneyd. et Hans. разного возраста. Определения проводились на 8, 12, 16, 20 и 24-й день после посева. Два штамма гриба выращивали на среде Чапека, в которой NaNO_3 был заменен эквимолекулярным по азоту количеством аспарагиновой кислоты.

Количество фузариновой кислоты вычислялось в микрограммах на 1 мл среды и пересчитывалось на 1 г сухого веса мицелия — в этом случае количество кислоты вычислялось в миллиграммах на 1 г сухого веса мицелия (табл. 4).

Из табл. 4 видно, что максимальное количество фузариновой кислоты накапливается на 16-й день выращивания. При более длительном культивировании гриба концентрация токсина уменьшается. Это, видимо, свидетельствует о наличии каких-то механизмов, присущих грибу, разрушающих фузариновую кислоту. Это подтверждает предположение о том, что хотя фузариновая кислота и действует как основной фитотоксин фузариальных грибов (Gäumann, 1957), но биологическая роль ее этим не исчерпывается, и кислота принимает активное участие в метаболизме самого организма, продуцирующего ее.

Разработанная нами методика позволяет очень быстро определить концентрацию фузариновой кислоты. В этой методике отсутствуют операции выделения и очистки определяемого вещества. Методика разрабо-

Таблица 4

Содержание фузариновой кислоты в культуральной жидкости после выращивания

Возраст культуры, дни	Концентрация фузариновой кислоты, мкг/мл	Количество фузариновой кислоты на 1 г мицелия, мг	Вес мицелия, г	Скорость изменения концентрации фузариновой кислоты *
-----------------------	--	---	----------------	---

Гриб выделен из дыни сорта Гуляби

8	38,1	15,9	0,2369	19,8
12	26,4	18,9	0,1414	15,5
16	47,9	25,2	0,1862	16,5
20	44,4	21,1	0,2106	10,5
24	48,3	23,0	0,2136	9,4

Гриб выделен из дыни сорта Шакар-палак

8	27,3	17,5	0,1555	22,8
12	48,8	30,0	0,1622	25,0
16	64,5	32,2	0,1982	21,2
20	54,2	27,1	0,2025	13,5
24	32,7	15,8	0,2128	6,3

* Скорость изменения концентрации вычислена по формуле $V = \frac{(f)}{pt}$, где (f) — концентрация фузариновой кислоты, мкг/мл, p — вес мицелия, t — возраст культуры в днях.

тана только применительно к культуральным жидкостям, но можно предположить, что она найдет применение и при анализе содержания фузариновой кислоты в растениях после, например, хроматографического выделения.

ЛИТЕРАТУРА

- G ä u m a n n E., N a e f - R o t h St., K o b e l H. 1952. Über Fusarinsäure ein zweites Welketoxin des *Fusarium lycopersici* Sacc., — Phytopathol. Z., Bd. 20, N 1.
 G ä u m a n n E. 1957. Fusaric acid as a wilt toxin. — Phytopathology, v. 47, N 6.
 G ä u m a n n E. 1958. The mechanism of fusaric acid injury. Phytopathology, v. 48, N 12.

Главный ботанический сад
Академии наук СССР

КОЛИЧЕСТВЕННОЕ ОПРЕДЕЛЕНИЕ ЩЕЛОЧНЫХ И ДИКАРБОНОВЫХ АМИНОКИСЛОТ МЕТОДОМ ИОНОФОРЕЗА НА БУМАГЕ

М. Гейдан, А. Рина

Аминокислоты можно разделить на четыре группы в зависимости от строения боковой цепи: 1) с неполярными боковыми цепями (глицин, аланин, валин); 2) с боковыми цепями, диссоциирующими как основания (аргинин, гистидин, лизин, оксилизин); 3) с боковыми цепями, диссоциирующими как кислоты (аспарагиновая и глутаминовая кислоты, если их карбоксильные группы свободны); 4) с полярными недиссоциирующими боковыми цепями (цистеин, цистин). Изoeлектрическая точка определяется соотношением между числом анионных и катионных групп, т. е. между дикарбонowymi и щелочными аминокислотами.

В тканях растений аммиак, вступая в реакцию прямого аминирования с образующимися из углеводов кетокислотами, дает аминокислоты (например, глутаминовую), которые затем используются на синтез белка или других аминокислот.

Так, например, в результате переаминирования глутаминовая и щавелевоуксусная кислоты образуют аспарагиновую кислоту, а взаимодействие аспарагиновой и α -кетоглутаровой кислот приводит к образованию глутаминовой кислоты; глутаминовая или аспарагиновая кислоты, передавая свои аминные группы пировиноградной кислоте, дают алаанин, который является основой построения фенилаланина, тирозина, серина. Вместе с тем глутаминовая кислота может давать начало пролину, оксипролину, гистидину.

Это свидетельствует о том, что дикарбоновые аминокислоты занимают особое положение в азотистом обмене веществ, а соответствующие кетокислоты, щавелевоуксусная и α -кетоглутаровая, являются важными участниками трикарбоновых и дикарбоновых кислот.

В этих процессах, несомненно, участвуют ферменты, находящиеся в растениях. А. В. Благовещенский и его сотрудники показали, что архайные вымирающие группы растений обладают ферментами, способность которых снижать энергию активации катализуемых ими реакций всегда меньше соответствующей способности у растений филогенетически молодых, прогрессивно развивающихся (Благовещенский, 1950). В связи с этим можно предполагать, что у филогенетически молодых растений азотистый обмен идет интенсивнее. Поэтому количественное определение щелочных и особенно дикарбоновых аминокислот имеет значение для филогенетической характеристики растений, белков и азотистого обмена в растениях.

Разделение основных и дикарбоновых аминокислот проводили методом ионофореза на бумаге, используя электрофоретический аппарат ЭФА и вертикальный аппарат высоковольтного электрофореза венгерского производства.

Аминокислоты наносили полосками длиной 2,5 см на бумажный лист размером 25 × 42 см. Расстояние между линиями нанесения 2 см. На один и тот же лист бумаги в трех повторностях наносили исследуемый раствор и в двух-трех — контрольный раствор аминокислот. После нанесения лист закладывали в электрофоретический аппарат ЭФА. При работе с вертикальным аппаратом высоковольтного электрофореза после помещения листов (одновременно закладывали два листа) в обе лодочки аппарата наливали буферный раствор, опрыскивали из пульверизатора внутренние стены камеры для создания атмосферы, более насыщенной водой или парами летучего буфера, после чего бумагу смачивали буфером. Последнюю операцию проводили таким образом, чтобы бумага полностью пропиталась буферным раствором, но чтобы он не стекал по бумаге во избежание расплывания пятен. Опрыскивание начинали с нижнего и верхнего края бумаги. Среднюю часть, где находилась линия нанесения гидролизата, смачивали последней, после чего дверцу закрывали и включали аппарат в сеть. После проведения ионофореза бумагу вынимали, высушивали при 30° в течение 1 часа, а затем смачивали 0,5%-ным раствором нингидрина в ацетоне с уксусной кислотой (Кугенев, Медведева, 1963). Через 5—6 час. высушивания после обработки нингидрином при 30° развитие пятен завершалось. После этого ионофореграмму смачивали раствором азотнокислой меди и в течение 24 час. выдерживали в темноте. В дальнейшем пятна вырезали, помещали в пробирки и элюировали 10 мл метилового спирта. Оптическую плотность полученных растворов измеряли против холостых проб в фотоэлектроколориметре ФЭК-Н-57

в кюветах объемом 20 мл при синем светофильтре (длина волны 413 мμ). Количество аминокислот находили по соответствующим калибровочным графикам, построенным для каждой аминокислоты и для каждого листа бумаги. Для анализа использовали хроматографическую «медленную» фильтровальную бумагу М-227 Ленинградской фабрики № 2. Испытываемую смесь аминокислот наносили на ионофореграммы из расчета, чтобы смесь содержала 20—25 мкг каждой аминокислоты.

1. Разделение дикарбоновых аминокислот.

а) Цитратно-фосфатный буферный раствор рН 5,2; ионная сила 0,05; продолжительность процесса 4 часа; напряжение 400—340 в; сила тока 10—19 ма на полоску бумаги шириной в 25 см.

б) Пиридин (5 мл) и уксусная кислота (5 мл) доводятся дистиллированной водой до 1 л, рН 3,8; ионная сила 0,0065; продолжительность опыта 1 час; напряжение 1100—1150 в; сила тока 6—7 ма на ширину бумаги 50 см (две полоски по 25 см). Места нанесения гидролизата и контрольных растворов аминокислот — середина листа (рис., I).

Для разделения щелочных аминокислот и амидов испытывали различные условия опыта. Лучшими оказались следующие.

2. Выделение гистидина.

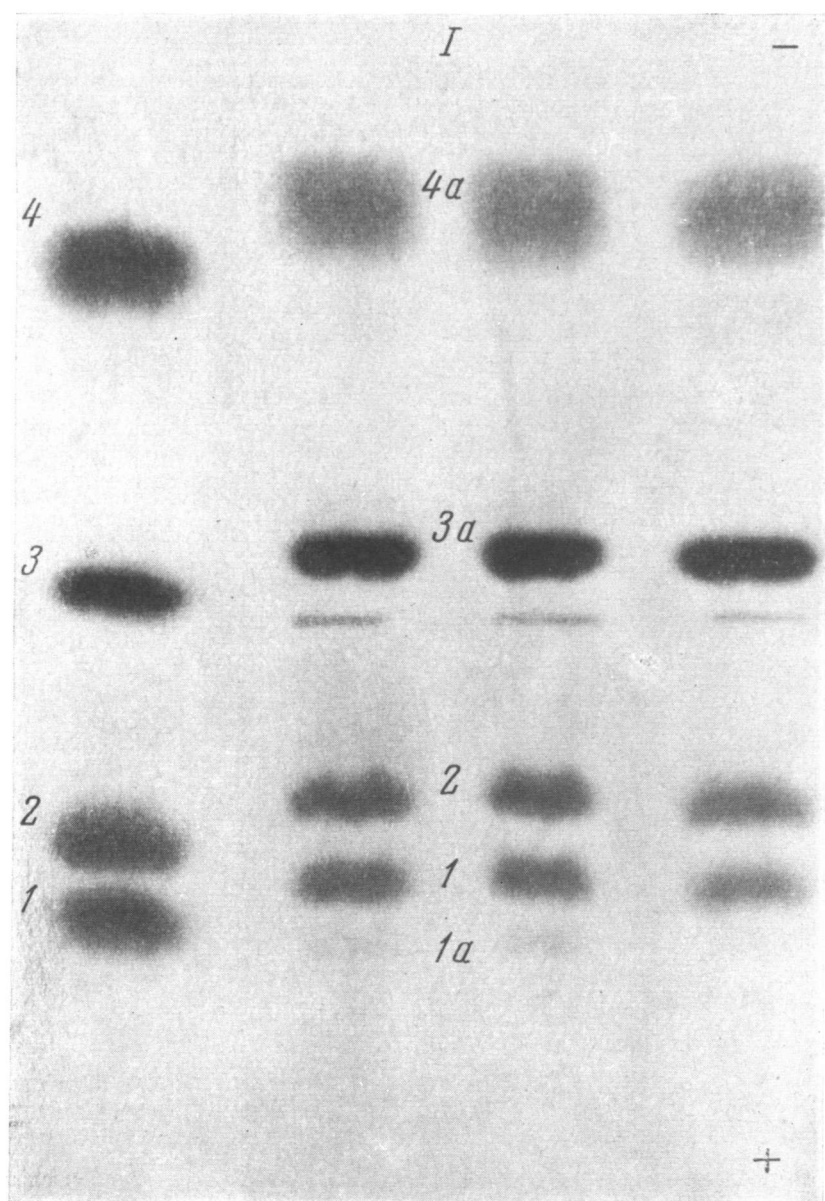
а) Фосфатный буферный раствор рН 7,1; ионная сила 0,025; напряжение 500—460 в; сила тока 10—25 ма на полоску бумаги шириной в 25 см; продолжительность процесса 3 часа.

б) Фосфатный буферный раствор, рН 6,8; ионная сила 0,04; напряжение 1010—950 в; сила тока 13—17 ма на ширину бумаги 50 см. Место нанесения — середина листа бумаги (рис., II).

3. Разделение лизина, аргинина и гистидина: напряжение 300—280 в; сила тока 12,5—20 ма; продолжительность процесса 3,5 часа; электролит 0,05M Na₂CO₃, рН 11,05 (рис., III).

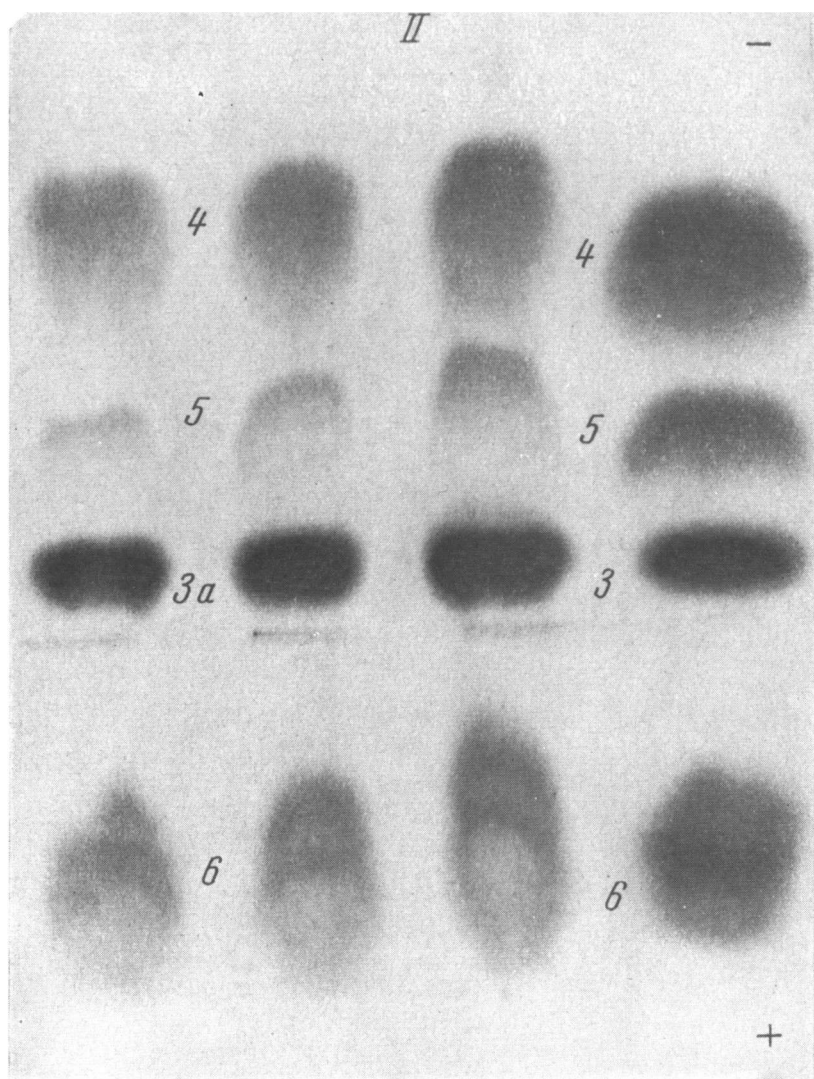
4. Разделение цитруллина, орнитина, гистидина, аспарагина и глутамина: боратный буферный раствор рН 9,7; ионная сила 0,05; напряжение 350 в; сила тока 8,6—10 ма; продолжительность процесса 3—4 часа; место нанесения гидролизата смещено на 4 см от середины к катоду (рис., IV). При этом в случае применения бумаги М-227 Ленинградской фабрики № 2 имело значение место нанесения на нее смеси из указанных аминокислот.

На этой бумаге орнитин обнаруживал несколько более быстрое движение к своей зоне равновесия, чем остальные аминокислоты, и поэтому его разделение с аргинином зависело от места нанесения. Наилучшим для нанесения было место в 4 см от середины бумажного листа к катоду. Когда применялись другие марки бумаги, например «быстрая» бумага той же фабрики, отличие сродства орнитина к бумаге от сродства остальных изучаемых аминокислот было таким небольшим, что практически место нанесения не имело значения для разделения основных аминокислот. Следует отметить, что рН 9,7, при котором удалось наблюдать наилучшее разделение указанных аминокислот, примерно соответствует изоэлектрическим точкам орнитина и лизина и близко к изоэлектрической точке цитруллина. Увеличение или уменьшение рН буферного раствора ухудшало разделение этих аминокислот. В таких условиях можно отметить также разделение глутамина и аспарагина. Наилучшее разделение аргинина и лизина достигалось при использовании электролита 0,05 M Na₂CO₃, в то время как при других условиях разделение этих аминокислот осталось неудовлетворительным. Четкое выделение гистидина из смесей аминокислот достигалось в фосфатном буферном растворе с рН 7,1 при низком напряжении и с рН 6,8 при высоком. Изменение рН буферного раствора значительно влияло на выделение гистидина. Для разделения



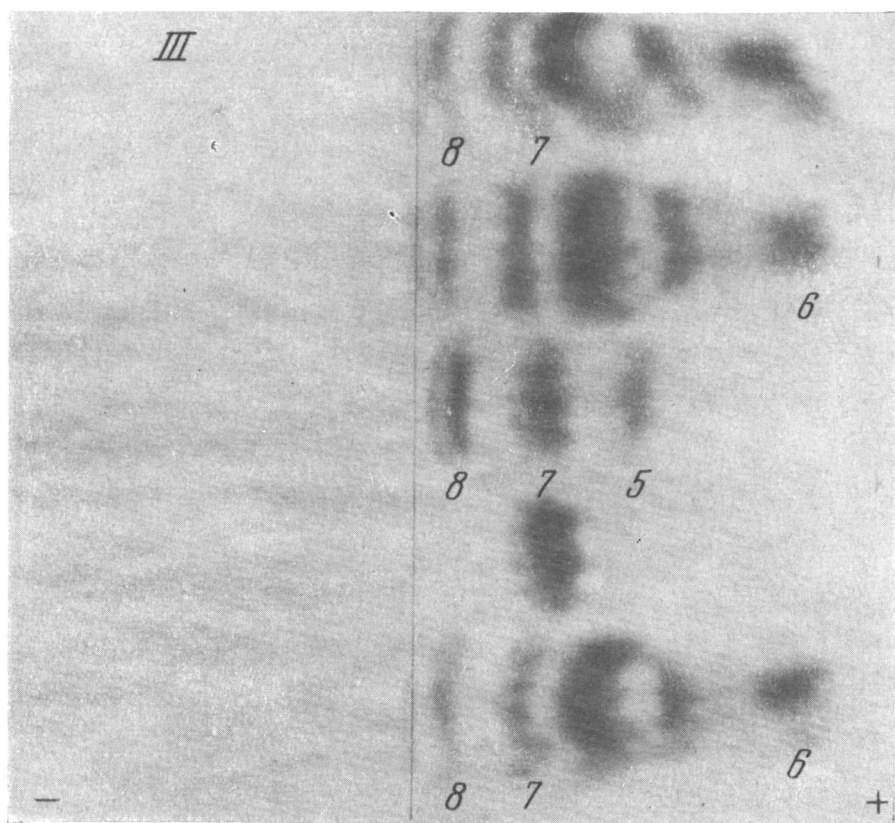
Ионофореграмма разделения основных и дикарбоновых аминокислот

I. Разделение дикарбоновых аминокислот; *1* — аспарагиновая кислота; *1a* — цистеиновая кислота; *2* — глутаминовая кислота; *3* — аланин; *3a* — нейтральные аминокислоты; *4* — лизин, аргинин; *4a* — лизин, аргинин, гистидин;

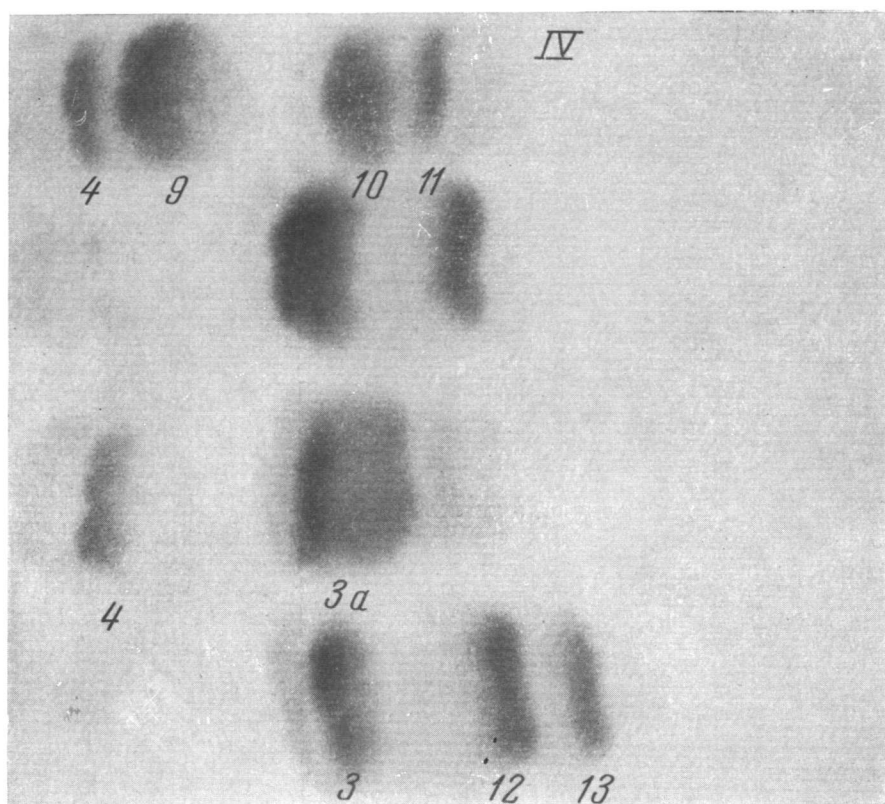


Ионофореграмма разделения основных и дикарбоновых аминокислот

II. Выделение гистидина: 3 — аланин; 3a — нейтральные аминокислоты; 4 — лизин, аргинин
5 — гистидин; 6 — аспарагиновая, глутаминовая кислоты



Ионофореграмма разделения основных и дикарбоновых аминокислот
 III. Разделение лизина, аргинина и гистидина: 5 — гистидин; 6 — аспарагиновая
 и глутаминовая кислоты; 7 — лизин; 8 — аргинин



Ионофореграмма разделения основных и дикарбоновых аминокислот

IV. Разделение цитруллина, орнитина, гистидина, аспарагина и глутамина: 3 — аланин; 3a — нейтральные аминокислоты; 4 — лизин, аргинин; 9 — орнитин; 10 — цитруллин; 11 — гистидин; 12 — глутамин; 13 — аспарагин

дикарбоновых аминокислот испытывали буферные растворы с различным рН. При высоком напряжении (1100—1150 в) хорошее разделение дикарбоновых аминокислот и цистеиновой кислоты наблюдалось в интервале рН 3,8—5,2; при низком же напряжении наилучшее разделение наблюдалось при рН 5,2; место нанесения смеси не влияло на разделение. Приведенные наблюдения показывают, что ионофорез позволяет четко делить основные и дикарбоновые аминокислоты.

Описанным методом определяли количество аминокислот в белковых гидролизатах и вытяжках свободных аминокислот растений.

Отдельные растения сильно различаются между собой по количеству отдельных свободных аминокислот (табл. 1) и по аминокислотному составу белковых фракций вегетативных органов (табл. 2).

В вегетативных органах пажитника голубого [*Trigonella coerulea* (Desr.) Ser.] в начале цветения не обнаружены глютамин и аспарагин, в то время как в вегетативных органах клевера лугового (*Trifolium pratense* L.) аспарагин составляет 27,63% от общего азота свободных аминокислот, а щелочные аминокислоты (гистидин, лизин) содержатся в значительно меньших количествах, чем в пажитнике голубом.

Таблица 1

Содержание некоторых аминокислот в белках вегетативной массы в начале цветения (в г на 100 г белка)

Растение	Белки	Аспарагиновая кислота	Глютаминная кислота	Гистидин	Лизин
Козлятник восточный	Альбумины	5,71	8,37	4,8	—
	Глютелины, извлеченные 0,2%-ным раствором NaOH	5,45	8,36	5,46	—
	Глютелины, извлеченные 2%-ным раствором NaOH	5,57	8,34	5,72	—
Люпин желтый	Альбумины	8,68	11,51	1,18	—
	Глютелины, извлеченные 0,2%-ным раствором NaOH	7,39	11,90	1,12	—
	Глютелины, извлеченные 2%-ным раствором NaOH	7,25	10,73	1,82	—
Клевер луговой	Альбумины	9,34	8,47	3,47	6,71
	Глютелины, извлеченные 0,2%-ным раствором NaOH	11,50	11,10	3,34	6,64
	Глютелины, извлеченные 2%-ным раствором NaOH	9,45	13,28	4,10	4,52
Пажитник голубой	Альбумины	13,49	10,51	3,89	5,94
	Глобулины	9,47	10,36	5,04	7,01
	Глютелины, извлеченные 0,2%-ным раствором NaOH	8,67	10,97	3,12	6,94
	Глютелины, извлеченные 2%-ным раствором NaOH	9,10	11,97	4,19	6,40

Таблица 2

Содержание азота свободных аминокислот в вегетативной массе (в % от общего азота)

Растение	Аспарагиновая кислота	Глютаминная кислота	Гистидин	Лизин	Аспарагин	Глютамин
Люпин желтый . . .	2,99	3,88	1,26	1,72	27,63	1,87
Клевер луговой . . .	3,68	2,32	5,33	4,84	0	0

В белковых фракциях козлятника восточного (*Galega orientalis* Lam.) содержание аспарагиновой и глютаминовой кислот значительно ниже, чем в белковых фракциях других растений, а белковые фракции люпина желтого (*Lupinus luteus* L.) содержат значительно меньше гистидина, чем белковые фракции других растений.

