

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

**БЮЛЛЕТЕНЬ
ГЛАВНОГО
БОТАНИЧЕСКОГО
САДА**

Выпуск 106



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

1977

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

БЮЛЛЕТЕНЬ
ГЛАВНОГО
БОТАНИЧЕСКОГО
САДА

Выпуск 106



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

МОСКВА

1977

В выпуске опубликованы материалы об ареалах и фитоценотической приуроченности древесных растений на Курильских островах, перспективах озеленения Братска и интродукции лиан в Дагестане, кориандра — в Московской области, жетсуги — в ЦЧО. Предложена оригинальная методика изучения ритма развития оранжерейных растений и исследована жизнеспособность пыльцы хвойных. Описаны новые таксоны *Fegula* и *Saltha* в природе. Приводятся данные о морозоустойчивости побегов ореха грецкого, роз в условиях Среднего Урала, летнем покое растений в Крыму, биохимическом составе различных частей зерновки ржи и влиянии экзогенных регуляторов роста на метаболизм и развитие шалфея и левкоя. Обсуждаются некоторые вопросы эволюции жизненных форм растений, структурные особенности полиальтии прибрежной и изменчивость лапчатки в природе и культуре. На 20 сортах яблони в шпалерной культуре подтверждена зависимость урожайности деревьев от ориентации побегов. Сообщаются новые данные по эмбриологии лекарственных видов паслена, борца, нотолириона и кариологии березы. В заключении публикуются рецензии на книгу В. А. Поддубной-Арнольди «Цитозембриология покрытосеменных растений (основы и перспективы)» и книгу В. J. Neale «The Plant Hunters».

Выпуск рассчитан на работников ботанических садов, агрономов и любителей природы.

Редакционная коллегия:

Ответственный редактор академик Н. В. Цицин

Члены редколлегий: А. В. Благовещенский, В. Н. Былов, В. Ф. Верзилов, В. Н. Воршилов, И. А. Иванова, Г. Е. Капинос (отв. секретарь), З. Е. Кузьмин, П. И. Лапин (зам. отв. редактора), Л. И. Прилипко, Ю. В. Синадский, А. К. Скворцов

ИНТРОДУКЦИЯ И АККЛИМАТИЗАЦИЯ

ТИПЫ АРЕАЛОВ И ФИТОЦЕНОТИЧЕСКАЯ ПРИУРОЧЕННОСТЬ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ КУРИЛЬСКИХ ОСТРОВОВ И ИХ ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ ИНТРОДУКЦИИ

Л. С. Плотникова

Известно, что результаты интродукции во многом зависят от биологических особенностей растений, которые в свою очередь определяются многими факторами. Способность к адаптации в значительной степени связана с историческими условиями формирования вида, в том числе его ареалом и фитоценотической обстановкой. В данной статье рассматривается значение последних двух факторов в интродукции на примере 116 видов древесных растений Курильских островов, интродуцированных в Главном ботаническом саду АН СССР.

В качестве критерия положительной оценки результатов интродукции использован показатель высокой зимостойкости, а также способность растений цвести и плодоносить в новых условиях.

Большинство интродуцированных в ГБС видов (100) было получено в виде семян, саженцев и черенков из природных условий не только с Курильских островов, но и из других частей ареала (Сахалин, Приморье, Приамурье и т. д.).

Арборифлора Курильских островов своеобразна и богата. В ее составе насчитывается 168 видов древесных растений, относящихся к 89 родам, 39 семействам. Состав арборифлоры Курильских островов принимается нами по С. Я. Соколову и О. А. Связевой [1], объем некоторых видов и их ареал — по В. Н. Ворошилову [2] и Д. П. Воробьеву [3], видов рода *Salix* — по А. К. Скворцову [4], ареалы видов, заходящих в Японию, — по Ови [5] и Татеваки [6].

Интересно проследить связи арборифлоры Курильских островов и соседних территорий. Как и следовало ожидать, наибольшее число видов древесных растений, общих для Курильских островов и Сахалина, — 126, но лишь два вида (*Euonymus miniata* Tolm.¹ и *Malus sachalinensis* Juz.) встречаются только на Курилах и Сахалине, а остальные — и в других районах Дальнего Востока. Наиболее тесные связи отмечаются с южными районами Приморья: с Уссурийским районом (81 общий вид) и с Удским (80). Значительно меньше общих видов с Камчаткой (58), Охотией (53), Зейско-Бурейнским районом (49), что объясняется, с одной стороны, меньшим абсолютным числом видов в этих районах, с другой — большей удаленностью от Курильских островов. Из всех видов, встречающихся на Курилах, шесть [*Alnus kamtschatica* (Call.) Kom., *Betula avacensis* Kom., *Euonymus miniata*, *Malus sachalinensis*, *Rosa amblyotis* C. A. Mey., *Sasa depauperata* (Takeda) Nakai] не выходят за пределы Советского Союза. Из них два (как уже было сказано выше) — общие с Сахалином, два других

¹ Латинские названия растений приведены по [2, 7].

(*Alnus kamtschatica* и *Betula avaczensis*) — с Камчаткой, *Rosa amblyotis* распространена также в Приморье, а *Sasa depauperata* является единственным курильским эндемом среди древесных растений. Двадцать пять видов на территории Советского Союза нигде, кроме Курил, не встречаются: шесть из них имеют ареал также в материковой части Восточной Азии, а 19, кроме Курил, распространены только в Японии. Довольно значительны связи Курильской дендрофлоры с Северной Америкой — 29 общих видов.

Интересно отметить, что связь с американским континентом осуществляется только через арктические и в редких случаях — бореальные роды: *Andromeda*, *Phyllodoce*, *Arctous*, *Cassiope*, *Chamaedaphne*, *Empetrum*, *Harrimanella*, *Ledum*, *Linnaea*, *Oxycoccus*, *Loiseleuria*, *Myrica*, *Salix* и др., что лишний раз свидетельствует о значительных флористических связях Азии и Америки в период существования Берингии.

Все ареалы видов древесных растений Курильских островов можно отнести к пяти типам.

1. *Циркумполярный*. К этому типу относятся виды, ареал которых, помимо Курил, заходит в Европу, материковую часть Азии и в Северную Америку. Таких видов 13, или 8% от общего числа видов курильских древесных растений.

2. *Евразийский*. Ареалы видов распространены в Европе и на материковой части Азии. Представлен пятью видами, или 3%.

3. *Восточноазиатский*. Сюда отнесено 82 вида (или 42%), распространенных к востоку от Урала и занимающих территории Сибири, советского и зарубежного Дальнего Востока.

4. *Островной*. Включает виды, распространенные только на островах Тихого океана (Японские, Сахалин, Курильские и др.). К этому типу относятся 52 вида, или 29%.

5. *Дальневосточно-североамериканский*. Виды, распространенные также на Тихоокеанском побережье Северной Америки. Таких видов 16, или 11%.

Рассмотрим, насколько широко распространены в культуре растения Курильских островов и как это связано с их естественным ареалом. Обширный ареал вида в природе часто свидетельствует о широкой экологической амплитуде и большой пластичности вида, являющейся предпосылкой для его широкого введения в культуру. Данные о встречаемости вида в культуре заимствованы нами из литературных источников [8—12]. Из 13 циркумполярных видов известны в культуре 11 (84%), причем некоторые из них [*Rosa acicularis* Lindl., *Dasiphora fruticosa* (L.) Rydb.] встречаются очень широко, другие, более северные виды [*Andromeda polifolia* L., *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench, *Loiseleuria procumbens* (L.) Desv.], культивируются лишь в северных пунктах, преимущественно в европейской части СССР, а третьи — впервые введены в культуру или интродуцированы лишь в ГЭС (например, *Salix arctica* Pall.), а также местные виды *Oxycoccus quadripetalus* Gilib., *Vaccinium uliginosum* L., *V. vitis-idaea* L. Отсутствуют пока в культуре из видов с ареалом этого типа лишь полукустарник *Cornus suetica* L. и нустарничек *Pyrola secunda* L. Последний также является представителем местной флоры, поэтому правильно говорить не о его интродукции, а лишь о введении в культуру.

Из пяти евразийских видов интродуцировано четыре (80%); все они, кроме *Juniperus sibirica* Burgsd., встречаются в культуре очень широко на всей территории Советского Союза, особенно *Spiraea salicifolia* L., *S. media* Fr. Schmidt, *Salix caprea* L. Только *Oxycoccus microcarpus* Turcz., требующая специальных условий выращивания и не представляющая особого интереса для интродукции, в культуру не введена.

Из 82 видов с ареалом восточноазиатского типа интродуцировано 66 (82%). Некоторые из этих видов широко распространены (например, *Acer ukurunduense* Trautv. et Mey., *Actinidia kolomikta* (Maxim. et Rupr.) Maxim., *Betula ermanii* Cham., *Fraxinus mandschurica* Rupr., *Lespedeza bicolor* Turcz., *Lonicera chrysantha* Turcz., *L. edulis* Turcz. ex Freyn, *Rosa*

rugosa Thunb., *Sorbaria sorbifolia* (L.) A. Br., *Spiraea betulifolia* Pall., [*Viburnum sargentii* Koehne], другие, помимо Москвы, встречаются лишь в южных пунктах [*Cornus controversa* Hemsl., *Quercus dentata* Thunb., *Rhus orientalis* (Greene) Schneid., *Rh. trichocarpa* Miq.], третьи, кроме Москвы, известны лишь в Ленинграде [*Alnus kamtschatica* (Call.) Kom., *Atragene ochotensis* Pall., *Sorbus commixta* Hedl., *Viburnum wrightii* Miq.]. Только в Ленинграде интродуцировано десять видов: *Acer tschonoskii* Maxim., *Diapensia obovata* (Fr. Schmidt) Nakai, *Ilex rugosa* Fr. Schmidt, *Ledum macrophyllum* Tolm., *Populus davidiana* Dode, *Salix cardiophylla* Trautv. et Mey., *S. udensis* Trautv. et Mey., *Sieversia pentapetala* (L.) Greene, *Solanum megacarpum* (Maxim.) Koidz., *Vaccinium praestans* Lamb. Лишь один вид (*Bryanthus gmelinii* D. Don), известный в Ленинграде, в Москве отсутствует. Из 15 неинтродуцированных видов *Arctica nana* (Maxim.) Makino, *Chimaphila japonica* Miq., *Dryas tschonoskii* Juz., *Empetrum asiaticum* Nakai и *Rhododendron fauriei* Franch. очень трудно выращивать в культуре; *Fraxinus sieboldiana* Blume, *Rhododendron tschonoskii* Maxim., *Rubus mesogaeus* Focke ex Diels редко встречаются в природе, и поэтому трудно найти исходный материал; *Salix pseudopentandra* (Flod.) Flod. с трудом размножается, так как семена быстро теряют всхожесть, а черенки не укореняются.

Из 52 островных видов 33 (61%) интродуцированы в различных пунктах СССР, лишь четыре из них отсутствуют в ГЭС. Это — *Zelkova serrata* (Thunb.) Makino, распространенная на Черноморском побережье, и три вида, интродукция которых вполне реальна в средней полосе, но исходный материал пока не был получен [*Euonymus sachalinensis* (Fr. Schmidt) Maxim., *Lonicera sachalinensis* (Fr. Schmidt) Nakai, *Ribes latifolium* Jancz.]. Из 33 интродуцированных видов 11 имеются только в ГЭС (*Acer mayri* Schwer. ex Mayr, *Daphne jezoensis* Maxim., *Ligustrum tschonoskii* Decne, *Morus bombycis* Koidz., *Skimmia repens* Nakai и др.). Помимо *Tilia maximowicziana* Shiras., посевной и посадочный материал по этим видам получен непосредственно из природы. Ряд видов с островным ареалом растет, кроме ГЭС, лишь в Ленинграде.

Причины отсутствия в культуре остальных 19 видов этого ареала, очевидно, различны. Можно полагать, что такие виды, как *Daphniphyllum humile* Maxim., *Ilex sugerokii* Maxim., *Populus sieboldii* Miq., *Syringa reticulata* (Blume) Hara, в пределах естественного ареала встречаются очень редко и получить исходный материал трудно. Другие виды [*Menziesia pentandra* Maxim., *Botryostegia bracteata* (Maxim.) Stapf, *Eubotryoides grayana* (Maxim.) Hara] нуждаются в специфических условиях выращивания.

Есть виды, систематическая принадлежность которых не всегда четко выражена. Например, трудно различить виды рода *Sasa*, произрастающие совместно. Из 16 видов с дальневосточно-североамериканским ареалом интродуцировано лишь семь (47%), четыре из них [*Betula exilis* Sukacz., *Ledum decumbens* (Ait.) Small, *Phyllodoce aleutica* (Spreng.) A. Heller, *Salix fuscescens* Anderss.] впервые интродуцированы в ГЭС, а три вида [*Harrimania stelleriana* (Pall.) Cov., *Myrica tomentosa* (DC.) Asch. et Graebn., *Rhododendron kamtschaticum* Pall.], помимо Москвы, представлены лишь в Ленинграде. Среди девяти видов, не введенных в культуру, основное место занимают кустарнички и низкие кустарники: *Arctous japonica* Nakai, *Cassiope lycopodioides* (Pall.) D. Don, *Empetrum sibiricum* V. Vassil., *Salix chamissonis* Anderss., *Vaccinium hirtum* Thunb., *V. ovalifolium* Smith. Интродуцировать их трудно вследствие приуроченности к стенотопным условиям среды. Преимущественно это растения моховых, лишайниковых и каменистых тундр, часто растущие на болстах и каменистых россыпях. Интродукция их возможна лишь при создании соответствующих специфических условий.

Анализ ареалов интродуцентов показал, что видов с широким и континентальным типом ареала (циркумполярным, евразийским, восточноази-

атским) интродуцировано сравнительно больше, чем видов с более узким и морским типом (дальневосточно-североамериканским, островным). Это объясняется не только трудностью приобретения исходного материала, но и меньшими приспособительными возможностями видов последних типов ареалов.

Рассмотрим, каковы особенности поведения видов с различными типами ареала при интродукции в Москве.

Таблица 1

Распределение интродуцированных видов (в %) по группам зимостойкости

Тип ареала	I	II	III	IV	V	VI
Циркумполярный	100	—	—	—	—	—
Евразийский	100	—	—	—	—	—
Восточноазиатский	65	24	2	1	—	8
Островной	59	22	4	4	4	7
Дальневосточно-североамериканский	75	25	—	—	—	—

Из табл. 1 видно, что циркумполярные и евразийские растения абсолютно зимостойки. Оценка зимостойкости проводилась по семибалльной шкале; растений, относящихся к VII группе, не оказалось. Почти то же самое можно сказать о дальневосточно-североамериканских видах, лишь у *Myrica tomentosa* и *Rhododendron kamtschaticum* незначительно повреждаются однолетние побеги. Такая высокая устойчивость определяется арктическим происхождением этих видов. Меньше абсолютно устойчивых видов с восточноазиатским ареалом, среди которых есть значительно и очень сильно обмерзающие растения главным образом маньчжурского происхождения (*Lespedeza*, *Rhus*, *Viburnum*, *Aralia*). Как и следовало ожидать, наиболее зимостойки виды арктических и бореальных родов: *Populus*, *Salix*, *Alnus*, *Betula*. Еще меньше (в процентном отношении) вполне устойчивых видов с островным ареалом. Это объясняется участием здесь родов субтропического происхождения: *Magnolia*, *Schizorhagma* и др. Виды родов *Abies*, *Picea*, *Spirea* из арктической и бореальной флоры проявляют высокую устойчивость. Необходимо отметить, что представители некоторых родов, центры происхождения и большая часть видов которых находятся в южной части умеренной или даже субтропической зон, тоже обладают высокой устойчивостью в Москве (*Ascer*, *Cercidiphyllum*, *Celastrus*, *Euonymus*, *Hydrangea* и др.), что, очевидно, объясняется их формированием в условиях значительной континентальности климата Восточной Азии.

Теперь рассмотрим, существует ли зависимость между развитием растений в условиях интродукции и типом ареала вида.

Из табл. 2 видим, что наибольший процент плодоносящих видов характерен для ареалов циркумполярного и евразийского типов. Из видов с циркумполярным ареалом не цветут только *Loiseleuria procumbens* и *Phyllodoce coerulea* (L.) Bab. Растения этих видов погибали в культуре на второй-третий год, скорее всего из-за неподходящих эдафических условий. В природе они растут в моховых, каменистых и лишайниковых тундрах и на гольцах. Среди евразийских видов цветет лишь *Juniperus sibirica*, причем в более молодом возрасте, чем в природе.

У видов с восточноазиатским ареалом отсутствие генеративной фазы (18 видов) обуславливается несколькими причинами. Растения ряда видов еще не достигли возраста плодоношения, главным образом, деревья: *Aralia elata* (Miq.) Seem., *Cornus controversa*, *Kalopanax septemlobium*

Таблица 2

Распределение интродуцированных видов древесных растений по группам развития (в % от общего числа)

Тип ареала	Плодоносят	Цветут	Не цветут
Циркумполярный	80	—	20
Евразийский	75	—	25
Восточноазиатский	66	8	26
Островной	48	4	48
Дальневосточно-североамериканский	25	25	50

(Thunb.) Koidz., *Larix kurilensis* Mayr, *Picea jezoensis* (Sieb. et Zucc.) Carr., *Quercus dentata* Thunb. У других видов с ареалом этого типа отсутствие генеративной фазы связано с недостаточной зимостойкостью растений (*Rhus orientalis*, *Rh. trichocarpa*, *Viburnum wrightii*). Некоторые виды интродуцируются в ГБС сравнительно недавно и установить причину отсутствия у них цветения пока не удалось. Кроме того, среди видов с этим типом ареала имеется пять видов, растения которых только цветут, но не плодоносят. У этих растений либо образуются только мужские цветки [*Chosenia arbutifolia* (Pall.) A. Skv., *Populus maximowiczii* A. Henry], либо образовавшиеся завязи осыпаются [*Phellodendron sachalinense* (Fr. Schmidt) Sarg.], либо плоды не успевают созреть [*Ampelopsis heterophylla* (Thunb.) Sieb. et Zucc.², *Ledum macrophyllum*]. В то же время надо отметить, что среди растений, имеющих восточноазиатский ареал, плодоносят не только представители арктических и бореальных (*Alnus*, *Betula*, *Populus*, *Salix*, *Sorbus*), но и многих японо-китайских родов (*Actinidia*, *Lespedeza*, *Maackia*, *Micromelaes*, *Schizandra*, *Weigela*).

Среди видов с островным ареалом не цветет почти половина, часть — из-за молодого возраста растений (виды родов *Abies*, *Padus*, *Quercus*), большинство — вследствие недостаточной зимостойкости (роды южного происхождения: *Magnolia*, *Morus*, *Sasa*, *Schizophragma*, *Skimmia*, *Vitis*). В то же время, помимо видов бореальных родов (*Picea*, *Ribes*), плодоносят некоторые экзотичные для умеренной зоны виды: *Cercidiphyllum japonicum* Sieb. et Zucc., *Daphne jezoensis*, *Hydrangea paniculata* Sieb., *Ligustrum tschonoskii*, *Tilia maximowicziana* и др. Цветет, но не плодоносит по неустановленной причине лишь *Ilex crenata* Thunb.

Из дальневосточно-североамериканских растений плодоносят лишь *Myrica tomentosa* и *Salix fuscescens*. У одного из двух цветущих, но не плодоносящих видов (*Ledum decumbens*) плоды не созревают, несмотря на раннее цветение (в мае-июне); у другого (*Rhododendron kamtschaticum*) — плоды не завязываются. Из трех нецветущих видов *Harrimanella stelleriana* и *Phyllodoce aleutica* погибают на второй-третий год.

Таким образом, два фактора, определяющие перспективность интродукции, тесно связаны между собой: зимостойкие виды, как правило, в новых условиях плодоносят. В то же время эти факторы существенно зависят от принадлежности видов к определенному типу ареала. Виды с континентальными типами ареала (евразийским, циркумполярным и отчасти восточноазиатским) более перспективны, чем виды с ареалом морского типа (дальневосточно-североамериканским, островным).

Кажущееся на первый взгляд несоответствие между хорошей зимостойкостью растений и дальневосточно-североамериканским типом ареала вида объясняется бореальным и даже арктическим происхождением большинства видов, составляющих этот тип.

² У растений этого вида зрелые плоды отмечены в ботаническом саду Московского фармацевтического института.

Рассмотрим, как влияет тип растительности на возможность интродукции видов. Все интродуцированные виды происходят из четырех растительных зон: зоны тундры, или альпийского горного пояса, зоны хвойных, смешанных и лиственных лесов. Кроме того, отдельно выделены типы местообитаний (речные долины, опушки и вырубки, морские побережья), в условиях которых распространение видов носит аazonальный характер. Поскольку многие виды нельзя строго приурочить только к одной зоне, это деление в какой-то мере условно.

Таблица 3

Распределение интродуцированных видов древесных растений (в %) из различных растительных группировок по группам зимостойкости

Зона растительности и тип местообитания	I	II	III	IV	V	VI
Тундры	85	10	—	—	5	—
Хвойные леса	91	9	—	—	—	—
Смешанные леса	50	32	5	3	—	10
Лиственные леса	58	17	9	8	8	—
Опушки и вырубки	67	33	—	—	—	—
Речные долины	82	6	6	—	—	6
Морские побережья	80	—	—	—	—	20

Из табл. 3 видно, что большее число абсолютно устойчивых и слегка повреждаемых видов свойственно тундрам и хвойным лесам, а также опушкам и вырубкам, наименьшее — зоне лиственных лесов. Почти такая же закономерность сохраняется при рассмотрении фактора генеративного развития (табл. 4).

Таблица 4

Распределение видов разных растительных группировок по группам генеративного развития (в %)

Зона растительности и тип местообитания	Плодоносят	Цветут	Не цветут
Тундры	50	10	40
Хвойные леса	45	10	45
Смешанные леса	60	5	35
Лиственные леса	42	—	58
Опушки и вырубки	90	—	10
Речные долины	82	12	6
Морские побережья	80	20	—

Наибольшее относительное число видов, вступивших в генеративную фазу развития (табл. 4), характерно для видов, распространенных на морских побережьях, речных долинах, опушках и вырубках, наименьшее — для зоны лиственных лесов. Причем если для видов зоны хвойных лесов отсутствие цветения и плодоношения объясняется главным образом молодостью интродуцированных растений, то на виды лиственных и отчасти смешанных лесов действует и фактор значительной повреждаемости растений зимой (*Rhus orientalis*, *Skimmia repens*, *Vitis coignetiae* Pull. ex Planch., *Viburnum wrightii*, *Acer japonicum* Thunb.).

Исходя из результатов интродукции, можно сделать вывод, что наиболее перспективны виды зон хвойных и смешанных лесов, — труднее интродуцируются виды зоны лиственных лесов.

Таблица 5

Таксономический состав природной и интродуцированной в ГВС дендрофлоры
Курильских островов

Семейство	Род	Число видов в при- роде	Число интроду- цирован- ных видов	Семейство	Род	Число видов в при- роде	Число интроду- цирован- ных видов
Aceraceae	Acer	4		Fagaceae	Quercus	2	2
Actinidiaceae	Actinidia	3	3	Lamiaceae	Thymus	1	—
Anacardiaceae	Rhus	2	2	Magnoliaceae	Magnolia	1	1
Aquifoliaceae	Ilex	3	2		Schizandra	1	1
Araliaceae	Aralia	1	1	Moraceae	Morus	1	1
	Kalopanax	1	1	Myricaceae	Myrica	1	1
Asclepiadaceae	Metaplexis	1	—	Oleaceae	Fraxinus	2	1
Betulaceae	Alnus	5	4		Ligustrum	1	1
	Betula	5	4		Syringa	1	—
Caprifoliaceae	Linnaea	1	—	Pinaceae	Abies	1	1
	Lonicera	5	4		Larix	1	1
	Sambucus	1	1		Picea	2	2
	Viburnum	3	3		Pinus	1	1
	Weigela	1	1	Poaceae	Sasa	5	2
Celastraceae	Celastrus	1	1	Pyrolaceae	Chimaphila	1	—
	Euonymus	7	3		Ramischia	1	—
Cercidiphyllaceae	Cercidiphyllum	1	1	Ranunculaceae	Atragene	1	1
Cornaceae	Cornus	3	1		Clematis	1	1
Cupressaceae	Juniperus	2	2	Rosaceae	Cerasus	2	1
Diapensiaceae	Diapensia	1	1		Crataegus	1	1
Elaeagnaceae	Elaeagnus	1	1		Dasiphora	1	1
Empetraceae	Empetrum	2	—		Dryas	1	—
Ericaceae	Andromeda	1	1		Malus	2	1
	Arctericia	1	—		Micromeleles	1	1
	Arctous	1	—		Padus	2	2
	Botryostegia	1	—		Rosa	3	3
	Bryanthus	1	—		Rubus	3	2
	Cassiope	1	—		Sieversia	1	1
	Chamaedaphne	1	1		Sorbaria	1	1
	Eubotryoides	1	—		Sorbus	2	2
	Gaultheria	1	—		Spiraea	6	5
	Harrimannella	1	1	Rutaceae	Phellodendron	1	1
	Ledum	2	2		Skimmia	1	1
	Loiseleuria	1	1	Salicaceae	Chosenia	1	1
	Menziesia	1	1		Populus	3	2
	Phyllodoce	2	2		Salix	13	5
	Rhododendron	4	2	Saxifragaceae	Hydrangea	2	2
Euphorbiaceae	Daphniphyllum	1	—		Ribes	2	1
Fabaceae	Lespedeza	1	1		Schizophragma	1	1
	Maackia	1	1	Solanaceae	Solanum	1	1
				Taxaceae	Taxus	1	1
				Thymelaeaceae	Daphne	1	1
				Tiliaceae	Tilia	1	1

Таблица 5 (окончание)

Семейство	Род	Число видов в природе	Число интродуцированных видов	Семейство	Род	Число видов в природе	Число интродуцированных видов
Ulmaceae	Ulmus	2	2	Vitaceae	Ampelopsis	1	1
	Zelcowa	1	—		Vitis	1	1
Vacciniaceae	Oxycoccus	2	1	Итого ³⁹ / ₃₄ *	⁸⁹ / ₇₀ *	168	116
	Vaccinium	5	3				

* В числителе — число семейств и родов, имеющихсся во флоре Курил, в знаменателе — число семейств и родов, представители которых интродуцированы в ГБС.

В таксономическом отношении в коллекции ГБС виды древесных растений Курильских островов представлены достаточно полно (табл. 5).

Так, из 39 семейств, содержащих виды древесных растений, 29 представлены всеми имеющимися родами, а 21 — и всеми видами. Отсутствуют представители некоторых родов из пяти семейств, а пять других семейств не представлены в коллекции ГБС совсем: Asclepiadaceae, Empetraceae, Euphorbiaceae, Labiatae, Pyrolaceae.

53 рода из 89 представлены всеми имеющимися видами, но 39 из них монотипные, 10 родов имеют по два вида, три рода (Actinidia, Viburnum, Rosa) — по три вида, род Acer — четыре вида. Совсем не представлено в коллекции 18 родов в связи с трудностью выращивания и специфическими требованиями растений видов этих родов (особенно на ранних этапах онтогенеза) главным образом к эдафическим факторам и влажности воздуха. Это такие роды семейства Ericaceae, как Arctous, Bryanthus, Cassiope, Eubotryoides, Menziesia и др. Они неоднократно, но пока безуспешно, испытывались в культуре.

Виды родов Daphniphyllum, Syringa, Zelcowa, а также *Ilex sugerokii*, *Populus sieboldii*, *Fraxinus sieboldiana*, *Rubus mesogaeus* ни разу не привлекались в коллекции, так как не предлагались обменными списками семян и не были найдены во время экспедиций в природе.

Таким образом, при интродукции древесных растений Курильских островов возникают трудности как с приобретением исходного материала, так и с выращиванием растений. Поэтому первоочередной задачей остается привлечение видов, еще не испытанных в интродукции, и разработка более совершенных приемов агротехники для трудно размножаемых и плохо растущих видов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Соколов С. Я., Сяезева О. А. География древесных растений СССР. М.—Л., «Наука», 1965.
2. Ворошилов В. Н. Флора советского Дальнего Востока. М., «Наука», 1966.
3. Воробьев Д. П. Дикорастущие деревья и кустарники Дальнего Востока. Л., «Наука», 1967.
4. Скорцов А. К. Ивы СССР. М., «Наука», 1968.
5. Ohwi J. Flora of Japan. Washington, 1965.
6. Tatewaki M. Geobotanical studies on the Kurile Islands.— Acta horti gotoburg. 21. Goteborg, 1957.
7. Деревья и кустарники СССР, тт. 1—6. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1949—1962.
8. Гурский А. В. Основные итоги интродукции древесных растений СССР. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1957.
9. Деревья и кустарники. (Голосеменные). Киев, «Наукова думка», 1971.
10. Деревья и кустарники. (Покрытосеменные). Киев, «Наукова думка», 1974.
11. Мисник Г. Е. Календарь цветения деревьев и кустарников. М., Изд-во Минкоммунхоз РСФСР, 1956.
12. Дендрология Узбекистана, тт. 1, 2, 4, 5. Ташкент, «Наука», 1965—1973.

Главный ботанический сад
Академии наук СССР

ПЕРСПЕКТИВЫ ОЗЕЛЕНЕНИЯ БРАТСКА

И. А. Давыденко, В. Б. Логгинов, А. А. Стреляев

Быстрый рост городов и промышленных комплексов в Восточной Сибири опережает создание на их территории зеленых насаждений, которые бы сочетали высокую декоративность, устойчивость к местным почвенно-климатическим условиям и антропогенным воздействиям.

В 1970—1975 гг. с целью разработки ассортимента древесных растений для защитной зоны вокруг одного из предприятий Братского промышленного района мы изучили состояние зеленых насаждений Братска и поселков: Чекановский, Падун, Гидростроитель, Энергетик, Осиновка и др., а также испытали здесь некоторые новые для Братска виды растений. Состояние отдельных древесных и кустарниковых пород оценивалось по интенсивности роста растений, их декоративности, жизненности, долговечности, устойчивости к неблагоприятным экологическим условиям и т. д.

Из местных таежных видов для озеленения рассматриваемого района часто используется лиственница сибирская (*Larix sibirica* Ledeb.). В городских условиях молодые растения сохраняют высокую декоративность и быстро растут, достигая к десятилетнему возрасту высоты 5—6 м. Однако лиственница успешно проиерастает лишь при сравнительно небольшой загрязненности воздуха.

Реже применяются для озеленения сосна обыкновенная (*Pinus silvestris* L.), ель сибирская (*Picea obovata* Ledeb.), пихта сибирская (*Abies sibirica* Ledeb.) и сосна кедровая сибирская (*Pinus sibirica* Du Tour), уступающие лиственнице по скорости роста и устойчивости.

В последние годы видовой состав древесных насаждений Братска и относящихся к нему поселков пополнился березой плакучей (*Betula pendula* Roth), березой пушистой (*Betula pubescens* Ehrh.), осинкой (*Populus tremula* L.), рябиной сибирской (*Sorbus sibirica* Hedl.), ольховником кустарниковым [*Alnaster fruticosa* (Rupr.) Ledeb.], ивой козьей (*Salix caprea* L.), боярышником кроваво-красным (*Crataegus sanguinea* Pall.), черемухой обыкновенной [*Padus racemosa* (Lam.) Gilib.], рододендроном даурским (*Rhododendron dahuricum* L.), бузиной сибирской (*Sambucus sibirica* Nakai), деревом сибирским (*Cornus alba* var. *sibirica* Lodd.), шиповником иглистым (*Rosa acicularis* Lindl.) и др.