Таким образом, ионофорезом на бумаге можно выявить некоторые особенности аминокислотного состава растений.

Выводы

Методом ионофореза на бумаге можно быстро и четко разделить аминокислоты щелочные (лизин, гистидин, аргинин, орнитин и цитруллин) и дикарбоновые (глютаминовая и аспарагиновая), а также аспарагин и глютамин; в дальнейшем полученные ионофореграммы можно использовать для количественного определения отдельных аминокислот и в результате выявить некоторые особенности аминокислотного состава растений.

ЛИТЕРАТУРА

- Благовещенский А. В. 1950. Биохимические основы эволюционного процесса у растений. М.—Л., Изд-во АН СССР.
Кугенев П. В., Медведева М. Н. 1963. Методика постановки зоотехнических и технологических опытов по молочному делу. М., Сельхозиздат.

Главный ботанический сад Академии наук СССР

ФИЛОГЕНЕЗ И СИСТЕМАТИКА РОДА ПОДСНЕЖНИК (*GALANTHUS* L.)

А. П. Хохряков

Род подснежник (*Galanthus*) отличается некоторыми весьма своеобразными чертами экологии и распространения. Виды этого рода — преимущественно лесные растения, и лишь немногие выходят в субальпы, но ни один не встречается ни в степях, ни в полупустынях или пустынях, где сосредоточена основная масса луковичных эфемероидов. Общий ареал рода охватывает почти всю Западную Европу, Анатолию, Крым и Кавказ, но центр их разнообразия приурочен к Балканам, Малой Азии и Кавказу, т. е. к средиземноморским странам с более или менее влажным климатом. Уже одно это наводит на мысль, что подснежники — реликты древнесредиземноморской мезофитной флоры (Кемюлярия-Натадзе, 1947), относящиеся, по классификации В. П. Малеева (1941), к восточно-средиземноморской группе. Однако подснежники весьма широко распространены на Кавказе и после сведения леса способны удерживаться на открытых местах. Поэтому все исследователи кавказских реликтов (Кузнецов, 1891; Малеев, 1941; Гроссгейм, 1936; Вульф, 1944) не считали подснежники реликтами. Только Невский (1937) причисляет род подснежник к самобытным средиземноморским элементам со связями в тропической флоре. В данном случае речь идет именно о древнем, исходном мезофитно-лесном типе средиземноморской флоры, первичность которого для Средиземноморья была установлена еще Н. И. Кузнецовым (1909). Об этом свидетельствует экология всего рода подснежник и отдельных его видов. В этом отношении показателен подснежник Краснова (*C. krasnovii* Khokhr.), местообитания кото-

рого во всех трех известных пока пунктах Аджарии и Абхазии связаны с самшитом. В ущелье одного из притоков р. Чаквы этот вид растет в непосредственной близости от *Primula megaseifolia* и *Hymenophyllum tunbridgense* — всеми признанного реликта тропической флоры. При пересадке на открытое место подснежник Краснова испытывает значительное угнетение, листья его часто подвергаются ожогам. Подснежник Краснова цветет и кончает вегетацию на две-три недели позже, чем широко распространенный на побережье Абхазии и Аджарии подснежник Воронова, т. е. является менее афемероидным.

Все это как будто указывает на большую древность подснежника Краснова, чем прочих видов. Это подтверждается и некоторыми его морфологическими особенностями: трех-, четырехлетняя луковица, очень широкая пластинка листьев (4—5 см) и узкий черешок, полый цветонос, внутренние листочки околоцветника без выемки, цельные, приостренные. По этим признакам он схож с подснежником широколистным (*G. latifolius* Rupr.) — обитателем субальпийских лугов западной части середины Главного Кавказского хребта. У подснежника широколистного внутренние листочки околоцветника притуплены, закруглены, лишь иногда с небольшой выемкой на верхушке. У всех же других видов они имеют более или менее глубокую выемку на верхушке. Несомненно, подснежники Краснова и широколистный филогенетически близки между собой и наиболее близки к исходному типу рода, имея выраженные черты примитивности.

Представитель одного из самых примитивных в семействе амариллисовых африканского тропического рода *Haemanthus* (Pax, Hoffman, 1930), обитающие в лесах Центральной Африки, имеют многолетние луковицы, полные цветоносы и широкие листья. Доли околоцветника у них не срastаются в трубку. Из всех тропических амариллисовых виды этого рода ближе всего стоят к подснежникам экологически и географически, хотя северная граница ареала видов *Haemanthus* и не выходит за тропики. Однако в третичную эпоху, во времена господства в Сахаре плювиального климата какие-то близкие этому роду типы, вероятно, проникали далеко на север. Их производными и явились, по-видимому, такие роды, как *Galanthus*, *Leucojum*, *Lapiedra*, причем виды *Galanthus* в наибольшей степени сохранили лесной характер.

В основе эволюционной линии *Haemanthus* — *Galanthus* лежит уменьшение общих размеров тела растения и сокращение числа отдельных органов (ассимилирующих зеленых листьев — до двух, цветков — до одного). При этом наружные луковичные чешуи превратились из ассимилирующих в запасные, образовался трубчатый влагалищный лист, произошли некоторые изменения в строении цветка. Трубчатый влагалищный лист подснежников, лишенный пластинки, гомологичен трубчатому основанию ассимилирующих листьев некоторых видов хемантус типа *Haemanthus katherinae*. У некоторых видов близкого к подснежникам рода белоцветник, например у *Leucojum vernum*, можно наблюдать все стадии редукции листа с трубчатым основанием до одного трубчатого основания. Однако прямой связи между родами подснежник и белоцветник нет.

Причина трансформации типа *Haemanthus* в тип *Galanthus* лежит, по-видимому, в общем ходе смены всей растительности Средиземноморья, т. е. связана с общим похолоданием климата и сменой вечнозеленых тропических лесов на листопадные субтропические.

Дальнейшая эволюция в пределах самого рода подснежник заключалась в прогрессирующем уменьшении размеров растения и в особенности сужении листовой пластинки.

Следовательно, узколистные подснежники, например *G. nivalis* L., — глубоко вторичные типы. Эволюция у подснежника шла не от типа *G. nivalis* к типу *G. latifolius*, как представлял себе это Стерн (Stern, 1956), а как раз наоборот. Это подтверждает и географическое распространение подснежников: широколистные виды (серии *Latifolii* Stern) встречаются только в пределах Балкан — Малой Азии — Кавказа, а наиболее широкий ареалом характеризуется серия *Nivales* Stern.

Сизый восковой налет на зеленых частях подснежников, особенно характерный для серии *Nivales*, также имеет вторичное происхождение. Появление его ставится в связь с ксерофитизацией климата Средиземноморья (Кемулярия-Натадзе, 1947). Однако подснежники — типичные мезофиты и не могут развиваться в условиях недостатка влаги. Скорее всего восковой налет появился у подснежников в результате похолодания, «хионизации» климата, как приспособление к развитию при низкой температуре.

Принцип, положенный Стерном в основу разделения подснежников на серии, — почкосложение листьев — чрезвычайно удобен и коррелирует и с шириной, и с формой листовой пластинки. Однако в систему Стерна помимо обратного порядка расположения таксонов нужно внести некоторые изменения. Подснежники Краснова и широколиственный и очень близкий, или даже идентичный второму, подснежник Валентины (*G. valentinae* Pan.) надо выделить в подрод по совокупности указанных выше специфических признаков. Серии Стерна следует признавать секциями, так как виды этот автор понимает очень широко и включает в них более мелкие, но самостоятельные расы. Поэтому для серий следует сохранить тот объем, который им придала Кемулярия-Натадзе (1947). Следовательно, систему рода подснежник можно представить следующим образом.

I. Subgenus *Crinoides* m. *Bulbus perennis*, *scapus fistulosus*, *perigonii phylla interna integra*. Typus *G. krasnovii* m.

a) Series *Krasnoviani* m. *Perigonii phylla interna acuminata*. Species: *G. krasnovii* m., *G. krasnovii* m. ssp. *maculatus* m.

Galanthus krasnovii A. Khokhr. subsp. *maculatus* A. Khokhr. subspecies nova. *Planta minima* 10—15 cm longa, differt a typo specie; *perigonii phyllis externe maculatis*. Transcaucasus occidentalis. Typus: Abchasia, angustia fluminis Pschirzcha. Legit A. Khokhrjakov 5.III. 1961.

b) Series *Latifolii* m. *Perigonii phylla interna obtusata*. Species: *G. latifolius* Rupr., *G. valentinae* Pan.

3. Т. Артюшенко (1965) считает *G. valentinae* синонимом *G. krasnovii* на том основании, что внутренние листочки околоцветника у подснежника Валентины якобы имеют заостренную верхушку. Однако подснежник Валентины, собранный иной в верховьях р. Авадхары в Абхазии, имел именно притупленные, закругленные на верхушке внутренние листочки околоцветника. Не приняты во внимание также отличия и эколого-географического порядка. Подснежник Краснова обитает в лесном поясе юго-восточной части Черноморского побережья, на полянах, обычно окруженных зарослями самшита. Подснежники же широколиственный и Валентины растут в субальпийском поясе западной половины средней части Главного Кавказского хребта на лугах.

II. Subgenus *Galanthus* L., *Bulbus biennis*, *scapus solidus*, *perigonii phylla interna excisa*. Typus: *G. nivalis* L.

1. Sect. *Platyphyllus* m. (ser. *Latifolii* Stern excl. *G. icaria* Bak. subsp. *latifolius* (Rupr.) Stern + *G. woronowii* Los.). Typus: *G. woronowii* Los.

A. Subsect. *Viridifolii* (Kem.-Nat.) m. *Folia viridia*. Typus: *G. woronowii* Los.

a) Series *Fosteriani* (Kem.-Nat. nomen) m. *Folia latiora*, *perigonii phylla interna basi viridia*. Species: *G. fosteri* Bak., *G. ikaria* Bak.

b) Ser. *Woronowiani* (Kem.-Nat. nomen) m. Folia latiora, perigonii phylla interna basi alba. Species: *G. woronowii* Los.

c) Ser. *Caspi* m. (Angustifoliae Kem.-Nat. nomen). Folia angustiora, perigonii phylla interna basi alba. Species: *G. caspius* (Rupr.) Grossh., *G. la-godechianus* Kem.-Nat., *G. ketzkhovellii* Kem.-Nat.

Артюшенко (1965) утверждает, что виды, отнесенные мной к этой серии, имеют плоское листосложение. И действительно, листья их довольно узкие и плоские, но основание наружного листа все же охватывает основание внутреннего.

B. Subsect. *Glaucefollii* (Kem.-Nat.) m. Folia glauca. Typus: *G. caucasicus* (Bak.) Grossh.

a) Ser. *Elwesiani* (Kem.-Nat. nomen) m. Folia apice glauca, acuminata. Species: *G. elwesii* Hook., *G. maximus* Velen.

b) Ser. *Alleniani* m. (Schaoricae Kem.-Nat. nomen). Folia apice albida, obtusata supra glauca infra viridia. Species: *G. allenii* Bak., *G. alpinus* Sosn. *G. schaoricus* Kem.-Nat., *G. bortkewitschianus* Kos.

c) Ser. *Caucasici* m. Folia apice albida, acuminata utrinque glauca. Species: *G. caucasicus* (Bak.) Grossh.

2. Sect. *Plicatus* (Stern) m. (ser. *Plicati* Stern excl. *G. woronowii* Los.) Typus: *G. plicatus* M. B. Species: *G. plicatus* M. B., *G. bysantinus* Bak.

3. Sect. *Galanthus* (ser. *Nivales* Stern).

a) Ser. *Graeci* m. Folia angusto-lanceolata viridia vel supra glauca. Species: *G. graecus* Orph., *G. rizehensis* Stern, *G. cabardensis* Kos, *G. kemulariae* Kuthath., *G. glaucescens* m. (in Addenda).

b) Ser. *Nivales* (Kem. = Nat. nomen) m. Folia linearia glauca. Species: *G. nivalis* L., *G. cilicicus* Bak., *G. olgae* Orph., *G. gracilis* Cel., *G. angustifolius* Kos.

Предлагаемая система рода подснежник до некоторой степени отражает процесс филогенеза этого рода. Первый подрод *Crinoides* включает наиболее древние формы, сохранившие еще много черт, общих с *Haemanthus*: сравнительно крупные размеры, широкие листья, в почкосложении свернутые (охватывающие один другой), многолетнюю луковицу, цельные внутренние листочки околоцветника.

Секция *Platyphyllus* подрода *Galanthus* сходна с *Crinoides* по признаку почкосложения: оба таксона характеризуются листьями, в почкосложении свернутыми. В подсекции *Viridifollii* они еще без сизого налета, зеленые. У первых серий каждой подсекции листья еще более или менее широкие, у последних уже, довольно узкие.

У следующих двух секций — *Plicatus* и *Galanthus* — листья в почкосложении уже плоские, почти всегда сизые. Секция *Plicatus* характеризуется еще довольно широкими складчатыми листьями; в секции *Galanthus* первой ставится серия *Graeci*, также с более широкими листьями, чем серия *Nivales*.

Включение Стерном в серию *Plicati* подснежника Воронова основано на недоразумении, так как происхождение складчатости у *G. plicatus* и *G. woronowii*, как показал Захариади (1958), разное. У *G. plicatus* края листьев завернуты на нижнюю сторону (как, например, у многих крокусов), а у *G. woronowii* края листьев в почкосложении просто механически загнуты на верхнюю сторону. На развернутом листе подобные «складки» имеют вид неглубоких бороздок, иногда, в особенности к концу цветения, и вовсе исчезающих. Это же наблюдается и у некоторых других широколистных подснежников, например у подснежников Краснова, шаорского, альпийского. Сглаживание складок на листьях у подснежника Воронова к концу цветения или даже полное их отсутствие дало повод

некоторым коллекторам определить такие экземпляры как подснежник кавказский, у которого в свою очередь к концу цветения восковой налет может становиться незаметным. Вследствие этого подснежник кавказский часто ошибочно приводится для Черноморского побережья Кавказа, а подснежник Воронова — для восточного Закавказья. Фактически же, как показали наблюдения в природе, знакомство с живыми коллекциями и просмотр обширного гербарного материала в ботанических садах и институтах Тбилиси, Батуми, Сухуми, Еревана, Киева, Москвы и Ленинграда, распространение подснежника Воронова ограничено областью западного Закавказья (по районированию Гроссгейма, 1949). Подснежник же кавказский распространен в центральном, юго-западном Закавказье и на западе Карабаха.

Таким образом, род подснежник является весьма древним, возможно, даже реликтом тропического характера. Этот род сформировался на территории западного Закавказья примерно в начале — середине неогена. Наиболее древние его представители — подснежники Краснова и широколистный. Другие виды рода — более молодые. В особенности это относится к очень полиморфному подснежнику снежному, широко распространившемуся в послеледниковое время.

Addenda

Galanthus glaucescens A. Khokhr. species nova. Bulbus parvus 1 — 1,5 см in diam., vagina 3—8 см alta. Folia vernatione plana, linearia sub anthesin 10—20 (25) см longa in vivo 5—12 мм lata in sicco 2,5—8 мм lata, supra atro-viridia, glaucescentia, canaliculata, infra viridia, carinata, apice albocartilaginea, marginibus extrorsum 0,5—1 мм revolutis. Scapus 15—30 см altus compressus floriferi foliis altior, fructiferi vix brevior. Spata carinis duabus crassis carnosus praedita. Perigonii phylla exteriora elongato-cochleariformia, 20—25 мм longa, 5—10 мм lata, interiora 9—11 мм longa, apice incisa, supra macula viridi hippocrepica ornata, infra viridia. Antherae longe acuminatae, 5—10 мм longa. Ovarium breviter vel longe cylindricum 5—10 мм, fructus cylindricus 7—13 мм.

Habitatio: in pratulis in regione praemontana inferiore Caucasus, Adzharia.

Typus: Adzharia, distr. Tschacva, pagus Chalo, in pratulis. 19. I 1966. A. Dmitrieva et A. Khokhrjakov legit. In herbario Horti botanici principalis conservatur.

Paratipi: Adzharia, distr. Kobuleti, pagus Chutsubani in plantationibus Aleuritibus 31. III 1959, A. Khokhrjakov legit. Adzharia, distr. Tschacva, oppidulum Tschacva, in plantationibus Theibus 18. II. 1964, A. Dmitrieva legit. Adzharia, distr. Tschacva, inter Tschacva et Hortus botanici batumen-sis 20. I 1966. A. Khokhrjakov legit.

Affinitas: Galanto rizehensi affinis, sed foliis tamen latioribus major extrorsum revolutis, supra glaucescentibus, floribus magnioribus differt.

Луковица небольшая, 1—1,5 см в диаметре, влагалище 3—8 см высотой. Листья в почкосложении плоские, линейные, во время цветения 10—20 (25) см длиной, сверху темно-зеленые, сизоватые, желобчатые, снизу зеленые, килеватые, живые 5—12 мм ширины, сухие — 2,5—8 мм, на верхушке белохрящеватые, края листьев на 0,5—1 мм завернуты на наружную сторону. Стрелка 15—30 см высотой, сплюснутая, во время цветения длиннее листьев; во время плодоношения немного их короче. Покрывало с двумя мощными мясистыми килями. Наружные листочки околоцветника удлинено-ложковидные, 20—25 мм длины, 5—10 мм ширины, внутренние листочки околоцветника 9—11 мм длины, на верхушке

вырезанные, сверху с зеленым подкововидным пятном, снизу зеленые. Пыльники длиннозаостренные, 5—10 мм длины, завязь коротко- или длиннотрубчатая, 5—10 мм, плод цилиндрический, 7—13 мм.

Местообитание и место произрастания: на полянах, в нижней полосе предгорий, Кавказ, Аджария.

Тип: Аджария, дер. Хало близ Чаквы, на полянах 19. I 1966 г. Собирали А. Дмитриева и А. Хохряков. Гербарий Главного ботанического сада.

Паратипы: Аджария, дер. Хуцубани близ Кобулет, на плантациях тунга 31. III. 1959 г., собрал А. Хохряков. Аджария, между Чаквой и Батумским ботаническим садом 20. I 1966 г. собрал А. Хохряков.

Родство: близок *G. rizehensis*, отличается более широкими листьями с завернутыми краями, сверху сизоватыми и более крупными цветками.

Артюшенко (1965), зная о моей находке *G. glaucescens* близ Кобулет и А. А. Дмитриевой в Чакве, идентифицировала его и *G. rizehensis* Stern. с *G. transcaucasicus* Fom. [*G. caspius* (Rupr.) Grossh.], с которым они, однако, не имеют ничего общего. *G. caspius* отличается от двух первых видов типом листосложения в почке, гораздо более широкими, в среднем 1—1,5 см, линейно-ланцетными листьями, тупыми на верхушке (по Гроссгейму, 1949, — с колпачком, и во всяком случае без белого хрящика) и стрелкой, равной или лишь немного превышающей листья. Кроме того, у *G. caspius* $2n = 24$, у *G. rizehensis* — 36. *G. glaucescens* так же, по-видимому, триплоид, так как плоды у него завязываются плохо, большинство завязей осыпается недозревшими, а в зрелых плодах очень мало семян.

Восковой налет на листьях *G. glaucescens* весьма слабый и хорошо заметен лишь до и во время цветения, почти исчезая к его концу. Поэтому при невнимательном просмотре его можно и не заметить, приняв сизоватый оттенок верхней стороны листа за цвет мезофилла, что и случилось с Артюшенко, а вначале и с Дмитриевой. Весьма возможно, что слабый восковой налет имеется и на листьях *G. rizehensis*. Тогда этот вид и *G. glaucescens* отличались бы лишь количественными показателями, имея многочисленные переходные формы. Поэтому при более широкой трактовке понятия «вид» *G. glaucescens* можно рассматривать лишь в качестве подвида *G. rizehensis*.

ЛИТЕРАТУРА

- Артюшенко З. Т. 1965. К систематике рода *Galanthus* L. — Бот. журн., т. 50, № 10.
- Вульф Е. В. 1944. Историческая география растений. М.—Л., Изд-во АН СССР.
- Гроссгейм А. А. 1936. Анализ флоры Кавказа. Баку. Изд-во Азерб. филиала АН СССР.
- Гроссгейм А. А. 1949. Определитель растений Кавказа. М., Изд-во «Советская наука».
- Захарияди К. 1958. Морфология и таксономия некоторых видов рода *Galanthus* из СССР и РНР. Доклады зарубежных ученых. Л., Изд-во АН СССР.
- Кемулярия-Натадзе Л. М. 1947. К изучению кавказских представителей рода *Galanthus*. — Труды Тбилисс. бот. ин-та, т. 11.
- Кузнецов Н. И. 1891. Элементы Средиземноморской области в Западном Закавказье. — Зап. Русск. геогр. об-ва, т. 23, № 3, СПб.
- Кузнецов Н. И. 1909. Принципы деления Кавказа на ботанико-географические провинции. — Зап. Акад. наук, сер. 8, т. 24, № 1, СПб.
- Малеев В. П. 1941. Третичные реликты во флоре Западного Кавказа и основные этапы четвертичной истории его флоры и растительности. — Материалы по истории флоры и растительности СССР, вып. 1. М., Изд-во АН СССР.
- Невский С. А. 1937. Материалы к флоре Кугитанга и его предгорий. — Флора и систематика высших растений, вып. 4. М.—Л., Изд-во АН СССР.
- Рах F., Hoffman K. 1930. Amaryllidaceae. — Pflanzenfamilien, v. 15a, Leipzig.
- Stern F. C. 1956. Snowdrops and snowflakes. London.

К ФИЗИОЛОГИИ ЛУКА РЕПЧАТОГО, ПОРАЖЕННОГО ЛОЖНОЙ МУЧНИСТОЙ РОСОЙ

М. Н. Т а л и е в а

Гриб *Peronospora destructor* (Berk.) Casp. (синонимы: *Peronospora schleidenii* Unger, *P. schleideniana* W. G. Sm.) вызывает заболевание растений из рода *Allium*, известное под названием «ложная мучнистая роса», или «пероноспороз». Отмечено поражение этим грибом *Allium sera* L., *A. oleraceum* L., *A. fistulosum* L., *A. porrum* L., *A. sativum* L., *A. ascalonicum* L. (Ячевский, 1931; Gäumann, 1923, Murphy and McKay, 1926; Butler and Jones, 1949; Brooks, 1953 и др.). В отдельные годы поражение пероноспорой сортов лука репчатого (*Allium sera*) принимает характер эпифитотий и приносит значительный урон.

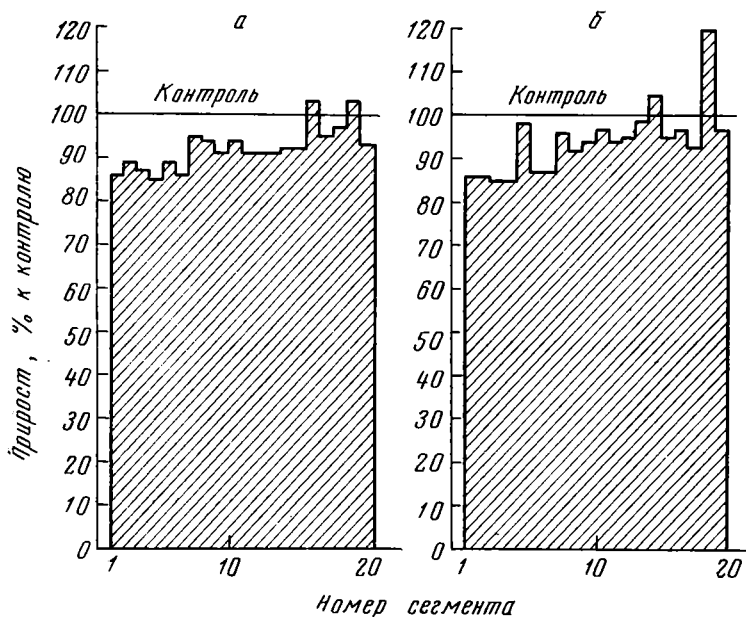


Рис. 1. Содержание физиологически активных веществ в листьях здоровых (а) и пораженных пероноспорой (б) растений лука—сорт Даниловский (ИУК в 19 сегменте)

Нами проводятся исследования физиологии паразита, его взаимоотношений с питающим растением, анатомо-морфологических и физиологических особенностей, свойственных сортам и видам рода *Allium*, устойчивым и восприимчивым к пероноспорозу. Полученные данные будут полезны при изучении устойчивости и защитных реакций растения-хозяина против этого заболевания.

Объектами исследования служили различные сорта лука репчатого (*Allium sera*) и лишь в некоторых случаях лук-батун (*Allium fistulosum*). Растения изучали при естественном поражении пероноспорой. При описании симптомов заболевания лука, пораженного пероноспорой, отмечается, что пораженные листья и цветоносы долго сохраняют тургесцентность и не несут признаков отмирания ((Murphy, McKay, 1926; Butler, Jones, 1949), отличаясь лишь несколько более бледной окраской и как

бы «лакированной» поверхностью. Будучи облигатным паразитом, *P. destructor* в начале развития не вызывает гибели ткани растения-хозяина, а, наоборот, стимулирует ее, вызывая частичную гипертрофию. В этом отличие данного паразита от других низших представителей *Peronosporales*, как, например, *Rhizium* и *Phytophthora*. По нашим наблюдениям, пораженные цветоносы, особенно сорта Спасский, изгибались и искривлялись. Возникло предположение, что эта неравномерность роста происходит вследствие нарушения гормонального баланса. Для проверки были проведены анализы ростовых веществ в пораженных и здоровых листьях и цветоносах двух сортов лука (Даниловский и Спасский). Очищенные метанольные экстракты подвергали хроматографическому разделению (растворитель бутанол — уксусная кислота — вода); биологическая активность разных зон хроматограмм определялась с помощью колеоптильной пробы. Идентификация веществ проводилась по R_f в ультрафиолетовых лучах и реактивом Сальковского. Анализы показали, что в тканях пораженных пероноспорой растений повышается содержание индолилуксусной кислоты у сорта Спасский — на 17% и сорта Даниловский — на 20% (рис. 1). Полученные данные хорошо согласуются с данными Хирата (Hirata, 1954) и Кирмайера (Kiermayer, 1958), изучавших также представителя высших пероноспоровых паразитов — *Albugo candida* и установивших повышенное содержание свободного ауксина в ткани пораженных стеблей и листьев. При поражении другими облигатными паразитами, в частности ржавчинниками (Daly, Inman, 1958; Pilet, 1953, 1960), также повышается содержание ауксинов, что ведет к интенсификации метаболической активности ткани и притоку питательных веществ. Вещества типа ауксинов способствуют активизации обмена и, как предполагают некоторые исследователи, вызывают приток пластических и энергетических веществ к местам их накопления. Известно, что преобладающая часть сухого вещества у лука представлена сахарами, содержание которых достигает 50—70% (Арасимович, Искоз, 1950). Поэтому мы определяли содержание суммы сахаров в листьях и цветоносах лука при различных степенях проявления заболевания. Определение проводилось рефрактометром в соке ткани, предварительно подвергнутой быстрому замораживанию.

В результате проведенных анализов было установлено следующее содержание суммы сахаров (в %) в листьях и цветоносах разных видов и сортов лука в зависимости от степени поражения растений пероноспорой:

Allium fistulosum (анализ 25 июня 1964 г.)

Лист здоровый	5,2
Цветонос здоровый	6,0
Лист сильно поражен; гриб спороносит	3,2
Цветонос слабо поражен; гриб не спороносит, отмечен хлороз	6,0
Цветонос сильно поражен; гриб спороносит	5,2

A. schoenoprasum (анализ 2 июля 1964 г.)

Лист здоровый	6,0
Цветонос здоровый	7,0

A. nutans (анализ 2 июля 1964 г.)

Лист здоровый	5,0
Цветонос здоровый	6,5

A. sera, сорт Чеботарский (анализ 25 июня 1964 г.)

Лист здоровый	3,0
Лист в начале поражения	3,2

<i>А. сера</i> , сорт Мстерский (анализ 30 июня 1964 г.)	
Лист здоровый	4,0
Лист слабо пораженный	5,2
<i>А. сера</i> , сорт Даниловский (анализ 6 июля 1964 г.)	
Лист здоровый	3,0
Цветонос здоровый	4,0
Цветонос слабо поражен	5,0
<i>А. сера</i> , сорт Тереховский (анализ 12 июля 1964 г.)	
Лист здоровый	5,2
Цветонос здоровый	5,3
Цветонос поражен очень слабо: гриб обнаруживается только под микроскопом; отмечен хлороз	6,2
Цветонос поражен; пятна хлороза более отчетливы	7,0
Цветонос поражен: хлороз и единичные некрозы	5,2
Цветонос сильно поражен; гриб спороносит	5,0
<i>А. сера</i> , сорт Спасский (анализ 14 июля 1964 г.)	
Цветонос здоровый	6,0
Цветонос поражен; слабый хлороз	7,0
Цветонос поражен; хлороз отчетливо выражен . . .	5,0
Цветонос поражен; сильный хлороз; гриб местами спороносит	4,2
Цветонос сильно поражен; гриб спороносит	5,0

Таким образом, анализы показали, что содержание сахара в цветоносе выше, чем в листьях. Максимальное содержание сахара отмечено в слабо пораженной ткани, т. е. при слабой степени проявления инфекции или в начале заболевания.

Более детальный «топографический» анализ участков ткани цветоноса, различающихся интенсивностью роста, показал повышенное содержание сахара в «выпуклых» (интенсивно растущих) участках цветоноса по сравнению с «вогнутыми» (медленно растущими).

Содержание суммы сахаров определялось в различных частях цветоносов лука сорта Спасский, сильно пораженных пероноспорой (рис. 2).

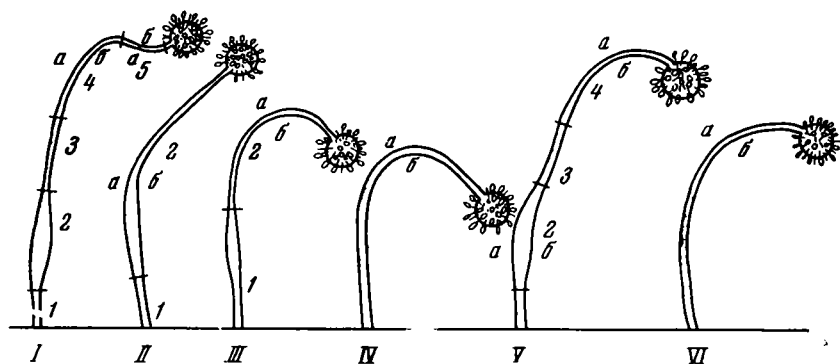


Рис. 2. Схема содержания сахаров в цветоносе лука сорта Спасский. Объяснения в тексте

Определения проводили в шести образцах.

Образец I (11 июля 1964 г.). Хлороз отчетливо выражен по всему цветоносу; гриб не спороносит; ткань тургесцентна. Содержание сахара (в %): в нижней части (I) — 5,0; в зоне утолщения (2) — 5,1 — 5; в средней части (3) — 6,4 — 6,2; в верхней части (4, 5) — 11 (а) — 10 (б).

Образец II (11 июля 1964 г.). Характер поражения тот же, что и у образца I. Содержание сахара (в %): в нижней части (1)—5; в верхней части (2)—6,2 (а)—6 (б).

Образец III (11 июля 1964 г.). Хлороз; единичные некротизированные участки; спороношение слабое; ткань тургесцентна. Содержание сахара (в %): в нижней части (1)—6; в верхней части (2)—7,1 (а)—6,2 (б).

Образец IV (11 июля 1964 г.). Характер поражения тот же, что у образца III. Содержание сахара (в %) по всему цветоносу 6,4 (а)—6 (б).

Образец V (14 июля 1964 г.). Характер поражения тот же, что у образцов III и IV, но гриб не спороносит. Содержание сахара (в %): в нижней части —5; в зоне утолщения (2)—5,1 (а)—4,8 (б); в средней части (3)—5,0; в верхней части (4)—6,0 (а)—5,2 (б).

Образец VI (14 июля 1964 г.). Характер поражения тот же, что у образца V. Содержание сахара по всему цветоносу 5,5 (а)—5,0 (б).

Таким образом, в результате поражения ткань растения-хозяина развивается неравномерно, в связи с чем распределение сахара также неравномерное. Пораженная ткань, как уже отмечалось, отличается более бледной окраской. Определения показали заметное снижение в ней содержания хлорофилла (табл. 1).

Определение проводилось спектрофотометрически по Рабиновичу (1951); вытяжку готовили по Somar и Zscheile (1942). Соотношение между хлорофиллом а и б при различных степенях проявления инфекции почти не изменяется и мало отличается от нормы.

Интенсивность дыхания пораженной ткани заметно повышается. Так, у здоровых листьев сорта Даниловский она составляла 0,147 мг О₂ в час на 1 г сырого веса, у пораженных листьев — 0,318; у здоровых цветоносов лука-батута интенсивность дыхания равнялась 0,306, у больных поднялась до 0,525. Дыхательный коэффициент во всех случаях определения был равен 1. Определение проводилось манометрически с помощью приборов Баркрофта.

Таблица 1

Содержание хлорофилла в листьях и цветоносах *Allium сера* сорта Спасский (анализ 15 июля 1964 г.)

Характер поражения	Содержание хлорофилла, г/л			Отношение а/б
	сумма	а	б	
Цветоносы здоровые (контроль)	0,0056	0,00195	0,00365	0,56
Отдельные пятна хлороза; гриб не спороносит	0,0045	0,0015	0,003	0,50
Хлороз почти сплошной; гриб слабо спороносит	0,0030	0,00115	0,00195	0,54

Под влиянием поражения пероноспорой в тканях растения-хозяина повышается активность дегидраз. Определение, проведенное 26 июня 1964 г. микрохимическим методом с помощью солей тетразолия (по Торчинскому, 1959), показало, что в здоровых листьях и цветоносах *Allium fistulosum* активность дегидраз в микрограммах формазана¹ составляла соответственно 160 и 172, а при слабой степени поражения повысилась до 170 и 184.

Гистохимически по реакции с гваяколом установлено, что в этом случае значительно повышается также активность пероксидазы (срезы ткани предварительно обрабатывались ацетоном с целью частичного

¹ Продолжительность обработки вытяжек солями тетразола хлорида — 3 час. при концентрации 0,4%.

удаления пигментов и фиксации фермента). Как видим, поражение пероноспорой не ведет к глубоким качественным изменениям дыхания, причем дыхательным субстратом служат сахара. Гистохимическое определение аскорбиновой кислоты (по методу Жиру) показало очень высокое содержание ее в здоровой ткани. При слабом поражении наблюдаются незначительные изменения в содержании аскорбиновой кислоты, при сильном поражении — она полностью исчезает (анализировались участки ткани с сильным хлорозом и мелкими некротическими пятнами). Для установления дополнительных показателей степени интоксикации была определена жизнедеятельность клеток методом Ружичка (Сухоруков, Малышева, 1955). В качестве объектов были использованы срезы эпидермиса цветоносов сорта Спасский. Метиленовая синь и нейтральный красный смешивались в соотношении 1 : 1.

Анализы показали, что на участках здоровой ткани, взятой с очень слабо пораженных цветоносов, устьица были закрыты, а клетки эпидермиса приобрели интенсивную малиново-розовую окраску. У сильно пораженного цветоноса с отчетливо выраженными зонами хлороза и спороношением гриба устьица были большей частью открытыми, а клетки эпидермиса и устьиц интенсивно малиново-розовыми. У пораженной ткани срезанного цветоноса, выдержанного в темноте в течение суток, устьица были также большей частью открытыми; устьица и клетки сосудов имели фиолетово-синюю окраску, а остальная ткань была интенсивно розовой.

Можно видеть, что, несмотря на сильное поражение, жизнеспособность клеток тканей растения-хозяина отнюдь не падает; паразит каким-то образом способствует активизации тканей и сохранению ими высокой восстановительной способности. И только в темноте выявляется интоксикация растения-хозяина на устьицах и клетках обкладки сосудов. Аналогичная картина наблюдалась нами ранее у желтой ржавчины пшеницы (Талиева, 1960). Мы попытались выяснить специфическую токсичность вытяжки из ткани пораженного растения. Для этого листья нескольких сортов лука репчатого, лука-батуна, черенки томатов и листья сныти выдерживали 24 и 48 час. в вытяжках ткани сильно пораженного растения при различных разведениях в темноте и на свету. Токсическое действие во всех вариантах опыта отсутствовало.

Таблица 2

Скорость отдачи воды здоровыми и больными цветоносами *Allium cepa* сорта Спасский (16 июля 1964 г.)

Показатель	Часы определений						
	10.00	11.00	12.00	13.00	14.00	15.00	16.00
Цветоносы здоровые (контроль)							
Содержание воды, г	2,45	2,32	2,19	2,05	1,89	1,72	1,61
Потеря воды							
г		0,13	0,26	0,40	0,56	0,72	0,84
%		4,8	10,2	16,3	22,9	29,3	33,4
Цветоносы пораженные							
Содержание воды, г	2,14	1,00	1,86	1,70	1,56	1,33	1,25
Потеря воды							
г		0,14	0,27	0,44	0,61	0,77	0,89
%		6,9	12,2	20,6	28,1	33,1	41,1

Пораженное пероноспорой растение долго сохраняет нормальную тургесцентность, даже при сильном развитии мицелия. Поэтому нас заинтересовал вопрос о степени водоудерживающей способности клеток ткани растения-хозяина при поражении и в норме. Для опыта были использованы пораженные и здоровые цветоносы лука репчатого (сорт Спаский). Скорость отдачи воды, характеризующая водоудерживающую способность ткани, определялась путем последовательных взвешиваний. Проведенные определения (табл. 2) показали высокую водоудерживающую способность клеток пораженной пероноспорой ткани лука. Данные определений в контроле и опыте различаются мало.

Аналогичное изменение водного режима растения-хозяина вызывают облигатные эктотрофы, мучнеросные грибы. Они очень незначительно понижают интенсивность транспирации; степень оводненности пораженной ткани остается близкой к норме (Купревич, 1947). Водный режим растения в известной мере определяет интенсивность и направленность многих важнейших физиологических процессов растения. Поэтому способность паразита стабилизировать на определенных стадиях патогенеза водный режим пораженной им ткани имеет первостепенное значение и свидетельствует о высокой приспособленности паразита к питающему растению. Результаты настоящего исследования убеждают в том, что *Peronospora destructor* является примером высокосбалансированного паразитизма (Jarwood, 1956). На начальных стадиях заболевания гриб обладает способностью изменять интенсивность и направленность отдельных процессов общего метаболизма растения-хозяина. Как установлено, под влиянием паразита в пораженной ткани повышается общий уровень содержания ростовых веществ типа ауксинов. Эти вещества активизируют обмен, повышают пластичность клеточных стенок, увеличивают их проницаемость, усиливают поглощение воды тканью и стимулируют меристематическую активность (Galston, Purves, 1960).

Стимуляция метаболической активности участка ткани, окружающего место инфекции, создает избыток питательных веществ (в первую очередь сахаров), необходимых для развития мицелия паразита. Такого рода сдвиги в гормональном балансе отмечены при поражении растений многими облигатными паразитами: различными ржавчинными, мучнеросными и пероноспорными грибами (Jarwood, Cohen, 1951; Shaw, Sam-borski, 1956; Pilet, 1953, 1960; Daly, Sayre, 1957; Daly, Inman, 1958; Kiermayer, 1958; Srivastava, Shaw a. Vanterpool, 1962).

Усиление ростовой реакции и гипертрофия пораженной ткани вызывались ИУК, гиббереллиновой кислотой, аденином и кинетином. При этом многие вещества, вызывающие местное растяжение растительных клеток, не идентифицированы, а лишь обнаружены методом биологического анализа. Предполагают, что главным фактором, контролирующим содержание ИУК в растительной ткани, служит ее оксидаза. По мнению Пиле (Pilet, 1957), повышенное содержание ауксина в листьях молочаев, пораженных ржавчиной, является результатом ингибирования оксидазы ИУК неспецифическими «токсинами», выделяемыми паразитом. Кроме того, не исключена возможность синтеза ИУК и самим паразитом. Такая способность установлена у *Melampsora lini* (Srivastava, Shaw, 1962).

Следствием повышения интенсивности ростовых процессов в ткани лука, пораженного пероноспорой, является, как показали определения, изменение в уровне содержания сахаров. *Allium cepa* содержит в качестве основного запасного вещества сахарозу и моносахара (Арасимович, Искоз, 1950; Реймерс, 1959). Соотношение сахарозы и редуцирующих сахаров — признак динамический. С возрастом общее содержание сахара

в листьях падает и увеличивается отношение сахарозы к моносахарам; в луковиче же содержание сахара повышается (Рубин, Наумова, 1938). Полученные нами данные о более высоком содержании сахара при слабой инфекции (или в начале ее) и в частях цветonoса, отличающихся более интенсивным ростом, свидетельствуют о том, что паразит способен стабилизировать необходимый ему уровень содержания сахаров. Средством для этого служит интенсификация роста пораженной ткани. Возможно, что высокая водоудерживающая способность пораженной пероноспорой ткани луна является также следствием повышенного содержания в ней ауксинов.

Облигатный паразит обнаруживает примеры весьма тонкого и совершенного приспособления и воздействия на организм питающего растения. Так, Силиной и Парийской (1955) установлено свойство мучнероевого гриба *Erysiphe graminis* поддерживать фотосинтез растения-хозяина на определенном, благоприятном для гриба уровне. Можно сделать и более общий вывод об особенностях углеводного питания пероноспоровых паразитов. Для метаболизма грибов характерны очень мощные окисляющие и гликолитические механизмы. Максимум эффективности в использовании энергии достигается у этих организмов в тех случаях, когда соотношение в среде источников С к источникам N достаточно высоко (Фостер, 1950; Бенкер, 1963). Потребность в высоком содержании источника С (углеводов или продуктов их гидролиза) отмечена для ряда представителей порядка *Peronosporales*. Например, для многих видов фитофторы (*Phytophthora cactorum*, *Ph. erythroseptica*, *Ph. citrophthora*, *Ph. palmivora* и др.) характерна приуроченность к поражению частей, являющихся вместилищами запасных углеводов или богатых продуктами их распада. В условиях сапрофитной культуры все эти виды обнаружили потребность в высоких концентрациях сахара (Талиева, 1964).

У более специализированного вида фитофторы — *Ph. infestans* концентрация сахара в клеточном соке клубней картофеля обуславливает поражаемость их грибом. Развитие *Ph. infestans* наступает лишь при условии накопления глюкозы до определенной концентрации, свойственной клеткам восприимчивых растений (Гречушников, Климова, 1940; Петрова, 1962). По-видимому, потребность в определенном уровне углеводов играет роль в эволюции паразитизма этой группы. И если низшие представители *Peronosporales* зависят в своих паразитических потенциях от уровня содержания сахара в ткани растения-хозяина, то *Peronospora destructor* способна контролировать этот фактор, изменяя его в благоприятную для себя сторону.

Для облигатных паразитов характерна способность к более или менее длительному совместному существованию с живыми элементами питающего растения. В течение этого периода инфекции наблюдается некоторая стимуляция растения-хозяина в виде упомянутых гипертрофий и накопления ассимилятов. Углеродный (и, в частности, углеводный) баланс растения не претерпевает особых изменений (Курсанов, 1940; Купревич, 1947). Примером особенно уравновешенного и сбалансированного паразитизма служат паразиты с диффузным мицелием (Курсанов, Медведева, 1938). Это подтверждается и нашими определениями степени токсичности *Peronospora destructor*, а также влиянием поражения на количественные и качественные изменения дыхания, хлорофилла и водного режима.

Губительное действие инфекции начинает проявляться ко времени спороношения паразита. Стимуляция роста, вызываемая пероноспорой, ведет к изменениям метаболизма и, следовательно, к нарушению общей

системы корреляций растения. Нарушение энергетической стороны обмена ведет к снижению продуктивности больного растения, его истощению и гибели.

Выводы

Цветonoсы и листья *Allium*, пораженные *Peronospora destructor*, отличаются более высоким содержанием ауксинов, особенно β -индолилуксусной кислоты.

Для пораженных частей и органов растения в начале инфекции характерно максимальное содержание сахара, которое уменьшается по мере развития инфекции.

Peronospora destructor отличается низкой токсичностью. До стадии спороношения грибок не вызывает резких изменений в дыхании питающего растения, его водном режиме и изменении зеленых пигментов.

ЛИТЕРАТУРА

- Арасимович В. В., Искоз Б. М. 1950. Динамика химического состава сортов репчатого лука. — Труды по прикл. бот., ген. и сел., т. 28, вып. 3.
- Беккер З. Э. 1963. Физиология грибов и их практическое использование. М., Изд-во МГУ.
- Гречушников А. И., Климова З. С. 1940. Влияние предварительных охлаждений картофеля на его устойчивость к *Phytophthora infestans* de Bary. — Вестн. по овощеводству и картофелю, № 2.
- Купревич В. Ф. 1947. Физиология больного растения в связи с общими вопросами паразитизма. М. — Л., Изд-во АН СССР.
- Курсанов Л. И. 1940. Микология. Изд. 2. М., Учпедгиз.
- Курсанов Л. И., Медведева С. Б. 1938. Влияние *Chrysomya pirolae* на строение и функции питающего растения (*Pirola rotundifolia*). — Бюлл. Моск. общ. испытателей природы, т. 47.
- Петрова Т. В. 1962. Физиология устойчивости картофеля к фитофторе и роль микроэлементов в борьбе с этой болезнью. Канд. дисс. Петрозаводский гос. ун-т.
- Рабинович Е. 1951. Фотосинтез, т. 1. М., ИЛ.
- Реймерс Ф. Э. 1959. Физиология роста и развития репчатого лука. М., Изд-во АН СССР.
- Рубин Б. А., Наумова Л. И. 1938. Биохимические особенности сортов лука. — Докл. ВАСХНИЛ, вып. 1—2.
- Силина В. П., Парпйская А. Н. 1955. К физиологии роз и злаков, пораженных мучнистой росой. — Бюлл. Гл. бот. сада, вып. 23.
- Сухоруков К. Т., Малышева К. И. 1955. О действии ядов на растения. — Бюлл. Гл. бот. сада, вып. 22.
- Талиева М. Н. 1960. О реакции растительной ткани на фитотоксины. — Бюлл. Гл. бот. сада, вып. 36.
- Талиева М. Н. 1964. Физиологические особенности грибов рода *Phytophthora*. — Тезисы X Международного ботанического конгресса. М.
- Торчинский К. М. 1959. Микрохимический метод определения дегидраз с помощью солей тетраэзоля. — Биохимия, т. 24, вып. 3.
- Фостер Д. 1950. Химическая деятельность грибов. М., ИЛ.
- Ячевский А. А. 1931. Определитель грибов, т. 1. Фикомицеты.
- Butler E. J., Jones S. G. 1949. Plant pathology. London.
- Brooks F. T. 1953. Plant diseases. Oxford university press. London.
- Comar C. L., Zscheile F. P. 1942. Analysis of plant extracts for chlorophylls a and b by a photoelectric spectrophotometric method. — Plant physiology, v. 17, N 2.
- Daly I. M., Inman R. E. 1958. Changes in auxin levels in safflower hypocotils infected with *Puccinia carthami*. — Phytopathology, v. 48, N 2.
- Daly J. M., Sayre R. M. 1957. Relations between growth and respiratory metabolism in safflower infected by *Puccinia carthami*. — Phytopathology, v. 47, N 3.
- Gäumann E. 1923. Beiträge zu einer Monographie der Gattung *Peronospora* Corda. Krypt. Fl. Schw., Bd. 5, H. 4.
- Galston A. W., Purves W. K. 1960. The mechanism of action of auxin. — Annual Rev. Plant Physiol., v. 11.
- Hirata S. 1954. Цит. по Srivastava B. J., Shaw M., Vanterpool T. C., 1962.
- Jarwood C. E. 1956. Obligate parasitism. — Annual. Rev. Plant physiol., v. 7.

- Jarwood C. E., Cohen M., 1951. Hypertrophy from the uredial stage of bean rust.— Bot. Gaz., v. 112.
- Kiermayer O. 1958. Papierchromatographische Untersuchungen über den Wuchsstoffgehalt von *Capsella bursa pastoris* nach infection mit *Albugo candida* und *Peronospora parasitica*.— Österr. Bot., Z., Bd. 105.
- Murphy P. A., McKay R. 1926. The downy mildew of onions (*Peronospora schlei-deni*) with particular reference to the hibernation of the parasite.—Sci. Proc. Roy. Dublin, Soc., v. 18.
- Pilet P. E. 1953. Etude physiologique du parasitisme de l'*Uromyces pisi* (Pers.), de By, sur l'*Euphorbia cyparissus* L. — Experientia, v. 9.
- Pilet P. E. 1957. Activité anti-auxines oxydasique de l'*Uromyces pisi* (Pers.) de By parasite d'*Euphorbia cyparissias* L.— Phytopathol. Z., Bd. 31.
- Pilet P. E. 1960. Biochemical relations and in vivo destruction of auxins by parasitized tissue. Papers presented at the conference on scientific problems of plant protection. Budapest.
- Sahai Srivastava B. J., Shaw M. 1962. The biosynthesis of indoleacetic acid in *Melampsora lini* (Pers.) Lev.— Canad. J. Bot., v. 40.
- Shaw M., Samborski D. J. 1956. The physiology of host-parasite relations I. The accumulation of radioactive substances at infections of facultative and obligate parasites, including tobacco mosaic virus.— Canad. J. Bot., v. 34.
- Shaw M., Hawkins A. R. 1958. The physiology of host-parasite relations. A preliminary examination of the level of free endogenous indoleacetic acid in rusted and mildewed cereal leaves and their ability to decarboxylate endogenously supplied radioactive indoleacetic acid.— Canad. J. Bot., v. 36.
- Srivastava B. J., Shaw M., Vanterpool T. C. 1962. Effect of *Albugo candida* (Pers. ex Chev.) Kuntze on growth substances in *Brassica napus* L.— Canad. J. Bot., v. 40.