Состояние обследованных нами особей перечисленных видов, произрастающих на скрыто-подзолистых почвах, более чем в 0,5—1,0 км от предприятий, в основном хорошее.

Однако в целом видовой состав местных древесных растений зеленых насаждений Братска ограничен и нуждается в расширении за счет интродукции экзотов.

Озеленительные организации Братска имеют положительный опыт выращивания инорайонных древесных и кустарниковых растений. Здесь с успехом используют в озеленении тополь сибирский бальзамический (*Populus sibirica* G. Kryl. et Grig.) [1], характеризующийся очень быстрым ростом. Высота 13-летних растений тополя сибирского здесь достигает 12 м при диаметре ствола 14 см. Годичный прирост верхушечных побегов после обрезки растений в восьмилетнем возрасте составляет 1—1,5 м. Преобладающее большинство деревьев имеют декоративную раскидистую крону и не повреждаются вредителями, болезнями или морозами.

Реже в насаждениях Братска и его поселков встречается тополь душистый (*Populus suaveolens* Fisch.). В городских условиях он менее декоративен и устойчив, чем тополь сибирский бальзамический. Вблизи промышленных предприятий тополь душистый растет слабо и формирует ажурную крону.

Довольно широко распространена яблоня сибирская (*Malus pallasiana* Juz.). Десятилетние растения достигают высоты 4,5 м, обильно цветут и плодоносят, устойчивы к местным условиям. В сомкнутых насаждениях яблоня формирует стройный ствол и высокую плотную крону. Ее целесообразно использовать в придорожных аллеях и на опушках полос, куртин или массивов.

Вяз мелколистный (*Ulmus pumila* L.) обладает довольно быстрым ростом. Отдельные деревья в восьмилетнем возрасте достигают высоты 5,1 м и обычно не имеют признаков повреждения морозами. Последнее наблюдается иногда лишь у растений, подвергавшихся стрижке.

Реже используется в Братске вяз гладкий (*Ulmus laevis* Pall.). Судя по удовлетворительному состоянию растений этого вида, он заслуживает дальнейшего испытания. Молодые растения клена ясенелистного (*Acer negundo* L.), единично встречающиеся в городских посадках, повреждаются морозами. Однако со временем их зимостойкость повышается, и 15-летние растения уже не подмерзают. Учитывая бедность ассортимента древесных и кустарниковых пород, пригодных для района Братска, целесообразно и далее использовать клен ясенелистный в озеленении.

Весьма редко встречается ясень зеленый (*Fraxinus viridis* Michx.). Состояние деревьев этого вида вполне удовлетворительное, что позволяет рекомендовать ясень для дальнейшего испытания.

Из кустарников в озеленении города и рабочих поселков повсеместно применяется карагана древовидная (*Caragana arborescens* Lam.). Растения высокоустойчивы к местным условиям и сохраняют зеленые листья и высокую декоративность до конца вегетационного периода. Сирень венгерская (*Syringa josikaea* Jacq.) в условиях Братска высокодекоративна (особенно во время цветения) и достаточно морозоустойчива. Не повреждаются морозом и перспективны для озеленения смородина золотистая (*Ribes aureum* Porsch.), облепиха крушинолистная (*Hippophaë rhamnoides* L.), пузыреплодник калинолистный [*Physocarpus opulifolius* (L.) Maxim.], спирея иволистная (*Spiraea salicifolia* L.), жимолость татарская (*Lonicera tatarica* L.), клен Гиннала (*Acer ginnala* Maxim.), а также растущие на приусадебных участках и в коллективных садах ранетка пурпурная [*Malus robusta* (Carr.) Rehd.] и ранет 'Добрыня', завезенные из Свердловска. Перечисленные виды заслуживают широкого применения в озеленении города Братска и его поселков. Вишня войлочная [*Cerasus tomentosa* (Thunb.) Wall.] и арония черноплодная [*Aronia melanocarpa* (Michx.) Elliot] обычно вымерзают до уровня снегового покрова и при отрастании образуют широкий куст.

Сопоставление состояния растений тополя сибирского, тополя душистого, вяза гладкого, сирени венгерской, сирени обыкновенной, пузыреплодника калинолистного, жимолости татарской, вяза мелколистного, клена Гиннала и смородины золотистой, произрастающих в районах Братска и Красноярска, показало их почти одинаковую зимостойкость. Основываясь на литературных данных и собственных наблюдениях, мы рекомендуем расширить видовой состав деревьев и кустарников, испытываемых при озеленении Братска и территорий некоторых промышленных предприятий, за счет применения видов, предлагаемых для Красноярска и районов с более суровыми климатическими условиями средней Сибири [2—4].

В 1974 г. мы заложили опытные посадки в непосредственной близости от промышленного объекта и на расстоянии 30 км от него (контроль). В опыте были использованы однолетние саженцы тополя ленинградского и тополя русского с обрезанными стволиками и зимние стеблевые черенки тополя невского из Новосибирска, а также однолетние сеянцы груши уссурийской и яблони сибирской из Красноярска и облепихи крушинолистной и кедра сибирского из Братска.

В год посадки опытные и контрольные растения имели хорошее состояние. Саженцы тополя ленинградского и тополя русского вблизи предприя-

тия по приросту побегов и олиствленности даже превосходили контрольные. Это следует отнести за счет влияния регулярного полива растений возле завода, что не всегда выдерживалось в контроле. После перезимовки вблизи предприятия сохранились лишь тополь и облепиха. Отдельные двухлетние растения тополя русского, ленинградского и невского вблизи предприятия достигли высоты 1,2—1,4 м, а контрольные растения — 1,2—1,8 м, облепихи соответственно 0,4—0,6 и 0,6—0,9 м. Листья облепихи в обоих случаях не повреждались. По нашему мнению, вблизи предприятий целесообразно высаживать облепиху и перечисленные виды тополей для дальнейшей селекции.

Принимая во внимание растущую необходимость озеленения объектов промышленного и гражданского строительства в Братском районе и других, экологически сходных местностях (например, в Усть-Илимске, некоторых районах по трассе БАМ), было бы целесообразно организовать в районе Братска семеноводство на селекционной основе. Возможны два направления этой работы: 1) создание семенных и прививочных плантаций наиболее устойчивых клонов абorigенных и экзотических растений, прошедших отбор в данных условиях; 2) выращивание гибридных сеянцев наиболее перспективных видов на провокационном фоне с последующим отбором.

ЛИТЕРАТУРА

1. Крылов Г. В. Леса Западной Сибири. М., Изд-во АН СССР, 1961.
2. Олисова О. П. Интродукция древесных пород в Красноярске. — В кн.: Озеленение городов Западной Сибири. Новосибирск, Изд-во СО АН СССР, 1960, с. 85.
3. Протопопова Е. Н. Новые древесные породы Сибири. Интродукция новых древесных пород на юге Красноярского края. М., «Наука», 1966.
4. Протопопова Е. Н. Рекомендации по озеленению городов и рабочих поселков Средней Сибири. Красноярск, «Наука», 1972.

Центральный республиканский
ботанический сад
Академии наук Украинской ССР
Киев

ЛИАНЫ ДАГЕСТАНА

П. Л. Львов

Вследствие разнообразия физико-географических условий Дагестана [1—3] здесь сформировалась богатая природная флора. Она состоит из многих полезных и интересных в научном отношении растений. Большую ценность для интродукции представляет природная дендрофлора. Одних только деревьев, кустарников и лиан насчитывается 287 видов, из которых 10 видов голосеменных и 277 — цветковых.

В Дагестане произрастает немало очень декоративных дикорастущих лиан, в культуре встречаются красивые интродуцированные лианы. Значение лиан в озеленении все больше возрастает. Однако дикорастущие и интродуцированные лианы все еще слабо используются для озеленения городов и селений республики. Выявление декоративных лиан и их широкое использование особенно важно для низменной части Дагестана, характеризующейся жарким и знойным летом.

В процессе изучения лесной растительности Дагестана мы выявили свыше 20 видов дикорастущих деревянистых и травянистых лиан. Из де-

ревянистых лиан здесь встречаются: *Hedera pastuchovii*¹, *Periploca graeca*, *Smilax excelsa*, *Vitis sylvestris*, *Lonicera caprifolium*, *Clematis vitalba*, *C. orientalis*, *Rubus sanguineus*, *R. caesius*, *Rosa tomentosa*, *Solanum persicum* (полукустарник). К наиболее обычным травянистым лианам следует отнести: *Humulus lupulus*, *Asparagus verticillatus*, *Calystegia sepium*, *Rubia iberica*, *Tamus communis*, *Bryonia alba*, *B. cretica* subsp. *dioica*, *Cynanchum acutum*, *Vincetoxicum scandens*.

Широко разводятся в Дагестане интродуцированные *Parthenocissus quinquefolia*, *Rosa multiflora*, *Ipomoea purpurea*. Реже встречаются *Campsis radicans*, *Lonicera henryi*, *Wistaria sinensis*, *Lycium barbatum*. Как известно, для ростовых побегов вьющихся растений характерны значительная протяженность зоны роста, большая длина междоузлий, очень быстрый и продолжительный рост [4]. По положению в системе жизненных форм лианы сходны со стелющимися растениями: они образуют своеобразный ряд, начинающийся древовидными формами и кончающийся травянистыми однолетниками. Рассматривая распределение лиан по вертикальному профилю, можно заметить, что большинство из них приурочено к лесам низменности и отчасти к нижнепредгорным районам южного Дагестана. Лишь немногие лианы заходят по долинам рек во внутригорный Дагестан: *Clematis orientalis*, *Rubia iberica*, *Rubus caesius*, *Solanum persicum*, *Bryonia alba*. Таким образом, распределение лиан на территории Дагестана связано с географией экологических факторов.

В пределах низменного Дагестана большинство видов лиан приурочено к лесам низовий Самура. Здесь лианы местами настолько сильно переплетают своими (нередко полными) стеблями деревья и кустарники, что делают лес непроходимым. По опушкам и на вырубках господствуют заросли из длинных шиповатых побегов *Smilax excelsa*, *Rubus sanguineus*, *R. caesius*.

В глубине тенистого леса стволы дуба или граба густо покрываются вечнозеленым *Hedera pastuchovii*, высоко взбираются по стволам и ветвям деревьев канатовидные стебли *Vitis sylvestris*, *Periploca graeca*, а также *Clematis orientalis*, *C. vitalba*. Реже встречаются *Lonicera caprifolium* с крупными розовыми цветками, *Humulus lupulus*, *Calystegia sepium* и еще реже *Rosa tomentosa*, *Rubia iberica*, *Solanum persicum*. Меньше лиан в лесах Терско-Сулакской низменности, где они приурочены к берегам рек и ручьев. В лесах этой низменности отсутствуют плющ Пастухова, ломонос виноградолистный, ежевика кровавая.

Интересно отметить, что до недавнего времени считалось, что сассапариль высокий и плющ Пастухова растут лишь в южном Дагестане, преимущественно в дельте Самура. Сассапариль обнаружен в Присулакских лесах, а плющ — в предгорьях северо-западного Дагестана, в Новолакском районе [5]. Это указывает на то, что в недалеком прошлом сассапариль высокий и плющ Пастухова были распространены на всем протяжении низменного и предгорного Дагестана. Ареалы этих лиан на низменности продолжают сокращаться. В то же время выявление новых районов произрастания плюща, сассапарили и других лиан очень важно для отбора наиболее засухоустойчивых и холодостойких форм и соответствующих популяций.

Лианы подразделяются на пять биологических групп: опирающиеся, корнелазящие, вьющиеся, растения-листолазы, усиковосные [4].

К первой группе обычно относят кустарники или многолетние травы с длинными расходящимися ветвями, лежащими на соседние растения, которые становятся их опорой. Некоторые из этих видов трудно отнести к лианам. В эту наиболее примитивную группу лиан Дагестана можно отнести некоторые виды ежевики и розы, дерезу, марену грузинскую, спаржу

¹ Названия растений даны по «Флоре СССР». М.—Л., Изд-во АН СССР, 1934—1964, и «Своду дополнений и изменений к «Флоре СССР» (тт. I—XXX) С. К. Черепанова. Л., «Наука», 1973.

мутовчатую. К корнелазящим лианам, прикрепляющимся к стволам с помощью придаточных корней, относится плющ. Наиболее распространенная группа — вьющиеся лианы (с вьющимися стеблями) — представлена *Periploca graeca*, *Lonicera caprifolium*, *L. henryi*, *Solanum persicum*, *Humulus lupulus*, *Tamus communis*, *Wistaria sinensis*, *Calystegia sepium*, *Ipomoea purpurea*, *Cynanchum acutum*. К лианам-листолазам, взбирающимся на опоры при помощи листовых черешков, принадлежат ломонос восточный и ломонос виноградолистный. Усиконосные лианы, использующие для этой цели усики, являются наиболее совершенной группой среди всех лазящих растений. Их очень тонкие и быстрорастущие побеги быстро и надежно закрепляются на подпорках. Из дагестанских лиан этой группы можно назвать: сассапариль высокий, виноград лесной, виноград культурный, виноград девичий, переступень.

В зеленых насаждениях городов и селений Дагестана даже в жаркой и знойной низменной части лианы используются слабо и ассортимент их ограничен. С незапамятных времен в Дагестане возделывается виноград культурный (*Vitis vinifera*), который на виму укрывают повсеместно, за исключением южного Дагестана. В высокогорных районах плоды и стебли винограда не вызревают. В Махачкале вегетация винограда начинается в апреле, цветение — в июле, листопад заканчивается в ноябре. Применяется для озеленения дворов, балконов, веранд, беседок и др.

Изредка разводится в низменном и предгорном Дагестане виноград лесной — *Vitis sylvestris*. Эта реликтовая лиана характерна для дубово-грабовых и ольховых лесов, низменности, особенно распространена она в низовьях Самура. По долинам рек заходит в предгорный, реже во внутриворонный Дагестан. Обладает высокой холодо- и засухоустойчивостью. Устойчив к грибным заболеваниям, к филлоксере и представляет большой интерес с точки зрения выяснения происхождения культурных сортов и в качестве исходного материала для селекции [6]. Из интродуцированных лиан в Дагестане широко распространен виноград девичий — *Parthenocissus quinquefolia*. В Дербенте, Избербаше, Махачкале за вегетационный период он имеет два-три периода роста, цветет и плодоносит также два-три раза. Начинает вегетировать в апреле, цветет в июне, июле и августе, листья опадают в конце октября — ноябре [7]. Перспективен для вертикального озеленения.

Весьма перспективен для южного низменного и предгорного Дагестана вечнозеленый кустарниковый плющ Пастухова — *Hedera pastuchovii*. Это реликтовое растение растет в дубово-грабовых лесах на юге низменности (особенно в дельте Самура и в предгорьях) и высоко взбирается на деревья или стелется по земле в тени под деревьями. Как отмечалось ранее, плющ Пастухова выявлен и в Новолакском районе на небольшой площади, где его побеги не поднимаются на деревья. Плющ культивируется в Махачкале, вегетирует с апреля по декабрь, имеет вынужденный зимний покой. Заслуживает более широкого использования в садах и парках южного Дагестана.

Перспективен для использования вьющийся кустарник обвойник греческий (*Periploca graeca*). Эта реликтовая лиана с красивыми темно-зелеными листьями растет по берегам ручьев и рек, во влажных лесах низменного Дагестана. Вегетация начинается во второй половине апреля, цветение в июне, опадание листьев — в декабре. В Дагестане пока не культивируется.

К вьющимся кустарниковым лианам относится и жимолость каприфоль (*Lonicera caprifolium*), с очень крупными красивыми цветками. Она встречается в лесах низменного и предгорного Дагестана. Культивируется в Махачкале, где вегетирует с конца марта по ноябрь, а цветет в мае — июне. Заслуживает более широкого внедрения для вертикального озеленения.

В Махачкалу и Дербент интродуцирована полувечнозеленая весьма декоративная кустарниковая лиана — жимолость Генри (*Lonicera hen-*

ryi). Листья появляются в апреле, цветет в июне. Осенью возникают вторичные побеги с цветками. Зимой не подмерзает в Махачкале, в отдельные зимы морозы достигают -25° .

Для низовых лесов южного Дагестана характерна сассапариль — *Smilax excelsa*. Эта реликтовая лиана изредка встречается также в Присулакских лесах. Ее стебли достигают 20 м длины и покрыты твердыми шипами. Листья появляются в апреле, цветение наступает в конце мая. Плоды нередко сохраняются до лета следующего года. Изредка разводится в Махачкале, очень морозостойка. Эффектны ярко-красные плоды и красные весной и осенью листья сассапарили. Пригоден для пристенного озеленения беседок и трельяжей. Заслуживает более широкого использования при создании непроходимых живых изгородей.

Из лиан-листолазов в освещенных участках леса низменного и предгорного Дагестана встречается ломонос восточный — *Clematis orientalis*, достигающий 6 м длины. В Махачкале, где ломонос изредка разводится, его вегетация продолжается с апреля до конца ноября, цветение — в июне — июле, плоды созревают в октябре. Перспективен для вертикального озеленения в низменных и предгорных районах.

К этой же группе относится произрастающий в лесах приморского Дагестана лазящий кустарниковый ломонос виноградолистный — *Clematis vitalba*. Изредка разводится в южном Дагестане. Пригоден для оформления беседок, стен и других форм вертикального озеленения.

Что касается других видов лиан: *Rubus sanguineus*, *R. caesius*, *Solanum persicum*, *Humulus lupulus*, *Rubia iberica*, *Calystegia sepium*, *Cynanchum acutum*, то они встречаются как в естественных фитоценозах, так и в садах, парках и огородах. Из них более или менее часто культивируется только хмель. Из интродуцированных лиан, выращиваемых преимущественно в населенных пунктах равнинного Дагестана, кроме уже упомянутых винограда девичьего и жимолости Генри, можно назвать *Campsis radicans*, *Rosa multiflora*, *Wistaria sinensis*, *Ipomoea purpurea*. Роза многоцветковая хорошо переносит жару, морозы и сильные ветры, цветет ежегодно с конца мая до первых чисел июля и плодоносит. Рекомендуются для вертикального озеленения [7].

Кампсис (тектома укореняющаяся) изредка культивируется в Махачкале, Каспийске, Избербаше. Вегетирует с апреля, цветет с июня по август, плодоносит в ноябре. Дает самосев и очень быстро разрастается. Стебли зимой подмерзают, так как к зиме не успевают одревеснеть.

Глициния китайская — очень декоративная лазящая кустарниковая лиана с голубовато-фиолетовыми цветками, разводится в Махачкале. Достигает 3—4 м длины, цветет, однако в холодные зимы вся надземная часть отмерзает.

Ипомея пурпурная — однолетняя лиана с синими, фиолетовыми и красными цветками, широко применяется для озеленения балконов, беседок, разводится в парках и во дворах.

Таним образом, на территории Дагестана выявлено более 20 видов дикорастущих и около 10 видов интродуцированных лиан. Среди дикорастущих лиан есть реликты третичного периода — плещ Паеухова, сассапариль высокий, обвойник греческий и виноград лесной. Многие из этих лиан заслуживают более широкого применения в вертикальном озеленении городов и населенных пунктов, особенно в засушливой зоне низменного Дагестана.

ЛИТЕРАТУРА

1. Викторов А. Ф., Гиммельрейх В. А., Львов П. Л., Микучи И. Н., Эльдаров М. М. Дагестанская АССР. Махачкала. Дагучпедгиз, 1958.
2. Чиликина Л. Н., Шифферс Е. В. Карта растительности Дагестанской АССР (с объяснительным текстом). М.—Л., Изд-во АН СССР, 1962.
3. Львов П. Л. Леса Дагестана. Махачкала, Дагкнигоиздат, 1964.

4. Головач А. Г. Лианы, их биология и использование. Л., «Наука», 1973.
5. Львов П. Л., Соловьева П. П. К распространению *Hedera pastuchovii* Wogon. в Дагестане.— Научные докл. высшей школы. Сер. биол. науки, 1964, № 1, с. 109.
6. Пейтель М. Я. Сохранить дикорастущий виноград — реликтовое растение, памятник природы Дагестана.— В кн.: Третья Дагестанская научно-техническая конференция по охране природы. Махачкала, Дагкнигоиздат, 1974, с. 75.
7. Лепехина А. А. Определитель деревьев и кустарников Дагестана. Махачкала, Дагкнигоиздат, 1971.

Дагестанский государственный университет
Махачкала

ИНТРОДУКЦИЯ КОРИАНДРА В ГЛАВНОМ БОТАНИЧЕСКОМ САДУ АН СССР

Е. П. Воронина

Кориандр посевной (*Coriandrum sativum* L.) — одна из основных эфирномасличных культур в СССР. Им занято свыше 150 тыс га., т. е. 80% всей площади, отведенной под эфирносы [1]. Плоды кориандра и эфирное масло, получаемое из них, широко используются в парфюмерно-косметической, кондитерской, консервной, хлебопекарной промышленности, ликерно-водочном производстве и в медицине.

Кориандр — однолетнее травянистое растение из семейства зонтичных (Apiaceae). Географическим центром происхождения кориандра является Средиземноморская область. В СССР в одичавшем виде он встречается в Средней Азии, Закавказье, Крыму.

Эфирное масло кориандра использовалось с незапамятных времен. В Россию впервые кориандр был завезен с Востока в XVI в. и выращивался как пряное растение в огородах. Промышленное значение в нашей стране он получил во второй половине XIX в., когда было налажено производство эфирного масла [2].

В настоящее время кориандр культивируется во многих странах мира. В СССР кориандр выращивают в центрально-черноземных и юго-восточных областях РСФСР, на Северном Кавказе, на Украине и в Крыму.

Опыты по интродукции кориандра в Главном ботаническом саду АН СССР начаты в 1968 г. В настоящее время в коллекции имеются около 50 образцов кориандра, полученных из ботанических садов и научных учреждений нашей страны и из-за рубежа. В испытания были включены также сорта кориандра репродукции Всесоюзного научно-исследовательского института эфирномасличных культур (Крым): 'Алексеевский-247', 'Смена', 'Луч', 'Тминовидный', 'Ранний'.

В задачу исследования входило изучение ритма развития и биологических особенностей кориандра в условиях нечерноземной полосы европейской части СССР с целью обоснования возможности выращивания его в этой зоне, а также выделение в результате сравнительного изучения перспективных форм и сортов.

Качество сырья эфирномасличных культур и их территориальное размещение во многом зависят от почвенно-климатических условий. Климат Московской области характеризуется теплым летом, умеренно холодной зимой, устойчивым снежным покровом. Годовой приход солнечной суммарной радиации составляет 87 ккал/см². Область относится к зоне достаточного увлажнения, ее гидротермический коэффициент равен 1,3—1,4. Годовая сумма осадков в среднем 550—650 мм, две трети их выпадает в виде дождя, средняя многолетняя сумма осадков за период май — сентябрь составляет 377 мм. Сумма активных среднесуточных температур воздуха

за вегетационный период, по многолетним данным, равна 2301° , сумма эффективных температур ($> 5^{\circ}$) — 2273° , многолетняя среднесуточная температура воздуха (май — сентябрь) $10,7-17,8^{\circ}$ [3,4].

В Главном ботаническом саду кориандр выращивают на хорошо окультуренных дерновых, слабоподзолистых почвах, плодородных по запасу питательных веществ, которые характеризуются следующими показателями: рН 6,3—3,4; степень насыщенности осидваниями — 96,5%; P_2O_5 — 82,5—83,0 мг/100 г; K_2O — 22,4 мг/100 г; сумма обменных оснований — 46,1 мг-экв/100 г; гумус — 10,08%¹.

Испытано несколько сроков посева семян кориандра: весенний (первая — третья декады мая) и подзимний (первая декада октября). Продолжительность периода от посева до появления всходов в зависимости от метеорологических условий в среднем в условиях ГБС составляет 14 дней (от 7 до 20 дней). Сумма эффективных температур ($> 5^{\circ}$) ко времени появления всходов была в среднем равна 273° при среднесуточной температуре воздуха $8,2-13,2^{\circ}$.

Опыт показал, что лучшее время посева для Московской области, обеспечивающее оптимальные условия развития кориандра и массовое созревание плодов, — первая половина мая и первая декада октября.

Растения кориандра зацветают со второй-третьей декады июля, в среднем на 43-й день после появления всходов (от 39 до 58 дней). Сроки начала цветения по годам колеблются в пределах 32 дней. Продолжительность цветения 30—40 дней. Сумма эффективных температур в этот период составляет в среднем $1074,7^{\circ}$ при среднесуточной температуре воздуха $19,4^{\circ}$.

В период массового цветения растения кориандра достигают высоты от 70 до 120 см в зависимости от формы, сорта и погодных условий. Максимальная высота растений отмечена в наиболее влажные и прохладные годы.

Анализ ритма развития кориандра в условиях ГБС показал, что наиболее активный рост наблюдается в фазу стеблевания и бутонизации, максимальной высоты растения достигает к началу зацветания, в период цветения и созревания прироста практически не наблюдалось.

Плоды кориандра созревают в среднем на 40-й день после цветения: во вторую-третью декаду августа — первую декаду сентября. Во второй половине сентября созревает основная масса плодов. Установлено, что в условиях Московской области полный цикл развития кориандра в среднем завершается за 103 дня (от 85 до 117 дней) при сумме эффективных температур за этот период, равной $1636,4^{\circ}$, при среднесуточной температуре воздуха — $7,5-24,2^{\circ}$ и количестве осадков 335,1 мм за вегетационный период.

Средняя урожайность за время опытов у изученных образцов и сортов при весеннем посеве составила $221,7 \text{ г/м}^2$ (от 90 до 370 г/м^2) при содержании эфирного масла — 1,79% (от 0,98 до 2,49%) и 71,17% (от 65,20 до 74,08%) линалоола.

Подзимний посев семян кориандра (третья декада сентября — первая декада октября) показал, что всходы появляются во вторую декаду мая (12.V—18.V), на 9—12 дней раньше, чем при весеннем посеве. Зацветание кориандра проходило в среднем на 43-й день от всходов (третья декада июня — первая декада июля) с колебанием по годам около 19 дней. Созревание плодов кориандра начиналось в первой-второй декадах августа, в среднем на 43-й день после цветения, при весеннем посеве — во второй-третьей декадах августа — первой декаде сентября. В зависимости от метеорологических условий вегетационный период растений при подзимнем посеве завершался в среднем на 82-й день (при весеннем — на 103-й день). Урожай плодов при посеве под зиму составил в среднем $256,8 \text{ г/м}^2$ при содержании эфирного масла — 1,96%, линалоола — 72,35%.

¹ Анализы почвы проведены Л. И. Возна в агрохимической лаборатории ГБС.

Таблица 1

*Продолжительность периодов развития кориандра в зависимости от температурного режима и осадков (средние данные за 1971—1975 гг.)**

Средние календарные сроки периодов развития	Сорт	Продолжительность периода, дни	Среднесуточная температура периода, °C	Сумма эффективных температур (>5°) за период	Количество осадков за период, мм
Посев — всходы					
10.V—24.V	‘Луч’	15 **	13,42	298,3	52,4
		12—19	8,2—17,2	171,8—399,7	5,3—101,0
10.V—25.V	‘Смена’	15	13,42	298,3	52,4
		12—19	8,2—17,2	171,8—399,7	5,3—101,0
7.V—19.V	‘Ранний’	15	12,3	258,9	70,5
		11—19	8,2—15,6	171,8—344,0	42,0—101,0
Всходы — цветение					
24.V—12.VII	‘Луч’	48	17,0	882,5	117,9
		43—52	15,2—19,5	790,0—991,6	76,2—145,0
25.V—18.VII	‘Смена’	54	17,2	1024,1	136,2
		47—58	14,5—20,7	850,0—1130,6	76,6—198,0
19.V—10.VII	‘Ранний’	46	16,2	800,8	107,9
		43—49	14,5—17,2	654,0—880,0	94,9—115,9
Цветение — созревание плодов					
12.VII—24.VIII	‘Луч’	37	18,5	1393,4	119,9
		30—47	16,2—22,3	1256,0—1449,0	2,9—142,0
18.VII—29.VIII	‘Смена’	37	17,8	1451,1	102,8
		31—45	15,6—21,8	1256,0—1603,0	8,6—252,4
10.VII—20.VIII	‘Ранний’	41	17,5	1279	164,6
		36—51	17,0—18,1	1035,9—1427,0	137,0—211,0
Вегетационный период					
10.V—24.VIII	‘Луч’	100	16,6	1393,4	257,5
		85—111	14,5—18,4	1256,0—1449,0	113,6—342,5
10.V—29.VIII	‘Смена’	105	16,5	1451,1	269,6
		90—114	14,5—18,7	1256,0—1603,0	119,8—383,9
7.V—20.VIII	‘Ранний’	102	16,9	1402,2	308,2
		98—113	16,5—17,4	1374,6—1427,0	252,5—342,5

* Сведения о температуре и осадках приведены по данным метеостанции ВДНХ.

** В числителе — средние данные, в знаменателе — крайние показатели признака.

Таким образом, в условиях Московской области наряду с весенними посевами возможны посевы семян кориандра под зиму. Фенологические наблюдения показали, что почвенно-климатические условия Московской области обеспечивают нормальное развитие кориандра как при весеннем, так и при подзимнем посеве.

Сравнительное изучение сортов 'Луч', 'Смена', 'Ранний' в Главном ботаническом саду АН СССР позволило установить, что средняя продолжительность периода от посева семян до появления всходов составляет 15 дней (табл. 1). Время появления всходов при достаточной влажности в условиях Московской области определяется главным образом температурным фактором. Так, при среднесуточной температуре воздуха мая, равной 12,8° в 1971 г. и 12,4° в 1972 г., всходы сорта 'Луч' отмечены на 12-й день после посева, в 1974 г. при среднесуточной температуре воздуха 8,2° (что на 3,5° ниже средних многолетних данных) всходы появились лишь на 19-й день после посева. Наиболее раннее зацветание растений ко-

риандра в условиях ГБС отмечено у сорта 'Ранний' — на 46-й день после всходов и более позднее у сорта 'Смена' — на 54-й день. Цветение сортов кориандра, как правило, начинается со второй декады июля и продолжается в зависимости от метеорологических условий года, сорта и формы до второй-третьей декады августа. В период массового цветения высота растений сорта 'Луч' достигала 72—117 см, у сорта 'Смена' 80—120 см, у сорта 'Ранний' — 90—100 см. Растения форм 919 и 658 имели высоту 80—120 см и 80—110 см. Период от цветения до созревания плодов длится в среднем 38 дней. Созревание плодов кориандра начинается с третьей декады августа.

Анализ продуктивности сортов и форм кориандра по годам показывает зависимость урожая плодов, содержания эфирного масла и основного его компонента — линалоола — от метеорологических условий. Наиболее оптимальные метеорологические условия для развития кориандра отмечены в 1971 г. Полный цикл развития растений сорта 'Луч' пройден за 111 дней, а сорта 'Смена' — за 114 дней при сумме эффективных температур — 1430°, среднесуточной температуре воздуха — 14,86° и количестве осадков за вегетационный период — 283,3 мм. Урожай плодов сорта 'Луч' составил 242,2 г/м² при содержании эфирного масла — 2,31% на абсолютно сухое вещество и 74,08% линалоола; по сорту 'Смена' — соответственно 230,5 г/м², 2,19 и 72,95%.

В 1972 г., когда в июле—августе стояла необычно жаркая и сухая погода, период интенсивного плодообразования у кориандра, содержание эфирного масла и линалоола в плодах при достаточно высоком урожае было ниже, чем в 1971 и 1973 гг. Влажная и прохладная погода второй половины лета 1973 г. способствовала большему накоплению эфирного масла в плодах кориандра и лучшему его качеству в сравнении с 1972 г. (табл. 2).

Таблица 2

Содержание эфирного масла и линалоола в плодах кориандра *

Сорт, форма	Количество эфирного масла, % на абсолютно сухое вещество	Количество линалоола, %
'Луч'	2,01 **	71,27
	2,31	72,40
'Смена'	1,90	69,90
	2,20	71,05
Форма 685 (Швейцария)	0,87	68,55
	1,92	74,10
Форма 919 (Англия)	0,98	70,77
	1,86	73,50

* Содержание эфирного масла и линалоола в плодах кориандра репродукции ГБС АН СССР определено в лаборатории Всесоюзного научно-исследовательского института эфирномасличных культур (г. Симферополь).

* В числителе — данные 1972 г., в знаменателе — 1973 г.

Менее благоприятными для развития кориандра были погодные условия 1974 г. В период массового цветения (в июле) прошли ливневые дожди, которые резко снизили процент завязавшихся плодов. В период плодообразования и созревания кориандра количество осадков было ниже нормы: в августе на 32%, в сентябре на 73%, что неблагоприятно отразилось на содержании и особенно качестве эфирного масла. Урожайность сорта 'Луч' была 157,5 г/м² (в 1971 г. — 242,2 г/м²) при содержании эфирного масла — 2,18% (в 1971 г. — 2,31%) и линалоола — 67,50% (в 1971 г. — 74,08%); сорта 'Смена' — соответственно: 38,1 г/м² (в 1971 г. — 230,5 г/м²), 1,89 (в 1971 г. — 2,19%) и 66,23% (в 1971 г. — 72,95%).

Таблица 3

Продуктивность кориандра в условиях средней полосы европейской части СССР
в сравнении с районами промышленной культуры *

Сорт	Место выращивания	Продолжи- тельность вегетацион- ного периода, дни	Урожай, ц/га	Содержание эфирного масла, % на абсолютно сухое веществ- во	Содержание линалоола, %
'Луч'	ГБС АН СССР *	100 ** 85—111	21,9 10,6—36,9	2,20 2,18—2,31	71,31 67,50—74,08
'Луч'	Вознесенская *** опыт- ная станция (Красно- дарский край)	90 89—91	13,1 12,9—13,3	1,49 1,17—1,81	54,9 50,9—58,9
'Смена'	ГБС АН СССР *	105 90—114	16,3 3,8—29,3	2,04 1,89—2,20	70,34 67,47—72,95
'Смена'	Алексеевская *** опыт- ная станция (Белгород- ская обл.)	84 79—89	11,8 11,0—12,6	1,47 1,43—1,51	73,5 70,2—76,9

* Содержание эфирного масла и линалоола в образцах репродукции ГБС АН СССР определено в лаборатории ВНИИЭМК (г. Симферополь).

** В числителе — средние данные, в знаменателе — крайние показатели признака.

*** Средние за 1971—1972 гг., остальные данные 1971—1974 гг.

Как видно из приведенных данных, кориандр не требует для нормального развития высокой температуры. Важная роль в его развитии и продуктивности принадлежит обеспеченности растений влагой. Положительное влияние экологических факторов (более продолжительный день, обеспеченность влагой, пониженная инсоляция и невысокие температуры) на общее содержание эфирного масла и отдельные его компоненты у кориандра отмечалось ранее [5—7].

Об этом же свидетельствуют данные, полученные в районах промышленной культуры кориандра, характеризующихся высокими температурами и пониженной влажностью (табл. 3). Показатели урожайности, содержания эфирного масла и линалоола у сорта 'Луч', выращенного в условиях Московской области, превышают показатели, полученные для Краснодарского края. В Москве урожайность сорта 'Луч' в среднем за 1971—1974 гг. равна 21,9 ц/га, выход эфирного масла — 2,20% и линалоола — 71,31%, в условиях Краснодарского края — соответственно: 13,1 ц/га, 1,49 и 54,9%. Заслуживают внимания также показатели, полученные нами по этому сорту в 1970 г.: выход эфирного масла — 2,52%, линалоола — 78,95%. При парфюмерной оценке (по пятибалльной системе) эфирное масло сорта 'Луч' получило балл — 4,4, сорта 'Смена' — 4,1, сорта 'Ранний' — 3,6.

Представляет интерес также форма 685, урожай плодов которой составляет 255,2 г/м² при содержании эфирного масла — 1,07% и линалоола — 74,10%.

В связи с возросшими запросами промышленности к производству эфирного масла и плодов кориандра возникла необходимость выявления новых районов его выращивания. Испытание культуры кориандра в новых зонах нашей страны представляет научный и практический интерес. Опытные посевы кориандра в более северных районах нашей страны показали, что он дает высокий урожай плодов, хорошо вызревающих в этих условиях, и значительно больший выход лучшего по качеству масла, чем в южных районах [8—10].

ВЫВОДЫ

Почвенно-климатические условия Московской области благоприятны для выращивания кориандра, обеспечивают нормальный рост, развитие и достаточно высокую продуктивность растений.

В результате сравнительного изучения 50 образцов и пяти сортов кориандра по урожайности, содержанию эфирного масла и линалоола сорт 'Луч' выделен как перспективный для культуры в нечерноземной зоне европейской части СССР.

ЛИТЕРАТУРА

1. Караман М. М. Эффективность возделывания важнейших эфирномасличных культур в СССР.— Труды ВНИИЭМК, 1971, 4, вып. 1, с. 112.
2. Шульгин Г. Т. Эфиромасличные культуры. М., Сельхозгиз, 1963, с. 20.
3. Агроклиматический справочник по Московской области. М., Управление гидрометслужбы центральных областей, 1967.
4. Агроклиматический справочник по наблюдениям агрометеорологической станции. Москва ВДНХ. М., Управление гидрометслужбы центральных областей, 1960.
5. Горяинов М. Н. Влияние экологических факторов на накопление и качество эфирного масла у кориандра.— В кн.: Краткий отчет о научно-исследовательской работе за 1954 г. Труды ВНИИЭМК, Краснодар, 1955, с. 158.
6. Рожинская Е. Д. Тмин обыкновенный и кориандр посевной, их эфиромасличность и перспективы выращивания в Литве.— Автореф. канд. дис. Вильнюс, 1967.
7. Шарапов Н. И. Климат, продуктивность растений и качество эфирных масел. Л., «Наука», 1969.
8. Тюрина Е. В. Кориандр в условиях Новосибирской области.— Труды ВНИИЭМК, 1971, 4, вып. 1, с. 24.
9. Шарыгина И. С. Кориандр — важнейшая эфиромасличная культура и возможности ее выращивания в Вологодской области. Вологодский гос. пед. ин-т, 1972.
10. Воронина Е. П. Интродукция эфирномасличных растений в условиях Главного ботанического сада АН СССР.— В кн.: Полезные растения Прибалтийских республик и Белоруссии. Вильнюс, Изд-во АН Литовской ССР, 1973, с. 193.

Главный ботанический сад
Академии наук СССР

ЛЖЕТСУГА МЕНЗИЕЗА В ЦЕНТРАЛЬНО-ЧЕРНОЗЕМНЫХ ОБЛАСТЯХ РСФСР

Е. М. Дудецкая, А. В. Лукин

Лжетсуга Мензиеза [*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franko] характеризуется быстрым ростом и ценной древесиной, образует высокопродуктивные насаждения и отличается устойчивостью к воздействию неблагоприятных факторов внешней среды. В условиях европейской части СССР она представляет большой интерес для введения в лесные культуры, защитные полосы и декоративные насаждения. На перспективность лжетсуги в СССР указывали многие авторы ([1—7] и др.).

На территории центрально-черноземных областей РСФСР (ЦЧО) лжетсугу начали разводить почти 100 лет назад [8]. В Урусовском парке Липецкой области в настоящее время сохранилось почти столетнее дерево лжетсуги высотой 27 м, диаметром ствола 54 см. В коллекциях и культурах Лесостепной опытно-селекционной станции лжетсуга испытывается в течение 40—50 лет [2, 4, 5].

Несмотря на это, лжетсуга до сих пор не получила сколько-нибудь широкого распространения в лесном хозяйстве и защитном лесоразведении

Таблица 1
Рост и продуктивность лжетсуги Мензиеза в культуре на территории европейской части СССР

Местонахождение насаждений	Почва	Состав насаждения (обилие, балл)	Характеристика древостоя			
			возраст, лет	средняя высота, м	средний диаметр ствола, м	запас древесины, м³/га
Калининградская обл. (Приморский лесхоз, Матросовское лесничество)	Бурая глубокоподзоленная, легкосуглинистая	10 Лж, ед. Туя	80	35,2	49,3	1160
Московская обл. (Главный ботанический сад АН СССР)	Суглинистая среднеподзолистая	10 Лж	36	11,9	16,3	—
		10 Лж	22	6,6	7,7	—
		10 Лж	16	2,5	2,4	—
Брянская обл. (Учебно-опытный лесхоз Брянского технологического института)	Среднегумусированная, оподзоленная	10 Лж	19	7,5	9,9	125
Липецкая обл. (дендрарий Лесостепной опытно-селекционной станции — участок 76)	Выщелоченный чернозем	10 Лж	43	18,2	21,7	262,3
Курская обл. (Рыльский мехлесхоз, Глушковское лесничество)	Светло-серая лесная, среднеподзоленная	10 Лж,	26	9,1	10,6	—
		7 Лж, 3 Е	11	4,4	3,8	—
Воронежская обл. (арборетум Ботанического сада им. Б. М. Козо-Полянского Воронежского государственного университета)	Выщелоченный чернозем	10 Лж	25	9,4	15,2	—
Минская обл. (Минский лесхоз, Прилуцкая дача)	Слабоподзоленная иллювиальная	10 Лж	40	23,0	25,4	618
Брестская обл. (Телеханский лесхоз, Поречское лесничество)	Дерново-слабоподзолистая оглеенная, супесчаная	10 Лж + Л	68	22,2	23,4	472
Львовская обл. (Львовский лесхоз, Винниковское лесничество)	Бурая лесная, оподзоленная	10 Лж, ед. Б, Д, Г	79	34,2	45,0	693
Закарпатская обл. (Перечинский лесокомбинат, Дубринский лесокомбинат)	Бурая лесная	10 Лж + Е	75	44,0	57,8	1138
		10 Лж	70	35,0	52,0	1062
Хмельницкая обл. (Михайловский парк)	Мощный типичный чернозем	10 Лж	70	20,3	37,7	630

ЦЧО. Недостаточно исследованы ее эколого-биологические особенности в новых условиях местопроизрастания.

В связи с этим нами в 1971—1975 гг. были изучены коллекции и опытные культуры лжетсуги Мензиеза в ЦЧО. Параллельно проводился сравнительный анализ культуры лжетсуги в других районах европейской части СССР. Данные о росте деревьев лжетсуги в коллекциях Главного ботанического сада АН СССР были предоставлены нам П. И. Лапиным.

Из данных табл. 1 видно, что быстрота роста и продуктивность насаждений лжетсуги Мензиеза достигают наивысших показателей в (Калининградской области и в западных областях Украинской ССР, т. е. там, где имеются оптимальные для ее развития природно-климатические условия, сходные в основных чертах с лесорастительными условиями естественного ареала данного вида. Однако и в пределах Центрального Черноземья лжетсуга оказалась быстрорастущей и высокопродуктивной древесной породой. По показателям роста и продуктивности она превосходит многие местные и интродуцированные виды и уступает только лиственнице.

Изучение эколого-биологических особенностей лжетсуги Мензиеза в культурах на территории ЦЧО показало, что как основной вид, так и его разновидности и формы (за исключением приморской зеленохвойной разновидности) характеризуются здесь достаточно высокой зимостойкостью и морозоустойчивостью. Даже в самые суровые зимы, когда почва глубоко промерзла (1955/56, 1971/72 гг.), деревья лжетсуги не имели серьезных повреждений. Атмосферную и почвенную засуху лжетсуга переносит хорошо, без существенного снижения величины текущего прироста в высоту и по диаметру ствола. К плодородию почвы — среднетребовательна. Однако наилучший рост отдельных деревьев лжетсуги и ее насаждений в целом наблюдается на достаточно богатых и хорошо увлажненных почвах в дубравах и судубравах. Вредителями и грибными болезнями поражается слабо. Деревья лжетсуги не переносят сильное задымление и запыление воздуха.

Одинокое растение и небольшие группы лжетсуги Мензиеза начинают цвести и приносить семена в 17—20-летнем возрасте, в крупных насаждениях деревья семенятся с 25—27 лет. Обильные урожаи шишек и семян наблюдаются в ЦЧО через каждые один-два года. Выход семян составляет 1,5—2% от веса сырья, всхожесть их — 50—90%. Во многих районах на территории европейской части СССР лжетсуга образует обильный, жизнеспособный и устойчивый подрост и дает самосев, что является показателем ее хорошей акклиматизации.

В 1972—1975 гг. на опытном участке Центрального научно-исследовательского института лесной генетики и селекции в г. Воронеже и в дендрарии Семилукского опытно-показательного лесного селекционного питомника под нашим руководством были произведены посевы и посадки лжетсуги Мензиеза. Семена получали из Канады (в пределах естественного ареала вида), а также из Прибалтики и Липецкой области. Посев производили главным образом в открытый грунт, а канадские семена были высеяны в теплице. Саженцы лжетсуги (150 шт.) в возрасте 6—8 лет, полученные из Лесостепной опытно-селекционной станции (ЛОСС), высажены в дендрарий Семилукского питомника весной 1973 г.

По 1975 г. за посевами и посадками лжетсуги Мензиеза проводились регулярные фенологические наблюдения по методике, разработанной в ГБС АН СССР [9].

Растения измеряли один раз в десять дней — 1-го, 11-го и 21-го числа каждого месяца. Зимостойкость оценена в баллах по шкале Н. К. Вехова [10], частично дополненной нами.

Результаты фенологических наблюдений и измерения прироста представлены в табл. 2.

Наблюдения показали, что в условиях Воронежа и Воронежской обл. лжетсуга Мензиеза в первые годы жизни растет относительно медленно, величина текущего прироста в высоту не превышает 15 см, но с возрастом прирост увеличивается и нередко достигает 20—30 и даже 50—60 см в год. В этих условиях произрастания вегетация сеянцев и саженцев лжетсуги начинается сравнительно поздно и заканчивается рано, в связи с чем побеги успевают хорошо одревеснеть и не повреждаются поздними весенними и ранними осенними заморозками.

На достаточно хорошем агрофоне, при внесении органических и минеральных удобрений и систематическом поливе, у сеянцев и саженцев лжетсуги, как правило, наблюдается вторичный и даже третичный рост побегов на протяжении одного вегетационного периода. Описываемое явление имеет важное практическое значение, так как указывает пути целенаправленного воздействия на ростовые процессы у молодых растений древесных пород.

Таким образом, проведенные нами исследования показывают, что в условиях Центрального Черноземья имеются широкие перспективы внедрения лжетсуги Мензиеза в лесные, защитные и озеленительные культуры.

Таблица 2

Развитие и рост лжетсуги Менайеза в ЦЧО в зависимости от происхождения и возраста растений

Происхождение посадочного материала	Год наблю- дения	Фенофаза						
		воз- раст, лет	набу- хание почек	распускание почек		начало роста главного побега	заложение верхушеч- ной почки	Годичный прирост см
				начало	полное			
Воронеж (опытный участок)								
Литовская ССР, лесни- чество Вижулионис	1974	3	28.IV	30.IV	6.V	17.V	1.IX	4,0
	1975	4	10.IV	17.IV	21.IV	30.IV	21.VIII	14,5
Канада, Шусвод Лейк (образец № 1)	1975	1	12.IV	28.IV	4.V	7.V	25.VII	2,0
Канада, Пайнтен (обра- зец № 2)	1975	1	12.IV	18.IV	26.IV	30.IV	21.VII	4,0
Канада, Форт Штат Джеймс (образец № 3)	1975	1	10.IV	15.IV	25.IV	28.IV	21.VII	7,0
Дендрарий Семилукского питомника (Воронежская обл.)								
Лесостепная опытно-се- лекционная станция, Липецкая обл.	1974	7	—	25.IV	5.V	11.V	17.VIII	17,1
		9	20.IV	25.IV	5.V	12.V	25.VIII	23,2
	1975	8	6.IV	18.IV	28.IV	30.IV	30.VII	22,1
		10	10.IV	22.IV	29.IV	30.IV	4.VIII	17,2

Семена лжетсуги для создания производственных культур в ЦЧО можно заготовить с растущих здесь маточников, а также получить из Прибалтики, Белоруссии и Украины. Можно выписать семена лжетсуги из Канады и США (штаты Орегон и Вашингтон), где она произрастает естественно. Весьма нецелесообразна закладка маточносеменных насаждений этой ценной древесной породы.

ЛИТЕРАТУРА

1. Сиверс М. Дугласова пихта и ее значение в лесном хозяйстве России.— Лесной журн., 1911, вып. 1—2, с. 208.
2. Вехов Н. К., Вехов В. Н. Хвойные породы Лесостепной станции (итоги интродукции). М., Изд-во МКХ РСФСР, 1962.
3. Бродович Т. М. Опыт внедрения дугласии зеленой в западных областях УССР.— Лесное хозяйство, 1955, 5, с. 77.
4. Акимочкин Н. Г. Дугласова пихта — ценная порода.— Вестн. с.-х. науки, 1963, № 5, с. 120.
5. Акимочкин Н. Г. Псевдотсуга тисолистная на неудобных землях Лесостепной опытной станции.— Лесной журн., 1964, № 2, с. 35.
6. Бирюков В. И. Опыт интродукции псевдотсуги в центральных районах РСФСР.— Лесной журн., 1971, № 5, с. 8.
7. Лукин А. В. Североамериканские хвойные породы в центрально-черноземных областях РСФСР.— Бюл. Гл. бот. сада, 1972, вып. 84, с. 20.
8. Лукин А. В. Дендрологические богатства Урусовского парка.— Бюл. Гл. бот. сада, 1964, вып. 55, с. 30.
9. Бородин Н. А. Методика фенологических наблюдений над растениями семейства Pinaceae.— Бюл. Гл. бот. сада, 1965, вып. 57, с. 11.
10. Вехов Н. К. Методы интродукции и акклиматизации растений.— В кн.: Интродукция растений и зеленое строительство. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1957, вып. 5, с. 93.

Центральный научно-исследовательский
институт лесной генетики и селекции
Воронеж

К МЕТОДИКЕ ИЗУЧЕНИЯ РИТМА РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЙ В ОРАНЖЕРЕЕ

В. С. Житков

Одна из основных задач, возникающих при определении перспективности видов для интродукции, — изучение ритмики их развития. В процессе исследования этого явления должны быть выявлены ритмы онтогенеза, сезонного и суточного развития интродуцентов, амплитуды изменчивости ритмов развития растений в пределах таксонов, определены диагностические признаки для отбора, сигналы, управляющие сменой фаз развития, и сроки их проявления [1].

В условиях открытого грунта ритмику развития изучают с помощью фенонаблюдений, фиксируя фенофазы, отражающие физиологическое состояние растений по структурным признакам их органов [2].

Изображение развития растений путем записи дат наступления фенофаз и феноспектров не всегда дает достаточное представление об особенностях развития растений в отдельные этапы его жизни. Поэтому была разработана более детальная методика наблюдений с фиксацией состояния растения в целом и отдельных его органов по месяцам года с помощью рисунков и специальных значков [3].

При интродукции тропических и субтропических растений, морфогенетические особенности которых (вегетация в течение всего года, отсутствие четкой сезонной ритмики и сопутствующих ей специфических образований — закрытых почек) не позволяют выделять фенофазы развития по структурным признакам, методика фенонаблюдений не дает четких критериев для оценки состояния растений и определения характера и причины нарушений структуры и развития. Применение других методик [4] к изучению ритмики развития тропических растений требует большой затраты времени квалифицированных специалистов, что затрудняет массовое проведение наблюдений.

Для тропических растений данные о ритмике их развития в закрытом грунте особенно важны, так как выявление реакции этих растений на значительное изменение факторов среды позволит найти оптимальный режим выращивания в оранжереях и представить материал для дальнейшей разработки теоретических основ их интродукции.

В настоящей работе предлагается методика изучения ритма развития тропических и субтропических растений в условиях оранжереи.

В интродукции обычно изменяется сочетание факторов развития интродуцентов, возникает новая последовательность их действия, что в одних случаях может подавлять развитие, в других — способствовать интенсификации роста и развития.

Развитие репродуктивной и вегетативной сфер растения зависит от полноты соответствия факторов среды наследственным требованиям растений. Нарушение этого соответствия может привести к изменению ритма развития, свойственного растению, в результате чего в системе ветвления в вегетативной и репродуктивной сферах будут наблюдаться редукционные явления.

Установление начала и характера нарушения структуры растения в процессе морфогенеза может способствовать выявлению вызывающих их факторов. Необходимо определить также момент перехода растения от вегетативной фазы к репродуктивной и наоборот. Знание этих моментов дает возможность выяснить условия внешней среды, имеющие значение сигналов, вызывающих смену фаз развития.

Для решения этих задач нами предлагается методика, основанная на использовании понятия «сборное соцветие» [5]. Этим термином обозначается система главного и всех боковых побегов, образующихся в течение ве-

гетационного сезона из одной почки возобновления. Использование этого понятия дает возможность по структурным признакам определить начало количественного скачка в развитии интродукта — момент перехода от вегетативной фазы к репродуктивной, с помощью выявления на главном побеге сборного соцветия границы двух зон — вегетативной и флоральной. Критерием для разделения этих зон служит структурный признак: флоральная зона несет двуметамерные боковые цветоносные побеги — парциальные соцветия, которые могут выглядеть как одиночные цветки или как многоярусные дихазии. На вегетативной зоне располагаются побеги повторения, принципиально отличающиеся от двуметамерных: они имеют такую же структуру, что и главный побег, т. е. имеют вегетативную и флоральную зоны. Обычно эти две зоны разделяются удлинненным междоузлем.

Следовательно, появление в пазухах листьев двуметамерных побегов (вместо побегов повторения) отражает момент смены фаз развития и дает возможность установить фактор, вызывающий эту смену.

При выращивании растений в оптимальных условиях образуется типичная для вида структура сборного соцветия. Несоответствие же наследственных требований растения условиям среды (что обычно при интродукции тропических растений в наших условиях) приводит к нарушениям структуры сборного соцветия. В зависимости от того, какие факторы среды (управляющие или не управляющие развитием) отсутствуют, недостаточно выражены или действуют в необычной для растения последовательности, нарушения структуры имеют разный характер. Сравнение типичного для вида сборного соцветия с измененным на фоне изменения среды в процессе вегетации даст возможность определить, какой именно фактор вызвал это изменение.

При неблагоприятных условиях питания (недостатке питательных веществ в почве, воды, света) сначала уменьшается число побегов повторения, их редукция идет в порядке, обратном зацветанию, уменьшаются линейные размеры органов и число парциальных соцветий. При сильном угнетении растений в закрытых соцветиях образуется терминальный цветок, в открытых — субтерминальный. Иногда, если фактор питания ниже критического уровня, цветение совсем не происходит.

Отсутствие в определенный момент факторов, управляющих развитием, или изменение последовательности их влияния в течение сезона вегетации вызываются на естественной длительности фаз развития, из-за чего соотношение вегетативной и флоральной зон на побеге становится иным, чем в оптимальных условиях. Это может оказывать как положительное, так и отрицательное влияние на семенную продуктивность растений. Таким образом, по степени развития вегетативной и генеративной сфер растения можно определить его реакцию на несоответствие факторов среды и причину, вызывающую нарушение.

Чтобы обнаружить эти нарушения, мы предлагаем изображать сборное соцветие на фоне шкалы времени, в результате чего получается структурно-временная схема растения, по которой можно определить сроки появления всех новообразований и место любого органа в структуре растения.

Изображение сборного соцветия на шкале времени осуществляется в процессе периодических наблюдений, подсчета числа новообразований и нанесения их с помощью специальных значков на схему.

Частота и форма наблюдений за ритмом развития тропических и субтропических растений зависят от конкретных целей исследования и могут быть разными, в зависимости от жизненной формы объекта.

При работе с древесными растениями сроки наблюдений и способ записи данных зависят от ветвления, характера роста и степени дифференциации побегов.

У растений, которые не ветвятся или ветвятся слабо (*Palmae*, *Canariaceae*), можно получить довольно полную характеристику ритма развития,

наблюдая только главный побег. У деревьев с интенсивным ветвлением, но слабо выраженной специализацией побегов, следует выбрать один типичный побег, находящийся в условиях, оптимальных для роста и развития. У деревьев с ярко выраженной функциональной и морфологической дифференциацией побегов следует взять для наблюдения по одному побегу каждого типа, отмечая их развитие на одном или отдельных бланках. На специальных бланках можно фиксировать развитие не каждого побега, а всей системы побегов.

Бланки для наблюдения можно изготовить из миллиметровой или обычной бумаги, расчертив их по горизонтали и вертикали. Горизонтальные линии обозначают даты наблюдений; расстояние между ними зависит от интервалов между наблюдениями и интенсивности роста растения. Чем реже проводятся наблюдения и больше образуется листьев в единицу времени, тем должно быть больше расстояние между линиями. Вертикальные линии служат для обозначения развития главных и боковых побегов; специальными значками на них отмечают появление листьев и боковых побегов. Выбранные побеги (или системы побегов) этикетировются. Точка отсчета новообразований на побеге отмечается лейкопластырем, на бланке — значком. На схеме ниже горизонтальной линии, которая обозначает дату начала наблюдений, следует изобразить часть уже сформированного побега (рисунок, А — Г').

В следующий срок наблюдения через установленный промежуток времени (5—30 дней) подсчитывают число образовавшихся листьев, продолжают ось побега до следующей горизонтали — новой даты наблюдения, и на полученном отрезке оси значками отмечают листья. Место листьев на оси определяется приблизительно, в зависимости от величины интервала между наблюдениями. В последующие сроки делают то же самое. В дальнейшем, когда новых листьев образовалось много и их трудно пересчитывать каждый раз заново или они опадают, следует перенести отметку начала наблюдений ближе к вершине. Дату отмирания и опадения листа ставят около значка, соответствующего данному листу. Если появляются боковые побеги, то используют параллельные вертикальные линии. При этом от знака листа, из пазухи которого появился боковой побег, проводят под углом линию до следующей оси, и на ней в точке, соответствующей дате появления на боковом побеге первого листа, ставят знак листа. Линия без значков обозначает период покоя или скрытого развития пазушного побега. У многих растений нет необходимости наблюдать за всеми боковыми побегами, так как они развиваются так же, как и главный побег. Однако следует выделить по одному побегу из зоны возобновления, зоны обогащения и флоральной зоны. При необходимости можно фиксировать развитие побегов всех порядков даже при очень обильном ветвлении, но в таком случае следует сделать на бланках большое расстояние между горизонтальными линиями и начертить много вертикальных линий. При наблюдении за одним побегом в течение нескольких лет нужно заготовить специальный бланк или последовательно подклеивать сверху новые бланки.

При работе с многолетними растениями наиболее показательны наблюдения с первого года жизни, с момента появления всходов. На бланке выбирают вертикальную ось, правее крайней слева, которая потом будет использована для фиксации развития бокового побега. На оси в точке, соответствующей дате появления всхода, ставят знак, обозначающий семядоли. В дальнейшем наблюдения и их фиксацию проводят в том же порядке, как и на древесных растениях.

На рисунке (Б) изображена схема развития многолетнего травянистого растения из семейства акантовых — *Ruellia amoena* — в течение одного года. Кроме данных о продолжительности интенсивного роста и относительного покоя, сроках начала и окончания цветения в течение года, схема содержит широкую морфологическую характеристику особи (способ возоб-

новления и нарастания, число листьев в единицу времени в разные периоды года, продолжительность развития цветков в разные периоды года, состояние отдельных частей в данный отрезок времени, продолжительность жизни побегов в разных зонах растения, сроки смены фаз развития, характер чередования вегетативной и репродуктивной зон на главном побеге и другие признаки).

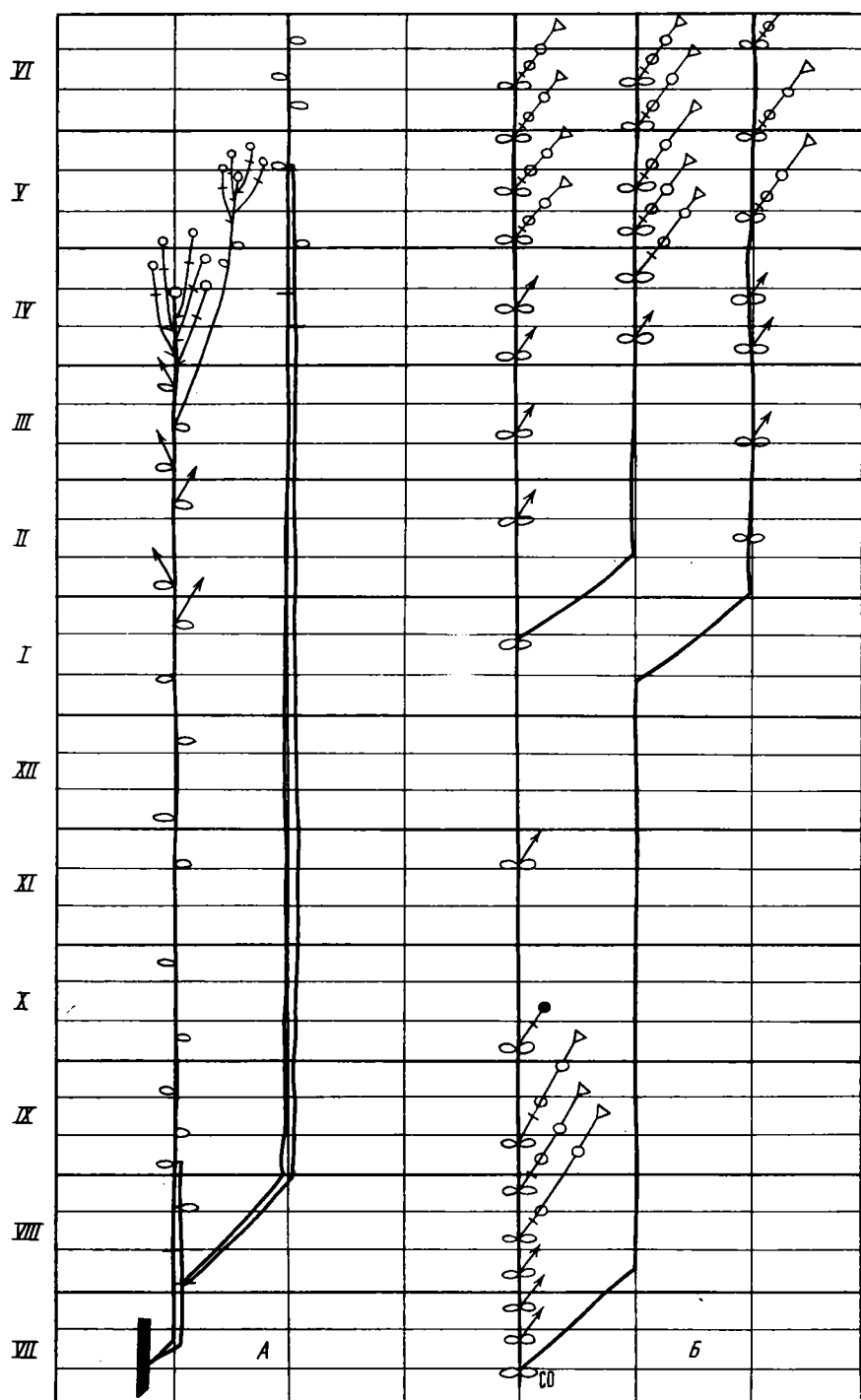
С помощью предлагаемой методики мы проводили наблюдения над растениями, размножающимися в условиях оранжереи ГБС АН СССР само-севом. Эти объекты интересны в том отношении, что по существующим в практике интродукционных работ критериям оценки их можно считать успешно интродуцированными. Однако нарушения структуры сборного соцветия, обнаруженные с помощью предлагаемой методики, позволяют сделать вывод о не совсем нормальном развитии этих растений и обнаружить, каким образом и за счет чего растения дают семена. Наблюдения проводили с момента появления всходов один раз в месяц. В пределах вида появления всходов наблюдали в разные сроки (рисунок, В).