Главный ботанический сад
Академии наук СССР

АНАТОМО-ГИСТОХИМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ВИДОВ И СОРТОВ ЛУКА, ПОРАЖАЕМЫХ И НЕПОРАЖАЕМЫХ ЛОЖНОЙ МУЧНИСТОЙ РОСОЙ

Г. Г. Фурст

Объектами исследования служили взрослые растения диких видов *Allium victorialis* L. (черемша), *A. schoenoprasum* L. (шнитт-лук), непоражаемых пероноспорой, и неустойчивые против пероноспоры культурные виды и сорта: *A. sera* L. (сорта Даниловский и Тереховский) и *A. fistulosum* L. (лук-батун). Дикie виды были взяты с экспозиций отдела флоры Главного ботанического сада, культурные — с плантаций Грибовской опытной станции.

Анатомическому исследованию были подвергнуты средние части закончивших рост листьев и цветочных побегов (стрелка) взрослых растений. Изучали фиксированный в 75%-ном спирте и живой материал. Гистохимические исследования проводили только на живом материале. В этом случае определяли: степень лигнификации клеточных стенок флороглюциновой реакцией; степень кутиназации фуксин-феноловой реакцией (Прозина, 1960); жировые вещества окраской суданом черным В по методу Лизона (Ромейс, 1954); пектин окраской сафранином, метиленовой синью; целлюлозу хлор-цинк-иодом по методу Новопокровского.

Эпидермис, покрывающий листовую поверхность лука, образован прозенхимными клетками, сильно вытянутыми по направлению продольной оси листа (рис. 1). Наружные и внутренние тангентальные стенки клеток большей частью слегка выпуклые и утолщены. Между собой клетки со-

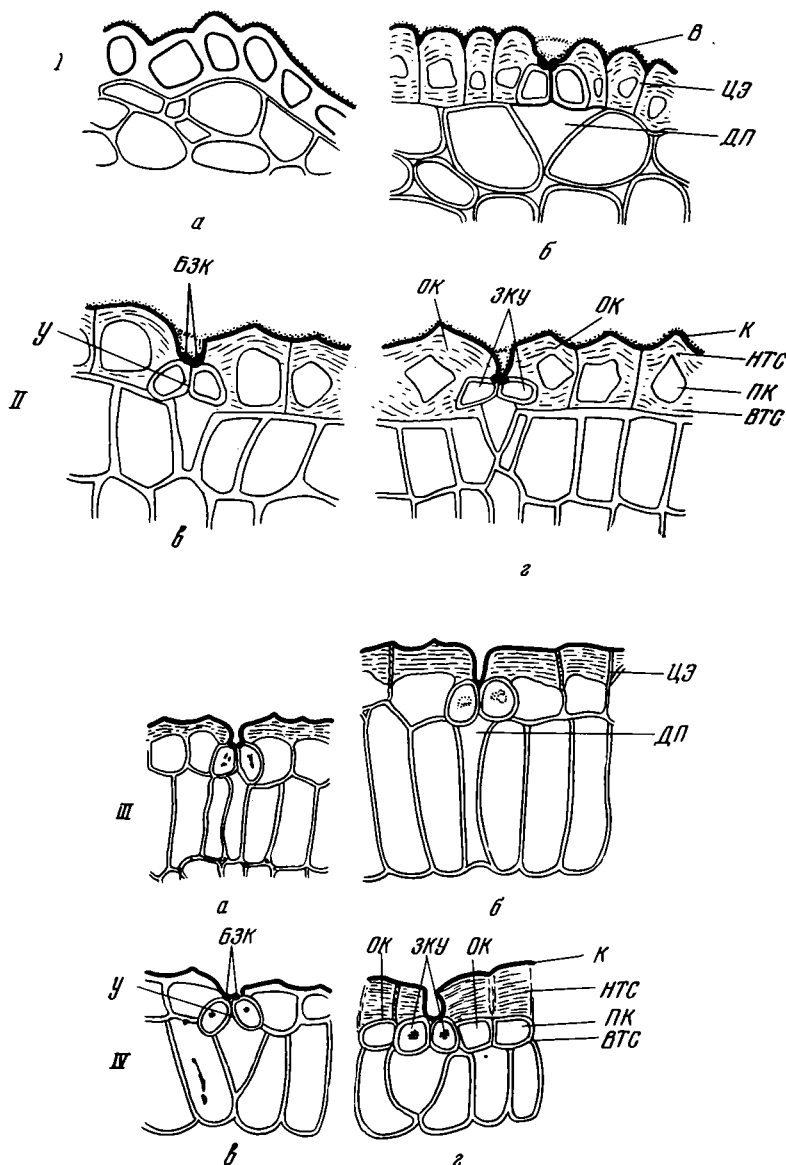


Рис. 1. Поперечные срезы через покровную ткань концов и форм лука непоражаемых пероноспорой: I — *Allium victorialis*; II — *A. schoenoprasum*; поражаемых пероноспорой: III — *A. fistulosum*; IV — *A. cera* (сорт Даниловский) а, в — середина листа; б, г — середина стрелки; В — восковой налет; ЦЭ — целая эпидермальная клетка; ДП — дыхательная полость; К — кутикула; НТС — наружная тангентальная стенка; ВТС — внутренняя тангентальная стенка; ПК — полость клетки; ОК — околоустьичные клетки; ЗКУ — замыкающие клетки устьиц; БЗК — бугорки замыкающих клеток; У — устьице ($\times 610$)

единены без межклетников, содержат бесцветный клеточный сок и очень редуцированный постенный слой протоплазмы. У молодых листьев клетки эпидермиса имеют ядра. Наружная тангентальная стенка лука утолщена сильнее, чем внутренняя. Боковая стенка очень тонкая. По толщине наружных тангентальных стенок между устойчивыми и восприимчивыми к пероноспоре формами лука большой разницы не наблюдается.

Толщина внутренней тангентальной стенки у устойчивого вида (*A. victorialis*) составляет 0,4 мк, а у восприимчивых форм — 0,2 мк.

Высота эпидермальных клеток у восприимчивых и непоражаемых форм несколько отличается (рис. 1, ЦЭ). Так, у устойчивого вида (*A. victorialis*) высота клеток в верхнем эпидермисе достигает 4,3 мк, а в нижнем — 2,8 мк. Восприимчивые к грибным заболеваниям луки имели несколько меньшую высоту эпидермиса: например, сорт Даниловский — 3,7 мк, а *A. fistulosum* — 3,3 мк. Клетки эпидермиса и клеточная полость у устойчивых видов несколько выше, чем у восприимчивых.

Эпидермальные клетки у устойчивых луков в 2,5 раза короче, чем у восприимчивых. Так, например, у *A. victorialis* длина клеток колеблется между 9 и 23 мк. У восприимчивого сорта Даниловский самые короткие клетки достигают длины 20 мк, а у *A. fistulosum* — 27 мк. У восприимчивых луков длина клеток составляет в среднем 71 мк. У *A. victorialis* клетки эпидермиса шире (средняя высота боковых стенок 2,7 мк), чем у сорта Даниловский (средняя высота стенки 0,7 мк).

Таким образом, устойчивые виды лука имеют более короткие и широкие клетки эпидермиса с более толстой внутренней тангентальной стенкой. Восприимчивые формы имеют эпидермис с длинными и узкими волокноподобными клетками со сравнительно тонкой внутренней тангентальной стенкой.

Кутикула листа в световой микроскоп просматривается в виде отдельных тонких пластинок, которые исчезают на границе клеток эпидермиса. На поперечных срезах она наблюдается в виде непрерывной полоски над всем эпидермисом (рис. 1, К).

Распределение кутина в кутикулярной пленке у устойчивых и восприимчивых луков неравномерное. У *A. victorialis* и *A. schoenoprasum* распределение сплошное и равномерное. У лука Даниловского кутикулярная пленка состоит из тонкого слоя кутина, за которым следует тонкий слой целлюлозной прослойки и затем снова тонкий слой кутина, который соединяется с целлюлозной основой самой стенки. Следовательно, в данном случае распределение кутина не сплошное.

Толщина кутикулярного слоя варьирует слабо и в наших исследованиях составляла в среднем 0,1 мк. Восковой налет листьев (В) имеет зернистую структуру и образует на поверхности кутикулы несколько слоев. Особенно мощный восковой налет у сорта Тереховский и *A. altaicum*.

Помимо кутина в кутикулярной пленке обнаружены жирные кислоты и небольшие количества веществ, дающих лигниновую реакцию. Следы таких веществ обнаружены в пленке сорта Даниловского. Флороглюциновая реакция отрицательна у *A. fistulosum*. Лигнин в клеточной оболочке играет роль антиоксиданта, предохраняя целлюлозу от разрушения (Бардинская, 1959).

Электронномикроскопическое исследование гастерии бородавчатой (*Gasteria verrucosa*) показало, что кутикула располагается над каждой клеткой эпидермиса: от небольшого возвышения в центре расходятся в разных направлениях узкие извилистые желобки. Восковой налет листьев гастерии имеет грубозернистую структуру и ровным слоем покрывает кутикулу; при обработке петролейным эфиром восковой налет теряет структуру и растворяется (Stadhouders, Heinen, Kraan, 1962).

Околоустьичные клетки листьев лука по строению и форме мало отличаются от целых эпидермальных клеток (рис. 1, ЦЭ, ОК), так как устьичный аппарат у однодольных растений образуется в результате одного деления материнской эпидермальной клетки (Бородин, 1938).

Под устьичной щелью находится сравнительно большое межклетное

пространство — дыхательная полость (рис. 1, ДП), которая сообщается с межклетными ходами мезофилла листа. У устойчивых к пероноспоре видов эта полость в поперечном сечении имеет форму треугольника и располагается параллельно покровной ткани. Высота полости 4,5 мк, ширина 9,7 мк. У восприимчивых сортов дыхательная полость расположена перпендикулярно к эпидермису и вытянута в радиальном направлении, внедряясь в глубь ассимиляционной ткани. Высота полости у сорта Даниловского 8,2 мк, у *A. fistulosum* 9 мк; ширина составляет 3,8—3,9 мк.

Замыкающие клетки у всех изученных луков уступают по размерам эпидермальным клеткам (рис. 1, ЗКУ, ЦЭ). У восприимчивых к пероноспоре растений (*A. fistulosum* и сорт Даниловский) замыкающие клетки лежат почти на одном уровне с наружными тангентальными стенками эпидермиса. У устойчивых видов (*A. victorialis*, *A. schoenoprasum*) замыкающие клетки устьица находятся в некотором углублении, что часто наблюдается у ксерофитных растений.

Наружный край стенки замыкающих клеток в продольном сечении представляет собой отрог в форме перепоночки или оторочки. В поперечном сечении края обеих оторочек в виде бугорков направлены друг к другу и ограничивают полость переднего дворика (преддверие устьица). Такая же полость, ограниченная замыкающими клетками только с одной стороны, носит название заднего, или внутреннего, дворика. В растущем листе стенки замыкающих клеток утолщены неравномерно. Оболочка толще в месте нахождения оторочки. Замыкающую клетку от клетки эпидермиса отделяет тонкая стенка; тонка также средняя часть стенки, обращенной к устьичной щели. У закончивших рост листьев стенки замыкающих клеток утолщены почти равномерно.

Кутикула тянется и над замыкающими клетками, проникает в устьице и в дыхательную полость, где постепенно исчезает. Оторочки (бугорки) переднего дворика образуются из кутина (рис. 1, БЗК), и сам дворик часто заполняется кутином.

Чередование устьиц с эпидермальными клетками не имеет особого порядка, но установлено, что у восприимчивых к пероноспоре форм лука устьиц в 2 раза больше, чем у устойчивых видов. Так, у *A. victorialis* на единицу площади листа приходится 114, у сорта Даниловский — 168 и у *A. fistulosum* — 298 устьиц.

Ассимиляционная ткань исследованных растений состоит из палисадной (двурядной, реже однорядной) и губчатой ткани. Клетки палисадной ткани плотно примыкают друг к другу, а губчатая ткань рыхлая. Самые большие межклетные пространства, которые достигают в среднем $6,5 \times 1,4$ мк, мы наблюдали у сорта Даниловский, а самые малые (в среднем 1,2 мк) — у *A. victorialis*.

Крупные проводящие пучки листьев содержат в среднем 20 малых трахеид и 4 крупных сосуда. Стенки сосудов и трахеид имеют спиральные и кольчатые утолщения. Механическая ткань у закончивших рост листьев отсутствует, но в конце вегетации, когда листья с апикальной стороны начинают желтеть и засыхать, около крупных сосудистых пучков начинают одревесневать стенки паренхимных клеток.

Губчатая паренхима состоит из четырех—шести рядов клеток; первые два-три ряда клеток, так же как и палисадной ткани, содержат хлоропласты. В других клетках хлоропласты отсутствуют. В трубчатом листе паренхимные клетки, граничащие с сердцевинной полостью, деформированы; стенки их с увеличением возраста листа утолщаются в основном за счет сжатия и деформации глубже лежащих тканей. В результате образуется плотная оболочка, состоящая главным образом из целлюлозы

с некоторым содержанием пектина и лигнина. Эта оболочка окружает кольцом все внутренние ткани и, по всей вероятности, придает устойчивость листу и предохраняет его от разрыва изнутри. Толщина ее у *A. fistulosum* достигает 1,4 мк, а у сорта Даниловского не превышает 0,07 мк.

Эпидермис цветочного побега или стрелки отличается от эпидермиса листа по размерам клеток и толщине кутикулярной пленки (рис. 1, ЦЭ, К). Кутикула толще у восприимчивых к пероноспоры форм (сорт Даниловский и *A. fistulosum*) и тоньше у устойчивого вида *A. victorialis*, кутикулярная пленка которого слабо лигнифицирована (у неустойчивых сортов лигнина не обнаружен). На внутренней тангентальной стенке также содержится тонкий постенный слой кутина; он наблюдается даже в субэпидермальном слое.

У стрелки *A. victorialis* кутин распределяется в кутикулярной пленке двухсторонне (кутин — целлюлоза — кутин), а у сортов Даниловский и Тереховский сплошь заполняет кутикулярную пленку. Стрелка покрыта зернистым восковым налетом, особенно интенсивным у сортов Даниловский и Тереховский.

Как видим, наличие кутина в кутикулярной пленке и воскового налета на листе и стрелке не играют существенной роли в устойчивости растительного организма против грибных заболеваний. Однако структура кутикулярной пленки, наличие в ней жира и веществ, дающих лигниновую реакцию, а также данные об антиоксидатной роли лигнина в клеточных оболочках позволяют предположить, что комплекс этих веществ может иметь значение в создании защитных свойств кутикулы, предохраняющих растения лука от поражения пероноспорой.

Измерение целых эпидермальных клеток показало, что их размеры больше у *A. victorialis*, по сравнению с восприимчивыми к пероноспоры растениями лука (рис. 1, ЦЭ). Стенки клеток в эпидермисе стрелки почти в 2 раза толще, чем в листе. По размерам клеток отдельные виды и сорта сильно отличаются друг от друга (табл. 1).

Таблица 1

Средние размеры элементов клетки эпидермиса в стрелках лука (в мк)

Растение	Толщина тангентальной стенки		Толщина боковой стенки	Эпидермальная клетка		Полость клетки		Длина клетки
	наружной	внутренней		высота	ширина	высота	ширина	
<i>A. victorialis</i>	1,5	0,75	0,3	5,3	2,8	1,87	2,0	82,5
<i>A. cepa</i> (сорт Даниловский)	3,2	0,3—0,37	0,15	4,5	1,5	0,75	1,2	79
<i>A. fistulosum</i>	1,5	0,3	—	4,4	2,7	2,7	1,5	36,2

Из таблицы видно, что целые эпидермальные клетки непоражаемых и восприимчивых растений между собой несколько отличаются. Так, у устойчивого вида *A. victorialis* клетки значительно крупнее, чем у восприимчивых *A. fistulosum* и сорта Даниловский. Эпидермальные клетки стрелки в продольном сечении длиннее у *A. victorialis*, чем у *A. fistulosum*.

Высота замыкающих клеток устьица в поперечном сечении стрелки меньше, чем высота клеток эпидермиса, поэтому нижние стороны замыкающих клеток располагаются в одной плоскости с внутренней тангентальной стенкой клеток эпидермиса (рис. 1, з, ЗКУ). В образовавшейся ямочке находится щель устьица. Наружный край стенки замыкающих клеток несколько утолщен и напоминает два бугорка, края которых

направлены друг к другу и состоят из кутина (рис. 1, б, г, БЗК). Стенки замыкающих клеток по мере роста стрелки утолщаются неравномерно. В старой стрелке разница в утолщении стенок замыкающих клеток устьиц сглаживается.

Дыхательная полость в стрелке крупнее у *A. fistulosum* (9,7 мк) и меньше у сорта Даниловский; промежуточное положение занимает *A. victorialis*.

В стрелке лука устьиц меньше, чем в листе, и расположены они без определенного порядка. У *A. victorialis* в среднем одно устьице располагается через 100 эпидермальных клеток, и на единицу площади приходится 40 устьиц; у сорта Даниловский одно устьице располагается через 30 клеток, у *A. fistulosum* — через 9. В последнем случае на единицу площади приходится 115—116 устьиц.

Таким образом, наименьшее число устьиц наблюдается у *A. victorialis*, устойчивого к пероноспоры, и наибольшее у восприимчивых форм.

У неустойчивых форм за эпидермисом располагается однорядная, реже двурядная, палисадная ткань и после нее губчатая ткань. У *A. victorialis* за эпидермисом следует многорядная губчатая ассимиляционная ткань. Клетки палисадной ткани плотно прижаты друг к другу и почти не имеют межклетников; клетки этой ткани заполнены хлоропластами. Губчатая ткань многорядная, паренхимного типа; клетки ее тонкостенные, разных размеров и также содержат хлоропласты. Клетки губчатой ткани у *A. victorialis* небольшие и имеют 2—3 мк в длину и 2—2,5 мк в ширину, а у сорта Даниловский они достигают 3,7 мк длины и 3,0 мк ширины. Клетки этой ткани у *A. victorialis* соединены рыхло; межклетники имеют размеры $3,4 \times 3,4$ мк. У *A. fistulosum* и сорта Даниловский межклетники гораздо меньше ($0,4 \times 0,3$ мк).

Таким образом, клетки губчатой ткани у *A. victorialis* небольшие, а межклетники крупные. У неустойчивых форм клетки большие, но межклетники мелкие.

Проводящие пучки в стрелке лука располагаются в двух-трех правильных кругах. Наружный круг (рис. 2, НПП) примыкает флоэмной частью к механической ткани, состоящей из колленхимоподобных клеток. Стенки клеток пропитаны жировыми веществами и лигнином; особенно большое содержание этих веществ обнаружено у *A. victorialis*. Механическая ткань у этого вида состоит из 3-, 4-рядного слоя мелких толстостенных (в среднем 0,75 мк) прозенхимных клеток и из двух-трех рядов крупных тонкостенных (размером 0,37 мк), несколько вытянутых паренхимных клеток. Мелкие толстостенные механические клетки соединены друг с другом плотно. Крупные клетки имеют межклетники, почти равные величине самой клетки. У *A. fistulosum* механическая ткань 2-, 3-рядная, и стенки клеток ее дают слабую реакцию на лигнин и на содержание в них жировых веществ. Клетки этой ткани мелкие и тонкостенные. Толщина клеток механической ткани у *A. fistulosum* составляет 0,2—0,4 мк; размеры межклетников больше, чем сами клетки (0,7 мк). Механическая ткань у сорта Даниловский состоит из тонкостенных клеток, которые не дают реакции на лигнин и не содержат жировых веществ.

Как видим, непоражаемые пероноспорой виды лука (рис. 2, а, МТ), по сравнению с восприимчивыми формами (рис. 2, б, в, МТ), обладают достаточно мощной механической тканью, в полостях и оболочках клеток которой отлагается много жировых веществ, а в оболочках — и лигнина. Можно считать, что сильно лигнифицированные оболочки колленхимоподобных клеток не только служат для опоры, но и препятствуют проникновению инфекции во внутренние ткани цветочного побега. Отложение и накопление значительных запасов жира в полостях и оболочках клеток

механической ткани можно рассматривать как защитные приспособительные реакции растения, выработанные в процессе эволюции.

Основная паренхима содержит внутренние (одно-два кольца) проводящие пучки (рис. 2, ВПП). Взрослая стрелка обычно полая (рис. 2, б, ЦП), в молодом возрасте заполнена сердцевинной. Краевая оболочка клеток, граничащая с сердцевинной полостью, утолщается по мере роста стрелки за счет сжатия деформированной ткани. У *A. fistulosum* сердцевинная оболочка у взрослой стрелки слабо лигнифицирована и толщина

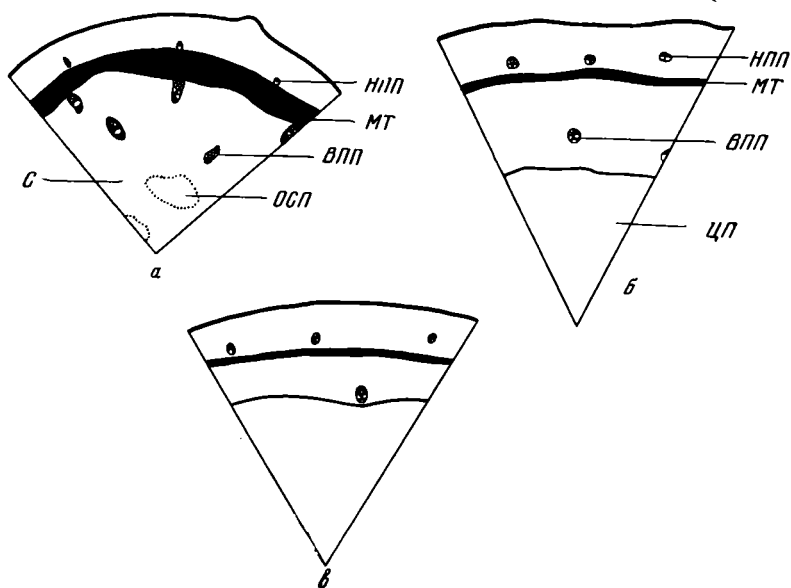


Рис. 2. Схема распределения механической ткани в середине стрелки лука

а — *A. victorialis*, б — *A. cepa* (сорт Даниловский), в — *A. fistulosum*; НПП — наружные проводящие пучки; ВПП — внутренние проводящие пучки; С — сердцевина; ЦП — центральная полость; МТ — механическая ткань; ОСП — образование сердцевинной полости

ее достигает в среднем 1 мк. Сорт Даниловский имеет тонкую оболочку полости размером 0,07 мк, лигнина в ней не обнаруживается. У *A. victorialis* цветочная стрелка обычно имеет сердцевину, которая с увеличением возраста растения постепенно разрушается (рис. 2, а, ОСП).

Цветочный побег (стрелка) лука исследовали по всей его длине, но разницы в анатомическом строении между верхней, средней и вздутой частями органа не наблюдается. Во вздутой части стрелки увеличивается количество проводящих пучков; сердцевинная полость занимает несколько большую площадь.

Таким образом, сравнительный анатомо-гистохимический анализ некоторых видов и сортов рода *Allium* показал, что ни один из признаков растения, взятый отдельно (лигнификация, кутинизация, количество устьиц, физиолого-биохимические признаки и т. д.), не может определять устойчивость растений. Она зависит от совокупности признаков в тех или иных сочетаниях, их распределения в клетках и тканях. Знание закономерностей развития структуры растения в целом даст возможность объяснить некоторые вопросы устойчивости растений к грибным заболеваниям.

Выводы

Анатомо-гистохимическое изучение листа и стрелки здоровых растений лука выявило некоторые различия в структуре клеток и тканей устойчивых и поражаемых пероноспорой видов и сортов лука.

Эпидермальные клетки листа и стрелки не поражаемых пероноспорой видов лука, по сравнению с восприимчивыми сортами, имеют следующие отличительные признаки: более крупные размеры целой эпидермальной клетки; большую толщину внутренней тангентальной стенки, большую ширину эпидермальных клеток и соответственно несколько большие клеточные полости; меньшую длину и бо́льшую ширину эпидермальных клеток в продольном сечении (у восприимчивых сортов лука они длиннее и уже).

Наименьшее число устьиц на единицу площади листа и стрелки установлено у *A. victorialis*, наибольшее — у *A. fistulosum* и *A. cepa* (сорт Тереховский). По-видимому, число устьиц на единицу площади листа и стрелки имеет значение для устойчивости растений к некоторым грибным заболеваниям.

Стрелки непоражаемых пероноспорой растений обладают достаточно мощной механической тканью с большим содержанием жировых веществ и лигнина, чем восприимчивые к этому заболеванию формы лука.