Сравнение схем развития двух особей *Coleus blumei* (рисунок, В, а, б) разных сроков вегетации дает возможность заметить следующие различия: при прорастании семян в августе вегетативная фаза развития занимает почти в два раза больше времени, сеянцы имеют в вегетативной зоне в два раза больше метамеров (18), чем растения, появившиеся позднее. Это, по-видимому, определяется реакцией *C. blumei* на фотопериодизм. Августовские растения развиваются вегетативно дольше потому, что критическая длина дня, вызывающая переход к флоральной фазе, соответствует длине дня, которая наступает в конце февраля. Растения, появившиеся в феврале, с самого начала развиваются при длине дня, оптимальной для зацветания. Однако цветение не наступало, пока не образовалось обязательное для этого вида минимальное число метамеров (девять) на вегетативной зоне. Только после образования девяти метамеров растения переходили к репродуктивной фазе, причем переход этот осуществлялся скорее, чем у августовских растений. Сравнение двух схем дает также возможность выявить оптимальные сроки посева семян и условия выращивания растений этого вида, необходимые для более длительного сохранения декоративных качеств экспозиций.

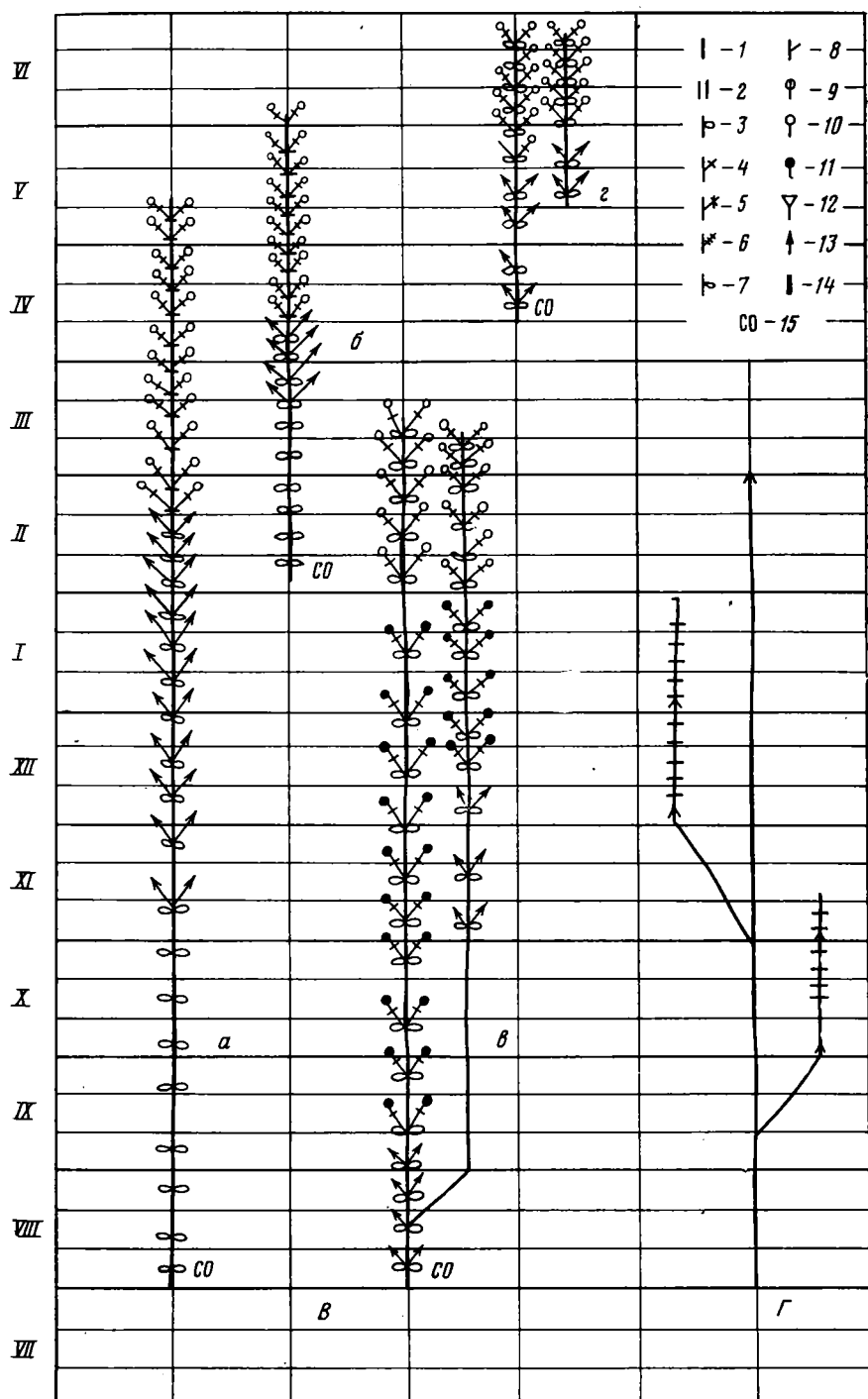
Предлагаемая методика позволяет более полно изучать биологические особенности некоторых растений средней полосы. Так, у *Lamium purpureum* (рисунок, В, в, г) число метамеров на вегетативной зоне побегов при всех сроках выращивания постоянно (четыре). При осенней вегетации связь структуры и функции нарушается. Выше четырех метамеров вегетативной зоны у растений, появившихся в августе, находится флоральная зона; однако она выполняет только фотосинтетические функции, так как цветки в пазухах листьев этой зоны редуцированы. Нормальные цветки формируются только с середины февраля, когда длина дня способствует цветению. Произрастание растений этого вида в условиях, оптимальных для зацветания, также ускоряет переход к флоральной фазе, но уже за счет ускорения формирования метамеров.

Для успешной интродукции некоторых тропических растений (пальмы, банан) необходимо знать продолжительность развития отдельных листьев, развивающихся обычно в течение нескольких месяцев; одновременно можно получить дополнительные данные о ритме развития растения в целом. Продолжительность роста листьев обозначается на схеме таким же способом, как и продолжительность роста боковых побегов, т. е. на параллельной линии (рисунок, Г). Длина этой линии соответствует на шкале времени продолжительности периода роста листа.

Сравнение полученных с помощью такой методики данных о сроках основных фаз развития и о нарушениях структуры растений с литературными данными, а также сравнение результатов наблюдений разных лет позволяют определить реакцию изучаемых видов на интродукцию.



Структурно-временные схемы многолетнего травянистого растения с симподиальным возобновлением (А), с многолетним моноподиальным нарастанием (*Ruellia amoena*) (Б), с разными сроками вегетации (а, б — *Coleus blumei*; в, г — *Lamium purpureum*) (В) и пальмы с долговременным ростом листьев (Г)



1 — побег с удлиненными междоузлиями; 2 — побег с укороченными междоузлиями; 3 — простой лист; 4 — тройчатый лист; 5 — пальчатый лист; 6 — перистый лист; 7 — редуцированный лист; 8 — чешуя, брактя; 9 — бутон; 10 — раскрытый цветок; 11 — отмерший цветок; 12 — зрелый плод; 13 — побег повторения (не изучаемый); 14 — отмерший побег; 15 — семядоли

Знание характера развития растений в течение года помогает решению некоторых вопросов агротехники — установлению сроков подкормки, обрезки, полива растений в оранжерее.

Для получения более полной картины изменения растения в течение наблюдаемого срока желательно дополнять схему рисунками или фотографиями растения или его отдельных органов в наиболее важные периоды жизни.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Лапин П. И. Значение исследования ритмики жизнедеятельности растений для интродукции.— Бюл. Гл. бот. сада, 1974, вып. 91, с. 3.
2. Методика фенологических наблюдений в ботанических садах СССР. М., ГБС АН СССР, 1975.
3. Скрипчинский В. В., Скрипчинский Вл. В. Годичные циклы морфогенеза некоторых видов лилейных Ставрополя и их значение для теории онтогенеза.— Бюл. МОИП, 1965 (отд. биол.), 70, № 1, с. 85.
4. Серебрякова Т. И. О ритме сезонного развития некоторых оранжерейных растений ботанического сада Московского университета.— Вестн. МГУ, 1948, № 3, с. 101.
5. Troll W. Die Infloreszenzen. Jena, 1964.

Главный ботанический сад
Академии наук СССР

ЖИЗНЕСПОСОБНОСТЬ ПЫЛЬЦЫ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ХВОЙНЫХ ИНТРОДУЦЕНТОВ

И. А. Смирнов

На необходимость исследования жизнеспособности пыльцы, от которой в значительной мере зависит качество семян, обращали внимание многие авторы [1—3]. Особенно это важно в работе с древесными интродуцентами, у которых часто формируются семена с низкой всхожестью. И. А. Кауров [1] нашел, что качество семян древесных интродуцентов находится в прямой связи с качеством пыльцы. А. М. Мауринь [2], исследуя в течение 7 лет качество пыльцы и выполненность семян у интродуцентов в Латвийской ССР, установил, что коэффициент корреляции этих показателей равен 0,64—0,84. В годы, когда жизнеспособность пыльцы была более высокой, процент полноценных семян также повышался.

По данным В. И. Некрасова [3], в условиях Главного ботанического сада слабая жизнеспособность пыльцы некоторых лиственных экзотов приводила к формированию у них стерильных семян.

В связи с этим возникает необходимость тщательной проверки качества пыльцы древесных растений. Большинство исследователей [1—7] считают наиболее эффективным методом определения жизнеспособности пыльцы древесных — проращивание на питательных средах, в качестве которых обычно используют чистые растворы сахарозы или агар-агар с добавлением сахарозы в различных концентрациях. Наряду с проращиванием применяются и косвенные методы определения жизнеспособности пыльцы. Быстро и достаточно точно можно определить качество свежей пыльцы некоторых растений окрашиванием по В. С. Шардакову [8]. Г. М. Козубов [9], сравнивая результаты определения жизнеспособности пыльцы сосны и ели при помощи трифенилтетразолий хлорида и проращивания на питательных средах, рекомендует первый косвенный метод как более скорый и надежный.

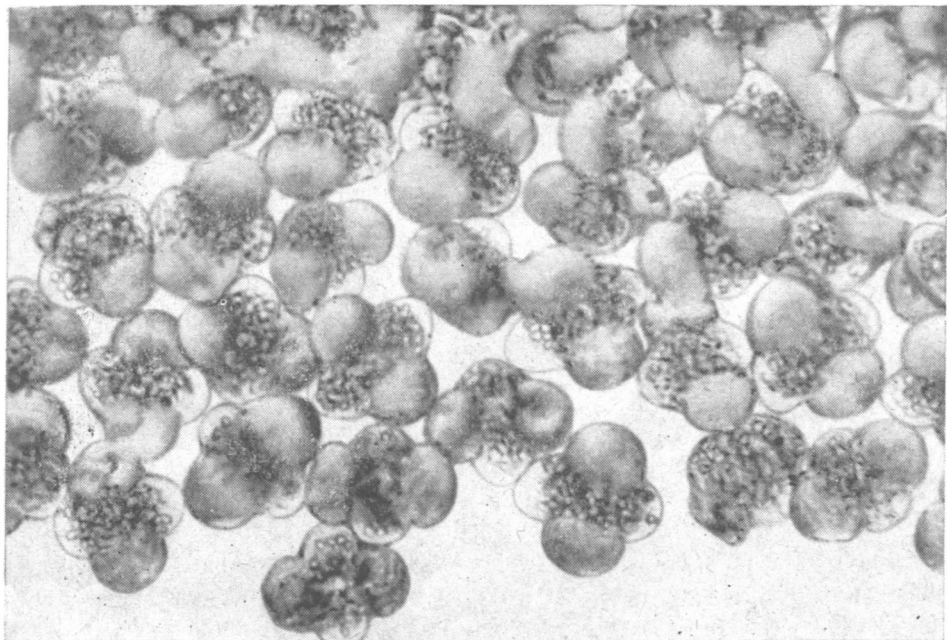


Рис. 1. Пыльца *Pinus mugo*
Набухание пыльцевых зерен и синтез крахмала. Ув. 250

Однако сравнительный анализ результатов исследования пыльцы показал, что проращивание дает более правильное представление о ее жизнеспособности и, кроме того, позволяет судить не только о жизнеспособности пыльцы, но и о динамике роста пыльцевых трубок [3—4].

Мы поставили перед собой задачу — изучить зависимость формирования семян у хвойных интродуцентов от жизнеспособности пыльцы. На первом этапе работы определяли жизнеспособность пыльцы. Исследования проводили в Отделе мобилизации и семеноведения Главного ботанического сада АН СССР. Изучали пыльцу девяти представителей семейства Pinaceae. Для выяснения влияния условий произрастания на жизнеспособность пыльцы хвойных материал собирали в дендрарии Главного ботанического сада в Москве и на Лесостепной опытно-селекционной станции (ЛОСС) Липецкой области. В процессе проращивания пыльцы изучали также динамику роста пыльцевых трубок.

Жизнеспособность пыльцы определяли следующими методами: используя трифенилтетразолий хлорид [6], окрашивающий нормальные пыльцевые зерна в красный цвет, и нитротетразолий синий [10], дающий синее окрашивание пыльцевых зерен; методом В. С. Шардакова [5] и путем проращивания на питательных средах: 1%-ном агар-агаре с добавлением различных концентраций сахарозы (5, 12, 20 и 28 %).

Пыльцу, собранную в ГЭС, высеивали сразу же после сбора; из ЛОСС пыльцу доставляли в закрытых пыльниках, которые начинали пылить через 1—2 сут.

Посев осуществляли следующим образом: на предметные стекла, прокаленные над пламенем спиртовки, наносили питательную среду из агар-агара с добавлением сахарозы разной концентрации. Как только агар-агар застывал, брали пыльцу стерильным скальпелем и, легко постукивая пальцем по скальпелю, стряхивали ее на стекло с высоты 20 см, чем достигалось равномерное распределение пыльцы. Для того чтобы пыльца, оседая, не разлеталась во время работы, поверхность стола увлажнялась. Стекла с посеянной пыльцой помещали во влажную камеру посевом вниз, что значительно ускоряло прорастание [7]. Пыльцу проращивали в термо-

Таблица 1
Жизнеспособность пыльцы хвойных интродуцентов в 1976 г. (в %)

Вид	ГБС			ЛОСС		
	трифенил-тетразо-лий хлорид	нитротет-разолий синий	прора-щивание	трифенил-тетразо-лий хлорид	нитротет-разолий синий	прора-щивание
<i>Pinus mugo</i> Turra	68	56	71	71	52	68
<i>P. strobus</i> L.	81	40	67	71	40	82
<i>P. peuce</i> Gris.	84	35	63	56	50	74
<i>P. banksiana</i> Lamb.	69	28	69	60	43	75
<i>Picea canadensis</i> Britt.	56	80	79	62	71	86
<i>P. pungens</i> Engelm.	50	75	74	57	80	74
<i>Abies balsamea</i> Mill.	—	—	—	48	57	82
<i>A. concolor</i> (Gord.) Hoopes	—	—	—	39	53	66
<i>A. sibirica</i> Ledeb.	—	—	—	32	45	75

стате при 30° в течение 5 дней. Число проросших пыльцевых зерен подсчитывали под микроскопом в 10 полях зрения. Жизнеспособными считались пыльцевые зерна, образующие трубки длиной, большей диаметра самого зерна [8].

В пыльцевых трубках при помощи гистохимической реакции определяли крахмал [9]. Этапы роста пыльцевых трубок фотографировали с помощью микрофотонасадки микроскопа «Эрговаль».

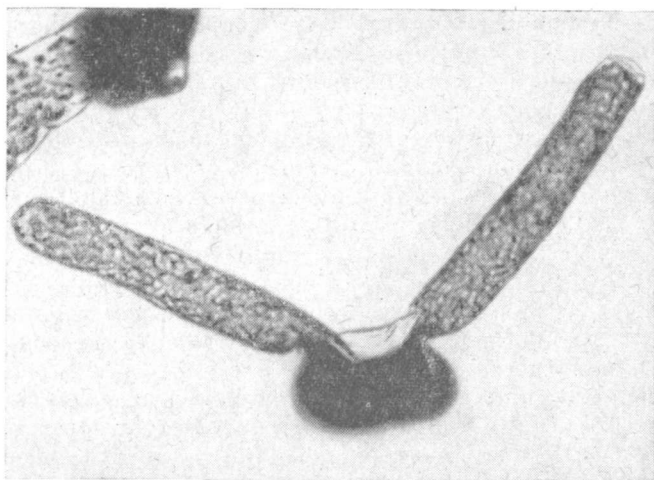


Рис. 2. Прорастающее пыльцевое зерно *Picea pungens* с двумя пыльцевыми трубками

Результаты наблюдений представлены в табл. 1. Установлено, что пыльца изучаемых хвойных по-разному реагирует на окрашивание солями тетразола. Пыльца сосны хорошо окрашивается трифенилтетразолий хлоридом, пыльца ели — нитротетразолием синим; пыльца пихты этими реактивами окрашивается плохо, но хорошо прорастает на питательных средах.

Метод определения жизнеспособности пыльцы по В. С. Шардакову мало пригоден для хвойных: вероятно, из-за воздушных мешков, пыльцевые зерна окрашиваются слабо, что не дает возможности четко разделить их на жизнеспособные и нежизнеспособные. В. С. Шардаков указывал, что к жизнеспособным следует относить пыльцевые зерна, окрашенные в

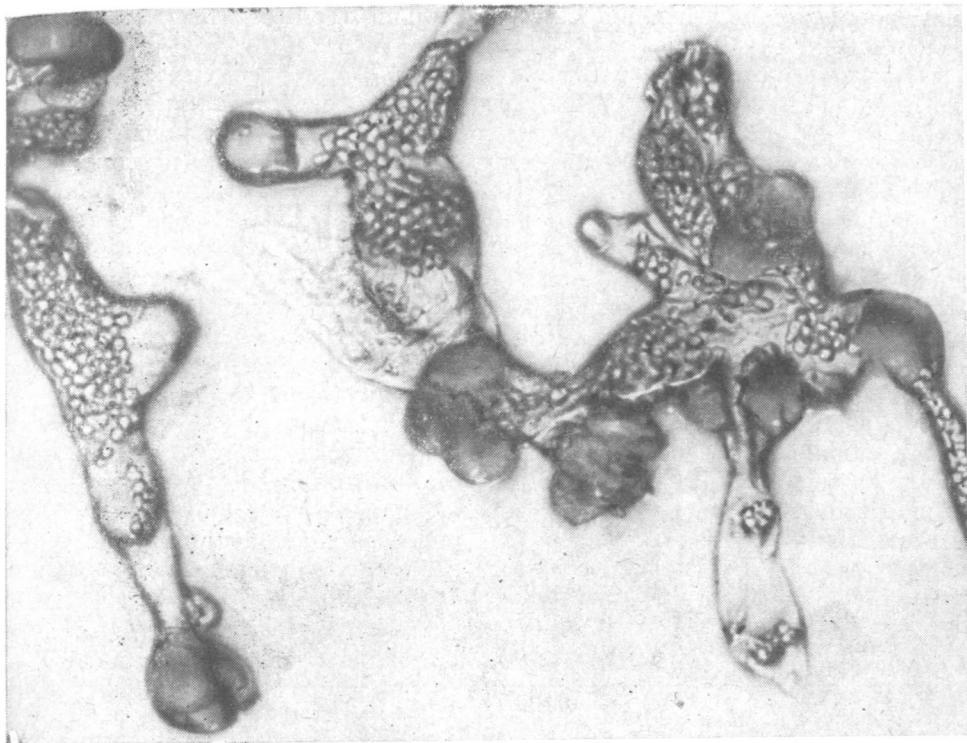


Рис. 3. Пыльца *Pinus mugo*
Вадущиеся пылевые трубки, прекратившие рост. Ув. 250

красный цвет. Пыльца хвойных окрашивалась, как правило, в бледно-розовый и только единичные зерна — в красный цвет. Учитывая то, что розовая окраска все же указывает на наличие реакции, мы относили такие пылевые зерна к жизнеспособным, а неокрашенные считали стерильными, что давало явно завышенные показатели жизнеспособности по сравнению с данными проращивания пыльцы (табл. 2). Хотя по некоторым видам данные окрашивания по В. С. Шардакову и результаты проращива-

Таблица 2
Жизнеспособность (в %) пыльцы хвойных интродуцентов
(окраска по В. С. Шардакову)

Вид	ГВС	ЛОСС	ГВС	ЛОСС
	1975 г.		1976 г.	
<i>Pinus mugo</i> Turra	95	98	90	91
<i>P. strobus</i> L.	—	—	96	92
<i>P. peuce</i> Gris.	77	75	89	96
<i>P. banksiana</i> Lamb.	78	81	77	85
<i>Picea canadensis</i> Britt.	75	—	86	86
<i>P. pungens</i> Engelm.	28	66	35	40
<i>Abies balsamea</i> Mill.	79	90	—	88
<i>A. concolor</i> (Gord.) Hoopes	—	80	—	88
<i>A. sibirica</i> Ledeb.	70	75	—	92

ния совпадают, определение качества пыльцы хвойных этим методом может приводить к ошибкам.

Пыльца всех изученных видов хорошо прорастает на испытанных концентрациях питательной среды. Процент проросших пыльцевых зерен хвойных в условиях Москвы (ГБС) колеблется в пределах от 63 до 79%, а в условиях Липецкой области — 66—86%. Установлено, что изменение концентрации сахарозы от 5 до 28% не оказывает существенного влияния на процент прорастания, однако наиболее оптимальной средой для роста пыльцевых трубок всех видов сосны можно считать 1%-ный агар-агар с добавлением 12% сахарозы, а для видов пихты и ели — 20% сахарозы. Для указанных сред характерна и наибольшая длина пыльцевых трубок: для *Pinus peuce* она составляла 320 мкм, для *Picea canadensis*—400 мкм и для *Abies balsamea* — 300 мкм. Повышение же концентрации агар-агара до 2% снижало процент проросших пыльцевых зерен в 4—5 раз.

Прорастание пыльцевых зерен начиналось через 20—24 ч после посева и заканчивалось через 5—6 сут. Эти результаты согласуются с данными В. П. Размологова [6]. Вначале прорастания пыльцевое зерно набухает, из пор выпячивается интина (рис. 1). Одновременно с набуханием начинается синтез крахмала, который продолжается до окончания роста пыльцевых трубок. Динамика роста пыльцевых трубок хвойных показана в табл. 3.

Таблица 3

Динамика роста пыльцевых трубок (в мкм) хвойных на оптимальных средах

Вид	Время проращивания, сут				
	2	3	4	5	6
<i>Pinus banksiana</i> Lamb.	60	100	150	230	300
<i>P. mugo</i> Turra	10	40	100	130	170
<i>P. peuce</i> Gris.	40	80	130	260	320
<i>Abies sibirica</i> Ledeb.	30	90	140	200	290
<i>A. balsamea</i> Mill.	30	80	200	250	300
<i>Picea canadensis</i> Britt.	50	170	260	320	400
<i>P. pungens</i> Engelm.	30	270	320	340	360

По истечении вторых суток длина трубок, как правило, достигала 30—60 мкм, т. е. была больше диаметра пыльцевого зерна; только у *Pinus mugo* пыльцевые трубки были очень короткие. В дальнейшем рост пыльцевых трубок изучаемых видов проходил различно. У *Pinus* и *Abies sibirica* наблюдалось наиболее равномерное увеличение длины трубок в течение всего времени проращивания. У *Abies balsamea* интенсивность роста пыльцевых трубок резко увеличивалась на третьи сутки. Наибольшую скорость роста в первую половину срока проращивания имели трубки пыльцы ели, особенно это заметно у *Picea pungens*. В последние трое суток интенсивность роста пыльцы значительно снижалась. На седьмые и восьмые сутки после посева значительных изменений в росте пыльцы не обнаружено. По-видимому, прорастание пыльцевых зерен рассматриваемых видов заканчивается в течение 5—6 сут.

В процессе прорастания пыльцы *Pinus banksiana* наблюдалось ветвление пыльцевых трубок, иногда шестикратное. Пыльцевые зерна некоторых видов *Picea* образовывали одновременно две трубки (рис. 2). Отмечены случаи, когда при густом посеве или скоплении нескольких зерен в средней части пыльцевых трубок образовались вздутия и их рост прекращался (рис. 3). По нашим наблюдениям эти нарушения роста пыльцевых трубок возникают под влиянием избыточной влажности среды. При под-

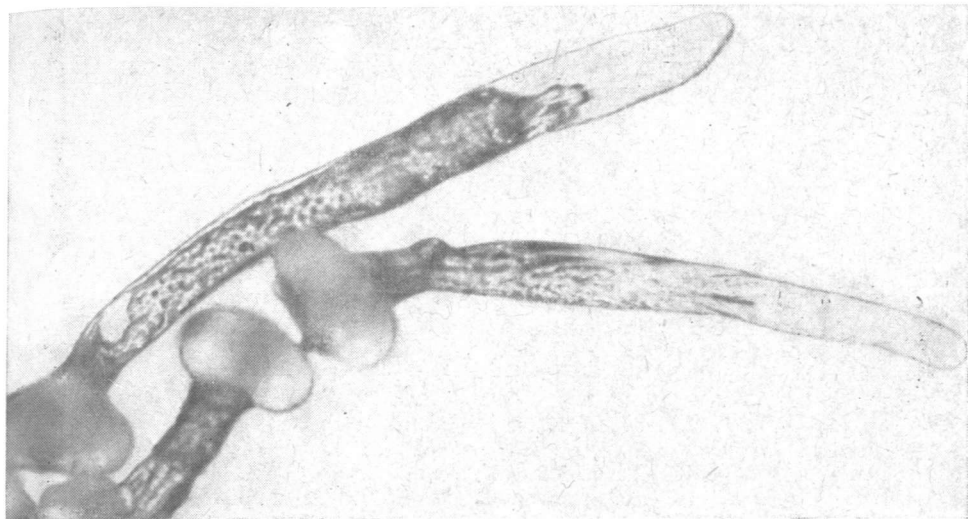


Рис. 4. Пыльца *Picea canadensis*
Нормальный рост трубок при минимальной влажности в камере

держании в камере минимально возможной влажности вздутий не было (рис. 4), однако чрезмерное уменьшение влажности приводило к высыханию среды и трубок.

Пыльца сосны и пихты способна прорасти и без питательной среды на чистом стекле во влажной камере. Однако в этом случае длина пыльцевой трубки через 5 сут не превышала трех диаметров пыльцевого зерна и крахмал в трубках не обнаруживался.

Изучение жизнеспособности пыльцы позволило установить, что пыльца хвойных интродуцентов в 1976 г. была хорошего качества, причем у растений в ЛОСС несколько лучше, чем в ГБС, что, по-видимому, можно объяснить лучшими условиями произрастания и более зрелым возрастом опытных растений. Из всех испытанных нами методов определения жизнеспособности пыльцы хвойных более объективным мы считаем проращивание на питательных средах, параллельное использование косвенных методов допустимо для ускоренного установления качества пыльцы.

ВЫВОДЫ

Пыльца хвойных интродуцентов (*Pinus*, *Abies*, *Picea*), изученных в 1976 г., имеет хорошее качество. На питательной среде из 1 %-ного агар-агара с добавлением 12 и 20 % сахарозы проросло 63—79 % пыльцевых зерен растений, произрастающих в Москве (ГБС), и 66—86 % — у растений из Липецкой области (ЛОСС).

Определение жизнеспособности пыльцы косвенными методами показало, что пыльца разных видов обладает специфичностью в отношении применяемых красителей, однако окрашивание может быть использовано в целях ускоренного определения качества пыльцы.

Наиболее объективным методом определения жизнеспособности пыльцы является проращивание на оптимальных искусственных средах.

Прорастание пыльцы исследованных видов родов *Pinus*, *Picea* и *Abies* на искусственных средах начиналось через 20—24 ч и заканчивалось на пятые-шестые сутки.

ЛИТЕРАТУРА

1. Кауров И. А. Качество пыльцы интродуцированных дальневосточных древесных пород. — Бот. журн., 1959, 44, № 8, с. 1162.
2. Мауринь А. М. Древесные интродуценты Латвийской ССР. Рига, «Звайгзне», 1967.

3. Некрасов В. И. Основы семеноведения древесных растений при интродукции. М., «Наука», 1973.
4. Остапенко В. И. К вопросу об оценке различных способов определения жизнеспособности пыльцы.— Бюл. Центральной генетической лаборатории им. В. И. Мичурина, 1956, вып. 2, с. 38.
5. Голубинский И. Н. Биология прорастания пыльцы. Киев, «Наукова думка», 1974.
6. Раамологов В. П. Исследование пыльцы и пыльцевых трубок голосеменных растений.— Автореф. канд. дис., М., 1968.
7. Поддубная-Арнольди В. А., Цингер Н. В., Петровская Т. П., Полунина Н. Н. Гистохимическое исследование пыльцы и пыльцевых трубок некоторых покрытосеменных растений.— Труды Гл. бот. сада, 1961, 8, с. 162.
8. Шардаков В. С. Реакция на пероксидазу, как показатель жизнеспособности пыльцы растений.— ДАН СССР, 1940, 26, № 3, с. 273.
9. Козубов К. М. Об ускоренном и надежном методе определения жизнеспособности пыльцы.— Бот. журн., 1965, 50, № 6, с. 811.
10. Дженсон У. Ботаническая гистохимия. М., «Мир», 1965.

Главный ботанический сад
Академии наук СССР

ИСПЫТАНИЕ РОЗ В УСЛОВИЯХ СРЕДНЕГО УРАЛА

О. К. Шишкин

В условиях Среднего Урала, отличающегося суровым континентальным климатом, успех акклиматизации растений зависит в первую очередь от степени их зимостойкости.

С 1961 по 1975 г. мы изучали зимостойкость некоторых видов и сортов роз с целью отбора устойчивого ассортимента для озеленения населенных пунктов Среднего Урала.

Акклиматизацию роз на Среднем Урале лимитируют в основном низкие температуры зимой. Другим ограничительным фактором является недостаточная продолжительность вегетационного периода, которая зависит от сроков наступления последних весенних и первых осенних заморозков.