ЛИТЕРАТУРА

- Бардинская М. С. 1959. К вопросу об образовании одревесневших клеточных стенок. — Физиология растения, т. 6, вып. 2.
Бородин И. П. 1938. Курс анатомии растений. М. — Л., Сельхозгиз.
Прозина М. Н. 1960. Ботаническая микротехника. М., изд-во «Высшая школа».
Ромейс Б. 1954. Микрхимическая техника. М., ИЛ.
Stadhouders A. M., Heinen W., Kraan H. G. 1962. Über flächenänderungen an Blättern von *Gasteria verrucosa* bei Einwirkung von Enzymen aus *Penicillium spinulosum* (eine elektronen mikroskopische Untersuchung zum Wachs und Cutin-Abbau). — Proc. Koninkl. nederl. akad. Wet. C., Bd. 65, N 1.

Главный ботанический сад
Академии наук СССР

СЛУЧАЙ ЗАВОЗА *BOTRYTIS CONVOLUTA* С КОРНЕВИЩАМИ ИРИСОВ

Е. П. Проценко, Б. А. Челышкина

При очередном обследовании растений в карантинном питомнике Главного ботанического сада АН СССР весной 1964 г. была отмечена массовая гибель ирисов. Ирисы, полученные из США осенью 1963 г., после перезимовки дали очень слабые побеги, которые вскоре начали желтеть и засыхать. При выкопке больных растений обнаружили гниль корневищ и засыхание корней. Пораженные гнилью ткани имели на разрезе серо-коричневый цвет. В тех случаях, когда не все корневище оказывалось охваченным гнилью, большая часть была отделена от здоровой темноокрашенной каймой (рис.1). На корневище у основания листьев и между отмершими корнями в почве в большом количестве имелись склероции в виде черных складчатых округлых кучек около 1,5 см в диаметре. Отмершие листья, особенно в нижней части, были покрыты налетом серой плесени, характерной для грибов рода *Botrytis* (рис. 2).

Из литературы (Gerlach, 1961) известно, что сходное по симптомам заболевание описано на ирисах впервые в Канаде и США в 1922—1923 гг. В 1927 г. было установлено, что возбудителем заболевания является гриб *Botrytis*, а Ветцель и Драйтон (Wetzel, Drayton, 1932) описали возбудителя как новый вид *Botrytis convoluta*, отличный от *Botrytis cinerea*, обычного возбудителя серой плесени многих растений.

Признаки указанного заболевания ирисов совпадали с приведенными в литературе для поражения *Botrytis convoluta*. Морфологические признаки гриба (таблица), особенно наличие микроконидий в культуре на сусловом и картофельно-глюкозном агаре и характерных черных блестящих склероциев в виде складчатых кучек на больных растениях и в культуре, давали основание для определения его как *Botrytis convoluta*.

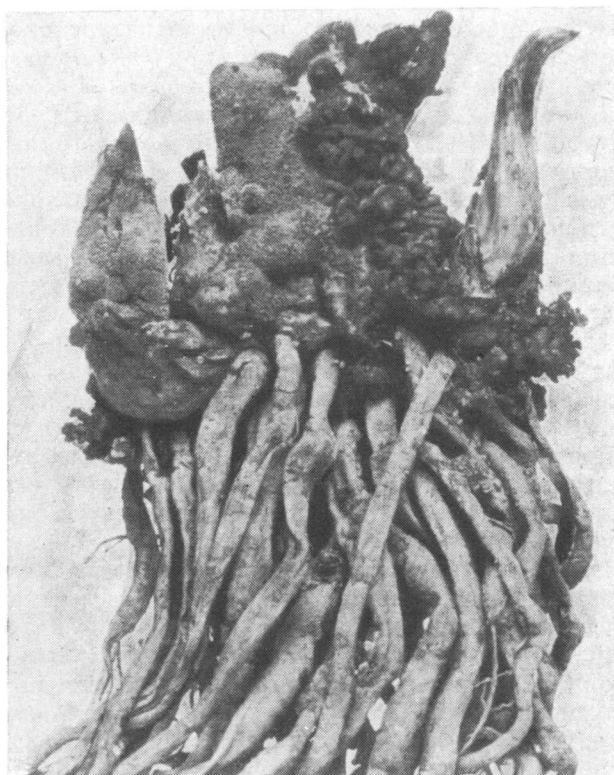


Рис. 1. Больное корневище ириса
(разрез)

Сравнительная таблица морфологических признаков вида *Botrytis*

Признак	<i>B. cinerea</i>	<i>B. convoluta</i>	<i>B. sp.</i>
	по диагнозу		из карантинного питомника
Окраска конидиеносцев	Внизу буроватые, сверху бесцветные	Бурые	Бурые
Толщина конидиеносцев	6—17,5 (23) мк	6—12 мк	8—15 мк
Форма макроконидий	Яйцевидные или эллипсоидально-округлые	Яйцевидные или грушевидные	Яйцевидные или грушевидные
Размеры макроконидий	9—15 (17,5) × 6,5—10 мк	7—18 × 5,25—12,75 мк	6—18 × 6—10 мк
Размеры микроконидий	—	2,5 × 4,5 мк	2,5 × 4,5 мк
Характер склероциев	Серовато-белые, позднее черные	Черные, блестящие, в виде складчатых кучек	Черные, блестящие, в виде складчатых кучек

Заболевание ирисов с этим возбудителем широко распространено в северной части США и в Канаде и представляет там серьезную угрозу для культуры ирисов. Достоверных данных о распространении этой болезни ирисов в Европе не имелось до 1956 г. (Gerlach, 1961). В 1956 г. в ФРГ заболевание было обнаружено на ряде сортов ирисов, завезенных из США. Случай, описываемый нами, свидетельствует о продолжении

Рис. 2. Ирис, пораженный *Botrytis convoluta*

болезни, причем, так же, как и в первом случае, заболевание завезено с посадочным материалом из США.

По диагнозу гриб характеризуется следующими признаками: конидиеносцы окрашены в коричневый цвет, прямые, в верхней части разветвленные, 0,8—1,1 мм длиной. Толщина конидиеносцев у основания 9—12 мк, у вершины 6—7 мк. Споры бледно-коричневые, яйцевидные или грушевидные, 9—10 мк, из чистой культуры несколько мельче. Споры образуются на коротких стеригмах на концах конидиеносцев или боковых ветвей («ампулах»). Склероции черные, блестящие, характерно изогнутые и образующие более или менее округлые волнистые кучки. Отдельные склероции имеют 16—18 мм в диаметре, но, как правило, они значительно мельче. В чистой культуре наблюдались микроконидии округлые, бесцветные, 2,5—4,5 мк. Они образуются на верху булавовидных конидиеносцев, которые отходят от склероциев или крупных клеток гиф. *Botrytis convoluta* является конидиальной стадией *Sclerotinia convoluta* Drayt., которая наблюдалась только в чистой культуре (Drayton, 1937).

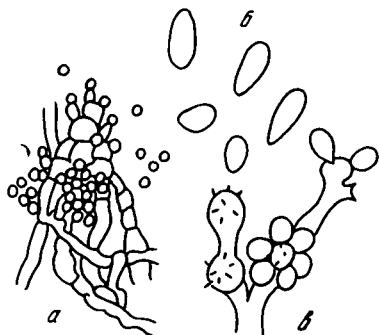


Рис. 3. Спороношение *Botrytis convoluta* из чистой культуры

а — микроконидиальное спороношение; б — макроконидии; в — конидиеносцы с макроконидиями

Нами выделена чистая культура гриба, которой заражались ирисы, высаженные в горшки, через ранку в корневище. При заражении в летний период вокруг ранки быстро образовывалась пробка и заболевание не наступало. При заражении осенью при температуре около 5—10° от места внесения инфекции (мицелия и спор гриба из чистой культуры) началась гниль корневища. Прилегающие к месту загнивания листья начали быстро желтеть. Растения были перенесены в помещение с температурой около 20°, и через месяц во влажных пожелтевших листьях появился серый пушистый мицелий, характерный для грибов рода *Botrytis*, который был отсеян на сусловый агар и дал склероции, макро- и микроконидии, характерные для *Botrytis convoluta* (рис. 3). Через два месяца листья у зараженных ирисов совсем засохли. На корневище, на границе с почвой, образовались черные складчатые склероции.

Проведенная работа дает все основания считать, что заболевание, обнаруженное нами на ирисах в карантинном питомнике Главного ботанического сада АН СССР, вызывается грибом *Botrytis convoluta*. При искусственном заражении гриб оказался патогенным для ирисов, вызвав гибель растений в течение двух месяцев.

Проведенная работа дает все основания считать, что заболевание, обнаруженное нами на ирисах в карантинном питомнике Главного ботанического сада АН СССР, вызывается грибом *Botrytis convoluta*. При искусственном заражении гриб оказался патогенным для ирисов, вызвав гибель растений в течение двух месяцев.

Для предупреждения распространения болезни Герлах рекомендует тщательно осматривать плантации ирисов, начиная с весны. Выявленные при этом отмирающие растения необходимо вынимать с окружающей почвой и уничтожать. Зараженные участки рекомендуются протравливать формалином или другими протравителями. На новые участки болезнь заносится с корневищами, взятыми с зараженных участков, даже если корневища и не имеют явных внешних признаков болезни. Поэтому при пересадке с зараженных участков даже внешне здоровых корневищ их следует протравливать гранозаном или другими протравителями. Гриб является раневым паразитом. Всевозможные повреждения корневищ, в том числе и подмораживание их, способствует заболеванию. Имеются указания, что при укрытии участков с ирисами на зиму соломой болезнь проявлялась значительно слабее, чем без укрытия.

ЛИТЕРАТУРА

- Drayton F. L. 1937. The perfect stage of *Botrytis convoluta*.— *Mycologia*, v. 29, N 3.
- Gerlach W. 1961. Über die *Botrytis*-Wurzelstock fäule der Iris und ihr Vorkommen in Deutschland.— *Nachrichtenbl. Dtsch. Pflanzenschutzdienst*, Jg. 13, N 1.
- Wetzel H. H., Drayton F. L. 1932. A new species of *Botrytis* on rhizomatous Iris. — *Mycologia*, v. 24.

Главный ботанический сад
Академии наук СССР

О БОЛЕЗНЯХ ЗЕМЛЯНИЧНИКА (*ARBUTUS L.*) В КРЫМУ

Л. И. Васильева

Сведения о болезнях земляничника крупноплодного (*Arbutus unedo L.*) имеются главным образом в иностранной литературе (Allescher, 1901, 1903; Saccardo, 1882—1931; Stevens, 1921; Grove, 1935, 1937). В США на *A. unedo* отмечен только корневой бактериальный рак — возбудитель *Bacterium tumefaciens* Sm. et Town (Stevens, 1924). Впервые для России на засохших ветвях земляничника мелкоплодного (*A. andrachne L.*) в 1842 г. был отмечен гриб *Phoma andrachnes* Lév. (Léville, 1842).

В отечественной литературе о болезнях земляничника приводятся весьма краткие сведения (Ячевский, 1917; Гуцевич, 1959).

Изучение видового состава возбудителей заболеваний земляничника проведено в Никитском ботаническом саду, причем обследовано несколько парков и частично лесных насаждений Ялтинского и Алуштинского районов (таблица).

Результаты обследований земляничника в парках Южного берега Крыма (1957—1959 гг.)

Место обнаружения паразита	Вид	Число обследованных растений	Количество больных растений, %				Процент заражений
			<i>Septoria</i>	<i>Phyllosticta</i>	<i>Phellinus</i>	вирусное заболевание	
Парк Никитского ботанического сада	<i>A. andrachne</i>	94	12,7	8,5	10,6	85,1	82
	<i>A. unedo</i>	18	88,8	—	22,2	—	87,8
Парк санатория «Карасан»	<i>A. andrachne</i>	20	—	—	—	100	100
	<i>A. unedo</i>	11	84,6	—	—	—	84,6
Парк санатория «Днепр»	<i>A. andrachne</i>	—	—	—	—	—	—
	<i>A. unedo</i>	3	—	100	—	—	100
Заповедник Никитского ботанического сада	<i>A. andrachne</i>	138	29,7	2,8	—	68,8	94,2
	<i>A. unedo</i>	22	81,8	—	—	—	81,8
Ореанда (лес)	<i>A. andrachne</i>	25	84,0	8,0	—	8,0	92
	<i>A. unedo</i>	—	—	—	—	—	—
Городской парк в Алушке	<i>A. andrachne</i>	10	—	—	20,0	—	20,0
	<i>A. unedo</i>	1	100	—	—	—	100

Земляничник крупноплодный чаще всего поражается грибом *Septoria unedonis* Rob. et Desm., который вызывает мелкую грязновато-бурую

пятнистость листьев, иногда с расплывчатой красновато-фиолетовой каймой. В отдельных парках на листьях этого растения часто встречаются различные виды грибов из рода *Phyllosticta* Pers., вызывающие бурю пятнистость листьев.

В парках Никитского сада и санатории «Карасан» земляничник мелкоплодный больше всего страдает от красновато-бурой пятнистости, возбудитель которой был нам неизвестен. Пятнистость листьев, вызываемая грибами *Septoria Fries* и *Phyllosticta Pers.*, встречается значительно реже, а в некоторых парках совсем отсутствует. В Ореанде на каменистых склонах гор на земляничнике мелкоплодном часто встречается белая пятнистость листьев, вызываемая грибом *Septoria unedonis* v. *vellanensis* Br. Sav., и редко наблюдается красновато-бурая пятнистость. Большой вред обоим видам земляничника приносит гниль стволов, вызываемая грибом *Phellinus torulosus* f. *arbuti* Bond. Всего на земляничнике обнаружено 15 видов грибных возбудителей заболеваний (Васильева, 1960).

При изучении болезней основное внимание уделено установлению возбудителя массовой красновато-бурой пятнистости листьев и исследованию этиологии этого заболевания. Об этом заболевании в литературе сведений нет.

Внешняя картина заболевания. Красновато-бурая пятнистость встречается на листьях и реже на молодых побегах и приводит к преждевременному опадению больных листьев и усыханию веточек. Чаще всего заражение начинается с черешка или с центральной жилки листа. На верхней поверхности молодых, только что развивающихся листьев появляются мелкие красноватые точки или штрихи, которые разрастаются и образуют красновато-бурые пятна, позднее окольцовывающие черешок листа. Иногда на пластинке листа появляются бледные, прозрачные пятнышки или кольца, которые потом краснеют, а осенью становятся темно-бурыми, почти черными. Пятна часто располагаются вдоль главной жилки листа. Позднее пятно проступает и с нижней стороны листьев, вызывая некроз отдельных участков или полное усыхание больных листьев (рисунок).

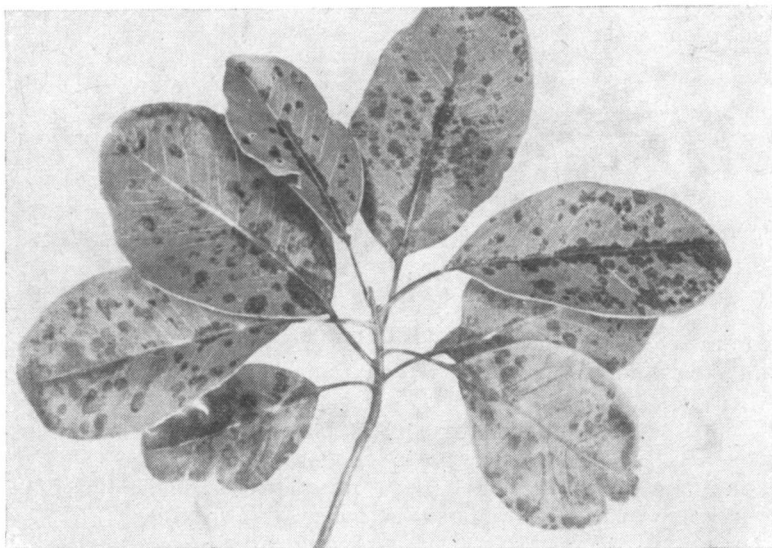
Микроскопический анализ больных листьев не обнаружил на них грибных возбудителей заболеваний. Только иногда на старых засохших листьях наблюдались черные сапрофитные налеты гриба *Carpodium*.

Для решения вопроса о природе заболевания в чистую культуру были выделены микроорганизмы, имеющиеся на поверхности или внутри больных листьев. В результате получено шесть штаммов бактерий. Однако искусственные заражения не дали характерных признаков заболевания.

Опыты на возможное наличие вируса путем заражения кашицей из больных листьев, остатком после центрифугирования и фильтратом, пропущенным через свечу Шамберлена, также дали отрицательные результаты.

На больных растениях земляничника мелкоплодного было обнаружено большое количество алейродид (белокрылок). В борьбе с имагинальной стадией этого вредителя летом 1959 г. все растения земляничника были опылены 5%-ным дустом ДДТ, что положительно сказалось на состоянии растений: значительно уменьшилось число больных листьев, снизилась степень развития заболевания. Таким образом, природа описанного заболевания осталась невыясненной.

В течение 1958 и 1959 гг. проводили еженедельные фенологические наблюдения и учеты на модельных веточках. В результате установлено, что опадение старых листьев на больных растениях происходит постепенно (в течение всего года) по мере заражения листьев, но в основном в мае



Красновато-бурая пятнистость листьев земляничника мелкоплодного

июне. Старые листья на здоровых растениях опадают быстро (в течение двух недель) и на месяц позже, чем на больных растениях. Особенно интенсивно молодые листья заражаются в июле и августе. В дальнейшем интенсивность заражения уменьшается, в конце октября оно прекращается. Дальнейшее развитие заболевания в зараженных листьях продолжается и степень поражения усиливается. Заражаются в основном молодые листья.

Весной на листьях встречается другая пятнистость с более крупными, бурыми, позднее засыхающими пятнами. Часто такие пятна занимают половину или большую часть листа. На нижней стороне пятен в апреле-мае появляются капельки бурого, быстро застывающего эксудата. Возможно, что это другое заболевание, встречающееся несколько реже, чем первое на листьях земляничника мелкоплодного. Оно не наблюдается на листьях земляничника крупноплодного.

Выводы

Земляничник мелкоплодный страдает от многочисленных заболеваний, возбудителем которых являются различные виды грибов. Большой вред причиняет тяжелое заболевание — красновато-бурая пятнистость, природа которого еще не установлена.

В результате заболевания наблюдается преждевременное опадение больных листьев и усыхание веточек. В борьбе с этим заболеванием положительно сказывается своевременная борьба с вредителями, встречающимися на земляничнике.

ЛИТЕРАТУРА

- Васильева Л. И. 1960. Материалы к флоре грибов Южного берега Крыма. — Труды Гос. Никитск. бот. сада, т. 33.
- Гуцевич С. А. 1962. Грибы из рода *Phyllosticta*, собранные в Крыму. — Уч. зап. ЛГУ, сер. биол., вып. 49, № 313.
- Ячевский А. А. 1917. Определитель грибов, т. 2. — Несовершенные грибы. Пр.
- Allescher A. 1901, 1903. Die pilze Deutschlands, Oesterreichs und der Schweiz, Bd. VI—VII, Fungi imperfecti. Leipzig.
- Grove M. B. 1935, 1937. British stem and leaf — fungi (coelomycetes), I—II, Cambridge. University Press.

- Léville Y. H. 1842. Observation midicales et enumeration des plantes recueillis en Tavrïde. Dans: Voyage la Russie meridionale et Crimée, II. Paris.
- Saccardo P. A. 1882—1931. Sylloge Fungorum omnium hucusque cognitorum, Pata.
- Stevens F. L., Ph. D. 1921. The fungi which cause plant disease. N. Y.

Государственный Никитский ботанический сад
г. Ялта

О БОРЬБЕ С ЛИЧИНКАМИ ГОРОДСКОГО УСАЧА

М. С. Гершун, Н. Г. Ким

Городской усач (*Aeolesthes sarta* Solsky) широко распространен в Средней Азии и сильно повреждает городские насаждения, особенно тополи, карагач и ивы.

Для борьбы с этим вредителем зараженные деревья опрыскивают препаратами ДДТ (6—10%-ными суспензиями из дустов ДДТ, 2%-ной минерально-масляной эмульсией ДДТ или 1%-ной пастой ДДТ) в период выхода жуков из зимовки и во время лёта. Опрыскивание эффективно только до начала яйцекладки. Однако период между выходом жуков из зимовки и началом яйцекладки очень короток, и за это время практически уничтожить всех жуков невозможно. Поэтому приходится проводить обработки уже в период яйцекладки и отрождения личинок. Однако указанные препараты на личинок, питающихся под корой, токсического действия не оказывают, и обработки заметно не влияют на снижение численности усача в последующие годы. Незаработанность способов борьбы с личинками усача привела к тому, что усач стал бичом зеленых насаждений.

С 1964 г. для борьбы с городским усачом нами испытывался активированный креолин — черно-бурая маслянистая жидкость со специфическим запахом каменноугольных масел. Этот препарат содержит 3% гамма-изомера из технического или обогащенного гексахлорана и эмульгатор (канифольное мыло или сульфитный щелок). Активированный креолин с успехом испытан для борьбы с различными вредителями сельскохозяйственных и декоративных растений (Цицин, Черкасский, 1957, 1961; Цицин, Черкасский, Шмалько, 1963; Черкасский, 1963; Маслов, 1963; Супаташвили, Мухашаврия, Мурусидзе, 1964).

Токсичность активированного креолина испытывали для жуков и личинок городского усача. Для этой цели полуметровые отрезки тополя опрыскивали 5- и 10%-ной эмульсией (по препарату). После опрыскивания на отрезки подсаживали по 60 жуков и через 10 мин. отсаживали их в отдельные садки для наблюдения (табл. 1).

Таблица 1

Действие активированного креолина на жуков
городского усача

Препарат	Концентрация по препара- ту, %	Число жуков		Смертность, %	Препарат	Концентрация по препара- ту, %	Число жуков		Смертность, %
		мертвых	живых				мертвых	живых	
Активированный креолин . . .	5	22	38	36,6	ДДТ (суспензия из 10%-ного дуста) — эталон	7	58	2	96,6
То же	10	27	33	45,0	Контроль	—	—	60	0

Из табл. 1 видно, что активированный креолин в концентрациях 5 и 10% оказался менее токсичным, чем препарат ДДТ.

Совершенно иные результаты получены при испытании активированного креолина в борьбе с личинками городского усача, питающимися под корой.

В 1964 г. в лабораторных условиях по три отрезка тополей с молодыми личинками усача под корой опрыскивали 5%- и 10%-ной эмульсией активированного креолина. Через неделю с опытных и контрольных отрезков снимали кору и подсчитывали живых и мертвых личинок. Данные этого опыта, приведенные в табл. 2, указывают на перспективность активированного креолина для борьбы с личинками усача.

Таблица 2

Результаты лабораторного испытания активированного креолина против личинок городского усача

Препарат	Концентрация по препарату, %	Число личинок			Смертность, %
		всего	мертвых	живых	
Активированный креолин . .	5	40	39	1	97,5
То же	10	50	49	1	98,0
Метилэтилтиофос (эталон) . .	1	36	36	0	100,0
Контроль	—	33	0	33	0

Следующий опыт поставлен в Дендрологическом парке Среднеазиатского научно-исследовательского института лесного хозяйства на сильно зараженных тополях. При помощи тракторного опрыскивателя ОУН-4,85%- и 10%-ным раствором активированного креолина было обработано по 10 деревьев в каждом варианте. В период постановки опыта лёта жуков городского усача уже закончился, личинки вышли из отложенных яиц и питались под корой.

Через 10 дней после опрыскивания произвольно были спилены по два дерева каждого варианта и контрольные деревья. Полученные данные подтвердили результаты лабораторного опыта (табл. 3). При опрыскивании 5%-ной эмульсией активированного креолина личинки усача под корой погибли на 98,8%. Такая же смертность личинок была и на деревьях, опрыснутых 10%-ной эмульсией.

В 1965 г. активированный креолин испытывали против личинок городского усача в производственных условиях. Было опрыснуто 719 деревьев

Таблица 3

Результаты полевого испытания активированного креолина против личинок городского усача в Дендрологическом парке

Препарат	Концентрация по препарату, %	Среднее число личинок на одно дерево			Смертность, %
		всего	мертвых	живых	
Активированный креолин	5	166	164	2	98,8
То же	10	61	60	1	98,3
Контроль	—	218	8	210	3,7

5%-ной эмульсией, с нормой расхода на одно дерево 10—12 л рабочей эмульсии. Подсчет живых и мертвых личинок проведен на шести спиленных деревьях, с которых была снята кора (табл. 4).

Таблица 4

Результаты производственного испытания активированного креолина против личинок городского усача в г. Ташкенте

Препарат	Концентрация препарата, %	Число обработанных деревьев	Среднее число личинок на одно дерево			Смертность, %
			всего	мертвых	живых	
Активированный креолин	5	719	115	112,5	2,5	97,8
Контроль	—	—	124	7	117	5,6

Данные, приведенные в табл. 4, говорят о высокой эффективности активированного креолина в борьбе с личинками городского усача.

Городской усач повреждает различные виды древесных пород, поэтому активированный креолин испытывали против личинок усача на зараженном тополе (*Populus pyramidalis*), карагаче и чинаре (*Platanus orientalis*). На всех этих породах погибло 98,7—98,9% личинок городского усача. Активированный креолин в 5%-ной концентрации ожигающего действия на испытанные древесные породы не оказывал.

По нашим наблюдениям, эмульсия активированного креолина проникает к личинкам через отверстия в коре, проделанные городскими усачами для выбрасывания наружу опилок и экскрементов.

Результаты двухлетних испытаний активированного креолина говорят о перспективности применения этого препарата в борьбе с личинками городского усача. Активированный креолин имеет преимущество перед ДДТ и метилэтилтиофосом (эталон) в том, что он безопасен в применении и экономически более выгоден.

ЛИТЕРАТУРА

- Корчагин В. Н., Ермолаева О. А. 1963. Гексахлоран против земляничного клеща.— Защита растений от вредителей и болезней, № 10.
- Маслов А. Д. 1963. Активированный креолин в борьбе с ильмовыми заболонниками.— В кн. «Вопросы лесозащиты», вып. 1.
- Супаташвили Ш. М., Мухашаврия А. Л., Мурусидзе Б. В. 1964. Большой еловый лубоед в Грузии и борьба с ним.— Бюлл. Гл. бот. сада, вып. 56.
- Цицин Н. В., Черкасский Е. С. 1957. Активированный креолин — новое средство против вредителей растениеводства.— Бюлл. Гл. бот. сада, вып. 28.
- Цицин Н. В., Черкасский Е. С. 1961. Новое в борьбе с вредителями сельского хозяйства.— В кн. «Доклады научной конференции по защите растений в Будапеште в 1960 г.», т. II. «Энтомология и защита растений».
- Цицин Н. В., Черкасский Е. С., Шмалко В. Ф. 1961. Активированный креолин — новое радикальное средство борьбы с земляничным клещом.— Докл. АН СССР, т. 141, № 6.
- Черкасский Е. С. 1963. Основные проблемы теории и практики применения некоторых новых пестицидных препаратов для борьбы с вредителями и болезнями растений.— В кн. «Научные основы защиты урожая». М., Изд-во АН СССР.

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ



К БИОЛОГИИ МЯТЛИКА ЭЛЬБРУССКОГО

В. А. Тимко

Мятлик эльбрусский (*Poa elbrussica* Timko) — многолетний рыхло-кустовой злак со смешанным побегообразованием. Проростки мятлика эльбрусского имеют мощную корневую систему (рис. 1); затем появляется несколько упругих утолщенных побегов, торчащих в разные стороны (рис. 2). Вегетативная фаза развития заканчивается к концу года. На рис. 3 представлены интравагинальный и экстравагинальный побеги в конце вегетационного периода, подготовленные к весеннему цветению

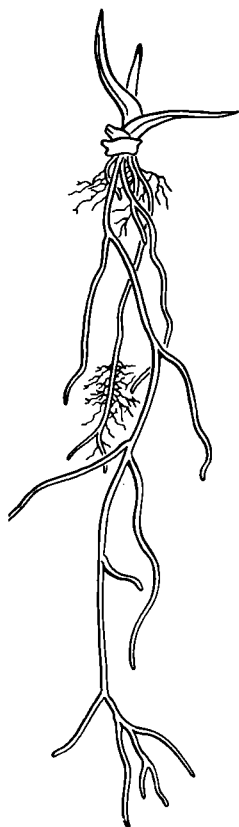


Рис. 1. Проросток *Poa elbrussica* Рис. 2. Молодое растение *Poa elbrussica*



Рис. 3. Интравагинальный (а) и экстравагинальный (б) побег *Poa elbrussica*
 1 — предлист, 2 — чешуевидные листья, 3 — первый нормальный лист с пластинкой

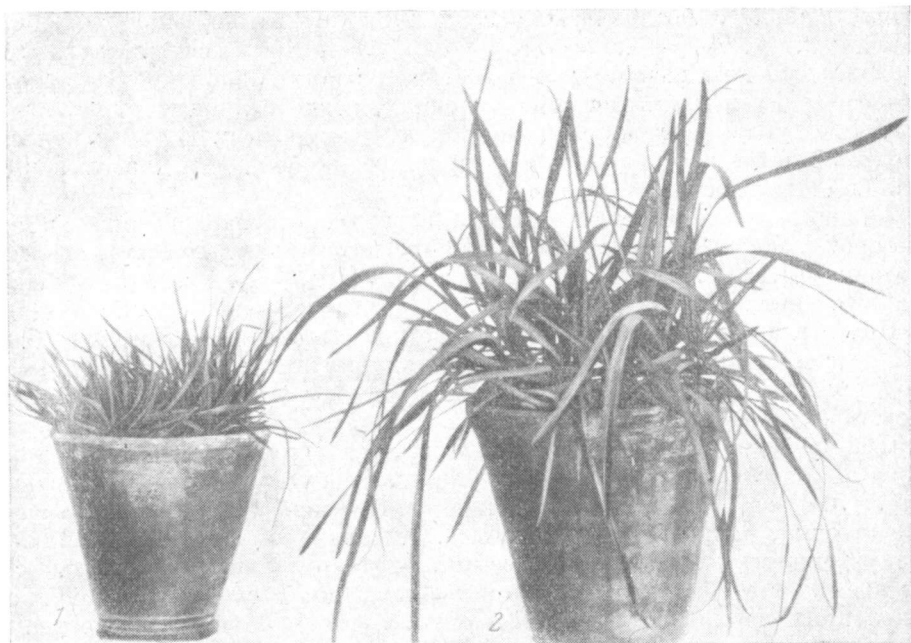


Рис. 4. Растения одного возраста

1 — *Poa alpina*; 2 — *P. elbrusica*

будущего года. На интравагинальном побеге сохранился предлист и все нормально развитые листья с влагалищем и листовой пластинкой. Типичный экстравагинальный побег имеет кроме предлиста чешуевидные листья, за которыми следуют нормальные листья с пластинкой. Поздней осенью все листья отмирают, кроме нескольких верхушечных, продолжающих вегетацию зимой под снегом за счет запасов питательных веществ в нижней утолщенной части стебля. Растение характеризуется высокой зимостойкостью и ранневесенним развитием. Весной кусты его выделяются сочными зелеными побегами, в мае появляются метелки, к цветению растения переходят в конце мая — начале июня и к плодоношению в конце июня — начале июля.

Основная масса листьев расположена в прикорневой части растения, как у типичного низового злака. Подобно большинству многолетних растений, мятлик эльбрусский зацветает на второй год и затем цветет и плодоносит ежегодно. Одно растение дает до 12 г семян (вес 1000 семян 0,34 г). Всхожесть семян до 96%. В лабораторных условиях при переменной температуре + 20 и + 30° на свету семена прорастают через четыре — шесть дней. В открытом грунте срок от посева до появления всходов зависит, по-видимому, от срока посева и метеорологических условий. В наших опытах при летнем посеве всходы появляются через девять дней, а при подзимнем — весной следующего года.

Это растение, растущее в горах на лесных щебенисто-гумусных легких почвах, хорошо удается в Подмоскowie на открытых местах, в полутени, на глинистой глеевато-подзолистой почве, песчаной почве и при любых метеорологических условиях.

В Тебердинском районе, типичном для природных местообитаний мятлика эльбрусского, почва карманов скал содержит до 8,1% гумуса, P_2O_5 — 50 мг и K_2O — 19 мг на 100 г почвы. В почвах участка отдела

флоры Главного ботанического сада АН СССР содержание гумуса составляет 2,7%, P_2O_5 — 20 мг и K_2O — 13,3 мг на 100 г почвы. Мятлик альбруссский успешно развивается и достигает значительной продуктивности в эдафических и климатических условиях, резко отличных от естественных. Это указывает на его широкую экологическую пластичность. Продуктивность зеленой массы в период ее наибольшего развития в условиях опыта достигла 2940 г/м².

Анализы зеленой массы мятлика альбруссского, проведенные в разные сроки, показали высокое содержание питательных веществ, особенно протеина (14,1% 3. XI 1962 г. и 24,4% 10. VII 1964 г.), и сезонные колебания витамина С.

Почти все виды мятлика — хорошие кормовые травы. Наиболее близкий по свойствам к мятлику альбруссскому мятлик альпийский характеризуется сочностью, высокой питательностью, отличной поедаемостью и представляет большой интерес для изучения и внедрения в культуру¹.

При изучении мятлика альбруссского выявлены следующие положительные качества: крупные размеры (рис. 4), сочность негрубеющих широких листьев, большой диапазон экологической амплитуды, отличная перезимовка, ранневесеннее развитие, высокая питательность, большая продуктивность зеленой массы и семян. Предварительные наблюдения свидетельствуют о том, что эти хозяйственно важные свойства устойчивы в поколениях (в Главном ботаническом саду АН СССР получена третья репродукция мятлика альбруссского). Этот низовой злак перспективен как пастбищное растение на равнине и в горах. После всесторонних испытаний мятлик альбруссский, обладающий полезными особенностями и успешно прошедший через первичный опыт культуры, может быть предложен в качестве злакового компонента в травостое искусственных и естественных лугов и пастбищ.

Главный ботанический сад
Академии наук СССР

К ФЛОРЕ БАССЕЙНА РЕКИ АМУР

В. Н. Ворошилов, П. Г. Горовой, Н. С. Павлова

Летом 1964 г. мы проводили флористические исследования в Амурской области и отчасти в приамурской части Хабаровского края. В полевых работах принимали участие сотрудница Института биологически активных веществ Дальневосточного филиала Сибирского отделения АН СССР К. П. Уланова, студент Благовещенского педагогического института А. И. Сивуда и студентка Дальневосточного государственного университета К. А. Ягубцева-Костенко.

В результате обработки гербария выяснилось, что из собранных растений 24 вида до сих пор не были известны на Дальнем Востоке, а 3 — в Амурской области. Приведены также сведения о новых местонахождениях некоторых редких растений Приамурья, а в дополнении указаны новинки Дальнего Востока, обнаруженные в гербарии Благовещенского сельскохозяйственного института.

Poa subglabriflora Roshev. (возможно сюда же принадлежит *P. sabulosa* Turcz. ex Roshev.) — мятлик голоцветковый. Собран близ пос.

¹ Ларин И. В., Агабабян Ш. М., Работнов Т. А., Любская А. Ф., Ларина В. К., Касименко М. А., Говорухин В. С., Зафрен С. Я. 1950. Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР. М.—Л., Сельхозгиз.

Лапри Джелтулакского района Амурской области на галечнике у реки (1.VIII) и в лесу на сфагнуме (2.VIII). Встречается также в Читинской области и Якутии.

Allium angulosum L.— лук угловатый. Собран близ пос. Лапри Джелтулакского района Амурской области на сухой поляне в лесу (2.VIII). В гербарии Ботанического института в Ленинграде есть один лист из окрестностей Благовещенска, определенный Н. Семеновым-Тяньшанским как *A. angulosum* L. В Сибири восточнее Бурятии найден не был.

Rumex pseudonatronatus Borb. (syn. *R. fennicus* Murb.) — щавель ложносолончаковый. Собран близ пос. Ясный Зейского района Амурской области на лугу (7.VIII). Несомненно, заносный. Восточнее Иркутской области до сих пор не встречался.

Gypsophila dahurica Turcz.— качим даурский. Собран близ г. Сковородина Амурской области на железнодорожной насыпи (21.VII). Встречается в Забайкалье. Для Дальнего Востока указывался под вопросом.

Ranunculus ruthenicus Jacq. (Syn. *Halerpestes ruthenica* Ovcz.) — лютик русский. Собран в долине реки Б. Невер, близ г. Сковородина, на пастбище за поселком среди *Potentilla anserina* (20.VII). Восточнее Читинской области до сих пор не был отмечен.

Papaver nudicaule L.— мак голостебельный. Собран близ пос. Джалинда Сковородинского района на лугу (23.VII). Встречается довольно часто, но восточнее замещается *P. anatum* Fedde. Ранее считалось, что восточнее Читинской области и Якутии не встречается.

Adlumia asiatica Ohwi — адлюмия азиатская. Собрана (7.IX) по Березовому ключу в 21—23 км севернее пос. Лондоко Еврейской автономной области на открытом известковом склоне. Здесь она встречается в большом количестве. Очень редкий вид. Близ Лондоко адлюмию впервые собрал А. А. Бабурип (образцы в гербарии Дальневосточного научно-исследовательского института лесного хозяйства, г. Хабаровск).

Dontostemon micranthus С. А. М. (определил В. П. Бочанцев) — донтостемой мелкоцветковый. Собран (27.VII) на южном щебнистом склоне севернее г. Сковородина. Встречается также в Забайкалье.

Potentilla canescens Bess.— лапчатка сероватая. Собрана один раз (7.VIII) близ пос. Ясного Зейского района Амурской области у проселочной дороги. Растение явно заносное. Встречается также в Забайкалье и западнее.

Potentilla strigosa Pall.— лапчатка щетинистая. Собрана (29.VII) на каменистом склоне сопки у юго-восточной окраины пос. Большой Невер Сковородинского района Амурской области. Самые восточные местонахождения до сих пор были зарегистрированы в Забайкалье и Якутии.

Trifolium eximium Steph.— клевер превосходный. Собран на галечнике по правой стороне р. Зея в 7 км выше г. Зея (10.VIII) и по р. Гилюй (11—12.VIII). В 1963 г. собран П. Г. Горовым и Н. Н. Гурзенковым по р. Зее в 50 км севернее г. Зея. В гербарии БИН имеются еще более ранние сборы из этих же мест. Во «Флоре СССР» (т. XI, стр. 202—205) для Дальнего Востока не указан, но приведен для Забайкалья (по р. Витим), для Якутии (долина р. Калар).

Astragalus danicus Retz.— астрагал датский. Собран (23 и 24.VII) на лужайке в центре пос. Джалинда Сковородинского района; по-видимому, заносное. Для Дальнего Востока не указывался, но приводился для Читинской области. В гербарии БИН имеются сборы из Приморья (заносное на железной дороге) и из Охотии.

Impatiens parviflora DC.— недотрога мелкоцветковая. На Дальнем Востоке до сих пор не была найдена. Собрана (8.IX) в дендрарии г. Хабаровска как сорное растение, впервые обнаруженное там А. А. Бабури-

ным. Это среднеазиатское растение одичало в Европейской части СССР и в Западной Сибири, где быстро распространяется.

Viola irtutiana Turcz.—фиалка иркутская. Собрана вблизи г. Сквородина на кочках сырой лужайки (19.VII), в смешанном лесу (20.VII), а также в других местах на западе Амурской области, где она встречается часто. Во «Флоре СССР», несомненно по ошибке, указан весьма ограниченный ареал в Иркутской области. Кроме Амурской области была собрана (18.V 1956 г.) В. Н. Ворошиловым в окрестностях пос. Океанской близ Владивостока. Таким образом, отпадает предположение С. В. Юзепчука («Флора СССР», т. XV, стр. 416) о якобы имевшей место путанице этикеток на изданных экземплярах «Гербария Русской Флоры». Изданная за № 1210 в *V. irtutiana* (под названием *V. variegata* Fisch.) действительно могла быть собрана в окрестностях Владивостока.

Bupleurum sibiricum Vest.—володушка сибирская. Собрана (2.VIII) на сухой поляне в лесу близ пос. Лапри Желтулакского района. Встречается также в Забайкалье и в Якутии.

Carum carvi L.—тмин обыкновенный. Имеются две формы: европейская с чисто белыми цветками и кавказско-сибирская с б. м. розовыми цветками. Последняя была выделена в самостоятельный вид — *C. rossellum* Woron. В гербарии БИН имеются сборы заносных растений из Приморья и Камчатки, а в гербарии Дальневосточного филиала Академии наук СССР — из окрестностей Владивостока (19.VI 1959, собрано П. Г. Горовым). Все эти растения относятся к европейской форме. На опушке леса и у дорог близ г. Сквородина нами был собран (20.VII) тмин с розовыми цветками. По-видимому, в данном случае наблюдается расширение ареала сибирской розовоцветковой формы.

Cnidium dahuricum (Jacq.) Turcz.—жгун-корень даурский. Во «Флоре СССР» указывается для Забайкалья и Якутии. В 1961 г. П. Г. Горовой установил, что этот вид нередко встречается в Шкотовском и Хасанском районах Приморского края. В гербарии БИН он имеется из окрестностей г. Гродекова Приморского края, где был собран по железной дороге. Нами этот вид собран (21.VII) в окрестностях г. Сквородина на железнодорожной насыпи.

Phlojodicarpus komarovii Gorovoi — флойодикарпус Комарова. В Амурской области ранее был зарегистрирован только на хребте Тукурингра и в бассейне р. Тырмы. Нами собран (17.VIII) около с. Горного Шимановского района на скалах у берега р. Зеи. Встречается небольшими группами.

Cortusa amurensis Fedorov — кортуза амурская. Сведения об этом виде ограничиваются описанием типового и котипового экземпляров вида, собранных однажды в долине р. Гилюй в Зейском районе Амурской области. Нами этот вид найден (24. VIII) в окрестностях пос. Экичман Селемджинского района. Растет в большом количестве на правом берегу р. Селемджи на сырых скалах у подножия северного склона сопки.

Там же собраны экземпляры камнеломки, которая не поддалась определению. Этот вид — новый для науки и описание его будет дано в отдельной статье.

Eritrichium jacuticum Porov — эритрихиум якутский. До сих пор был встречен в Охотии, на нижнем Амуре и, кроме того, в Якутии. Нами собран (10. VIII) в окрестностях г. Зеи, на каменистом склоне правого берега р. Зеи выше «Зейских ворот». Новость для флоры Амурской области.

Lophanthus chinensis (Raf.) Benth.—лофантус китайский (определение А. И. Поярковой). Собран (22.VII) на железнодорожной насыпи близ г. Сквородина Амурской области. Растение заносное. Дико встречается в Забайкалье и Бурятии, а также в Монголии и Китае.

Dracosephalum thymiflorum L.— змееголовник тимьяноцветковый. Заносное растение; собрано (7.VIII) на сухом лугу близ пос. Ясный Зейского района. Восточнее оз. Байкал встречается очень редко.

Phlomis tuberosa L.— зопник клубненосный. В гербарии БИН имеются два образца с Дальнего Востока, собранных на железной дороге близ Губерова и на хребте Хехпир близ Хабаровска. Нами собран (21.VII) близ г. Сковородина на железнодорожной насыпи. Был встречен неоднократно, но всегда близ железной дороги.

Leonurus quinquelobatus Gilib.— пустырник пятилопастный. Растет как сорное на улицах пос. Елабуга в 85 км от Хабаровска вниз по течению р. Амур (сбор 9.IX). Восточнее Западной Сибири ранее не встречался.

Leonurus sibiricus L.— пустырник сибирский. Собран (22.VII) на железнодорожной насыпи близ г. Сковородина. Встречается также на Алтае и в Забайкалье, а кроме того, в Монголии.

Plantago indica L.— подорожник индийский. Собран (4.IX) близ пос. Переяславка Хабаровского края на железнодорожной насыпи. Явно заносное. Наиболее восточные местонахождения этого вида были известны с запада Западной Сибири.

Catranula glomerata L.— колокольчик скученный. По «Флоре СССР», этот вид распространен на восток до Даурии, замещаясь восточнее близким видом *C. cephalotes* Nakai. По нашим наблюдениям, вполне типичный *C. glomerata* L. растет также в Забайкалье и на западе Амурской области. В частности, нами он собран (24.VII) на травянистых склонах к р. Амур близ пос. Джалинда Сковородинского района.

Senecio asiaticus Schischk. et Serg.— крестовник азиатский. Восточнее Забайкалья ранее не встречался. Нами собран (10.VIII) на скале в лесу в окрестностях г. Зеи Амурской области, где был найден неоднократно.

Tragopogon orientalis L.— козлобородник восточный. Несомненно, заносное растение, собранное (29.VII) на железнодорожной насыпи близ пос. Большой Невер Сковородинского района. Самым восточным местонахождением (и то же в качестве заносного) считалось Прибайкалье. В гербарии БИН есть один образец (определенный как *T. pratensis* L.) из Приморья, собранный у железной дороги.

Crepis bungei Ldb.— скерда Бунге. Собрана (22.VII) в окрестностях г. Сковородина на лужайке близ железной дороги. Встречается также на Алтае, в Прибайкалье, Якутии и Забайкалье.

Дополнения

Potamogeton lucens L.— рдест блестящий. Восточнее Прибайкалья не встречался. В гербарии Благовещенского сельскохозяйственного института имеется образец, собранный 19.VII 1959 г. А. П. Тильба в оз. Белоберезовом Константиновского района Амурской области.

Fumaria officinalis L.— дымянка аптечная. Тоже из гербария Благовещенского сельскохозяйственного института. Образец собран 20.VI 1955 г. Н. Ф. Христофоровым в г. Благовещенске Амурской области. До сих пор восточнее Прибайкалья не встречалась.

Главный ботанический сад Академии наук СССР
г. Москва
Институт биологически активных веществ
Дальневосточного филиала
Сибирского отделения АН СССР
г. Владивосток

О СИСТЕМАТИЧЕСКОМ ПОЛОЖЕНИИ МАРАНТЫ МАКОЯ (*MARANTA MAKOYANA* AUCT. NON E. MORR.)

С. М. Разумовский

Маранта Макоя — выдающееся по декоративности, и, к сожалению, почти неизвестное у нас комнатное растение из сем. марантовых, впервые появилась в Европе в 1872 г. Бельгийская цветководческая фирма Жакоб-Макой получила ее от бразильского цветовода Э. Виттига, обнаружившего этот еще неизвестный науке вид во влажных тропических лесах восточной Бразилии (штаг Минас-Жераис). Льежский ботаник Е. Моррен (E. Morren. *Votice sur le Calathea makoyana*. — *La Belgique Horticole*, v. 22, 1872) в том же году описал это растение по нецветущим оранже-рейным экземплярам. Несмотря на отсутствие цветков и внешнее сходство с видами *Maranta*, он с уверенностью отнес его к роду *Calathea* (а не *Maranta*!), дав ему название *Calathea makoyana* E. Morr.

В том же 1872 г. возникла связанная с этим растением номенклатурная путаница, устранению которой и посвящена настоящая заметка. Еще до выхода в свет публикации Моррена английская фирма Вейч экспонировала полученное из Бельгии, еще не описанное растение на цветочной выставке, снабдив его условным названием «*Maranta olivaris*» (расположение и форма темных пятен на листьях отдаленно напоминает ветвь маслины с плодами). В следующем году появилось и другое «садовое» название «*Maranta макоуана*» (в честь фирмы Жакоб-Макой). Оба эти названия несколько раз употреблялись в садоводческих журналах конца прошлого века параллельно с научным названием *Calathea makoyana* E. Morr., а затем последнее было вообще забыто.

Этому невольно способствовал монограф семейства марантовых К. Н. Шуман (K. Schumann. *Marantaceae*. — *Engler's Pflanzenreich*, 11, 1912), который, справедливо поместив растение среди систематически неясных видов, тяготеющих к роду *Calathea*, по недосмотру приписал ему несуществующее название «*Maranta makoyana* E. Morr. (syn. *M. olivaris* hort.)» и узаконил тем ошибку садоводов. Под этим неверным названием растение и фигурирует до сих пор в литературе и в каталогах фирм.



Рис. 1. Цветущая *Calathea makoyana* в оранжерее Главного ботанического сада

По свидетельству Шумана, до 1912 г. растение не цвело в оранжереях, а насколько нам удалось установить, и в дальнейшем в литературе не появилось описаний или изображений его цветков. В 1963 г. Главный ботанический сад АН СССР приобрел в Голландии несколько экземпляров «маранты Макоя». В июле 1965 г. часть из них неожиданно зацвела (рис. 1), что и дало возможность уточнить систематическое положение вида.

Трехгнездная завязь (рис. 2), единственный внешний стаминодий, характерное строение прицветьев и спиральное расположение прицветников с несомненностью указывают на принадлежность растения к роду *Calathea*. Не подтвердился, однако, прогноз Моррена о родстве его с *C. lindeniana* и *C. veitchiana*, равно как и мнение Шумана о его близости к *C. varians*. В действительности *C. makoyana* принадлежит к подроду *Pseudophrynium*, серии *Nudiscapae*, а в пределах этой серии — к неоформленной номенклатурно малочисленной группе видов с линейными булавовидно утолщенными прицветничками. Из четырех приводимых Шуманом видов этой группы *C. makoyana* ближе всего стоит к *C. cataractarum* K. Schum., прекрасно отличаясь от нее, однако, замечательной раскраской листьев и другими признаками, указанными ниже.

Поскольку существующие ботанические диагнозы калатей Макоя (у Моррена и Шумана) основаны лишь на вегетативной сфере и, кроме того, отчасти неточны, мы предлагаем следующее более полное описание.

Calathea makoyana E. Morren in Belg. Hort. XXII (1872) 321

(sgen. *Pseudophrynium* Koernicke ser. *Nudiscapae* Peters.).

Planta acaulis rhizomate subterraneo folia solitaria raro geminata emittenti. Folia antitropa, petioli laminis aequilongi vel breviores fusco-pubescentes parte callosa supra tomentosa. Lamina elliptica vel oblonga breviter acuminata basi truncata glabra virescens vel albidula, margine supra viridis subtus rubro-violacea, utrinque venulis fenestratis maculisque alternantibus oblongis magnis ellipticisque parvis nervos laterales I. comitantibus supra atro-viridibus subtus rubro-violaceis ornata.

Spica ellipsoidea 2—2,5 cm longa pedunculo puberulo crasso ad 10 cm longo basi vagina folii circumdato sustenta. Bracteae 4—6 spiraliter dispositae subimbricatae, late ovatae 1—1,5 cm longae acutae, extus puberulae, inferae apice reflexae valde attenuatae.