На перезимовку роз в значительной степени влияют начало и конец вегетации, степень одревеснения побегов, уровень агротехники и др. Улучшением условий выращивания можно повысить морозоустойчивость роз. Как правило, лучше зимуют хорошо развитые кусты с мощной корневой системой, ослабленные растения погибают в зимний период даже при хорошей защите. Преждевременная деформация значительно снижает зимостойкость роз. Такое явление мы наблюдали после зимы 1973/1974 гг. в учхозе «Уралец» ССХИ. В результате превышения концентрации фунгицида листья у части растений опали уже в августе. У некоторых сортов эти растения погибли на 100%. У растений с листьями, сохранившимися до зимы, процент выпада был незначительным.

Наши многолетние наблюдения в условиях Среднего Урала за розами, привитыми на местном и инорайонном шиповниках, значительно отличающихся по длине вегетационного периода, не обнаружили видимого различия влияния подвоя на длину вегетации привоя. Все садовые сорта роз с длинным периодом вегетации не заканчивали роста побегов и не сбрасывали листьев до наступления заморозков. Однако шиповник, используемый в качестве подвоя для них в открытом грунте, заканчивает вегетацию и сбрасывает листья во второй половине сентября (роза иглистая, роза коричная). При температуре не ниже нуля (в теплице) привитые растения роз могут вегетировать до декабря и позже.

Следует отметить, что подвой у роз, по-видимому, не оказывает влияния на продолжительность вегетации привоя в открытом грунте, более замет-

но обратное влияние. Естественно, что эти изменения ненаследственны и при удалении или гибели привоя продолжительность вегетации подвоя такая же, как у других растений этого вида, не использовавшихся для прививки.

Период покоя и зимостойкость роз. Исследования Е. С. Мороза [1] и других авторов показали, что период покоя является приспособлением древесных растений к сезонным изменениям климата, возникающим в результате длительного воздействия условий окружающей среды.

Е. С. Мороз, изучавший явление покоя у 123 видов декоративных древесных растений и 116 сортов плодовых, показал, что для наступления у них цветения необходим предварительный период покоя продолжительностью от нескольких дней до двух и более месяцев (за исключением отдельных кустарников). К таким же выводам пришли и другие исследователи на основании наблюдений над различными породами древесных растений в разных климатических зонах СССР.

Продолжительность и глубина покоя и зимостойкость роз изучены сравнительно мало. В условиях Урала Л. И. Сергеев с соавт. [2] установил, что у розы морщинистой продолжительность покоя равна 25 дням, а у розы коричной — 65 дням.

П. А. Генкель [3] и др. установили, что длительность зимнего органического покоя тем больше, чем выше зимостойкость породы или сорта.

Для изучения связи между продолжительностью покоя и зимостойкостью в условиях Среднего Урала некоторых видов и сортов роз различного происхождения по методике П. А. Генкеля и Е. З. Окниной [4] нами был поставлен лабораторный опыт, который заключался в учете времени, необходимого для снятия периода покоя и разворачивания почек. Были взяты следующие виды и сорта розы: иглистая (*Rosa acicularis* Lindl.), морщинистая (*R. rugosa* Thunb.), канина (*R. canina* L.), бедренцоволистная (*R. pimpinellifolia* L.), гибрид розы белой — 'Мейденс Блаш' (*R. alba* L. 'Maiden's Blush'), 'Персидская желтая' ('Persian Yellow') и ремонтантная 'Ульрих Бруннер Филс' ('Ulrich Brunner Fils').

Опыты показали, что у всех испытанных роз период покоя короткий и при благоприятных условиях заканчивается уже в декабре (раньше всех у местного вида — розы иглистой). В первую очередь выходят из состояния покоя почки, расположенные в верхней части побегов. Установлено также, что зимостойкие виды и сорта роз в лабораторных условиях быстрее проходят фазы развития, чем менее зимостойкие.

Таким образом, у роз, формировавшихся в условиях сурового континентального климата, период относительного покоя короче, нежели у видов, формировавшихся в более мягком климате. По-видимому, на юге, где зимы неустойчивы, с частыми зимними оттепелями и возвратом холодов, у растений сформировался более продолжительный и глубокий покой. Эти выводы согласуются с результатами, полученными на древесных растениях ([5—7] и др.), но расходятся с данными П. А. Генкеля [3] и некоторых других авторов.

Результаты нашего лабораторного опыта подтверждают фенологическими наблюдениями: более зимостойкие виды роз в условиях Среднего Урала начинают вегетировать раньше при менее глубоком покое.

Наиболее зимостойкими в местных условиях являются розы: иглистая, коричная, краснолиственная и бедренцоволистная, которые вегетируют до наступления заморозков. Растения этих видов рано заканчивают рост и значительную часть вегетационного периода используют для накопления запасных веществ.

Известно, что покой является обязательным этапом в онтогенезе растения. П. А. Генкель и Е. З. Окнина заметили, что у большинства растений в период зимнего покоя цитоплазма не прилегает плотно к стенкам клеток. Это состояние они назвали обособлением протоплазмы [3, 4, 8].

Нами была сделана попытка охарактеризовать морозоустойчивость отдельных видов и сортов роз путем простых микрохимических реакций и наблюдений над цитоплазмой по методике П. А. Генкеля и Е. З. Окиной [9].

Динамику превращения запасных веществ при переходе растения в состояние покоя и выходе из него мы изучали с помощью микрореакций, проводившихся один раз в месяц в период с 1 декабря по 1 апреля. Крахмал обнаруживали иодной реакцией в растворе Люголя. Реакцию на жиры и липоиды проводили окрашиванием срезов раствором судана III; на сахара — смачиванием срезов 2%-ным спиртовым раствором альфа-нафтола и концентрированной серной кислоты. Для контроля процесса обособления цитоплазмы просматривали срезы почек и побегов под микроскопом.

В результате было установлено, что разные по степени зимостойкости виды и сорта роз отличались и особенностями превращения крахмала. У зимостойких видов (розы иглистая и бедренцоволистная) крахмал в незначительном количестве обнаруживался в тканях лишь в начале зимы (1 декабря), что говорит о почти полном и раннем гидролизе крахмала. Вновь крахмал выявлялся у этих видов лишь в самом конце периода покоя (1 апреля). Ткани растений менее зимостойкой розы 'Мейдене Блаш' содержали крахмал почти в течение всей зимы, что говорит о его неполном гидролизе.

Микрохимическими анализами определено наличие сахаров на протяжении всего периода покоя. Наибольшее количество сахаров отмечено у зимостойких видов, меньше — у менее зимостойких роз ('Мейденс Блаш', *R. canina*, 'Персидская желтая'). Наиболее интенсивное окрашивание препаратов наблюдалось в зимние месяцы (январь — февраль), что говорит о максимальном количестве сахаров в этот период.

Жиры и жироподобные вещества у всех изучаемых видов сохранялись в тканях в течение всей зимы (больше всего в клетках камбия). В тканях зимостойких видов эти вещества окрашивались сильнее.

С наступлением заморозков в тканях большинства изучаемых видов роз мы наблюдали обособление протоплазмы. Это явление не было отмечено у пеморозостойкой пемонтантной розы 'Ульрих Бруннеп Филс'.

Обособление протоплазмы начиналось в ноябре и заканчивалось в апреле, с выходом растений из состояния покоя; особенно же интенсивным оно было в январе — феврале; в начале зимы и начале весны наблюдалось в небольшом числе клеток. Уже в декабре плазмодесмы обнаруживались лишь в отдельных клетках. Позднее плазмодесмы не наблюдались до наступления вегетации.

Устойчивость роз к поздневесенним заморозкам. Для Среднего Урала характерен возврат холодов не только в апреле — мае, но и в июне, поэтому морозостойкость растений в этот период имеет немаловажную роль. Такие возвраты холодов наблюдались 3—6 июня 1961 г., когда температура понижалась до -5° и был сильный снегопад; 10—13 июня 1963 г. температура падала до -4° , 18 июня 1969 г. — до -3° , 4 июня 1971 г. — до $-11,5^{\circ}$. В результате последнего похолодания даже у многих пород, вполне зимостойких в местных условиях, таких, как тополь, береза, смородина и другие, были повреждены все молодые листья и побеги.

Вредит растениям похолодание и в мае. Так, в 1974 г. после теплой погоды ($+30^{\circ}$ днем) большой ущерб растениям нанес заморозок (-9°) 15 мая. От заморозка погибли листья у всех сортов и групп роз, у которых активно росли побеги, а у части сортов погибли даже молодые побеги. Некоторые растения, плохо перенесшие зиму, после заморозков отмирали, другие в течение вегетации росли слабо, и в большинстве своем не цвели.

Многолетние наблюдения над состоянием роз, перенесших заморозки, показали, что более устойчивы к заморозкам розы морщинистая, центифольная, французская и их гибриды.

Сильно страдают окулянты садовых роз, особенно с одним-тремя листь-

ями. У большинства из них повреждаются все листья и побег. У окулянтов старшего возраста (с пятью и более листьями) повреждаются лишь два-три верхних листочка. Устойчивы к низким температурам окулянты плетистых роз (гибриды розы Вихура и розы многоцветковой), сильнее повреждаются сорта чайно-гибридных роз.

Степень повреждения заморозками взрослых кустов (2—8 лет) зависит в первую очередь от состояния растения и сорта. Более мощные кусты быстрее восстанавливают утраченные органы.

Сохранение роз в зимний период. Хорошо переносили уральские зимы без укрытия парковые розы, относимые нами по степени зимостойкости к первой группе: розы иглистая, коричная, краснолистная, морщинистая и ее гибриды ('Kaiserin des Nordes' и 'Parfum de la Neige'). Парковые розы, отнесенные нами по степени зимостойкости ко второй и третьей группам, нуждаются в укрытии снегом, иначе в холодные зимы подмерзает однолетний прирост (*R. canina*, 'Персидская желтая', гибрид розы белой — 'Мейденс Бланш', французская, разновидности центифольной и др.).

Садовые сорта роз совершенно не могут зимовать в открытом грунте без специального укрытия. Более устойчивы в этой группе розы ремонтантные. Наши наблюдения показывают, что побеги этих роз выдерживают морозы до -17° , при дальнейшем понижении температуры побеги погибали. Более чувствительны к морозам розы чайно-гибридные, полиантовые, пернецианские и флорибунда. Поэтому грунтовая культура этих роз в районах, где морозы достигают $-10-15^{\circ}$, ведется со специальным укрытием на зиму.

Высота снежного покрова на Среднем Урале может достигать 70 см и более, благодаря чему температура почвы на глубине 20 см даже при сорокаградусных морозах не падает ниже $-6,6^{\circ}$. Поэтому розы под утепляющим материалом слоем в 20—30 см могут переносить и уральские морозы.

В зимний период растения роз подвергаются влиянию неблагоприятных, а иногда и губительных для них условий (низких температур, высокой влажности), и могут погибать от вымерзания, выпревания, вымокания и высыхания. Под укрытием розы в течение шести месяцев находятся под влиянием регулируемых факторов, которые постоянно изменяются по силе воздействия на растения.

Наиболее верный способ сохранения роз на Среднем Урале — «сухой»: устройство настила из досок над растениями с последующим укрытием сухими листьями, торфом, землей и др. Нам удавалось сохранить таким образом 100% растений роз из групп Плетистых, Чайно-гибридных и Флорибунда в течение нескольких лет. Однако такой прием дорог и требует больших затрат труда и пиломатериалов.

Наиболее современный способ защиты роз разработан в ГБС АН СССР. Укрытие состоит из проволочного каркаса, утепляющего материала (поролон) и полиэтиленовой пленки. Применение этого способа в более северных районах очень перспективно.

Неплохие результаты были получены нами при укрытии роз слоем торфа толщиной в 25—30 см. После наступления заморозков с растений удаляли листья, бутоны и невызревшие части побегов, затем пригибали кусты навстречу друг к другу и связывали. У основания кустов и под пригибаемые побеги укладывали лапник. Эта легкая воздухопроницаемая покрывка предохраняет побеги от непосредственного соприкосновения с почвой и защищает от мышей. Поверх лапника насыпали торф слоем 5—7 см. После наступления устойчивого похолодания до $-5-7^{\circ}$ (что бывает обычно в конце октября — начале ноября) слой торфа увеличивали до 20—30 см. В некоторые годы растения роз разных групп в возрасте 1—8 лет неплохо зимовали в этих условиях.

По нашим наблюдениям, слабые и затененные растения, имеющие не-большой прирост, зимуют хуже сильных кустов, растущих на освещенных

местах, по-видимому, вследствие недостаточной ассимиляции, в результате чего накапливается меньше углеводов. Замечено, что саженцы роз, выращенные в местных условиях, при одинаковых способах укрытия меньше подмерзают, чем растения, завезенные из других районов (Киева, Москвы и др.).

Изучение большой коллекции садовых роз на протяжении четырнадцати лет позволило нам выделить наиболее зимостойкий ассортимент для Среднего Урала: из Ремонтантных — 'Миссис Джон Лейнг', 'Фрау Карл Друшки' и 'Ульрих Бруннер Филс'; Чайно-гибридных — 'Фрейбург II', 'Глория Дей', 'Хис Меджести', 'Мисс Ровена Том'; из других садовых групп — 'Кордес Зондермельдунг', 'Тлетчер', 'Файр Флейм', 'Фанал', 'Зангерхаузен', 'Аве Мария', 'Нью Доун', 'Аэлита'.

ВЫВОДЫ

Розы иглистая, морщинистая, канина, бедренцоволистная, гибрид белой розы — 'Мейденс Блаш', 'Персидская желтая' и ремонтантная 'Ульрих Бруннер Филс' имеют короткий период покоя, при благоприятных условиях заканчивающийся уже в декабре (раньше всего у местного вида — розы иглистой).

Зимостойкость роз зависит от продолжительности вегетации. Наиболее зимостойкими оказываются виды, имеющие короткий период вегетации, заканчивающийся до наступления заморозков (например, парковые розы), которые значительную часть вегетационного периода используют для накопления запасных веществ.

Розы из группы садовых (Ремонтантные, Чайно-гибридные, Полиантовые, Флорибунда, Плетистые и др.), не заканчивающие вегетацию на Среднем Урале до наступления морозов, нуждаются в обязательной защите на зиму.

У высокоморозостойких видов роз по сравнению с неморозостойкими крахмал гидролизуются в период покоя быстрее. Почти у всех растений изученных видов и сортов в период покоя в клетках тканей побегов наблюдалось обособление протоплазмы (особенно в январе и феврале), более четко выраженное у морозостойких видов.

Опыт интродукции роз на Среднем Урале подтверждает возможность выращивания малозимостойких сортов и видов в северных зонах при условии соответствующей агротехники (укрытия на зиму).

ЛИТЕРАТУРА

1. Мороз Е. С. Экспериментально-экологические исследования периода покоя у древесных растений. — Экспериментальная ботаника, 1948, вып. 6, сер. 4, 295.
2. Сергеев Л. И., Сергеева К. А., Мельников В. К. Морфо-физиологическая периодичность и зимостойкость древесных растений. Уфа, Ин-т биологии Башкирского ФАН СССР, 1961.
3. Генкель П. А. Состояние покоя у растений как процесс обособления протоплазмы. — Вестн. АН СССР, 1948, № 8, с. 16.
4. Генкель П. А., Окнина Е. З. Состояние покоя у растений, как процесс обособления протоплазмы клеток. — Труды Ин-та физиол. раст., 1948, 6, вып. 1, с. 85.
5. Нестеров Я. С. Период покоя и зимостойкость плодовых культур. — ДАН СССР, 1957, 117, № 3, с. 507.
6. Севастьянова Л. А., Скворцова А. В. Некоторые особенности зимостойкости древесно-кустарниковых растений в условиях лесостепной части Западной Сибири. — Труды Центр. Сибирского бот. сада, 1961, вып. 5, с. 11. Новосибирск.
7. Христов А. А. Период покоя и зимостойкость яблони в условиях западной Сибири. — Физиол. раст., 1961, 8, вып. 1, с. 58.
8. Генкель П. А., Окнина Е. З. О состоянии покоя и морозоустойчивости плодовых растений. М., «Наука», 1964.
9. Генкель П. А., Окнина Е. З. Диагностика морозоустойчивости растений по глубине покоя их тканей и клеток. М., Изд-во АН СССР, 1954.

НОВЫЙ ВИД РОДА *FERULA* L. ИЗ ЮЖНОГО КАЗАХСТАНА

М. Г. Пименов, Ю. В. Баранова

Описываемый ниже вид выделен из сложного комплекса рас, объединяемых в вид *Ferula diversivittata* Regel et Schmalh., таксономические и географические границы которого до сих пор еще полностью не ясны. Описание *F. diversivittata* [1] было сделано сразу по нескольким сборам, в числе которых были и растения, имеющие весьма неопределенную в географическом отношении этикетку: «Inter Orsk et Taschkent». Во избежание дальнейших неясностей в таксономической трактовке вида его следует лектотипифицировать, и в качестве лектотипа мы предлагаем выбрать гербарный материал, собранный О. А. Федченко в Джамском ущелье, в западной части Зеравшанского хребта («In angustiis prope Dsham et Dshishman O. Fedtschenko» LE). В этом районе вид обладает тем характерным признаком в строении плода, который послужил основой для его латинского эпитета («разные канальцы» — плоские широкие ложбиночные и округлые в сечении, крупные реберные). Аналогичные популяции свойственны другим районам западной части Зеравшанского хребта (на восток до перевала Тахта-карача), Нуратау, останцовым возвышенностям центральных и южных Кызылкумов, а после значительной географической дизъюнкции — Центральному Копетдагу. Они встречаются в нижнем и среднем горном поясе, обычно на мелкоземисто-щебнистых склонах, среди термофильных кустарников.

Более редок этот вид в Западном Тянь-Шане, где он известен от низкогорий крайней западной части Угамского хребта, бассейнов рек Чирчик и Ангрен на восток до крайней западной оконечности Киргизского Алатау.

Своеобразная в морфологическом и экологическом отношениях раса *F. diversivittata*, описываемая ниже как новый вид, собрана нами дважды (весной с живыми листьями и летом в плодах, когда листья давно отмерли) в низких предгорьях восточного склона сырдарьинского Каратау, на солончаках по берегу горько-соленого оз. Ащилькуль.

Ferula malacophylla M. Pimen. et J. Baranova sp. n. (sect. *Palaeonarthex* Korov., subsect. *Tumidae* M. Pimen. et J. Baranova) — *Plantae perennes monocarpicae radicibus verticalibus crassis, pauciramosis, caulibus solitariis, ad 2 m alt., solidis, glabris, basi residuis fibrosis petiolorum foliorum emortuorum instructis, ad nodos inflatis. Folia radicalia mox marcescentia, ambitu triangulari-ovalia, 15—30 cm lg., ad 20 cm lt., laminis ternatisectis, lobis primariis pinnatisectis, ultimis oblongo-lanceolatis, 5—10 cm lg., 1,5—2 cm lt., apice mucronatis, basi vix decurrentibus, margine irregulariter rotundato-dentatis, mollibus, sparse pilis brevibus tectis. Folia caulina foliis radicalibus conformia, sed laminis diminutis, petiolis abbreviatis praedita. Umbellae inflorescentiam paniculatam latam in parte caulis superiore formantes, ramis inflorescentiae patentibus alternis, oppositis vel*

pseudoverticillatis. Umbellae non involucretae, centrales fertiles, 7—10 cm in diam., 10—20-radiatae, laterales steriles, pedunculis longis donatae. Umbellulae involucrellis paucifolialatis, foliolis caducis, 10—20-radiolatae, fructificatione 3—3,5 cm in diam. Flores ignoti. Mericarpia dorso compressa, ovalia, 10—12 mm lg., 6—7 mm lt., flavido-fusca, nitidula, glabra, jugis dorsalibus subinconspicuis, marginalibus anguste aliformibus, a facie commissurali projecturis longitudinalibus instructa. Exocarpium monostratosum, e cellulis tangentialiter elongatis formatum. Mesocarpium bistratosum: strato externo e cellulis parenchymaticis, internum (hypendocarpium) — e cellulis fibrosis, tangentialiter elongatis, membranis fissuratim porosis. Vittae valliculares singulae magnae, commissurales 4—6, omnes cellulis secretoriis donatae, sectione transversali dorso compressae, jugales solitariae, minores. Iuga marginalia strato sclerenchymatico longitudinali praedita. Fasciculi conductorii minuti, in jugis marginalibus singuli — bini, in jugis dorsalibus singuli, omnes vittis minoribus instructi. Endospermum ventre planum.

Т и п у с: Kazakhstania australis, prov. Dzhambul, in promontoriis orientalis jugi Karatau, ad ripas lacus Aschtschikul, in salsis. 2.V 1971. № 40. M. G. Pimenov, D. A. Pakaln, L. I. Sdobnina (veg.); ibid. 12.VII 1973. № 1504. M. G. Pimenov, M. E. Pimenova, J. V. Baranova (fr.). In Herb. Inst. Bot. Acad. Sci. URSS (LE) conservatur, isotypus — MW.

A f f i n i t a s: Species nostra *F. diversivittatae* Regel et Schmalh. similis, sed vittis jugalibus minoribus vel nullis, inflorescentiis compactis, lobis ultimis foliorum mollibus, sparse pilosis, oblongo-lanceolatis, apice mucronatis differt.

Многолетние монокарпические растения с вертикальными утолщенными маловетвистыми корнями. Стебли одиночные, до 2 м высотой, плотные, голые, в узлах вздутые. Основания стеблей окутаны волокнистыми остатками отмерших черешков. Прикорневые листья рано увядающие, в очертании треугольно-овальные, 15—30 см длиной, до 20 см шириной. Пластинка листа тройчато-рассеченная, первичные доли перисто-рассеченные, конечные доли продолговато-ланцетные, 5—10 см длиной, 1,5—2 см шириной, на конце заостренные, у основания избегающие, по краю неравномерно зубчатые, мягкие, покрытые редкими короткими волосками. Стеблевые листья сходные с прикорневыми, но с уменьшенной пластинкой и более короткими черешками. Зонтики собраны в широкометельчатое соцветие в верхней части стебля. Ветви соцветия, отклоненные от стебля, очередные, супротивные или ложномутовчатые. Зонтики без обертки, центральные плодущие, 7—10 см в диаметре, 10—20-лучевые, боковые стерильные, на длинных ножках. Зонтики с малолистными оберточками, во время плодоношения 3—3,5 см в диаметре, с 10—12 лучами. Листочки оберточки рано опадают. Цветки неизвестны. Мерикарпии сжатые со спинки, овальные, 10—12 см длиной, 6—7 см шириной, желтовато-бурые, блестящие, голые. Спинные ребра почти незаметные, краевые ребра узкокрыловидные, с продольными выступами на комиссуральной поверхности. Экзокарп однослойный, состоит из тангентально вытянутых клеток. Мезокарп двухслойный: наружный слой состоит из паренхиматических клеток, внутренний (гипендокарп) — из волокнистых, тангентально вытянутых клеток с оболочками, имеющими щелевидные поры. Ложбинные каналцы одиночные, крупные, комиссуральные — в числе 4—6, все с обкладочными клетками, на поперечном срезе сжатые, реберные одиночные, более мелкие. Краевые ребра с продольным склеренхимным слоем. Проводящие пучки мелкие, в краевых ребрах по одному-два, в спинных ребрах — по одному, все с мелкими секреторными каналцами. Эндосперм с брюшной стороны плоский.

Т и п: Южный Казахстан, Джамбульская обл., восточные предгорья хр. Каратау, на берегу оз. Ащилькуль, на солончаках. 2.V 1971. № 40. M. Г. Пименов, Д. А. Пакалн, Л. И. Сдобнина (veg.); там же, 12.VII

1973. № 1504. М. Г. Пименов, М. Е. Пименова, Ю. В. Баранова (пл.). Хранится в гербарии Ботанического института АН СССР (LE), изотип — MW.

Р о д с т в о: Наш вид близок к *F. diversivittata* Regel et Schmalh., но отличается от него более мелкими реберными канальцами, или их полным отсутствием, компактным соцветием, мягкими рассеяно-опушенными, продолговато-ланцетными, заостренными конечными долями листьев.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Regel E. Descriptiones plantarum novarum rariorumque a cl. Olga Fedtschenko in Turkestanian nec non in Kokania lectarum Umbelliferae.— Изв. Имп. об-ва любит. естествозн., антроп. и этногр., 1882, 34, вып. 2, с. 27.

Ботанический сад
Московского государственного университета
им. М. В. Ломоносова

Казахстанская
зональная станция ВИЛР
Чимкент

НОВЫЙ ПОДВИД КАЛУЖНИЦЫ (*CALTHA* L.) С ДАЛЬНОГО ВОСТОКА

В. Н. Ворошилов, П. Г. Горовой

Caltha palustris L. subsp. *hymphaeifolia* Worosch. et Gorovoi subsp. nov.—
C. pygmaea auct. non Makino: Worosch., 1966, в Опред. раст. Прим. и Приам.: 179 — *C. sibirica* auct. non Tolm.: Worosch., 1966. Фл. сов. Дальн. Вост.: 192, 193, р. р. — ? *C. minor* Nakai, 1952, Bull. Nat. Sci. Mus. Tokyo 31 (Syn. Sk. Kor. Fl.): 29, nom. nud, non Mill. (1768).

Калужница болотная кувшинколистная.

Planta perennis; radices obscurae, 2—5 mm in diam. Caules 2—4 erecti vel basi subinflexi, 20—30 cm alti, ad 3 mm in diam., internodiis duobus, ab internodio primo in parte media vel superiore ramosi, ramis flores 2—4 gerentibus. Folia radicalia pauca, petiolis tenuibus, 8—12 cm longis, lamina ovata (foliis Nymphaeae tetragonae Georgi conformi), solida, 35—40 mm longa 30—35 mm lata, subtus vulgo pallide violacea, nervis reticulatis, radialiter divergentibus elevatis (nervo centrali reliquis subcrassiore) basi cuneiforme emarginata, marginibus non conniventibus, in dimidio superiore subintegerrima, inferne obtuse dentata. Folia caulina breviter petiolata (petiolis 2—5 cm longis) lata ovata vel late triangularia, basi sinuata (late arcuata), 25—35 mm longa, 30—40 mm lata, toto margine sparse grosse dentata. Folia floralia sessilia, late triangularia tenuia, 0,5—2 cm longa, 1—3 cm lata. Pedicelli tenses, 2—7 cm longi, post anthesin ad 8 cm et ultra longi. Flores 2,5—3 cm in diam., sepalis 5, ovalibus vel oblongo-ovalibus, 8—14 mm longis. Stamina ad 60, fuscidulis, 5 mm longis, per totam longitudinem aequicrassis. Antherae 1—2 mm longae, lineari-oblongae, pallide flavae. Ovaria 6—8, stylis brevibus hamatis. Floret post medium Maii. Habitat in pratis paludosis, in parte australi prov. Primorskensis necnon probabiliter in paeninsula Korea.

Т y п у с: prov. Primorskensis, distr. Schkotovskij, in vicinitate pagi Reczitsa, pratum paludosum ad litus maris prope ostium fl. Anissimovka (Kangaus), 19.V 1973, P. G. Gorovoi et I. I. Schapoval. In herbario Horti Botanici Principalis Ac. Sci. URSS (MHA); isotypus in Vladivostok et Leningrad (LE) conservatur.

Para typus: prov. Primorskensis, distr. Chassan, in vicinitate p. Kraskino, ad septentrionem a p. Zajssanovka, in valle, 13.V 1962, Z. G. Valova.

Affinitas: subspecies nostra *C. palustrem* L. var. *membranaceam* Turcz. in mentem revocat, sed foliis radicalibus solidioribus (siccitate non nigrescentibus), ovatis nec orbicularibus vel quadrato-orbicularibus differt.

Корни темного цвета, 2—5 мм толщиной. Стебли в числе 2—4, прямостоячие или в основании отклоненные, 20—30 см высотой, и до 3 мм толщиной с двумя междоузлиями; ветвление от первого междоузлия в средней или верхней части стебля; на каждом ответвлении (ветви) 2—4 цветка. Прикорневые листья в числе нескольких на тонких, 8—12 см длиной черешках; листовая пластинка яйцевидная (по форме напоминает листья *Nymphaea tetragona* Georgi), плотная 35—40 мм длиной и 30—35 мм шириной, с нижней стороны обычно светло-фиолетовая с выступающей сетью радиально расходящихся жилок (центральная жилка несколько толще остальных), в основании с клиновидной выемкой и с несходящимися краями, в верхней половине почти цельнокрайняя, в нижней части зубчатая. Стеблевые листья на коротких (2—5 см длиной) черешках, широкояйцевидные или широкоотреугольные с выемчатым основанием (широкодуговидные), 25—35 мм длиной и 30—40 мм шириной, с крупными редкими зубцами по всему краю. Прицветные листья сидячие, широкоотреугольные, 0,5—2 см длиной и 1—3 см шириной. Цветоножки тонкие, 2—7 см длиной, после отцветания до 8 см длиной и более. Цветки 2,5—3 см в поперечнике, чашелистиков 5, овальных или продолговато-овальных, 8—14 мм длиной. Тычинок до 60, нити буроватые, 5 мм длиной, по всей длине одинаковой толщины. Пыльники 1—2 мм длиной, линейно-продолговатые, светло-желтые. Завязи в числе 6—8 с короткими крючковато-загнутыми столбиками. Цветет во второй половине мая. Растет на заболоченных лугах, в южном Приморье и, вероятно, на полуострове Корея.

Тип: Приморский край, Шкотовский район, окрестности с. Речица, заболоченный луг у берега моря около устья р. Анисимовка 19.V.1973 г., П. Г. Горовой, И. И. Шаповал. (МНА), изотипы в Ленинграде (LE) и Владивостоке.

Паратип: Приморский край, Хасанский район, окрестности пос. Краскино, севернее с. Зайсановка, в ложине, 13.V 1962 г. З. Г. Валова. (МНА).

Родство. Описываемый подвид напоминает *C. palustris* L. var. *membranacea* Turcz., но отличается от него более плотными прикорневыми листьями, не чернеющими при сушке, по форме яйцевидными, а не округлыми или квадратно-округлыми.

Главный ботанический сад
Академии наук СССР
Москва
Тихоокеанский институт
биоорганической химии ДВНЦ
Академии наук СССР
Владивосток

НОВАЯ НАХОДКА БЕЗВРЕМЕННОГО *COLCHICUM LAETUM* L. В ВОЛГОГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ

А. Е. Маценко

В 40 км севернее Волгограда в конце августа 1973 г. Е. Е. Гогиной и мною были обнаружены растения *Colchicum laetum* Stev. Первые экземпляры безвременника яркого мы увидели в большом количестве перед разъездом Панышино (Иловлинский район); почти сплошным ковром он растет вдоль железной дороги, на протяжении около 20 км до железнодорожной станции Качалинская.

Для безвременника яркого южные районы Волгоградской обл. и Астраханская обл. — северный предел ареала. Вид распространен в степных районах западного и восточного Предкавказья, в восточной части бассейна р. Кубань, в бассейне р. Терек [1—3]. Описан он с Терека.

В 1974 г. новое местонахождение было обследовано снова в начале сентября. Собран гербарий и посадочный материал, который был высажен на экспозиции Отдела флоры СССР в Главном ботаническом саду АН СССР. Растения хорошо цвели и осенью 1975 г. дали семена, которые затем были посеяны и вззошли.