Paria florum 3 vel ultra, bracteola solitaria lineari 1,4 cm longa dimidio supero incrassata sectione transversa triangulari flavida, dimidio infero supra subsulcata subtus carinata erassiuscula albidula, prophyllis mesophyllisque comitata.

Ovarium sulcatum glabrum. Sepala 1,1—1,2 cm longa dorso sparse villosula, albidula, extus dimidio supero virescentia, margine transparentia glabra. Corollae tubus sepala vix superans, lobi 1,1 cm longi albiduli. Staminodium exterius petalis aequilongus obovato-spathulatum apice vix emarginatum. Staminodium callosum 1,3 cm longum, cuspidatum, staminodium cucullatum 0,7 cm longum.

Calathea cataractarum K. Schum. sine dubio affinis est, sed valde differt foliis variegatis acuminatis acutis basi truncatis, petioli parte callosa valde pubescenti, pedunculi longiori et crasso et bracteis brevioribus puberulis.

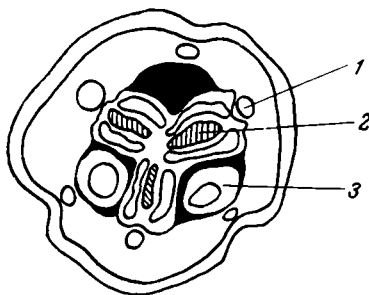


Рис. 2. Поперечный разрез завязи *Calathea makoyana* (×50)

1 — сосудистый пучок; 2 — септальная железа; 3 — семязпочка (одна из семязпочек удалена)

In *calidariis* Horti Bot. Principalis, Mosquae, VII—VIII. 1965 floruit.

Стебель подземный, листья одиночные или парные, антитропные. Черешок не длиннее пластинки, слегка буроопушенный, в верхней утолщенной части сверху войлочный. Пластика эллиптическая или продолговатая, коротко заостренная, с усеченным основанием, голая, зеленоватая или белая, сверху с темно-зеленым рисунком, образованным каймой, правильной частой сеткой жилок и чередующимися крупными продолговатыми

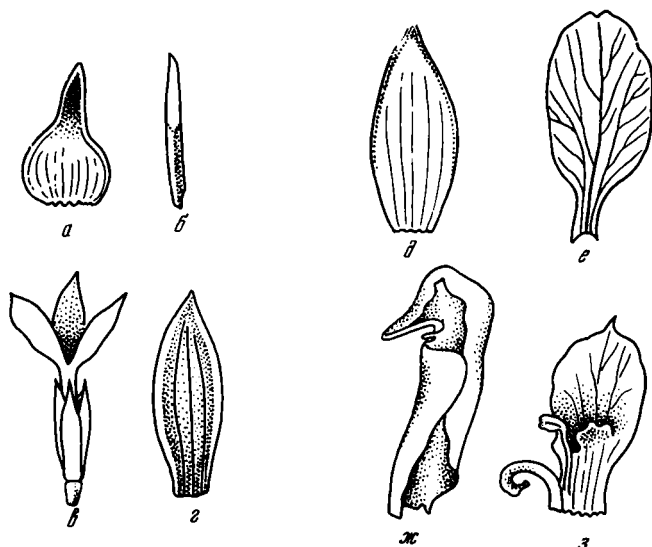


Рис. 3. Строение цветка *Calathea takoyana*

а — прицветник; б — прицветничек; в — околоцветник (андроцей и столбик удалены); г — чашелистик; д — лепесток; е — внешний стаминодий; ж — колпачковидный стаминодий; з — каллезный стаминодий со столбиком, рыльцем и тычинкой. Увеличение: а — в 2 раза, г — в 4 раза, ж — в 7 раз, з — в 3 раза

и мелкими эллиптическими пятнами, сопровождающими жилки второго порядка. Снизу тот же рисунок окрашен в красно-фиолетовый цвет.

«Колос» эллиптический, длиной 2—2,5 см, цветонос мелкопушистый, крепкий, длиной до 10 см, при основании заключен во влагалище листа. Прицветники в числе 4—6, спирально (почти черепитчато) расположенные, широко-яйцевидные, снаружи коротко пушистые, светло-зеленые, нижние с сильно вытянутой отогнутой верхушкой (рис. 3, а). Прицветнички одиночные, линейные, длиной 1—4 см, в верхней половине утолщенные, трехгранные, желтоватые, в нижней вдоль согнутые, беловатые (рис. 3, б).

Завязь голая бороздчатая. Чашелистики длиной 1,1—1,2 см, снаружи рассеянно волосистые, беловатые, кверху зеленоватые, с прозрачным краем (рис. 3, г). Трубка венчика чуть длиннее чашечки, доли его беловатые, по краю прозрачные (рис. 3, в, д). Внешний стаминодий на верхушке слегка выемчатый (рис. 3, е), каллезный стаминодий длиной 1,3 см (рис. 3, з), колпачковидный стаминодий длиной 0,7 см (рис. 3, ж).

От близкой *C. cataractarum* K. Schum. отличается кроме раскраски листьев формой верхушки и основания пластинки, а также опушением черешков и прицветников.

ГИСТОХИМИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ СЕМЯН И ПЫЛЬЦЫ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ *ERIGERON*

Х. Н. Касимова

Среди растений из семейства сложноцветных довольно широко распространен партеногенез, т. е. возникновение зародыша из неоплодотворенной яйцеклетки.

На основании сравнительного изучения половых и партеногенетических видов *Тагахасит* высказано предположение, что причина партеногенеза заключается не в особом физиологическом состоянии партеногенетической яйцеклетки, а в происходящем в процессе эволюции возрастании физиологической активности семязпочки, что приводит к значительному усилению притока в нее питательных веществ. В результате снимается необходимость в стимулирующем воздействии процесса оплодотворения, и яйцеклетка переходит к делению без участия спермия (Цингер, Поддубная-Арнольди, Петровская, Полунина, 1965).

Мы поставили перед собой задачу провести сравнительно-гистохимическое исследование процесса формирования семян полового и партеногенетического видов *Erigeron* (*E. coulteri* Porter и *E. speciosus* DC.) от стадии недифференцированного зародыша до зрелого семени. Параллельно была исследована пыльца обоих видов *Erigeron*, так как нарушения в формировании пыльцы, сопровождающие партеногенез, изучены недостаточно. Кроме того, был изучен ход прорастания семян трех половых видов *Erigeron* (*E. coulteri* Porter, *E. diacnesis* L., *E. aurantiacum* L.).

Формирование семян исследовали на разных стадиях путем приготовления срезов с последующей обработкой реактивами непосредственно на предметном стекле.

Гистохимические реакции, применявшиеся для изучения семян и пыльцы видов *Erigeron*

Определявшееся вещество	Реактивы и краски	Окраска продукта реакции	Литературный источник *
Пероксидаза	Гваякол и перекись водорода Бензидин и перекись водорода	Коричневая Синяя	Molisch, 1923
Цитохромоксидаза	Нади-реактив (α-нафтол и диметилпарафенилендиамин)	Синяя и фиолетовая	Глик, 1950
Полифенолоксидаза	Пирокатехин в растворе щавелевой кислоты и диметилпарафенилендиамина	Сине-черная или черно-фиолетовая	Бояркин, 1954
Сульфгидрильные соединения	Ацетат цинка и нитропруссид натрия	Розовая	Giroud et Buillard, 1935
Гетероауксин	Железоаммиачные квасцы в серной кислоте	Вишнево-красная	Реакция Сальковского в модификации Бояркина
Жиры	Судан III	Оранжевая	Джапаридзе, 1953
Аминокислоты	Нингидрин	Синяя	Molisch, 1923
Белки	Реакция Миллона	Красно-коричневая	Molisch, 1923

* Цит. по: В. А. Поддубная-Арнольди, Н. В. Цингер, Т. П. Петровская, Н. Н. Полунина, 1961. Гистохимическое исследование пыльцы и пыльников трубчатых цветков некоторых покрытосемянных растений. — Труды Гл. бот. сада, т. 8.

При изучении пыльцы зрелые пыльцевые зерна вытряхивали из пыльников на предметные стекла и действовали на них реактивами без какой-либо предварительной обработки.

Зрелые семена проращивали в чашках Петри. Срезы набухших и наклюнувшихся семян и проростки на более поздних стадиях развития также обрабатывали реактивами на предметном стекле.

Применяемые реакции (таблица) характеризуют процесс формирования и прорастания семян *Erigeron* со стороны активности их окислительных ферментов (пероксидазы, цитохромоксидазы и полифенолоксидазы), а также динамики и локализации в семенах физиологически активных веществ (сульфгидрильные соединения, гетероауксин) и некоторых питательных и конституционных соединений (жиры, аминокислоты, белки)¹. Те же реакции использованы и при исследовании пыльцы.

Проведенная работа показала, что реакции, характеризующие уровень жизнедеятельности семян, в особенности реакции на пероксидазу, цитохромоксидазу, сульфгидрильные соединения и гетероауксин, протекают более интенсивно в развивающихся семенах партеногенетического вида *Erigeron*. У полового вида все эти реакции выражены достаточно четко, но по своей интенсивности они заметно уступают реакциям, которые дают семена партеногенетического представителя *Erigeron*. Это подтверждает наблюдения над *Taгахасит* и позволяет считать, что более высокий уровень физиологических процессов у партеногенетических видов по сравнению с половыми является, по-видимому, общей закономерностью.

Из всех тканей семени наиболее активной жизнедеятельностью, судя по гистохимическим реакциям, отличается зародыш. Резкое физиологическое превосходство зародыша над эндоспермом приводит к почти полной резорбции последнего еще в процессе онтогенеза семени: на стадии, близкой к созреванию, эндосперм, поглощаемый активно растущим зародышем, почти полностью исчезает, а семядоли зародыша, обильно нагруженные запасными белками и жиром, заполняют фактически всю полость семени.

В процессе развития семени и перехода его к стадии зрелости интенсивность реакций на окислительные ферменты постепенно снижается (реакция на полифенолоксидазу на всех стадиях развития семян получается отрицательной). Одновременно снижается концентрация в тканях семени гетероауксина, сульфгидрильных соединений и аминокислот (рис. 1 и 2). Напротив, реакции на белки и жиры становятся в тканях зародыша все более интенсивными, что связано с отложениями этих веществ в запас.

Сравнительное исследование пыльцы дало результаты, обратные тем, которые были получены для развивающегося семени: в пыльце полового вида *E. coulteri* интенсивность реакций на физиологически активные вещества, ферменты и жир оказалась значительно выше, чем у партеногенетического *E. speciosus*. При этом общая картина физиологической активности пыльцевых зерен партеногенетического вида характеризуется большой пестротой (рис. 3). Одни пыльцевые зерна дают ясно выраженную, хотя и не особенно яркую реакцию, другие окрашиваются слабо, третьи совсем не окрашиваются. В пыльце нормального полового вида такие колебания если и наблюдаются, то в гораздо меньшей степени. Все эти данные указывают на глубокую физиологическую деградацию,

¹ На рисунках окраска, возникающая при проведении той или иной реакции, условно обозначена точками разной густоты в зависимости от большей или меньшей интенсивности реакции.

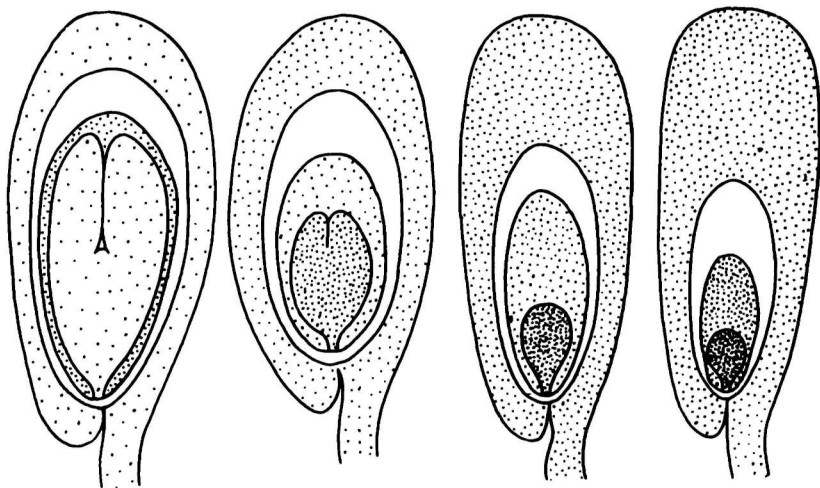


Рис. 1. Разные фазы развития семян *Erigeron coulteri*. Реакция на пероксидазу. В процессе развития семени (см. справа налево) интенсивность реакции постепенно снижается

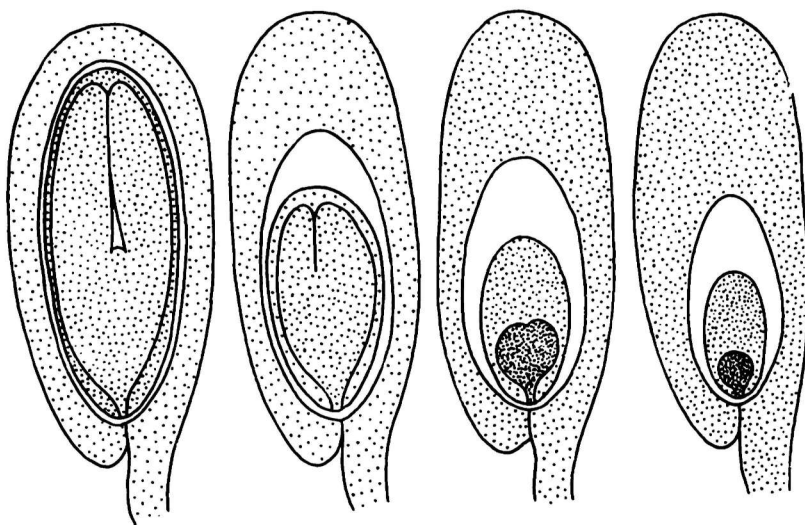


Рис. 2. Разные фазы развития семян (см. справа налево) *Erigeron speciosus*. Реакция на пероксидазу

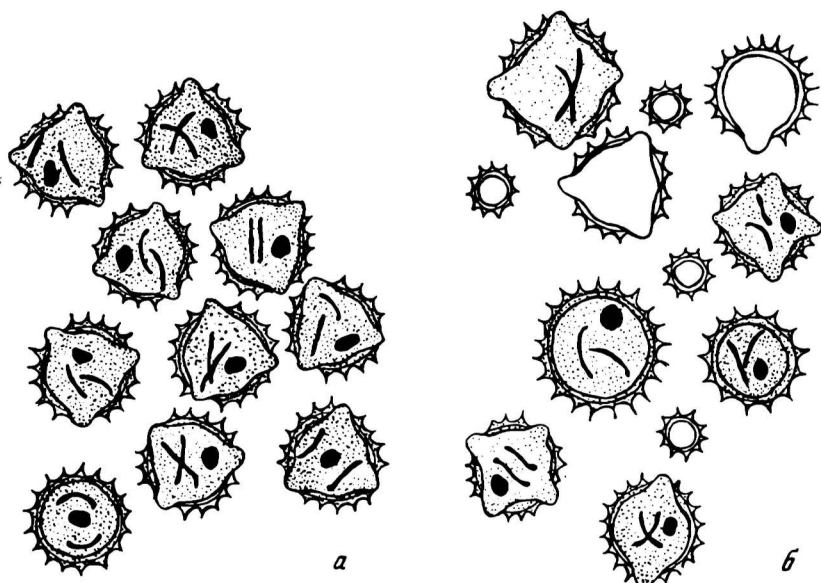


Рис. 3. Зрелая пыльца *Erigeron coulteri* (а) и *E. speciosus* (б). Реакция на пероксидазу

которой подвергается пыльца партеногенетических форм и которая лежит по существу в основе морфологической деградации пыльцы, многократно описывавшейся в литературе.

Изучение процесса прорастания семян показало, что с гистохимической точки зрения этот процесс протекает у всех трех представителей рода аналогично, причем наибольшая интенсивность всех реакций сосредоточена в кончике развивающегося корешка (рис. 4). Это объясняется тем, что в начале прорастания к активной жизни переходят в первую очередь корешок, а затем уже семядоля и другие органы зародыша (Цингер, 1958; Петровская, 1957).

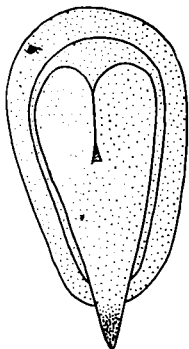


Рис. 4. Наклюнувшееся семя *Erigeron coulteri*. Реакция на пероксидазу. Повышенная интенсивность гистохимических реакций наблюдается в кончике корешка

Выводы

Гистохимическое изучение процесса формирования семян полового и партеногенетического видов *Erigeron* на разных стадиях развития и зрелой пыльцы этих видов показало, что развивающееся семя партеногенетического вида (*E. speciosus*) дает более интенсивные реакции на белок, а также окислительные ферменты и физиологически активные вещества, чем семя полового вида (*E. coulteri*). Пыльцевые зерна партеногенетического вида, в противоположность семенам, дают более слабые гистохимические реакции, чем пыльца полового вида, причем в разных пыльцевых зернах степень интенсивности этих реакций весьма различна.

Полученные результаты подтверждают литературные указания, согласно которым партеногенез связан с повышением физиологической деградации мужского гаметофита.

В процессе прорастания семян наиболее высокая физиологическая активность, судя по гистохимическим данным, сосредоточена в кончике корешка.

ЛИТЕРАТУРА

- Петровская-Баранова Т. П. 1957. К вопросу о прорастании семян женьшеня. — Бюлл. Гл. бот. сада, вып. 27.
- Поддубная-Арнольди В. А. 1964. Общая эмбриология покрытосеменных растений. М., изд-во «Наука».
- Цингер Н. В. 1958. Семя, его развитие и физиологические свойства. М., изд-во АН СССР.
- Цингер Н. В. 1961. К вопросу о биохимической эволюции пыльцы покрытосеменных растений. — Труды Гл. бот. сада, т. 8.
- Цингер Н. В., Поддубная-Арнольди В. А., Петровская Т. П., Полунина Н. Н. 1965. Сравнительно гистохимическое изучение половых и партеногенетических видов *Tagetes*. — Труды Моск. об-ва испыт. природы, т. 13.

ВЛИЯНИЕ ГИББЕРЕЛЛИНА НА АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ СТЕБЛЯ КОНОПЛИ

В. Н. Хрянин

В последнее время опубликован ряд работ о действии гиббереллина на коноплю (Чайлахян, Кочанков, Замота, 1960; Жуков, Чайлахян, Кочанков, Сажко, 1963; Закордонец, 1961; Жуков, Сажко, 1963; Якушкина, Чуйкова, 1963; Хрянин, 1964). Использование растворов гиббереллина оптимальной концентрации вызывает интенсивный рост стеблей. Однако применение растворов гиббереллина иногда настолько усиливает рост растений, что вызывает опасность полегания.

Ростовой эффект, проявляющийся под влиянием гиббереллина, по-видимому, связан как с увеличением размеров клеток, так и со стимуляцией клеточных делений.

Данных о влиянии гиббереллина на анатомическое строение стебля конопли недостаточно. Имеются указания, что под влиянием гиббереллина в нижней части стебля обнаруживается более сильное развитие ксилемы и полости стебля в ущерб флоэме; в средней части стебля сильно увеличивается полость стебля. Выше по стеблю наблюдается усиление развития лубяных волокон в ущерб ксилеме (Herich, 1963). Гиббереллин увеличивает число и длину лубяных волокон в стебле конопли, причем волокна увеличиваются в диаметре и сильнее лигнифицированы по сравнению с необработанными растениями (Atal, 1961). Имеются данные, что под действием гибберелловой кислоты в стебле конопли заметно увеличивается количество лубяных волокон (до 37% от контроля), длина элементарных лубяных волокон (до 29%), толщина стенок сосудов ксилемы (до 30%) (Калишевич, Порохневич, 1964). Однако в разбираемой работе тангентальный диаметр и толщина оболочек лубяных волокон у растений, обработанных гиббереллином, не отличались от контроля.

Мы поставили задачу выяснить характер анатомических изменений в стеблях конопли под влиянием гиббереллина. С практической точки зрения особенно важно было исследовать влияние гиббереллина на изменения в строении механических тканей и на длину волокна.

Полевой опыт был проведен в 1964 г. в хозяйстве Пензенского государственного совхоза-техникума в четырехкратной повторности на делянках размером 25 м². Растения конопли трехкратно опрыскивали гиббереллином в концентрации 25 мг/л; первый раз — в фазе четырех пар листьев, а затем через каждые 15 дней. Для анатомических исследований с каждого варианта было отобрано по 10 растений. Срезы стебля делали бритвой в середине междоузлия, обрабатывали флороглюцином с соляной кислотой и рассматривали под микроскопом. Анатомические элементы измеряли окулярмикрометром. Микрофотографии получены при 600-кратном увеличении.

Длину волокна определяли по методике, разработанной Научно-исследовательским институтом лубяных волокон. На каждом препарате делали по 50 измерений каждого исследуемого гистологического элемента, что давало по 500 измерений на один вариант. Полученные данные подвергали математической обработке.

При анатомическом исследовании растений¹, взятых до опрыскивания, было хорошо видно первичное строение стебля и начало перехода от первичного строения к вторичному. Стебель конопли имеет ясно выражен-

¹ Анатомическое исследование проводилось при участии студентки А. Чебураевой.

ное пучковое строение. В этот период исследования лубяные волокна находятся в стадии формирования. Толщина оболочки лубяных волокон составляла 0,004 мм, а в ряде случаев лубяные волокна даже трудно отличить от окружающей паренхимы (рис. 1).

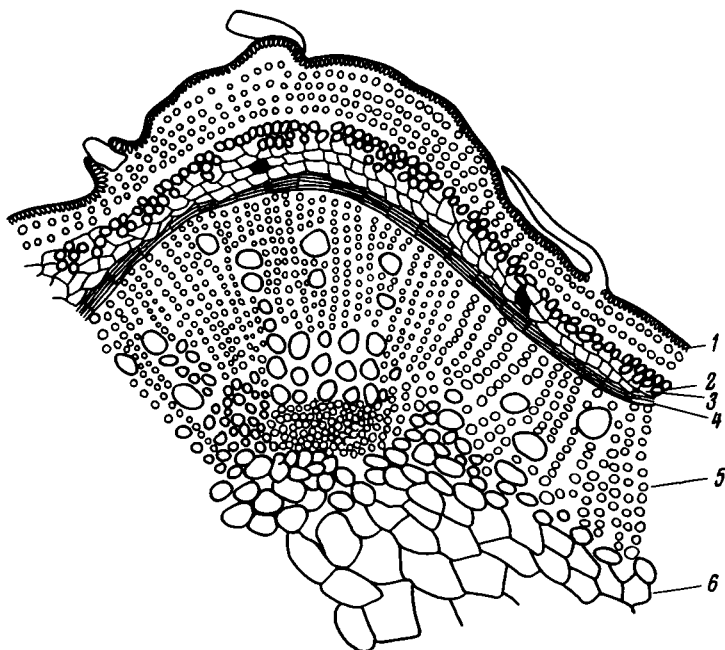


Рис. 1. Схема анатомического строения стебля конопля

1 — эпидермис; 2 — лубяные клетки; 3 — коровая паренхима; 4 — камбий;
5 — ксилема; 6 — сердцевина

Стебель растения, взятый через шесть дней после первого опрыскивания, сохраняет первичное строение и в общих чертах сходен со стеблем до обработки.

Сравнительные результаты измерений анатомических элементов до обработки и на шестой день после обработки гиббереллином приведены в табл. 1.

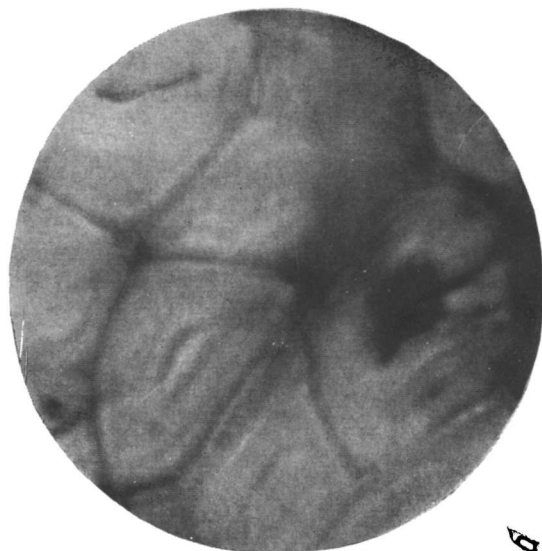
Таблица 1

Размеры анатомических элементов стебля конопля

Анатомические элементы	До обработки	На шестой день после обработки	
		контроль (H ₂ O)	гиббереллин
Тангентальный диаметр лубяных волокон, мм	$0,01 \pm 8 \cdot 10^{-7}$	$0,01 \pm 12 \cdot 10^{-8}$	$0,02 \pm 3 \cdot 10^{-8}$
Радиальный диаметр лубяных волокон, мм	$0,01 \pm 2 \cdot 10^{-8}$	$0,01 \pm 12 \cdot 10^{-8}$	$0,01 \pm 12 \cdot 10^{-7}$
Толщина оболочки лубяных волокон, мм	$0,004 \pm 14 \cdot 10^{-8}$	$0,004 \pm 13 \cdot 10^{-8}$	$0,005 \pm 17 \cdot 10^{-8}$
Число лубяных волокон на 0,01 мм ²	$30 \pm 0,245$	$28 \pm 0,194$	$23 \pm 0,158$
Диаметр сосудов ксилемы, мм	$0,01 \pm 7 \cdot 10^{-7}$	0,01	0,01



a



b

Рис. 2. Влияние гиббереллина на клетки лубяных волокон
(поперечный срез стебля конопля)

a — контроль; *b* — опыт

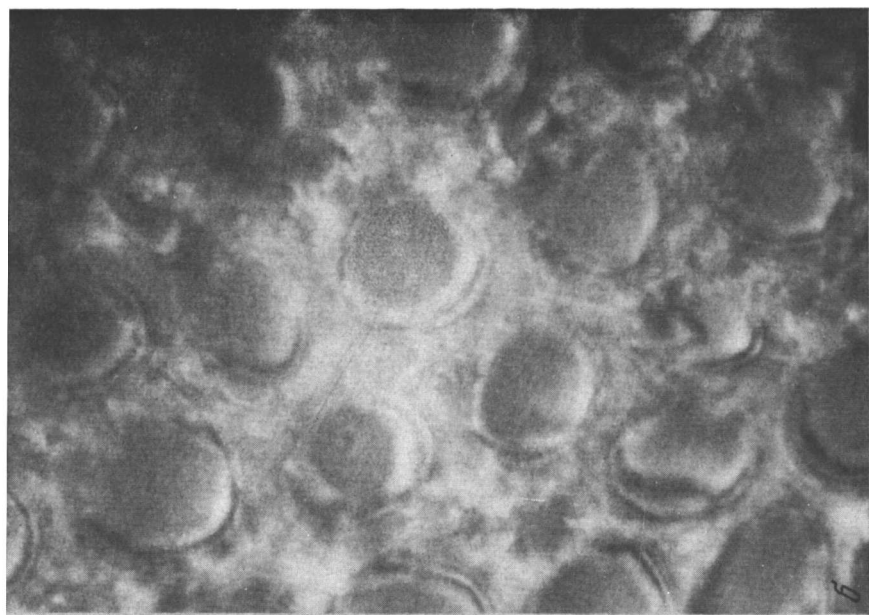
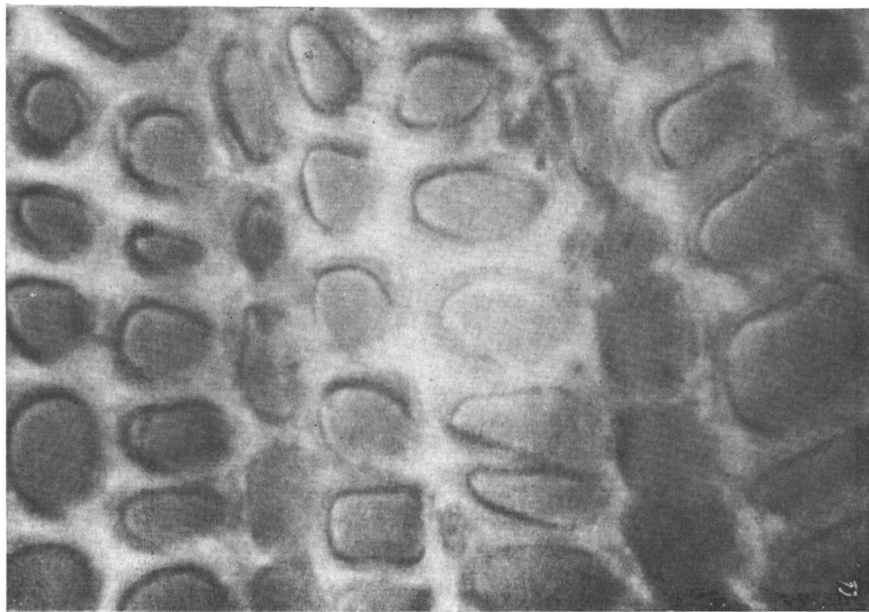


Рис. 3. Влияние гиббереллина на ширину сосудов ксилемы
(поперечный срез стебля конопля)

а — контроль; б — опыт

Таблица 2

Влияние гиббереллина на анатомическое строение стебля конопли

Анатомические элементы	Матерка		Поскось	
	контроль (H ₂ O)	гиббереллин	контроль (H ₂ O)	гиббереллин
Диаметр стебля, см	4	5,8	4,4	6,0
Тангентальный диаметр лубяных волокон, мм	$0,02 \pm 18 \cdot 10^{-6}$	$0,02 \pm 13 \cdot 10^{-7}$	$0,02 \pm 3 \cdot 10^{-6}$	$0,02 \pm 5 \cdot 10^{-6}$
Радиальный диаметр лубяных волокон, мм	$0,01 \pm 9 \cdot 10^{-7}$	$0,02 \pm 9 \cdot 10^{-7}$	$0,01 \pm 12 \cdot 10^{-7}$	$0,02 \pm 2 \cdot 10^{-6}$
Толщина оболочки лубяных волокон, мм	$0,006 \pm 18 \cdot 10^{-6}$	$0,008 \pm 9 \cdot 10^{-9}$	$0,006 \pm 3 \cdot 10^{-6}$	$0,007 \pm 15 \cdot 10^{-7}$
Число лубяных волокон на 0,01 мм ²	28 ± 172	20 ± 0,122	30 ± 0,277	22 ± 0,190
Длина волокна, мм	9,56 ± 0,23	12,60 ± 0,20	8,13 ± 0,28	11,60 ± 0,29
Диаметр сосудов ксилемы, мм	$0,01 \pm 18 \cdot 10^{-7}$	$0,02 \pm 4 \cdot 10^{-8}$	$0,01 \pm 13 \cdot 10^{-7}$	$0,02 \pm 12 \cdot 10^{-7}$
Крепость луба, КГС	33,0	38,3	33,3	45,6

Как видим, обработка гиббереллином уже на шестой день положительно сказалась на некоторых показателях. Под влиянием гиббереллина увеличился тангентальный диаметр и утолстились оболочки лубяных волокон. Одновременно отмечается некоторое уменьшение в поле зрения микроскопа числа лубяных волокон, что связано с увеличением их размеров.

Через два дня после третьей обработки (27.VII) были взяты отдельно пробы стеблей матерки и поскони. В этот срок были уже резко выражены вторичные изменения в анатомическом строении стебля. На срезах видны вторичные лубяные волокна, расположенные не сплошным кольцом, а отдельными группами. Вторичные лубяные волокна еще только начинали формироваться, и толщина их оболочки была небольшой (в производстве вторичные лубяные волокна не используются).

Первичные лубяные волокна хорошо развиты, слоистость стенок заметно выражена. Влияние обработки гиббереллином на анатомическое строение стеблей матерки и поскони показано в табл. 2 и на микрофотографиях (рис. 2, 3).

Из табл. 2 видно, что гиббереллин почти одинаково влияет на анатомические элементы стеблей матерки и поскони. Рост лубяных волокон в тангентальном направлении закончился 27.VII в обоих случаях, и влияние гиббереллина в этот период не проявилось. Это еще раз подтверждает вывод о том, что действие гиббереллина на растения проявляется в молодом возрасте. Под действием гиббереллина диаметр стебля увеличился на 36,3% по сравнению с контролем, радиальный диаметр лубяных волокон — вдвое, толщина оболочки лубяных волокон увеличилась на 33,2%, длина волокна возросла на 37% по сравнению с контролем. Увеличение длины волокна под влиянием гиббереллина приводит к увеличению выхода длинного волокна (Хрянин, 1965). Утолщение оболочек лубяных волокон под действием гиббереллина очень хорошо видно на микрофотографиях. Утолщение оболочек лубяных волокон под влиянием гиббереллина, несомненно, должно было привести к увеличению прочности волокна. Действительно, прочность волокна под действием гиббе-

реллина увеличилась на 16% у матерки и на 37% у поскони по сравнению с контролем.

Диаметр сосудов ксилемы под влиянием гиббереллина увеличивается в 2 раза по сравнению с контролем.

Выводы

Обработка растений конопли гиббереллином оказывает положительное влияние на гистологические элементы стебля конопли: диаметр лубяных волокон и сосудов ксилемы увеличивается в 2 раза, толщина оболочек лубяных волокон — до 33,2%, длина волокна возрастает до 37%.

Гиббереллин в примененной нами концентрации не вызывает нарушения механических тканей. Полегания конопли не наблюдалось, несмотря на то, что обработанные гиббереллином растения достигли высоты 267 см (в контроле — 108 см).

Использование гиббереллина в растениеводстве, в частности коноплеводстве, даст весьма благоприятные результаты.

ЛИТЕРАТУРА

- Жуков М. С., Сажко М. М. 1963. Значение гиббереллина в повышении урожая конопли. — Вісник Сільськогосподарської науки, т. 3.
- Жуков М. С., Чайлахян М. Х., Кочанков В. Г., Сажко М. М. 1963. Влияние гиббереллина на рост, урожай, технологические качества конопли. — В кн.: «Гиббереллины и их действие на растения». М., Изд-во АН СССР.
- Закордонец А. И. 1961. Действие гиббереллина на рост и урожай волокна конопли. — Изв. АН СССР, сер. биол., № 1.
- Калишевич С. В., Порохневич Н. В. 1964. Влияние гибберелловой кислоты на анатомическое строение стебля конопли. — Физиология растений, т. 11, № 2.
- Хрянин В. Н. 1964. Влияние внекорневых подкормок питательными веществами и регуляторами роста на изменение физиологических процессов, урожай и технологические качества конопли (*Cannabis sativa* L.). — Уч. зап. Моск. обл. пед. ин-та, ест.-географ. ф-т, т. 153.
- Хрянин В. Н. 1965. Влияние регуляторов роста на урожай и технологические качества конопли. — Лен и конопля, № 6.
- Чайлахян М. Х., Кочанков В. Г., Замота В. П. 1960. Влияние гиббереллина на рост и урожай конопли и табака. — Физиология растений, т. 7, № 3.
- Якушкина Н. И., Чуйкова Л. В. 1963. Влияние регуляторов роста на физиологические процессы у конопли. — Изв. Воронежск. отд. Всес. бот. об-ва.
- Atal C. K. 1961. Effect of gibberellin on the fiber of hemp. — Econ. Bot., v. 15.
- Herich R. 1963. Vplyv Kyselij giberelovej na rast a anatomicku stavbu stoniek konopi (*Cannabis sativa* L.). Pol'hospodárstvo, R. 8, č 3.

Московский областной педагогический институт
им. Н. К. Крупской

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЙ ВИДОВ POA и FESTUCA

Н. С. Шанская

В целях выявления ассортимента газонных трав для озеленения населенных пунктов в районах сухих степей и полупустынь Центрального Казахстана Карагандинский ботанический сад в 1963—1964 гг. провел испытание нескольких видов и образцов мятлика и овсяницы. В испытание были включены *Poa pratensis* L. (мятлик луговой) — три образца,

P. pumila Host (мятлик низкий), *Festuca rubra* L. (овсяница красная) — три образца, *F. crinum-ursi* Ramond и *F. ursina* Nyl.

Злаки выращивали отдельными кустами. Наблюдения проводили в 1963 и 1964 гг. за 8—10 кустами каждого образца.

Лето в 1963 г. было крайне засушливым, но с третьей декады августа до конца вегетационного периода удерживалась теплая влажная погода. Летом 1964 г. за вегетационный период выпало 221,3 мм осадков, распределены они были равномерно. Однако в течение всего вегетационного периода влажность почвы не была выше 35—40% от полной влагоемкости. Почва опытного участка супесчаная, бедная органическими веществами. Растения выращивали без полива.

Семена мятликов были посеяны в конце мая и в начале июня 1963 г., а всходы начали появляться 16—17 сентября (после дождей). 28 сентября у основной массы растений было по одному побегу с 3—4 листьями, высотой 2—3 см.

В 1964 г. отрастание всех образцов началось сразу же после схода снега. У мятлика лугового к 12 мая на одном растении насчитывалось в среднем следующее число побегов: у образца из природных условий Карагандинского ботанического сада (КБС) — 21, у образца из Главного ботанического сада (88 ГБС) — 24, у образца из Польши (Польский) — 14. Начало колошения отмечено 2 июня. Среднее число генеративных побегов на одно растение у отдельных образцов составляло: у КБС — 3—4, у 88 ГБС — 5—6, у Польского — 1.

В период с 2 по 16 июня, когда отмечался конец цветения, число вегетативных побегов в кустах увеличилось незначительно. В дальнейшем началось усиленное кущение, причем резко выделялся образец 88 ГБС, число побегов которого к концу вегетационного периода достигло в среднем 300 на одно растение (от 196 до 429). У образца Польского 29 сентября насчитывалось 93 побега на одно растение (от 50 до 136), а у образца КБС — 85 побегов.

В течение лета сокращения числа побегов не отмечалось, но в отдельные жаркие дни наблюдалось свертывание и увядание листьев.

Растения сильно различались по морфологическим признакам (табл. 1).

Таблица 1

Морфологические различия между образцами мятлика лугового в конце вегетации по средним показателям (1964 г.)

Показатель	КБС	88 ГБС	Польский	Показатель	КБС	88 ГБС	Польский
Высота основной массы травостоя, см .	22—23	18—20	22	Диаметр корневищ, мм	2—2,5	2	2—2,5
Диаметр побега, мм .	4	3	5	Длина корневищ, см	15—16	8—10	10—15
Ширина листа, мм .	4—5	3	5	Глубина проникновения корневой системы, см . . .	15—16	15—16	10—12
Диаметр куста, см .	15—16	7—8	10—12	Диаметр корневой системы, см . . .	30	23	25
Число корневищ на одно растение . . .	50	30—40	30—40				

Высота растений мятлика низкого — 5 см. В течение всего лета у растений непрерывно увеличивалось число побегов. Колошение отмечено 2 июня. У каждого растения было по три-пять генеративных побегов. Диаметр кустов в конце вегетационного периода составлял 8 см. Основная масса корней распространялась на 7—8 см в глубину и на 8 см в диаметре.

Семена овсяниц были высеяны 20 августа, а всходы начали появляться 10—16 сентября. К концу вегетационного периода растения имели по одному побегу с тремя-четырьмя листьями, высота растений составляла 2 см. У одного из образцов Главного ботанического сада было по два-три побега.

Образцы красной овсяницы также сильно различались между собой по энергии кущения. В середине мая в кустах насчитывалось в среднем: у образца из Польши (Польского) — 22 побега, у образца 116 из Главного ботанического сада — 25, у образца 41 — 28 побегов. Уже в начале вегетационного периода резко выделялся по энергии кущения образец 116, число побегов у которого резко и непрерывно увеличивалось. К концу вегетационного периода (9 октября) число побегов у растений этого образца колебалось от 240 до 550 (в среднем составляло 459), в кустах образца Польского — от 94 до 307 (в среднем 212 побегов), у образца 41 — от 203 до 655 (в среднем 462 побега).

Сокращения числа побегов в течение вегетационного периода не наблюдалось; в отдельные жаркие дни отмечалось свертывание и завядание листьев.

В конце вегетационного периода растения разных образцов овсяницы красной различались между собой по морфологическим признакам (табл. 2).

Таблица 2

Морфологические различия между образцами овсяницы красной в конце вегетации по средним показателям (1964)

Показатель	116 ГБС	41 ГБС	Поль-ский	Показатель	116 ГБС	41 ГБС	Поль-ский
Высота основной массы травостоя, см	22	12	22	Число корневищ на одно растение	30	—	20
Ширина листьев, мм	3	2,5 (свернутые)	3	Глубина проникновения корневой системы, см	16	17	15—16
Диаметр кустов, см	10—12	9	9	Диаметр корневой системы, см	18	13—14	18

Образцы *Festuca crinum-ursi* Ramond и *F. ursina* Nyl. не выколосились. Кущение происходило в течение всего вегетационного периода. 1 октября в кустах насчитывалось в среднем 150—180 побегов, причем у *F. ursina* большая часть кустов имела по 250—300 побегов (с колебаниями от 90 до 610), тогда как у *F. crinum-ursi* насчитывалось 100—150 побегов (с колебаниями от 69 до 625). Высота основной массы травостоя составляла у *F. crinum-ursi* 26 см, у *F. ursina* 21 см. Диаметр кустов у обоих видов равнялся 13 см; длина корневищ у *F. crinum-ursi* составляла 8—9 см, у *F. ursina* — 13 см. Основная масса корней имела 18—20 см в диаметре и проникала в глубину на 16—17 см.

Растения разных образцов мятлика и овсяницы сильно различаются между собой по энергии кущения и морфологическим признакам.

Из трех образцов мятлика лугового резко выделяется образец 88 ГБС, растения которого характеризуются меньшей высотой травостоя, более тонкими побегами, узкими листьями, имеют более тонкие и более короткие корневища, отличаются очень высокой энергией кущения, превосходящей ее у остальных образцов в 3—4 раза. Образец, взятый из природных условий Карагандинского ботанического сада, образует наибо-

лее крупные рыхлые кусты с большим числом корневищ. Диаметр его побегов в 2 раза больше, чем у образца 88 ГБС, листья значительно шире. Образец Польский отличается от предыдущего тем, что имеет более плотный куст, меньше корневищ, меньшую глубину распространения корней.

Из образцов красной овсяницы выделяется образец 116 ГБС; он имеет очень высокую энергию кущения, наибольший диаметр куста и значительное число корневищ. Образец 41 Главного ботанического сада характеризуется отсутствием корневищ, меньшей высотой травостоя, более тонкими свернутыми листьями.

Среди растений каждого образца встречаются более и менее крупные кусты, причем максимальное число побегов в кустах превышает минимальное: у мятлика лугового — в 2—4 раза, у красной овсяницы — в 2—3 раза, у *F. ursina* — в 6 раз, у *F. crinum-ursi* — в 9 раз.

Мятлики и овсяницы хорошо растут в Карагандинской области и при регулярных поливах в засушливые периоды могут быть использованы для создания газонов.

Карагандинский ботанический сад
Академии наук Казахской ССР

СО Д Е Р Ж А Н И Е

ИНТРОДУКЦИЯ И АККЛИМАТИЗАЦИЯ

Б. Н. Головкин. Об интродукции на север различных жизненных форм травянистых растений	3
Л. М. Зубарева, Б. В. Млокошвич. Перезимовка некоторых субтропических растений в Карабахской степи	7
А. Н. Глазурина. Засухоустойчивость интродуцированных декоративных деревьев и кустарников на Южном берегу Крыма	9
В. И. Некрасов, О. М. Князева. О плодоношении <i>Acanthopanax sessiliflorum</i> (Rupr. et Maxim.) Seem. в Москве.	15

ГЕНЕТИКА И СЕЛЕКЦИЯ

К. Ф. Костина. Селекция алычи	20
А. К. Пасенков. Об урожайности сортов-опылителей хурмы	23

ЗЕЛЕНОЕ СТРОИТЕЛЬСТВО

Н. М. Александрова, П. Д. Бузарин. Шиповники — декоративные и витаминноносные растения — на Полярном Севере	26
А. В. Попцов, Т. Г. Буч. О предпосевной подготовке семян шиповника обыкновенного — <i>Rosa canina</i> L.	30
Н. А. Горячкина. Укоренение полуодревесневших черенков роз в закрытом грунте	35

НАУЧНЫЕ СООБЩЕНИЯ

Е. В. Колобкова. К изучению белков в семенах растений порядка букоцветных	39
С. М. Соколова. Качество каталазы у пшениц в связи с морозостойкостью	45
Я. Г. Оголевец, В. С. Пономарева. Спектрофотометрическое определение фузариновой кислоты	50
М. Гейдан, А. Рипа. Количественное определение щелочных и дикарбоновых аминокислот методом ионофореза на бумаге	54
А. П. Хохряков. Филогенез и систематика рода подснежник (<i>Galanthus</i> L.)	58
М. Н. Талиева. К физиологии лука репчатого, пораженного ложной мучнистой росой	64
Г. Г. Фурст. Анатомо-гистохимические особенности видов и сортов лука, поражаемых и не поражаемых ложной мучнистой росой	72

ЗАЩИТА РАСТЕНИЙ

Е. П. Проценко, Б. А. Чельшжина. Случай завоза <i>Botrytis convoluta</i> с корневищами ирисов	80
Л. И. Васильева. О болезнях земляничника (<i>Arbutus</i> L.) в Крыму	83
М. С. Гершун, Н. Г. Ким. О борьбе с личинками городского усача	86

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

В. А. Тимпко. К биологии мятлика эльбрусского	89
В. Н. Ворошилов, П. Г. Горовой, Н. С. Павлова. К флоре бассейна реки Амур	92
С. М. Разумовский. О систематическом положении маранты Макоя (<i>Maranta takouana</i> auct. поп. Е. Morr.)	96
Х. Н. Касимова. Гистохимическое исследование семян и пыльцы некоторых видов <i>Erigeron</i>	99
В. Н. Хрянин. Влияние гиббереллина на анатомическое строение стебля конопля	103
Н. С. Шанская. Некоторые особенности развития растений видов <i>Poa</i> и <i>Festuca</i>	106

**Бюллетень Главного ботанического сада,
вып. 62**

*Утверждено к печати
Главным ботаническим садом
Академии наук СССР*

Редактор Ю. А. Пашковский
Технические редакторы Ф. М. Хенох, И. И. Дорохина

Сдано в набор 18/V 1966 г. Подписано к печати 15/VIII 1966 г.
Формат 70×108²/₁₆. Печ. л. 6,5+5 вкл. Усл. печ. л. 9,1+5 вкл.
Уч.-изд. л. 9,3. Тираж 1800 экз. Изд. № 1269. Тип. зак. 870. Т-09698
Цена 67 коп.

Издательство «Наука»
Москва, К-62, Подсосенский пер., 21

2-я типография издательства «Наука».
Москва, Г-99, Шубинский пер., 10

К СВЕДЕНИЮ АВТОРОВ «БЮЛЛЕТЕНЯ ГЛАВНОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА»

1. «Бюллетень Главного ботанического сада» в основном публикует статьи и сообщения по экспериментальным работам, выполненным по тематике, разрабатываемой ботаническими садами СССР.

2. Статьи и сообщения, направленные в «Бюллетень», должны быть изложены кратко. Объем каждой отдельной статьи не должен превышать 0,5 авторского листа (12 страниц машинописи, включая таблицы, список литературы и иллюстрации). Статьи большого объема, но не свыше 1 авторского листа (24 страницы машинописи) принимаются для рассмотрения только при условии предварительного согласия редакционной коллегии или по ее заказу.

3. Направляемая в «Бюллетень» статья должна быть утверждена и представлена к печати учреждением, в котором выполнена работа, и подписана автором статьи.

4. Рукопись должна быть представлена в двух экземплярах, переписана на пишущей машинке на одной стороне бумаги через два интервала и иметь с левой стороны листа поля шириной 4 см.

5. Список литературы составляется в порядке упоминания источника в тексте и помещается в конце статьи. Библиографическое описание упомянутых работ включает: 1) порядковый номер, 2) инициалы и фамилию автора, 3) год публикации, 4) заглавие статьи или книги, 5) название журнала, том, номер, выпуск и, при необходимости, страницу. Для книг, кроме того, указывается место издания и издательство, а для диссертаций — полное название, год и место (город) защиты. В тексте статьи ссылка на литературу обозначается порядковым номером списка в квадратных скобках; при ссылке на несколько источников, номера отделяются один от другого запятой.

6. Воспроизведение одних и тех же данных в графиках и таблицах не допускается. Каждая таблица должна иметь заголовок и номер. При составлении таблиц необходимо учитывать формат «Бюллетеня».

7. Иллюстрации (рисунки, графики и фотографии) объединяются общей нумерацией в «Описи рисунков», где помещаются краткие подписуточные подписи. В тексте обязательны ссылки на номера рисунков. Число иллюстраций должно быть минимальным.

8. Графики, чертежи и рисунки должны быть выполнены на плотной бумаге (миллиметровке, чертежной бумаге, ватмане) тушью и представлены в одном экземпляре. Фотографии представляются в двух экземплярах и должны быть выполнены на белой глянцевой бумаге. Графики и чертежи должны иметь буквенные или цифровые обозначения, поясненные в подписи. Подписи к рисункам даются в описи на отдельном листе. На фотографиях обозначения делаются на одном экземпляре карандашом. На обратной стороне каждой иллюстрации должны быть указаны карандашом только номер по описи, название статьи и фамилия автора.

9. Копия отредактированного экземпляра направляется автору для окончательной проверки и подписи в печать. Этот экземпляр заменяет корректуру и должен быть срочно возвращен в редакцию.

10. При направлении рукописи в редакцию обязательно указывается точный почтовый адрес и телефон (домашний и служебный), имя, отчество и фамилия автора.

11. Рукописи, представленные с нарушением настоящих правил, к рассмотрению не принимаются. Неопубликованные статьи в течение двух лет могут быть возвращены автору по его просьбе.

12. Рукописи направлять по адресу: Москва И-276. Ботаническая ул., 4. Главный ботанический сад. Редакция «Бюллетеня ГБС».

Пункт 5 вводится в действие, начиная с 64-го выпуска «Бюллетеня».