В настоящее время в Нижнем Поволжье безвременник яркий известен из немногих мест: Ергени, на юг от Абаганерова Волгоградской обл.; близ сел Садовое и Киселевка Калмыцкой АССР [4—6]; Черноярского и Камызякского районов Астраханской обл. Данные для Калмыцкой АССР и частично Астраханской обл. приводятся по образцам гербария МГУ.

По устному сообщению Н. Г. Володиной (Волгоградский педагогический институт им. Серафимовича), безвременник яркий в значительном количестве растет в степях и вдоль железной дороги у пос. Светлый Яр (Волгоградская обл.).

Беккер [7] и Клаус [8] указывали безвременник для Сарепты, однако последующие коллекторы ни разу не подтвердили эти сборы. Несмотря на это, во многих «Флорах» (см. [3—6]) имеются ссылки на эти сообщения.

Обнаруженное нами новое место произрастания безвременника на 80—100 км оторвано от основного ареала вида (80 км от Светлого Яра и 100 км от Абаганерова) и является самой северной его точкой.

ЛИТЕРАТУРА

1. Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. — Труды Бот. ин-та АН АзССР, 1940, 10, с. 94.
2. Гроссгейм А. А. Определитель растений Кавказа. М., «Советская наука», 1949.
3. Стефанов Б. Монография на рода *Colchicum*. — Сб. на Българската Академия на наукит, кн. 22. София, 1926, с. 65.
4. Флора средней полосы европейской части СССР. Л., «Колос», 1964, с. 655.
5. Флора юго-востока европейской части СССР. — Труды Гл. бот. сада, 1929, 40, вып. 3, с. 337.
6. Цингер В. Я. Сборник сведений о флоре Средней России. М., 1886.
7. Becker A. Verzeichniss der um Sarepta wildwachsenden Pflanzen. — Bull. Soc. Natur. Moscou, 1859, 31, N 1, с. 74.
8. Клаус К. Флора местных приволжских стран. СПб., 1852.

Главный ботанический сад
Академии наук СССР

ДИНАМИКА МОРОЗОУСТОЙЧИВОСТИ ОРЕХА ГРЕЦКОГО В СВЯЗИ С ПРОИСХОЖДЕНИЕМ ПОСАДОЧНОГО МАТЕРИАЛА

Н. А. Сазыкина, И. Н. Коновалов, Н. Ю. Андреева

В северо-западных областях и в районах средней полосы нашей страны ограничивающим фактором интродукции являются неблагоприятные условия зимовки растений, поэтому изучение отношения интродуцентов к низким температурам представляется актуальным.

Мы проследили, как изменяется морозоустойчивость у ореха грецкого (*Juglans regia* L.) в течение года. Работа выполнена в 1973/1974 и 1974/1975 гг. в Ботаническом институте им. В. А. Комарова АН СССР (БИН, Ленинград).

Исследованы растения, выращенные из семян различной репродукции и разных поколений. Опыты состояли из трёх вариантов: 1) испытывали 25-летние растения, произрастающие в парке БИН и выращенные из семян разного географического происхождения (Киев, Сочи); 2) испытывали растения нулевого (F_0) и первого (F_1) поколений (возраст растений 25, 13 и 9 лет). Растения F_0 (посев 1949 и 1961 гг.) получены из семян киевской репродукции от одного материнского растения. Растения F_1 (посев 1961 и 1965 гг.) выращены в Ленинграде из семян растений F_0 1949 г. посева; 3) изучали воздействие искусственной оттепели на растения F_0 и F_1 .

В 1974—1975 гг. растения имели возраст 26, 14 и 10 лет. Все они плодоносят. Растения, выращенные из семян сочинской репродукции, ежегодно подмерзают и имеют кустарниковую форму.

Морозоустойчивость растений учитывалась на уровне закалки, какую они приобретали в условиях открытого грунта в парке БИН. Она определялась путем промораживания срезанных однолетних побегов в морозильных камерах. Режим испытания был близок к режиму, рекомендованному Институтом физиологии растений им. К. А. Тимирязева АН СССР [1]. Скорость охлаждения растений $6-8^\circ$ в час, продолжительность промораживания 16—18 ч и оттаивание — при 20° в течение суток.

Жизнеспособность растений после промораживания оценивали по отращиванию побегов и побурению тканей, которое определяли при помощи микроскопа МБИ-3 и бинокулярного микроскопа МБС-1. В каждом опыте было использовано 8—12 побегов, повторность двухкратная. Контролем служили побеги, не подвергавшиеся искусственному промораживанию.

В середине октября, когда температура воздуха в окружающей среде в ночные часы опускалась до 0° или $-1-2^\circ$, а днем колебалась около $2-8^\circ$, растения, выращенные из семян киевской и сочинской репродукций, переносили промораживание при температуре -12° без повреждений (табл. 1). Растения из семян киевской репродукции находились в это время в глубоком покое, из семян сочинской репродукции — только что закончили рост. При -14° у растений из семян сочинской репродукции повреждалось 20% терминальных побегов, а при -20° погибали все побеги

Таблица 1

Степень повреждения побегов ореха грецкого из семян разного географического происхождения

Дата	Температура, °С		Растения	
	в природ- ных условиях	промора- живания	киевского происхождения	сочинского происхождения
1973 г.				
18.X	0	—7	Повреждений нет	
23.X	—2	—12	То же	
27.X	0	—14	Повреждений нет	Повреждено 20% терминаль- ных почек
31.X	—1	—20	Небольшие повреждения наружных почечных чешуй	Побеги погибли полностью
10.XII	—18	—24—25	Повреждены зачатки муж- ских соцветий и наружные почечные чешуи	То же
1974 г.				
6.I	—2—3	—27—30	Побеги погибли полностью	
12.III	0	—20	То же	
18.III	5	—15	Повреждено 50% зачатков мужских соцветий	Побеги погибли полностью
21.III	3	—10	Повреждений нет	Погибло 50% побегов
2.IV	10	—10	То же	Погибло 45% побегов
15.IV	5	—15	Повреждены зачатки муж- ских соцветий	Побеги погибли полностью
3.VI	10	—3—4	Побеги погибли полностью	
6.VI	10	—2	Повреждений нет	
14.X	8	—14	Повреждено 10% зачатков мужских соцветий	Повреждено 15% терми- нальных почек
16.X	6	—18	Повреждены зачатки муж- ских соцветий и 50% тер- минальных почек	Побеги погибли полностью
31.X	5	—20	Побеги погибли полностью	

целиком, тогда как у растений из семян киевской репродукции при -20° повреждались лишь наружные почечные чешуи.

Отрицательные температуры воздуха в декабре — феврале привели к повышению морозоустойчивости растений из семян киевской репродукции. Повреждения наблюдались лишь при $-24-25^{\circ}$. Морозоустойчивость растений из семян сочинской репродукции оставалась сравнительно низкой, по-видимому, в связи с их длительным ростом в предыдущем вегетационном периоде, что лишило растения нормальной закалки. По литературным данным [2, 3] субтропические растения при переселении в более северные районы сохраняют характерный для них ритм вегетации с длительным периодом роста, долго не могут приспособиться к новым условиям и оказываются малоустойчивыми к перепадам температуры. Максимальная способность к закаливанию у древесных растений возникает лишь в результате оптимальной длительности периода вегетации [4].

Весной и при повышении температуры воздуха до $3-5^{\circ}$ в дневные часы и до 0° или $-2-3^{\circ}$ ночью способность растений переносить действие отрицательных температур сильно снижалась. Особенно резко это было выражено у растений из семян сочинской репродукции. Даже при температуре промораживания -10° разница между растениями киевской и сочинской репродукций была весьма значительная: первые оставались без повреждений, тогда как у вторых — погибало до 50% побегов. В апреле

морозоустойчивость растений продолжала падать. В этот период промораживание побегов даже при -15° у растений из семян киевской репродукции вызвало полиме вымерзание зачатков мужских соцветий и терминальных почек. Хотя в марте при тех же условиях наблюдалось повреждение всего 50% зачатков мужских соцветий. Главную роль в данном случае, по-видимому, играло физиологическое состояние растений, активно готовящихся к вегетации. Во второй половине мая в связи с началом вегетации отмечалась почти полная потеря морозоустойчивости растений, побеги которых независимо от происхождения в это время выдерживали промораживание только до -2° .

Осень 1974 г. была значительно теплее осени 1973 г. (нулевой температуры не было до середины ноября). Закаливание шло медленнее, и растения имели меньшую морозоустойчивость, чем в октябре 1973 г. Так, в 1974 г. даже более устойчивые к низким температурам побеги растений из семян киевской репродукции частично повреждались уже при -14° и полностью погибали при -20° . В 1973 г. промораживание при -20° вызвало лишь небольшие повреждения наружных почечных ярусов.

Таким образом, деревья ореха грецкого разного географического происхождения различаются по морозоустойчивости в период глубокого и вынужденного покоя. Растения из семян киевской репродукции за 25 лет произрастания в Ленинграде приспособились к местным условиям, приблизились по ритмике роста и развития к аборигенным растениям [5] и стали достаточно морозоустойчивыми. Даже в очень теплые, с частыми оттепелями, зимы 1973 и 1974 гг., когда нормальная закалка деревьев не обеспечивалась, они выдерживали без повреждений температуру $-24-25^{\circ}$. Растения же из семян сочинской репродукции не смогли приспособиться к условиям Ленинграда и остались слабо морозоустойчивыми. Несмотря на длительное произрастание в этих условиях, они имеют кустовидную форму и не плодоносят. Без повреждений они переносили температуру около -15° .

Данные по морозоустойчивости однолетних побегов ореха грецкого F_0 и F_1 (возраст 26 и 10 лет) представлены в табл. 2.

В конце августа 1973 г., когда растения еще вегетировали, промораживание срезанных побегов при температуре $-3-4^{\circ}$ привело к гибели листьев у растений обоих поколений. Стебли же у растений F_0 погибали, у растений F_1 — сохранялись без повреждений. Температура -7° оказалась в этот период летальной для побегов растений обоих поколений. В октябре их морозоустойчивость сильно возросла. Воздействие температурой -15° не вызвало заметных повреждений растений; при снижении температуры опыта до $-20-25^{\circ}$ повреждались только растения F_0 . В очень теплую зиму 1973/1974 г. промораживание побегов при температуре $-27-30^{\circ}$ привело к вымерзанию побегов растений F_1 и F_0 .

Весной 1974 г. растения F_1 значительно дольше сохраняли способность переносить понижение температуры. До конца апреля они хорошо выдерживали температуру -15° , в то время как у растений F_0 при этой температуре уже в середине марта повреждались зачатки мужских соцветий, а в середине апреля погибали терминальные почки. С момента распускания почек для растений обоих поколений температура ниже -3° губительна. Лишь в августе 1974 г., так же, как и в 1973 г., растения F_1 и F_0 отличались по морозоустойчивости: у растений F_1 промораживание побегов при -3° вызвало отмирание листьев, но стебли сохранялись, тогда как у растений F_0 погибли все листья и 50% стеблей.

Довольно четкие различия между растениями F_0 и F_1 наблюдались и в октябре — ноябре 1974 г. Во всех случаях оказались более выносливыми к действию низких температур растения F_1 .

Чтобы проверить, не являются ли различия между растениями F_0 и F_1 только возрастными, в следующий опыт были дополнительно включены 14-летние растения (посев 1961 г.). Оказалось, что выносливость

Таблица 2

Морозоустойчивость побегов ореха грецкого

Дата	Температура, °С		Степень повреждения	
	в природ- ных условиях	промора- живания	F ₁	F ₀
1973 г.				
28.VIII	13—15	—3—4	Повреждены только листья	Полная гибель листьев и стеблей
30.VIII	13—15	—7	Побеги погибли полностью	
31.X	—1—2	—20	Повреждений нет	Повреждены наружные почечные чешуи
10.XII	—15—20	—25	То же	Повреждены зачатки мужских соцветий и наружные почечные чешуи
1974 г.				
7.II	от —2 до 0	—27—30	Побеги погибли полностью	
12.III	0—5	—20	Повреждений нет	Полная гибель побегов
18.III	0—5	—15	То же	Повреждено 50% зачатков мужских соцветий
21.III	3—4	—10	Повреждений нет	
15.IV	5—8	—15	Повреждений нет	Повреждены зачатки мужских соцветий и терминальные почки
3.VI	10	—3—4	Побеги погибли полностью	
6.VI	10	—2	Повреждений нет	
1.VIII	14	—3	Повреждены только листья	Листья и 50% стеблей погибли
14.X	8	—14	Повреждений нет	Повреждены зачатки мужских соцветий
16.X	6	—18	У 30% терминальных почек повреждены наружные почечные чешуи	Повреждены зачатки мужских соцветий, 50% терминальных почек погибло
31.X	5	—20	Повреждены терминальные почки	Полная гибель побегов
21.X	0	—23	Повреждений нет	Повреждены зачатки мужских соцветий и наружные почечные чешуи
19.XII	—6	—24	Повреждены наружные почечные чешуи	Повреждены зачатки мужских соцветий, у 55% побегов погибли терминальные почки, у 45% — наружные почечные чешуи
1975 г.				
19.II	—18	—25	Повреждений нет	Повреждены наружные почечные чешуи
4.III	0	—25	Побеги погибли полностью	
23.IV	10	—9	Повреждено 33% терминальных почек	Повреждено 35% мужских соцветий и 50% терминальных почек

растений, выращенных из семян ленинградской репродукции (F₁) разного возраста (10 и 14 лет), близка (табл. 3). Морозоустойчивость же 26-летних растений из семян киевской репродукции (F₀) такая же, как и у 14-летних растений F₀. Разница между растениями F₁ и F₀ одного возраста была весьма значительной. Так, в конце ноября при промораживании побегов при температуре —24° у растений F₁ повреждались лишь наружные

Таблица 3

Морозоустойчивость растений ореха грецкого разного возраста

Дата	Температура, °С		F ₁		F ₀	
	в природных условиях	промораживания	10 лет	14 лет	10 лет	26 лет
28.XI.74 г.	-3	-24	Повреждены наружные почечные чешуи терминальных почек		Погибло 45% побегов, у остальных повреждены зачатки мужских соцветий и терминальные почки	Опыта не было
19.XII.74 г.	-5 -7	-24	То же		Погибло 60% терминальных почек, у остальных повреждены наружные почечные чешуи	Повреждены зачатки мужских соцветий, 50% терминальных почек погибло
4.III.75 г.	0	-25	Побеги погибли		Побеги погибли	
23.IV.75 г.	10	-9	Повреждены терминальные почки у 30% побегов	Повреждены терминальные почки у 33% побегов	Повреждены терминальные почки у 57% побегов	Повреждены терминальные почки у 50% побегов

почечные чешуи, а у растений F₀ полностью погибало 45% побегов. На остальных побегах повреждались терминальные почки и зачатки мужских соцветий.

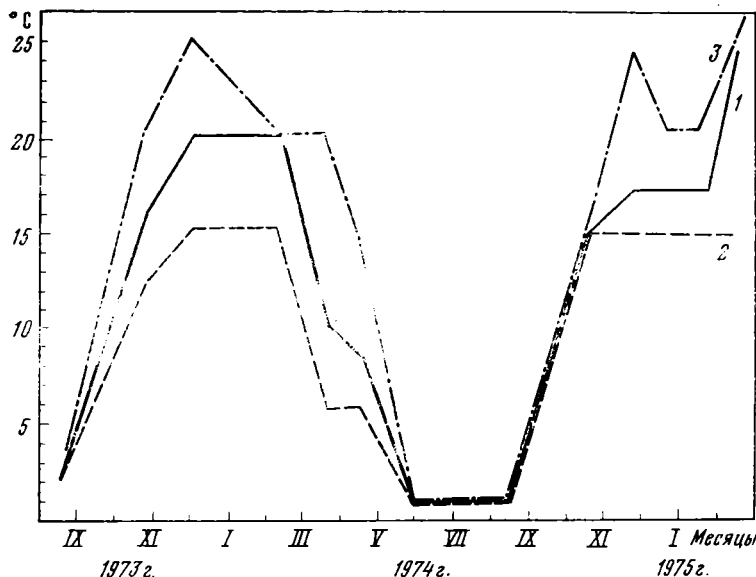
Итак, растения F₀ менее устойчивы, чем растения F₁, хотя они имеют тот же возраст и произрастают в одинаковых условиях, характерных для Ленинграда.

Зимние оттепели снижают морозоустойчивость растений, особенно у таких теплолюбивых растений, как орех грецкий [6]. В опытах, проведенных в ноябре — декабре 1974 г., побеги растений F₁ выдерживали температуру -23 -24° без значительных повреждений. В конце января, которому в течение месяца предшествовала теплая погода с температурой от 0 до +4°, промораживание при -23 -24° вызвало полную гибель побегов.

Таблица 4

Влияние искусственной оттепели на морозоустойчивость однолетних побегов ореха грецкого (1975 г.)

Дата	Вариант опыта	Температура промораживания	F ₁		F ₀	
			10 лет	14 лет	10 лет	26 лет
19.II	До оттепели	-25	Незначительные повреждения почечных чешуй			
25.II	После 6-дневной оттепели (6-7°)	-15	Повреждений нет	Повреждены почечные чешуи 40% почек	Погибло 60% побегов, у остальных повреждены почечные чешуи 90%	Погибло 50% побегов, у остальных повреждены почечные чешуи 90% зачатков мужских соцветий полностью
27.II	После 8-дневной оттепели (6-7°)	-10	Повреждений нет		Повреждений нет	
10.III	После закалки (5 дней -5°, 5 дней -8-9°)	-21	То же		То же	
13.III	То же	-24-25	»		Повреждены наружные почечные чешуи	



Морозоустойчивость побегов растений ореха грецкого разного географического происхождения в F_0 и F_1

1 — растения F_0 , выращенные из семян киевской репродукции; 2 — растения F_0 из семян сочинской репродукции; 3 — растения F_1 из семян ленинградской репродукции

С целью уточнения влияния провокационных температур на растения разных поколений мы провели оценку морозоустойчивости растения ореха грецкого после искусственной оттепели ($+6-7^\circ$) в течение недели по методу, предложенному М. М. Тюриной и соавт. [7] (табл. 4).

Контрольные растения выдерживали промораживание при температуре -25° . После искусственной оттепели эта температура оказалась летальной для побегов растений как F_0 , так и F_1 , температура -10° повреждений не вызывала. При -15° растения имели разную степень повреждения. Однако и в этом случае реакция на действие этой температуры у растений F_1 разного возраста была почти одинакова и значительно отличалась от реакции разновозрастных растений F_0 .

Таким образом, как в естественных условиях, так и в эксперименте, оттепель способствовала снижению морозоустойчивости, но растения F_1 были менее подвержены действию провокационных температур по сравнению с F_0 .

Выдерживание побегов после оттепели в течение пяти дней при -5° и пяти дней при $-9-10^\circ$ обеспечило новую закалку растений. При этом растения F_1 хорошо выдерживали промораживание при более низкой температуре ($-24-25^\circ$), чем растения F_0 ($-20-21^\circ$).

Таким образом, морозоустойчивость ореха грецкого меняется в течение года. В период вегетации она наиболее низка у всех растений — и разного географического происхождения, и разных поколений. Различия между этими растениями начинают проявляться лишь с конца лета. Наиболее устойчивы растения, выращенные из семян сочинской репродукции. Наиболее морозоустойчивы растения F_1 . Растения, выращенные из семян киевской репродукции, занимают промежуточное положение (рисунк).

Разница в устойчивости растений F_0 и F_1 к низким температурам, по всей видимости, объясняется их формированием в различных условиях: неблагоприятных для произрастания ореха грецкого (Ленинград, F_1); относительно мягкого климата (Киев, F_0). Слабая устойчивость интроду-

цируемых древесных растений к низким температурам определяется условиями, не обеспечивающими их закалку и формирование морозоустойчивости в результате затяжного характера ростовых процессов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Красавцев О. А. Методика замораживания и оттаивания древесных растений.— В кн.: Методы определения морозостойкости растений. М., «Наука», 1967, с. 9.
2. Коновалов И. Н., Кондрущая Н. В. Изменение физиологических процессов в связи с акклиматизацией.— Труды БИН АН СССР, сер. 4, 1955, вып. 10, с. 101.
3. Петросян А. А., Антоненко Г. А. Зимостойкость грецкого ореха.— Садоводство, 1968, вып. 10, с. 28.
4. Гуманов И. И., Кузина Г. В., Карникова Л. Д., Хвалин Н. Н. Влияние продолжительности вегетации на способность древесных растений повышать морозоустойчивость в процессе закалывания.— Физиол. раст., 1972, 19, вып. 1, с. 40.
5. Коновалов И. Н. О физиологии морозоустойчивости интродуцируемых древесных растений.— В кн.: Успехи интродукции растений. М., «Наука», 1973, с. 257.
6. Полищук Л. К. Исследование грецкого ореха Украины как представителя группы недостаточно стойких растений в связи с проблемой морозостойкости.— Автореф. докт. дис. Харьков, 1961.
7. Тюрин М. М., Гоголева Г. А., Булатова Т. В. Использование искусственных оттепелей и закалки после них для диагностики зимостойкости плодовых.— Тезисы докл. совещания «Методы оценки устойчивости растений к неблагоприятным факторам среды». Л., ВИР, 1973, с. 58.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР
Ленинград

К ИЗУЧЕНИЮ ЛЕТНЕГО ПОКОЯ РАСТЕНИЙ ПРЕДГОРНОЙ ЛЕСОСТЕПИ КРЫМА В ПРИРОДЕ И КУЛЬТУРЕ

В. Н. Голубев, В. Г. Кобечинская

Летний покой является весьма существенным этапом сезонного развития некоторых растений ксерических областей. Внешне он обнаруживается в прекращении видимых процессов роста, в отмирании ассимилирующих органов. В случае полупокоя наблюдается значительное сокращение листовой поверхности, при котором, однако, процессы ассимиляции и транспирации не прерываются и в наиболее жаркое и засушливое время.

Периоду летнего покоя соответствует значительное обезвоживание тканей покоящихся органов, замедление ростовых процессов [1—3], резкое возрастание количества углеводов в почках возобновления и подземных органах [4, 5], рост эмбриональных органов [6, 7] и другие физиологические процессы.

У некоторых поликарпиков обнаружен многолетний покой, т. е. способность вегетативных подземных органов находиться в состоянии покоя несколько вегетационных периодов подряд [8, 9].

Количественные данные об участии растений, обладающих летним покоем или полупокоем, в конкретных фитоценозах и типах растительности различных географических зон, как правило, отсутствуют. Поэтому в ходе эколого-биологических исследований видов степных и лесных сообществ предгорной лесостепи Крыма мы включили в нашу работу и изучение летнего покоя растений, его длительности и глубины в условиях природных фитоценозов и в культуре.

Вслед за установлением летнего покоя у ряда растений и его продолжительности в естественных фитоценозах мы попытались выявить экспериментально характер покоя. Если он органический, выработавшийся исторически в процессе филогенеза [10], то какова степень влияния искусственно созданных благоприятных условий на его продолжительность и окончание. Если же покой вынужденный, периодически возникающий в ответ на неблагоприятные условия местообитания, то как будут себя вести растения при устранении ограничивающего фактора.

В течение трех вегетационных периодов (1973—1975 гг.) велись регулярные полевые наблюдения на семи постоянных участках предгорной лесостепи Крыма: в эфемерово-ковыльной степи, в петрофитной и типичной луговой степи, в близкой к петрофитно-луговой степи, среди растительности известняковых обнажений, в шибляке дубовом. Более подробная характеристика района исследований и выделенных ассоциаций опубликована ранее [11].

К группе растений, обладающих летним покоем в естественных условиях, относятся геоэфемероиды, оканчивающие вегетацию весной (*Corydalis paczoskii* N. Busch, *Galanthus plicatus* Bieb., *Ficaria calthifolia* Reichb., *Scilla bifolia* L., *S. sibirica* Haw.), в июне [*Crocus tauricus* (Trautv.) Pursh, *Dentaria quinquefolia* Bieb.] и в начале июля (*Arum elongatum* Stev., *Ornithogalum ponticum* Zahar.). Летний покой у них смыкается с зимним, вегетация возобновляется весной следующего года (в феврале — марте).

Эфемероиды, произрастающие в предгорной лесостепи Крыма, по продолжительности летнего покоя можно разделить на следующие группы: 1) летний покой кратковременный, продолжительностью 1—1,5 мес — с конца июня по июль [*Melandrium album* (Mill.) Garcke, *Scorzonera laciniata* L.] и с середины июля по август (*Allium rotundum* L., *A. pulchellum* G. Don f., *Dianthus lanceolatus* Stev. ex Reichb., *Poa compressa* L., *P. sterilis* Bieb.); 2) летний покой длится 2—3,5 мес — с мая по август [*Muscari racemosum* (L.) Mill., *Poa bulbosa* L.], с июня по сентябрь (*Ranunculus oxyspermus* Willd.) и с июля по сентябрь (*Orchis simia* Lam.); 3) летний покой продолжается 4—5 мес — с мая по сентябрь — октябрь (*Gagea callieri* Pasch., *G. taurica* Stev., *G. transversalis* Stev., *Ornithogalum fimbriatum* Willd.). Последняя группа с наиболее длительным летним покоем включает луковичные и клубнелуковичные растения, обладающие мелкими корневыми системами. Поскольку особенно сильное иссушение почвы наступает именно в поверхностном слое, то эти виды в период среднелетнего дефицита почвенной влаги прекращают вегетацию.

Следует отметить, что ряд растений с кратковременным периодом летнего покоя имеют эфемероидный тип развития только в условиях луговой степи [2] (*Dianthus lanceolatus*, *Melandrium album*, *Scorzonera laciniata*). Эти же виды, произрастающие в затененных местах (на опушках леса), частично сохраняют листовую поверхность.

Для выяснения характера летнего покоя параллельно с наблюдениями в природе был проведен эксперимент. Покоящиеся подземные побеговые органы эфемероидов и геоэфемероидов были пересежены 8 июня 1974 г. в притененный открытый парник с регулярным поливом.

По глубине и длительности летнего покоя растения в условиях опыта подразделены на пять групп: виды с вынужденным летним покоем, в условиях эксперимента при регулярном поливе они формируют вторую генерацию листьев, обеспечивающую непрерывную ассимиляцию в течение всего теплого периода года (*Dianthus lanceolatus*, *Melandrium album*, *Scorzonera laciniata*); растения с органическим, но кратковременным летним покоем, прерывающимся в опыте через 0,5—1 мес (*Allium rotundum*, *A. pulchellum*, *Poa compressa*, *P. sterilis*, *P. bulbosa*), в естественных ценозах имеющие перерыв вегетации с июня по август или с мая по август. По данным К. Н. Тараканова [12], *Poa bulbosa* в горах развивается без перерыва вегетации. В эксперименте Х. Х. Каримова и соавт. [3] в Тад-

жикистане установлен покой у этого вида в течение одного месяца. К третьей группе, выделяемой пока провизорно, относятся растения, у которых органический летний покой продолжается один-два месяца.

В четвертую группу входят виды со среднепродолжительным летним покоем, прерывающимся спустя 2,5—4 мес с начала опыта, т. е. в сентябре — октябре. Сюда относятся следующие эфемероиды: *Gagea callieri*, *G. taurica*, *G. transversalis*, *Muscari racemosum*, *Orchis simia*, *Ornithogalum fimbriatum*). Летний покой у растений второй и третьей групп в естественных условиях прерывается на 0,5—1 мес позднее по сравнению со сроками его окончания в опыте.

Пятая группа объединяет геоэфемероиды, имеющие длительный органический летний покой. Вегетация у них в условиях эксперимента начинается через пять-шесть и более месяцев с декабря — января (*Arum elongatum* Stev., *Galanthus plicatus* и др., см. выше).

Таким образом, экспериментальными исследованиями летнего покоя в зависимости от внешних условий установлена истинная продолжительность органического летнего покоя у ряда растений и подтверждено предположение [13] о существовании облигатных эфемероидов, теряющих надземную часть в любые по метеорологическим условиям годы. Вместе с тем выявлены растения с вынужденным летним покоем, индуцированным исключительно неблагоприятным влагообеспечением.

Среди растений степных и лесных ценозов имеются и гемиефемероиды, сильно сокращающие листовую поверхность в засушливый период (июль — август). К ним относятся преимущественно злаки [*Agropyron ponticum* Nevski, *Festuca rupicola* Heuff., *Koeleria cristata* (L.) Pers., *Lolium perenne* L., *Phleum phleoides* (L.) Karst., *Poa angustifolia* L., *Stipaleasingiana* Trin. et Rupr., *S. lithophila* P. Smirn., *Zerna cappadocica* (Boiss. et Bal.) Nevski, но встречаются и виды разнотравья [*Allium saxatile* Bieb., *Linum euxinum* Juz., *L. tenuifolium* L., *Minuartia setacea* (Thuill.) Hayek, *Thesium ramosum* Hayke и др.]. У этих растений сокращается листовая поверхность и подсыхают листья во все годы наблюдений, разные по гидротермическому режиму; их можно назвать истинными гемиефемероидами. Можно полагать, что их способность сокращать листовую поверхность в засушливый период стала уже в какой-то степени наследственной.

Целому ряду растений в степи свойствен полуэфемероидный тип развития со значительной потерей листового аппарата только в очень сухие годы (например, 1975 г.): *Achillea setacea* Waldst. et Kit., *Filipendula vulgaris* Moench., *Galium tauricum* (Willd.) Roem. et Schult., *Poterium polygamum* Waldst. et Kit., *Salvia nutans* L., *Thymus calleri* Borb. и др. Эти же виды в лучших условиях увлажнения (1973 и 1974 гг.) вегетируют длительно без какой-либо заметной среднелетней депрессии, т. е. этот полу-покой — явление вынужденное.

В заключение приведем данные о наличии эфемероидных растений в исследованных типах растительности (таблица). В изученных сообществах преобладают виды, развивающиеся в течение всего вегетационного периода без какого-либо перерыва ассимиляционной деятельности. Процент их участия в разных ассоциациях довольно стабилен. Виды с летним покоем составляют в степных ценозах 5—6%. Лишь в дубовом шибляке их число возрастает до 8,4%, в основном за счет геоэфемероидов, весьма богатых здесь видами. Количество растений с летним полупокоем в степных ценозах колеблется в пределах 5—7%, в шибляке уменьшается до 4,2, что хорошо согласуется с менее жестким здесь ксерическим режимом в период летней засухи.

Особенности и длительность летнего покоя отражают исторически сложившуюся приспособленность растений к определенному гидротермическому режиму местообитаний. Наличие видов с факультативным летним покоем свидетельствует о том, что процесс выработки приспособлений

Тип растительности	Число видов	Виды		
		без летнего покоя	с летним покоем	с летним полупокоем
Эфемеро-ковыльная степь	189	$\frac{168}{88,9}^*$	$\frac{11}{5,8}$	$\frac{10}{5,3}$
Луговая степь:				
типичная — участок I	214	$\frac{183}{85,5}$	$\frac{14}{6,6}$	$\frac{17}{7,9}$
участок II	215	$\frac{187}{87,0}$	$\frac{13}{6,0}$	$\frac{15}{7,0}$
петрофитная	230	$\frac{200}{86,9}$	$\frac{14}{6,1}$	$\frac{16}{7,0}$
Близкая к петрофитно-луговой степи	258	$\frac{231}{89,5}$	$\frac{11}{4,3}$	$\frac{16}{6,2}$
Растительность известняковых обнажений	235	$\frac{208}{88,5}$	$\frac{12}{5,1}$	$\frac{15}{6,4}$
Шибляк дубовый	216	$\frac{189}{87,4}$	$\frac{18}{8,4}$	$\frac{9}{4,2}$

* В числителе — число видов, в знаменателе — процент от общего числа видов на данном участке.

к перенесению засушливого периода не завершен, что он происходит и в настоящее время. Лабильные в своей приспособительной структуре растения представляют интерес для селекции и интродукции. Изучение летней депрессии вегетации и органического покоя в природных и экспериментальных условиях является существенным звеном в познании ритмов сезонного развития растений.

ЛИТЕРАТУРА

1. Голубев В. Н. Эколого-биологические особенности травянистых растений и растительных сообществ лесостепи. М., «Наука», 1965.
2. Григорьев Н. С. Сравнительно-экологическое исследование ксерофилизации высших растений. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1955.
3. Каримов Х. Х., Кудинова С. В., Николаева М. И., Попова А. П., Чернер Р. И. Зимняя вегетация и летний покой растений аридной зоны Средней Азии. Душанбе, «Дониш», 1969.
4. Некрасова Л. Ф. Сезонная динамика запасных углеводов у пустынных растений Карсакпайского плато.— Бот. журн., 1949, 34, № 1, с. 51.
5. Федоскин Н. В. Характер зимнего и летнего периодов покоя у некоторых травянистых растений.— В кн.: Природные ресурсы западных областей РСФСР и их рациональное использование. Смоленск, 1974, с. 134.
6. Сатарова Н. А. Некоторые особенности растительных клеток в состоянии летнего покоя.— ДАН СССР, 1948, 62, № 5, с. 713.
7. Маркова Л. Г. Развитие зародыша у некоторых весенних геоэфемероидов.— Бюл. МОИП (отд. биол.), 1957, 62, вып. 1, с. 65.
8. Работнов Т. А. К биологии монокарпических многолетних луговых растений.— Бюл. МОИП (отд. биол.), 1964, 69, вып. 6, с. 47.
9. Куркин К. А. Летний и многолетний покой у травянистых многолетников Барановской лесостепи.— Бот. журн., 1971, 56, № 11, с. 1564.
10. Серебряков И. Г. Период покоя у некоторых травянистых и древесных растений Подмоскovie.— Учен. зап. Московского гор. пед. ин-та, 1959, 100, вып. 5, с. 39.
11. Голубев В. Н., Кобечинская В. Г. О зимнем покое и перезимовке растений степных и лесных фитоценозов предгорной лесостепи Крыма.— Бот. журн., 1975, 60, № 8, с. 1147.
12. Тараканов К. Н. Экологические этапы развития и типы приспособления некоторых видов растений.— Труды лаборатории эволюционной экологии им. Б. А. Келлера, 1950, 2, с. 48.
13. Голубев В. Н. К эколого-биологическому познанию растительности луговых степей.— Бот. журн., 1962, 47, № 1, с. 25.

Государственный
 ордена Трудового Красного Знамени
 Никитский ботанический сад
 Ялта

АМИНОКИСЛОТНЫЙ СОСТАВ И ЭЛЕКТРОФОРЕТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ БЕЛКОВ РАЗЛИЧНЫХ ЧАСТЕЙ ЗЕРНОВКИ РЖИ

В. М. Гильзин, В. Ф. Семихов, О. А. Калистратова,
Л. П. Арефьева

Сведения об аминокислотном составе и свойствах белка отдельных частей зерновки ржи крайне ограничены [1, 2]. Задача настоящей работы — изучить некоторые особенности белков из различных частей зерновок ржи. Информация о химическом составе отдельных частей зерновки имеет большое значение как для селекции ржи на качество, так и для переработки зерна.

Объектом исследования была рожь 'Гибридная 2' урожая 1972 г., выращенная в Московской обл. Для выделения различных частей зерновки использовали метод послойного шлифования на наждачной шелушильной машине ЗШН [3]. Зародыш выделяли вручную путем высверливания бором с круглой головкой. Выход и зольность полученных при этом фракций представлены в табл. 1.

Таблица 1

Характеристика фракций различных частей зерновки ржи

Образец	Примерный выход, %	Зольность, %	Образец	Примерный выход, %	Зольность, %
Фракция I	10	4,81	Фракция V	20	0,71
Фракция II	15	6,12	Зародыш	3,2	6,01
Фракция III	30	0,63	Целая зерновка	100,0	1,90
Фракция IV	20	0,54			

Фракция I содержала практически чистые оболочки зерновок с небольшой примесью частиц зародыша, фракция II включала алейроновый и субалейроновый слои эндосперма, фракции III—V — слои эндосперма в направлении от периферии к центру зерновки. Наиболее чистой фракцией эндосперма, т. е. свободной от периферических частей зерновок, была фракция IV.

Состав белковых фракций определяли при последовательной трех-четырёхкратной экстракции в течение 30 мин 5%-ным раствором сернокислого калия, 70%-ным этиловым спиртом и 0,2%-ным раствором едкого натра при соотношении навески и растворителя 1 : 10.

Гидролиз для определения аминокислотного состава суммарных и спирторастворимых белков осуществляли 6 н. HCl в течение 24 ч при температуре около 110° в непрерывном токе азота [4]. Анализ гидролизатов проводили с помощью автоматического анализатора JEOL JLC 6АН, оборудованного автоматическим интегратором.

Для исследования спирторастворимых белков был также использован метод вертикального электрофореза в полиакриламидном геле (ПААГ) [5]. Перед их извлечением материал предварительно 4 раза экстрагировали 10%-ным водным раствором NaCl (1 : 10) для удаления солерастворимой фракции. Остаток соли удаляли водой (1 : 10). Экстракцию 70%-ным водным раствором этилового спирта проводили в течение 20 мин и повторяли дважды при соотношении навески и растворителя 1 : 10. Полученные экстракты немедленно использовали для анализа. Если сра-

зу проанализировать экстракты было невозможно, их хранили в замороженном состоянии не более суток.

Разделение белков осуществляли в 7,5%-ном ПААГ, содержащем 3 М мочевины, при pH 2,9, температуре 0° и силе тока 4,5 мА на трубку. На гель наносили 0,05—0,20 мл экстракта. Продолжительность разделения 3,5 ч.

Для фиксации белков в геле использовали 5%-ный раствор трихлоруксусной кислоты. Окрашивание гелей производили 0,5%-ным раствором красителя Coomassie brilliant blue R-250 в смеси, содержащей метиловый спирт, уксусную кислоту и воду в отношении 10 : 1 : 10. Для отмывания гелей от избытка красителя применяли 5%-ный раствор уксусной кислоты. Для белков из различных частей зерновки отмечены характерные различия во фракционном составе (табл. 2) [6].

Таблица 2

Фракционный состав белков из различных частей зерновки ржи

Образец	Азот белковых фракций, % от общего азота			
	водо- и соле- растворимой	спиртораство- римой	щелочераство- римой	нерастворимого остатка
Фракция I	41,2	16,7	11,2	30,9
Фракция II	44,6	18,7	15,9	20,8
Фракция III	38,1	26,2	27,4	8,3
Фракция IV	38,7	22,9	30,5	7,9
Фракция V	45,0	17,0	22,0	16,0
Зародыш	63,1	1,7	13,3	21,9
Целая зерновка	42,1	19,3	21,4	17,2

Поскольку альбумины, глобулины, проламины и глютелины зерновых отличаются по содержанию в них некоторых аминокислот, можно было ожидать, что суммарный аминокислотный состав белков из различных частей зерновки также будет различным.

Анализ показал, что белки оболочек и алейронового слоя зерновки отличаются по составу от белков эндосперма (табл. 3). Можно отметить более высокое содержание в периферической части (фракции I и II) аргинина, аспарагиновой кислоты и глицина, а в эндосперме — глютаминовой кислоты и пролина.

Это связано с тем, что эндосперм ржи содержит несколько больше проламинов, чем периферические слои зерновки, а, как известно, повышенное содержание глютаминовой кислоты и пролина характерно именно для этой фракции белков [7].

Весьма резко по аминокислотному составу отличаются от других белки зародыша. Зародыш содержит наибольшее количество лизина, гистидина, аргинина, аспарагиновой кислоты, треонина, глицина, аланина, валина, метионина и меньше глютаминовой кислоты и пролина. Эти различия объясняются характерными особенностями фракционного состава белков зародыша. В белках зародыша оказалось очень мало спирторастворимой фракции (см. табл. 2). В литературе имеются сведения как о значительно большем содержании этой фракции в белках зародыша ржи [8, 9], так и о полном их отсутствии [10].

Более четко различия в аминокислотном составе белков видны, если рассчитать содержание отдельных аминокислот в процентах на сухой вес. Так, в целом зерне содержится 0,37% лизина, в средних слоях эндосперма — 0,29%, а в зародыше — 1,75%, т. е. в 6 раз больше, чем в эндосперме.

Результаты исследования аминокислотного состава спирторастворимых белков из различных частей зерновки ржи указывают на практически

Таблица 3

Аминокислотный состав белков из различных частей зерновки ржи, г/100 г обнаруженных аминокислот

Аминокислота	Фракция I	Фракция II	Фракция III	Фракция IV	Фракция V	Зародыш	Целая зерновка
Лизин	4,8	4,5	3,9	3,9	4,4	6,8	4,2
Гистидин	2,9	2,6	2,2	2,3	2,2	3,5	2,4
Аргинин	6,4	6,5	5,2	5,3	5,3	9,0	6,0
Аспарагиновая кислота	9,2	8,6	7,0	7,5	7,6	11,1	8,0
Треонин	3,9	3,8	3,3	3,6	3,6	4,4	3,6
Серин	4,7	4,6	4,3	4,6	4,4	4,4	4,4
Глутаминовая кислота	21,4	22,9	25,9	26,3	24,7	14,9	25,6
Пролин	7,3	8,5	10,5	10,3	9,8	4,6	9,7
Глицин	5,8	5,2	4,7	4,3	4,5	6,5	4,7
Аланин	5,2	4,9	4,4	4,3	4,7	6,5	4,5
Цистин	3,4	4,1	4,9	3,4	5,5	2,9	1,9
Валин	5,0	4,1	3,9	3,8	3,6	5,5	5,2
Метионин	2,3	2,4	2,2	2,0	1,8	2,5	1,9
Изолейцин	3,6	3,3	3,5	3,6	3,6	3,7	3,5
Лейцин	6,7	6,5	6,5	6,8	6,9	6,8	6,5
Тирозин	3,1	2,7	2,9	2,8	2,9	3,1	2,7
Фенилаланин	4,4	4,8	4,7	5,2	4,5	3,9	5,2

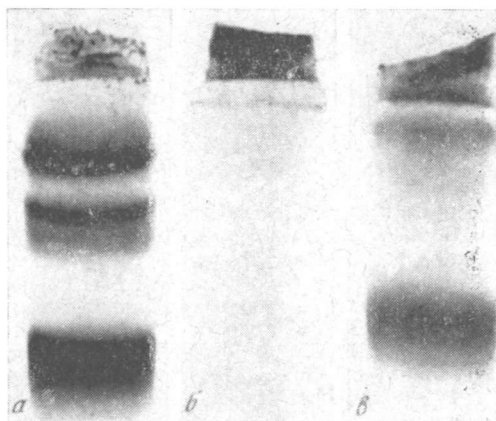
Таблица 4

Аминокислотный состав спирторастворимой фракции белков из различных частей зерновки, г/100 г обнаруженных аминокислот

Аминокислота	Белки			
	оболочек	периферических слоев	эндосперма	зародыша
Лизин	1,5	1,0	1,0	5,5
Гистидин	1,5	1,5	1,4	2,4
Аргинин	3,5	2,7	2,3	8,8
Аспарагиновая кислота	2,6	2,7	2,4	12,6
Треонин	2,2	2,0	2,1	4,3
Серин	3,4	3,3	3,8	3,7
Глутаминовая кислота	36,5	39,6	37,6	19,0
Пролин	16,5	16,4	17,2	6,5
Глицин	2,0	1,8	1,7	6,8
Аланин	2,1	2,0	1,9	6,6
Цистин	1,8	1,8	2,1	2,0
Валин	3,7	3,7	3,9	4,5
Метионин	1,9	1,6	1,9	1,7
Изолейцин	3,5	3,7	3,8	2,8
Лейцин	5,7	5,9	5,8	5,1
Тирозин	1,9	1,6	1,9	2,6
Фенилаланин	5,5	5,9	6,5	3,0
Аммиак	4,2	2,8	2,8	2,1

полную их идентичность (табл. 4). Причем аминокислотный состав этих белков является типичным для проламинов [11]. В гидролизатах, приготовленных из спиртовых экстрактов из ткани зародыша, предварительно экстрагированной раствором хлористого натрия, найдены все аминокислоты, характерные для белков ржи, но в соотношении, резко отличающемся от аминокислотного состава типичных глиадинов ржи. Проведенное электрофоретическое исследование на ПААГ проламинов, выделенных из различных частей зерновки ржи, показало гетерогенность этих белков.

Электрофореграммы спирторастворимых белков эндосперма ржи (а), зародыша (б) и эндосперма через четверо суток хранения (в)



В предварительной серии опытов при продолжительности разделения 1,5 ч было установлено, что исследуемые экстракты не содержат белков с высокой электрофоретической подвижностью. Спирторастворимые белки, выделенные из любой исследованной нами части зерновки (кроме зародыша), при электрофорезе давали три большие группы зон. Всего проламины ржи удалось разделить на 11 зон (рисунок, а), причем все исследованные белки имели идентичную электрофоретическую характеристику. Следовательно, электрофоретические свойства проламинов не зависят от того, из какой части зерновки они выделены. Можно предположить, что эти свойства определяются скорее условиями выделения белков, чем биохимическими особенностями отдельных частей зерновки.

Электрофорез спиртовых экстрактов из зародышей не показал присутствия в них белковых зон даже при очень больших объемах нанесения (до 0,2 мл) (рисунок, б).

При проведении исследований методом электрофореза в ПААГ установлено, что растворы глиадинов ржи постепенно изменяют свои свойства даже при хранении в замороженном состоянии. После хранения в течение 4 сут при температуре -10° на электрофореграммах полностью исчезала средняя группа зон (рисунок, в). Однако растворы глиадинов ржи можно успешно хранить в морозильном отделении холодильника в течение суток.

На основании исследования аминокислотного состава спирторастворимой фракции белков зародыша и ее электрофоретических характеристик можно предположить, что эти белки не являются проламинами. Возможно, спирт извлекает какие-то вещества, способные образовывать спирторастворимые комплексы с белками, но отличающиеся по своей природе от проламинов.

ВЫВОДЫ

При исследовании белков частей зерновки ржи установлены существенные различия в их аминокислотном составе, что связано с различиями фракционного состава этих белков. Весьма резко отличаются от других белки зародыша. Зародыш содержит наибольшее количество лизина,

гистидина, аргинина, треонина и наименьшее — пролина и глютаминовой кислоты.

Аминокислотный состав спирторастворимой фракции белков оболочек, наружных и внутренних слоев эндосперма очень близок. Спирторастворимая фракция белков из зародыша ржи имеет совершенно иное соотношение аминокислот.

Электрофоретические свойства спирторастворимых белков оболочек и эндосперма ржи идентичны. При стандартных условиях электрофореза в спирторастворимой фракции зародыша белковых зон не обнаружено.

ЛИТЕРАТУРА

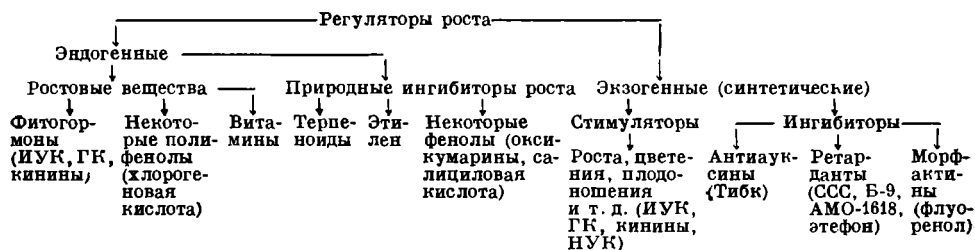
1. *Rohrlich M., Rasmus R.* Versuche zur chemischen Differenzierung der Eiweißstoffe des Weizens und Roggens. II. Mitteilung. Untersuchungen über die Aminosäurezusammensetzung der Eiweißstoffe zur Aleuronzellen, Endosperm und Keim von Weizen und Roggen.— *Z. Lebensmittel — Untersuch. und Forsch.*, 1956, 103, N 2, S. 89.
2. *Голенков В. Ф.* Химический состав анатомических частей зерна ржи.— В кн.: Биохимия зерна и хлебопечения. М., «Наука», вып. 7, 1964, с. 159.
3. *Гильзин В. М., Голенков В. Ф., Соседов Н. И., Шварцман М. И.* Групповой состав липидов различных частей зерна ржи.— *Труды ВНИИЗ*, 1975, вып. 81, с. 69.
4. *Голенков В. Ф., Гильзин В. М.* Об определении аминокислотного состава белков в продуктах, содержащих большие количества углеводов.— *Труды ВНИИЗ*, 1970, вып. 71, с. 76.
5. *Сафонов В. И., Сафонова М. П.* Анализ белков и ферментов методом электрофореза в полиакриламидном геле.— В кн.: Электрофорез в полиакриламидном геле и его применение в биологии, сельском хозяйстве, медицине и пищевой промышленности. М., Ин-т биохимии растений, 1972, с. 7.
6. *Гильзин В. М., Голенков В. Ф., Соседов Н. И., Приезжева Л. Г.* О белково-протеазном комплексе различных частей зерна ржи.— *Труды ВНИИЗ*, 1976, вып. 83, с. 64.
7. *Тристрам Г.* Аминокислотный состав белков.— В кн.: Белки, ч. 1. М., ИЛ, с. 209.
8. *Дименштейн Ф. И., Ермаков А. И., Княгиничев М. М., Гончаренко Ф. И.* Биохимия ржи.— В кн.: Биохимия культурных растений, т. 1. М.—Л., Сельхозгиз, 1958, с. 170.
9. *Колобкова Е. В.* Динамика азотистых веществ семян ржи в процессе созревания.— *Труды ВНИИЗ*, 1960, вып. 38, с. 143.
10. *Иванов Н. Н.* Проблема белка в растениеводстве. М.—Л., Огиз—Сельхозгиз, 1947.
11. *Dexter J. E., Dronzek B. L.* Note on the amino acid composition of protein fractions from a developing triticale and its rye and durum wheat parents.— *Cereal Chem.*, 1975, 52, N 4, p. 587.

Главный ботанический сад
Академии наук СССР
Всесоюзный научно-исследовательский институт зерна
и продуктов его переработки
Москва

О ВЗАИМОДЕЙСТВИИ ЭКЗОГЕННЫХ И ЭНДОГЕННЫХ РЕГУЛЯТОРОВ РОСТА НА ПРИМЕРЕ ДЕКОРАТИВНЫХ РАСТЕНИЙ

Л. В. Рункова

Возможность химического регулирования ростовых процессов у растений привлекает не только ученых, но и практиков-растениеводов. В настоящее время известны тысячи химических соединений, влияющих на рост и развитие растений. Наибольший интерес представляют природные физиологически активные вещества, являющиеся внутренними регуляторами роста и развития [1, 2]. Центральное место среди них занимают фитогормоны. Они образуются в небольшом количестве в одной части растений и, передвигаясь в другую, вызывают специфический ростовой или формообразовательный эффект. К ним относятся основной эндогенный



регулятор роста — ауксин (β -индолилуксусная кислота, ИУК) и некоторые активные производные этого соединения, гибберелловая кислота (ГК) и кинины. Кроме фитогормонов, в растениях обнаружены природные ингибиторы роста, в основном соединения терпеноидной (абсцизовая кислота и ее аналоги), фенольной природы, этилен.

Схематически все регуляторы роста можно представить следующим образом: эндогенные ростовые вещества и ингибиторы роста (среди первых находятся витамины, а также некоторые соединения фенольной природы); экзогенные, которые включают очень много химических веществ, как стимуляторов, так и ингибиторов (см. схему). К стимуляторам относятся и получаемые заводским способом эндогенные ростовые вещества (фитогормоны, витамины), которыми можно обрабатывать растения. Большой интерес представляют вещества, не встречающиеся в растениях, но имеющие сильное физиологическое действие: антиауксины, морфактины, нарушающие процессы морфогенеза, ретарданты. Наибольшей известностью среди них пользуются (2-хлорэтил)триметиламмоний хлорид или СССР.

В декоративном растениеводстве регуляторы роста применяются пока еще очень редко. В Лаборатории физиологии развития растений ГБС АН СССР получены данные о многообразном влиянии регуляторов роста на развитие декоративных растений, о большом значении фазы, в которой находится растение в момент обработки, о перспективах совместного применения ГК и СССР [3, 4].

Возникает вопрос — каким путем осуществляется влияние этих веществ на растения, действуют ли они на или через систему эндогенных регуляторов или независимо от последних? В литературе широко обсуждается возможность взаимодействия этих двух групп регуляторов роста. Исследователи, применяя экзогенные регуляторы роста, могут контролировать изменение уровня эндогенных регуляторов. Однако такие работы немногочисленны из-за больших методических трудностей. К тому же до сих пор неясно, можно ли судить по концентрации фитогормона в ткани (например, ауксина) о его физиологической активности. Брунсма [5] приводит данные, что в некоторых случаях количество ауксина увеличивается тогда, когда рост практически уже закончился. По-видимому, только одного показателя — концентрации фитогормона — недостаточно, чтобы выявить взаимодействие экзогенных и эндогенных регуляторов. Необходимо исследовать те участки, где начинается изменение фитогормонов под воздействием экзогенных регуляторов, если вообще такие изменения происходят.

Цель нашей работы — изучить действие некоторых экзогенных веществ на рост и цветение декоративных растений, а также их влияние на уровень регуляторов роста и системы, связанные с его поддержанием (биосинтезом и разрушением).

МЕТОДИКА

Объектами исследования были сальвия (*Salvia splendens* Ker. — Gawl.) и маттиола [*Matthiola incana* (L.) R. Br.]. Растения, выращенные из семян чистых гибридных линий (фирма Musterschutz W.F.P. Fehlung,

Ганновер, ФРГ), высаживали в открытый грунт и в вазоны в условиях фитотрона. Растения сальвии интересны тем, что содержат большое количество полифенолов, а маттиолы — наличием разнообразных индоаных соединений [6]. Схема опыта включала опрыскивание водным раствором твиин-80 (100 мг/л), водным раствором ГК (150 мг/л), включающим твин-80, и обработку ССС (50 г/л) — полив в почву. Обработку растений начинали через 10 дней после посадки и повторяли несколько раз с интервалом в неделю. Каждые три-четыре дня измеряли высоту растений, раз в неделю брали образцы для физиолого-биохимических анализов.

В условиях фитотрона был проведен опыт по влиянию экзогенных регуляторов роста на превращение меченого ^{14}C -триптофана. Его наносили на верхушки побегов растений маттиолы с помощью смоченного реактивом ватного тампона (0,05 мКи, срт 1110071) через пять дней после начала обработок ГК и ССС. Через 48 ч эти растения целиком фиксировали в кипящем метаноле и исследовали фракции ауксинов — свободных (эфирную) и связанных (водную).

Для всех других анализов брали конусы нарастания с прилегающими к ним молодыми листьями. Их фиксировали в кипящем метаноле 3—4 мин, экстракцию проводили 70%-ным метанолом, экстракт выпаривали под вакуумом на ротонном испарителе при температуре 40° . Остаток растворяли в 2—3 мл этанола, очищали петролейным эфиром, центрифугировали 15 мин при 10 тыс. об/мин и наносили на одномерные хроматограммы (ватман № 1 или ЗММ). Разделение проводили в системе растворителей бутанол — уксусная кислота — вода (БУВ) (4 : 1 : 2) или изопропанол — аммиак — вода (ИАВ) (10 : 1 : 1). Фрагменты хроматограмм испытывали на биологическую активность по росту отрезков coleoptiles пшенично-пырейного гибрида во вращающихся пробирках по описанной ранее методике [7] или тестом отрезков корней чечевицы [8].

Хроматограммы просматривали в УФ-свете до и после проявления реактивом Прохазки, NaOH , Na_2CO_3 и AlCl_3 . Часть хроматограмм была обработана диазотированными реагентами. Для разделения фенолкарбоновых кислот экстракты хроматографировали в двух направлениях: 1) бутанол — уксусная кислота — вода (4 : 1 : 2); 2) 2%-ный раствор уксусной кислоты. Некоторые монофенолы определяли после кислого гидролиза в 3%-ном растворе соляной кислоты (30 мин на кипящей водяной бане). Их переводили в очищенный серный эфир, а после его выпаривания остаток растворяли в этаноле и хроматографировали в двух направлениях: 1) бензол — уксусная кислота — вода (1 : 1 : 1, верхняя фаза); 2) 2%-ный раствор уксусной кислоты. Пятна синяшовой и феруловой кислот элюировали этанолом, их количество измеряли спектрофотометрически. Содержание хлорогеновой кислоты определяли в метанольных экстрактах по методу Цукера и Аренса [9].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В условиях открытого грунта растения маттиолы, обработанные ГК, развивались быстрее, появление цветоносов и цветение у них происходило на 10—12 дней раньше и более дружно, чем у контрольных. Через семь дней после окончания обработки средняя высота растений была в два раза больше, чем в контроле (39,7 и 15,9 см соответственно). Цветоносы обработанных растений были значительно длиннее, а форма соцветий немного изменилась. Число соцветий в результате обработки увеличивалось в среднем на четыре (11 у контроля и 15 — в опыте).

В листьях маттиолы обнаружено несколько веществ индольного характера, дающих типичную реакцию с реагентом Прохазки. При сравнении с метчиками это оказались ИУК, индолацетонитрил (ИАН), триптофан (ТР) и глюкобрасицин (ГЛЮБР). Они имели следующие величины R_f в ИАВ (10 : 1 : 1): ИУК — 0,36, ТР — 0,23, ИАН — 0,89, ГЛЮБР —

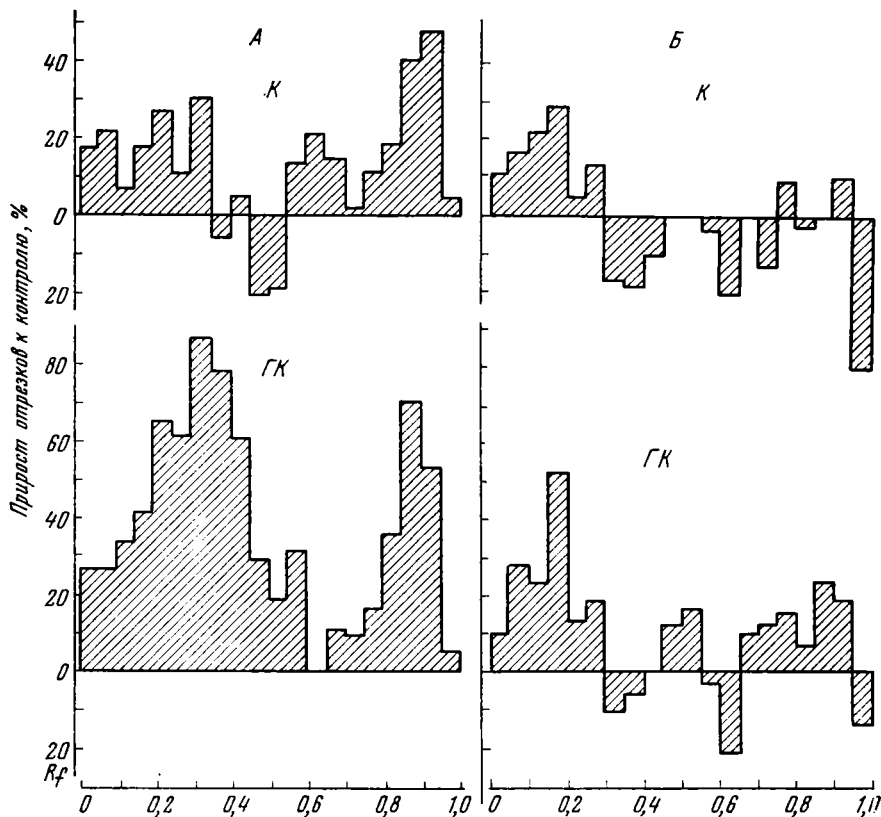
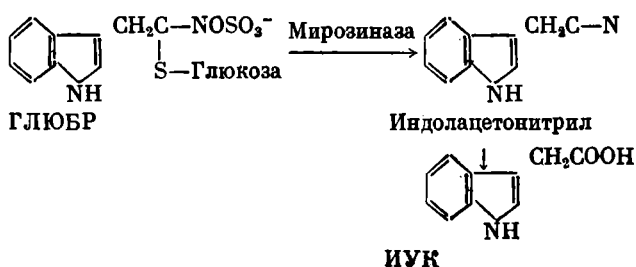


Рис. 1. Гистограммы экстрактов из листьев маттиолы (биотест отрезков coleoptилей *K* — контроль; *ГК* — обработка гибберелловой кислотой. Растворители хроматограмм: *A* — изопропанол— NH_4OH — H_2O (10 : 1 : 1); *B* — *n*-бутанол— CH_3COOH — H_2O (4 : 1 : 2). Прирост отрезков выше 15% — достоверная стимуляция, прирост ниже 15% — достоверное торможение

0,32; в БУВ (4 : 1 : 5): соответственно 0,92, 0,39, 0,92 и 0,26. На хроматограммах выявлены зоны активности (рис. 1), стимулирующие рост растяжением отрезков coleoptилей пшеницы. При разделении в щелочной среде с аммиаком у контрольных растений проявляются три основные статистически достоверные зоны, соответствующие ИУК, ИАН, ТР, и две, вызванные неидентифицированными нами веществами. Хроматограммы, полученные в кислой среде, давали одну зону стимуляции, соответствующую ГЛЮБР. Другие участки проявляли слабую активность в зонах, соответствующих ИУК и ИАН. Эти данные можно сопоставить с выводами Кутачека [6] о том, что в щелочных условиях идет разрушение связанного ауксина — ГЛЮБР, при распаде которого образуется ИАН и ИУК.



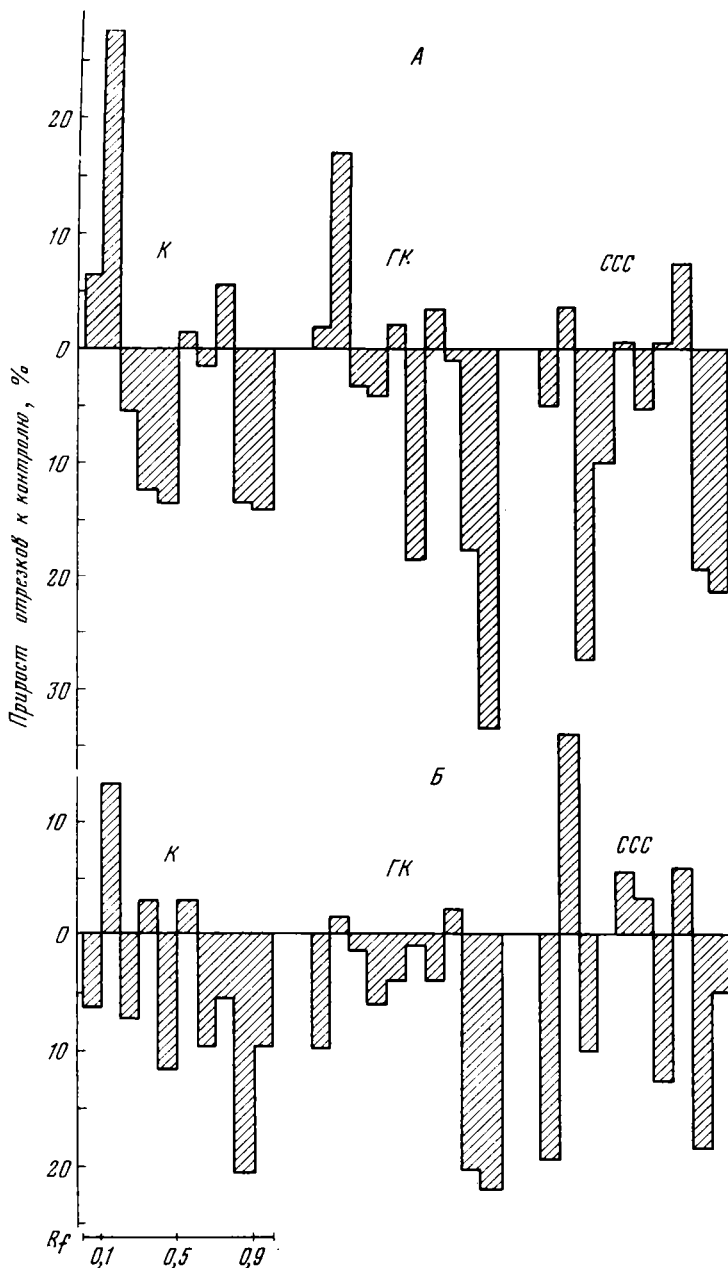


Рис. 2. Гистограммы водной (А) и эфирной (Б) фракций экстрактов листьев матиоллы (биотест отрезков кончиков корня чечевицы)

К — контроль; ГК — обработка гибберелловой кислотой; CCC — обработка хлорохлоридом. Растворители хроматограмм: А — n -бутанол — CH_3COOH — H_2O (4 : 1 : 2); Б — изопропанол — NH_4OH — H_2O (10 : 1 : 1)

Возможно, в наших опытах так и происходило, когда мы применяли известный растворитель для индолпроизводных, включающий, однако, аммиак. Поэтому мы получили большое количество пятен в этой системе по сравнению с БУВ, часть из которых — результат разложения ГЛЮБР.

Обработка растений гиббереллином значительно увеличивала зоны стимуляции, что видно на гистограммах биотеста как в щелочной, так и кислой системах (см. рис. 1).

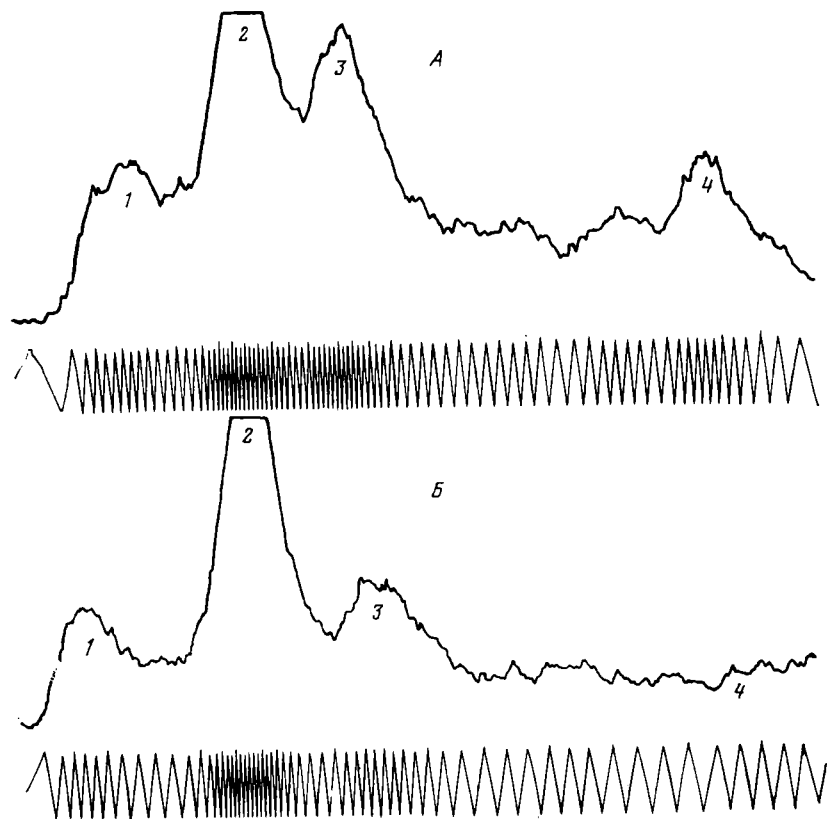


Рис. 3. Радиоавтограммы метанольного экстракта апексов и прилегающих листьев маттиолы
А — контроль; Б — обработка ССС; 1 — малонил-триптофан; 2 — триптофан; 3 — ИУК; 4 — индолацетонитрил

В системе ИАВ особенно выделяется зона с *Rf*, соответствующим ГЛЮБР, ИУК и ТР, а в БУВ — ГЛЮБР и ИУК. Анализы листьев, взятых с растений через 20 ч после обработки, показали, что наблюдается увеличение активности одной зоны хроматограммы по сравнению с листьями контрольных растений, а именно зоны ГЛЮБР. По-видимому, первоначальная реакция в ответ на опрыскивание ГК — появление связанного ауксина, из которого в дальнейшем образуются, как и у других крестоцветных, ИАН и затем ИУК.

Данные, полученные на биотесте coleoptiles пшеницы, мы проверили с помощью другого биотеста — отрезков кончиков корней чечевицы. Если ответная реакция теста coleoptiles пшеницы выражается в увеличении прироста в присутствии индолпроизводных, то у кончиков корней чечевицы обычно происходит ингибирование роста. Чем выше концентрации индольного соединения, тем сильнее ингибирование роста. На этом тесте были исследованы хроматограммы эфирной и водной фракций экстрактов из листьев контрольных растений, а также обработанных ГК и ССС через пять дней после подачи регуляторов (рис. 2).

В контроле в эфирной фракции проявилось несколько зон ингибирования, самое сильное — в зоне триптофана, ИАН (сегменты 3, 9–10) и в зонах 5, 7 (неидентифицированные вещества). При обработке ГК более выраженная активность наблюдалась в зоне ИАН (9–10) и ИУК. При обработке ССС — зона ИАН почти одинакова с контролем, активность в зоне ИУК отсутствует, а в зоне ТР больше, чем в варианте с ГК и контроле. Гистограмма водной фракции с хроматограмм контрольных

растений, разделяемых в БУВ, показывает наличие ростовых веществ в зонах 3—4 (ГЛЮБР) и 8—9 (ИУК). В варианте с ГК в этот срок взятия проб зона ГЛЮБР выражена слабее, чем в контроле, но зона ИУК значительно сильнее. Можно предположить, что через 5 дней после обработки в результате метаболизма ГЛЮБР и ИАН появляется дополнительное количество ИУК, что и проявляется в биотесте. ГК может влиять на баланс ГЛЮБР—ИУК. Однако не исключена возможность ее действия на систему биосинтеза и разрушение самой ИУК.

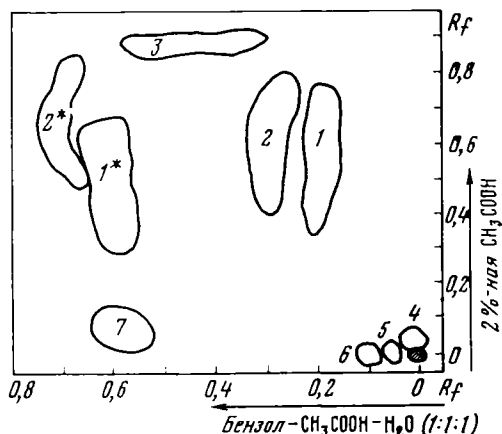
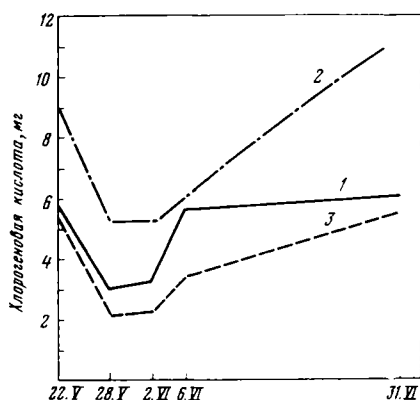


Рис. 4. Содержание хлорогеновой кислоты (в мг/г сырого вещества) в листьях салвии

1 — контроль; 2 — обработка ГК; 3 — обработка ССС

Рис. 5. Хроматограмма гидролизата листьев маттиолы (фаза бутонизации)

Пятна: 1, 1* — *цис*- и *транс*-синаповая кислота; 2, 2* — *цис*- и *транс*-феруловая кислота; 3 — салициловая кислота; 4—6 — неидентифицированные флавоноиды; 7 — неизвестное

Известно, что триптофан является одним из наиболее вероятных предшественников биосинтеза индольных ауксинов у крестоцветных [10]. Поэтому нами был поставлен опыт по влиянию экзогенных регуляторов роста на превращение меченого ^{14}C -триптофана. Оказалось, что ингибитор ССС замедляет образование ИУК- ^{14}C и ИАН- ^{14}C (рис. 3). ГК давал больше пиков радиоактивности, чем контроль, и ускорял превращение ТР так, что количество последнего по сравнению с другими вариантами было меньше. Можно сделать вывод, что экзогенные регуляторы влияют на биосинтез ИУК из ТР. Другой путь — действие на ферментную систему, разрушающую ИУК, т. е. оксидазу ИУК. Ее функцию могут выполнять отдельные изоимы пероксидазы. Проведенные нами ранее исследования [11] показали, что ССС повышает активность пероксидазы и ее некоторых изоимов, а также вызывает появление новых. ГК, наоборот, уменьшает число изоимов пероксидазы и снижает их активность. Разницу в действии этих двух регуляторов роста — стимулятора и ингибитора — можно выразить следующим образом:

Показатель	ГК	ССС
Рост стебля	Стимулирует	Тормозит
Цветение	Ускоряет	Замедляет
Активность пероксидазы	Колеблется	Более высокая
Активность отдельных изоимов	Слабее	Значительно сильнее
Число изоимов	Меньше	Больше, синтез новых
Биосинтез индолов	Выше	Ниже

Система разрушения ауксинов включает кофакторы и ингибиторы. При этом полифенолы играют роль ингибиторов ауксиноксидазной активности пероксидазы, а монофенолы — роль кофакторов. В условиях *in vitro* первые замедляют разрушение ИУК, а вторые ускоряют [2, 12]. Эндогенные полифенолы могут принимать участие в некоторых процессах, ведущих к переходу в генеративную фазу, а также к развитию отдельных элементов цветка [13].

Содержание одного из полифенолов — хлорогеновой кислоты — было определено у сальвии на фоне обработок ГК и ССС, которые влияли на ритмы роста и развития этого растения.

Реакция молодых 10-дневных растений сальвии на обработку ГК быстрая и интенсивная: через 5 дней после первого опрыскивания их длина увеличилась на 2—2,5 см (в 1,5 раза) по сравнению с контролем, особенно быстро росли второе и третье междоузлия, что вообще характерно для действия ГК. Растения, обработанные ССС, были несколько ниже, чем в контроле. Через 13 дней после начала опыта растения сальвии, обработанные ГК, были в 3,5 раза выше, чем контрольные, а обработанные ССС почти не росли. Определение содержания полифенола — хлорогеновой кислоты — в листьях сальвии показало, что ГК в первые дни после обработки значительно повышает ее уровень, а ССС — снижает (рис. 4). В дальнейшем реакция растений проявляется по-разному и зависит, по-видимому, от фазы развития растений. Таким образом, экзогенные регуляторы влияют и на содержание эндогенных фенольных соединений, тесно связанных с метаболизмом ауксинов в растениях.

Более детально изучены фенольные соединения в листьях маттиолы, взятых в разные фазы развития (таблица). В процессе развития происходило снижение содержания полифенолов типа хлорогеновой и синаповой кислот и накопление феруловой. ГК повышала уровень содержания первых кислот и значительно снижала его у последней (рис. 5).

*Влияние ГК на содержание фенолкарбоновых кислот в листьях маттиолы
(в мкг на 1 г веса сухого вещества)*

Фаза развития	Синаповая		Хлорогеновая		Феруловая	
	К	ГК	К	ГК	К	ГК
Вегетативная	34,6	53,7	49,1	72,1	49,3	30,4
Бутонизация	32,8	48,2	35,3	56,5	116,3	27,2
Цветение	23,6	20,1	44,8	22,0	142,0	25,2

Такое изменение естественного баланса фенолов в растении могло изменить скорость разрушения ИУК, уменьшив ее в момент бутонизации, и вызвать соответствующую ростовую реакцию, например более быстрое вытягивание цветоноса. Эти данные косвенно указывают на более сложное взаимодействие ГК и ауксинового обмена, чем простое усиление превращения неактивного глюкообращапина в активную ИУК, как предполагают некоторые авторы [14]. При этом в процесс вовлекаются, по-видимому, другие фитогормоны и физиологически активные вещества, в том числе и фенольные соединения. Поскольку ростовые процессы протекают внутри клеток и тканей, где участвующие в них соединения локализованы в определенных участках, очевидна сложность проблемы их взаимодействия.}

ВЫВОДЫ

Обработка гиббереллином ускоряет, а хлорхолинхлоридом замедляет рост и цветение маттиолы и сальвии.

Экзогенные регуляторы роста изменяют активность эндогенных соединений. Гиббереллин повышает в листьях уровень полифенолов, активных индольных соединений, ускоряя синтез последних из триптофана. Хлорхолинхлорид замедляет эти процессы.

Изменение темпов роста и развития обработанных растений связано со сдвигами в соотношении физиологически активных веществ в их биогенезе под действием экзогенных регуляторов, что влечет за собой цепь реакций, глубоко затрагивающих все физиолого-биохимические процессы растения.

ЛИТЕРАТУРА

1. Чайлахан М. Х., Аксенова Н. П., Кефели В. И. О терминологии онтогенеза растений. М., «Наука», 1973, с. 14.
2. Кефели В. И. Природные ингибиторы роста и фитогормоны. М., «Наука», 1974.
3. Вераилов В. Ф., Каспарян А. С. Действие гиббереллина на декоративные растения. М., «Наука», 1968.
4. Вераилов В. Ф., Рункова Л. В. О действии гиббереллина и хлорхолинхлорида на декоративные растения.— Изв. АН СССР, сер. биол., 1972, № 5, с. 761.
5. Bruinsma Y. Exogenous and endogenous growth regulating substances in studies on plant morphogenesis.— Perspec. Exp. Biol., 1967, 2, p. 69.
6. Kutacek M., Kefeli V. I. The present knowledge of indole compounds of the Brassicaceae family.— In: Biochemistry and Physiology of Plant Growth Substances. Ottawa, 1968, p. 127.
7. Плотникова И. В., Рункова Л. В., Уголик Н. А. Влияние полифенолов на рост coleoptилей пшенично-пырейного гибрида № 1.— Бюл. Гл. бот. сада, 1967, вып. 64, с. 71.
8. Pilet P. E., Korb M., Siegenthaler P. A. Proposition d'un test racine (Lens) pour le dosage auxinique.— Rev. gén. bot., 1960, 67, p. 573.
9. Zucker M., Ahrens Y. F. Quantitative assay of chlorogenic acid and its pattern of distribution within tobacco leaves.— Plant Physiol., 1958, 33, p. 246.
10. Kytacek M., Kefeli V. I. Metabolism of tryptophan in plants. I. Biogenesis of indole compounds from D- and L-tryptophan.— Biol. Plant., 1970, 12, p. 145.
11. Rouunkova L., Gaspar T. Modification du spectre des isoperoxydases par l'acid gibberellique et les reducteurs des croissanse.— C. r. Acad. sci., 1976 (ser. D), 282, p. 545. (Paris).
12. Runkova L. V., Lis E. K., Tomaszewski M., Antoszewski R. Function of phenolic substances in the degradation system of indole-3-acetic acid in strawberries.— Biol. Plant., 1972, 14, N 1, p. 71.
13. Минаева В. Т. Распределение и динамика флавонолов в цветке володушки.— В кн.: Комплексное изучение полезных растений Сибири. Новосибирск, «Наука», 1974, с. 168.
14. Andersen-Skytt A., Muir R. M. Gibberellin induced changes in diffusible auxins from savoy cabbage.— Physiol. Plant., 1969, 22, N 2, p. 354.

Главный ботанический сад
Академии наук СССР

ЗАМЕЩАЮЩАЯ ДВУЛЕТНОСТЬ КАК ЭТАП ПЕРЕХОДА МЕЖДУ МОНОКАРПИЧЕСКОЙ И ПОЛИКАРПИЧЕСКОЙ ФОРМАМИ РОСТА

В. Н. Ворошилов

В данной статье автор стремился показать разнообразие растительных структур для сравнения их в первую очередь у наиболее родственных таксонов, отнюдь не пренебрегая аналогиями из других, иногда весьма отдаленных, ветвей растительного мира. О направлении эволюции судили на основании логической преемственности между существующими структурами и тенденциями. Принимали во внимание как общую биологическую целесообразность изменений, так и возможность или вероятность влияния приспособлений к различным условиям существования. При определении степени эволюционной подвинутости форм автор по возможности основывался на комплексе признаков: морфологических, кариологических, биологических, химических, а также принимал во внимание вероятные направления расселений.

При замещающей двулентности подземная часть плодоносившего растения не сохраняется, как это имеет место у настоящего многолетника, а отмирает вместе со стеблем. Таким образом, после окончания плодоношения растение отмирает целиком, как и настоящий двулетник, а вегетативное возобновление растения осуществляется отделившимися от него почками возобновления, сидящими на новом подземном органе, схожем со старым [1]. Связь между старым и новым подземными органами осуществляется посредством столона, более или менее удлиненного или укороченного. К органам возобновления относятся клубневидные стеблекорни (у некоторых борцов, орхидных, хохлаток, клубневой валерианы), мочковатые образования с тонкими (лекарственная валериана) или с клубневидно утолщенными (эремурусы) мочками, луковицы, клубнелуковицы и др.

Замещающие двулетники, по нашему мнению, относятся к вегетативно размножающимся монокарпикам. Их нельзя называть поликарпиками, так же, как нельзя назвать поликарпиком монокарпическую лилию (например, *Lilium glehnii* Fr. Schmidt), если бы у нее в пазухах листьев образовались луковички. Кроме того, этим подчеркивается, что эволюционно эта жизненная форма произошла непосредственно от настоящего двулетника, а не от однолетника или многолетника. Морфологически органы замещающей двулентности характеризуются наличием, кроме стеблевой, также корневой части, утолщенной или мочковатой.

Этим замещающие двулетники отличаются от картофеля, перечной мяты, двудомной крапивы и других растений, у которых стебли после плодоношения отмирают вместе с подземной частью, а вегетативное возобновление осуществляется посредством стеблевых утолщений на концах столонов. В эволюционном плане они произошли непосредственно

от однолетников или многолетников, не являются замещающими двулетниками и к ним применимы термины «вегетативные малолетники» [2] и «вегетативные однолетники» [3]; в эти термины, однако, включено понятие замещающей двулетности, которая по своим морфологическим особенностям, происхождению и направлению эволюции чрезвычайно резко отличается от жизненной формы типа картофеля. В связи с этим мы считаем необходимым сохранить термин «замещающая двулетность», предложенный для вполне определенной группы растений.

Основным объектом исследования послужил борец (*Aconitum*), для многих видов которого характерно явление замещающей двулетности.

У борца замещающим органом является клубневидно утолщенный стеблекорень (рис. 1, А). Кроме видов, характеризующихся замещающей двулетностью, в роде *Aconitum* (и во многих других родах) встречаются настоящие монокарпики (*A. gymnanthum* Maxim.) и поликарпические многолетники с горизонтальным корневищем или вертикальным стеблекорнем, сетчатым (волокнисто расчлененным) или пучковым (рис. 2). Горизонтальное корневище сохраняет стеблекорневое строение (стеблекорневое, или так называемое цепочковидное корневище) или лишь слегка членистое. Дочерние стеблекорни у замещающих двулетников обычно вплотную придвинуты к материнскому или сидят на подземных столонах до 5 см длиной (*A. sczuzkii* Turcz.); имеются также формы с длинными надземными столонами (плетями), укореняющимися в узлах (*A. macrorhynchum* Turcz. ex Ledeb., *A. karafutense* Miyabe ex Nakai) (рис. 2).

Несмотря на такое разнообразие, отдельные структуры, несомненно, филогенетически связаны друг с другом, что позволяет наметить эволюционный ряд.

Вопреки высказываниям о том, что исходными формами в данном случае являются многолетние сетчатый стеблекорень и корневище [4], мы считаем исходной формой двулетник, вероятно, с редьковидно утолщенным стеблекорнем. Эта предковая форма имела две ветви развития. Первая, очень короткая, ведет к однолетникам. Этот переход с эволюционной точки зрения мог осуществляться сравнительно легко, о чем свидетельствует наличие строго одно- и двулетних форм у одного и того же вида, т. е. без заметной морфологической дифференциации, например, у *Hyoscyamus niger* L., *Conium maculatum* L., *Aethusa cynapium* L., и др. Однолетним считается *Aconitum gymnanthum*, но, вероятно, он имеет и двулетную форму (рис. 2, б).

Другая ветвь развития двулетника привела к образованию растения типа замещающего двулетника. Возможно, что подобный переход осуществился путем возникновения двулетников, нижние ветви которых свешивались до земли и укоренялись в узлах. Дальше эволюция шла по линии превращения надземных плетей в подземные столоны, которые укорачивались до тех пор, пока дочерний стеблекорень не оказывался придвинутым вплотную к материнскому. Поскольку стебель у двулетника однолетний, то и его производные — плети и столоны — тоже однолетние, и пока остатки столона сохранялись хотя бы в виде совсем незначительной, но все же однолетней перемычки, связь с материнским растением исчезала и оно неизбежно целиком отмирало.

Если переход от двулетника к однолетнику был сравнительно простым, то переход от двулетника к замещающему двулетнику был, по-видимому, более трудным и длительным. Вероятно, именно потому монокарпические, главным образом однолетние, формы не только борца, но и других родов морфологически весьма существенно отличаются от прочих и выделяются в особые подроды (*Gymnaconitum* у борца, *Consolida* у живокости) или секции (в роде *Adonis*). В семействе мауновых расчленение шло еще глубже и привело к образованию отдельных родов: *Valerianella* с однолетними видами и наиболее близкий ему *Valeriana* с

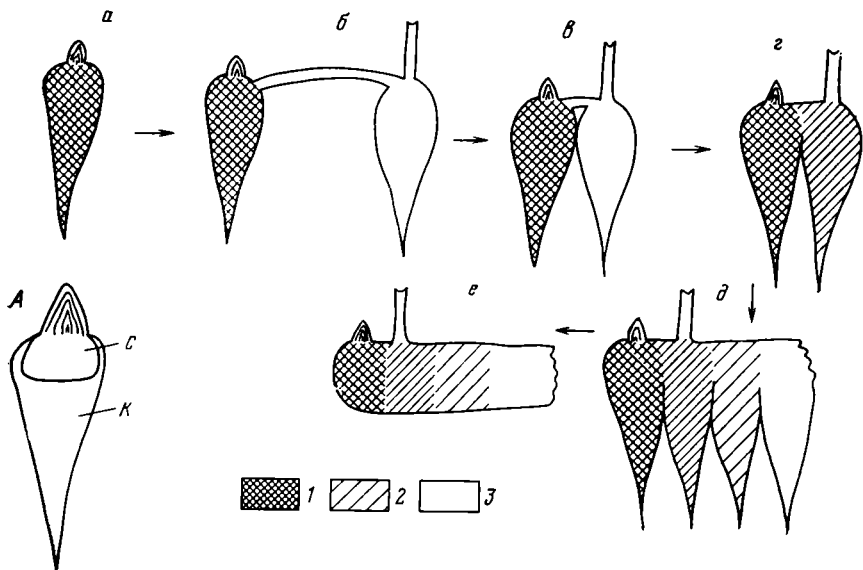


Рис. 1. Схема превращения двулетних стеблекорней в корневище

А — двулетний стеблекорень у *Aconitum napellus* L. (с — стеблевая часть; к — корневая часть)
 а — двулетний стеблекорень; б — стеблекорень со столоном; в — два сближенных стеблекорня (не сросшиеся); г — то же, сросшиеся; д — стеблекорневое корневище; е — настоящее корневище
 1 — двулетние участки первого года жизни; 2 — многолетние участки; 3 — однолетние или отмирающие участки

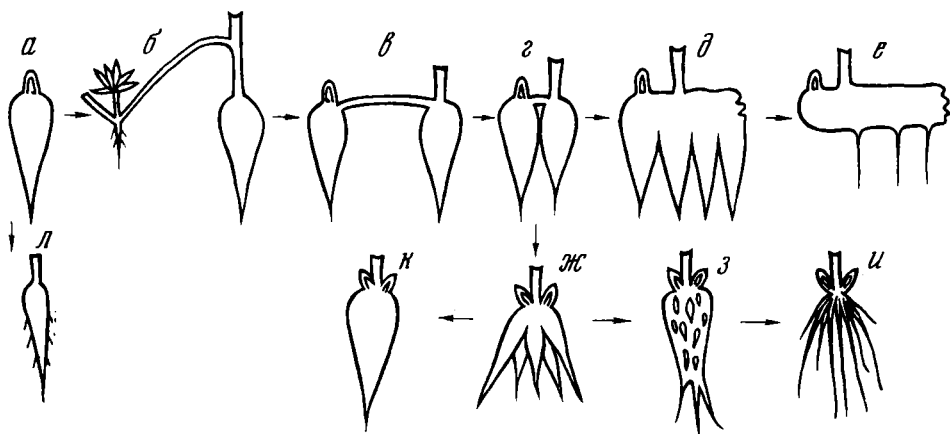


Рис. 2. Подземные органы растений основных жизненных форм в семействе лютиковых

а — двулетний стеблекорень; б — стеблекорень с плетью; в — стеблекорень со столоном; г — сближенные стеблекорни; д — стеблекорневое корневище; е — корневище; ж — пучковатый стеблекорень; з — сетчатый стеблекорень; и — мочковатый стеблекорень; к — многолетний гладкий стеблекорень; л — однолетний стеблекорень

многолетними. Образование укореняющихся вегетативных плетей у борца — явление довольно редкое, обычно же его стебель или простой, или ветвится только в соцветии, т. е. все ветви потенциально цветоносные. Правда, известные нам плетеносные виды едва ли являются родоначальниками видов с замещающей двулетностью, поскольку стеблекорни у них сближенные, а плети в данном случае можно рассматривать как атавистический признак. Для нас эти примеры важны потому, что существование укореняющихся плетей у борца вообще возможно, и раз они есть сейчас, то могли быть и прежде. Борец со столонами не

имеет сближенных стеблекорней и может считаться более древним в группе вьющихся борцов из рода *Aconitum volubile* Pall. ex Koell.

Дальнейший этап эволюции заключался в том, что сближенные стеблекорни замещающего двулетника окончательно теряли однолетнюю перемычку и срастались своими стеблевыми частями. Они перестали быть изолированными друг от друга, питательные вещества дочернего стеблекорня переходили в материнский, из-за чего он после второго года жизни не отмирал. В дальнейшем такие участки стеблекорня могли становиться четырехлетними и т. д. Однако эти многолетние образования но-прежнему снабжались питательными веществами только из растущего однолетнего участка и, естественно, все в меньшей степени по направлению к более старым участкам. Когда связь с растущим участком прекращалась или очень ослабевала, самые старые участки корневища отмирали. Со временем стеблекорневое корневище постепенно утрачивало остатки утолщенных корневых частей, превращаясь просто в членистое корневище (*A. decipiens* Worosch. et Anfalov и др.), сохраняя, однако, прежнюю тенденцию к нарастанию с одного конца и отмиранию с другого (см. рис. 1). В дальнейшем (у других растений) пропадали внешние следы членистости, но сохранялась жизненная неравноценность участков, гомологичных соответствующим частям членистого корневища. Поэтому мы считаем, что все, подобные описанному, односторонне отмирающие корневища произошли от органов, обуславливающих замещающую двулетность.

Кроме линейного срастания, которое дает горизонтальное удлинение корневища, присущее очень многим растениям (*Valeriana altaica* Sumn., *V. septentrionalis* Rydb., *Diphyllea grayi* Fr. Schmidt, *Iris halophila* Pall. и мн. др.), может иметь место круговое срастание, обеспечивающее вертикальное положение и цилиндрическое строение возникающих при этом структур. У борцов при этом образуется на первом этапе эволюции своеобразный пучковатый стеблекорень — многолетнее образование, состоящее из стеблекорней, сросшихся верхушками, присущее некоторым видам из секции *Anthora*: *Aconitum zerafschanicum* Steinb., *A. tanguticum* (Maxim.) Stapf. Пучковатый стеблекорень вполне гомологичен стеблекорневому корневищу, отличаясь от него только круговым расположением срастающихся элементов, причем здесь, как и в предыдущем случае, срастание обуславливает многолетность.

Замещающая двулетность присуща очень близкому к указанным видам *A. rotundifolium* Kar. et Kir., поэтому нет сомнения в том, что одна структура возникла из другой. Интересно, что у *A. moschatum* Stapf наблюдается тоже многолетний, так называемый сетчатый стеблекорень [5], где, кроме элемента срастания, отмечается явление расчленения, что доказано анатомическими исследованиями [4]. Так как *A. moschatum* относится к той же группе видов, что и предыдущие, можно предполагать, что здесь мы имеем дело с продуктом другого, вероятно, следующего, этапа эволюции. Предрасположенность к расчленению стеблекорня присуща, по-видимому, всем видам из секции *Anthora* и выражается в наличии у них нескольких самостоятельных камбияльных колец; признак, который Stapf [6] использовал даже в таблице для определения гималайских борцов.

Надо полагать, что нет никакой связи между тенденцией к срастанию и тенденцией к расщеплению в сетчатых стеблекорнях. Без срастания замещающих стеблекорней новые образования не смогли бы стать многолетними, и в то же время в каждом стеблекорне обнаруживаются признаки расщепления на отдельные волокна. Сетчатый стеблекорень присущ почти всем видам борца из секции *Lycostonium*, большинству видов *Delphinium*, некоторым видам *Adonis*, *Anemone*, а также растениям, не принадлежащим семейству лютиковых [*Astragalus marinus* Boriss., *Saussurea salicifolia* (L.) DC. и др.].

Можно предположить, что виды борца из секции *Anthora* оказались исходными для видов секции *Lycostonum*, с другой стороны, такие гималайские виды из секции *Anthora*, как *Aconitum naviculare* Stapf и *A. palmatum* D. Don, несут явные черты сходства с видами секции *Aconitum* и являются переходными между этими секциями.

Общность между клубневидными, сетчатыми и пучковатыми стеблекорнями подтверждается тем, что все эти три формы наблюдаются у близких между собой видов: *A. rotundifolium*, *A. zerauschanicum*, *A. moschatum*. Что именно от этой ветви в секции *Anthora* произошли все виды секции *Lycostonum*, говорят такие характерные для последних и общие для обеих групп признаки, как длительно вегетирующие листовые розетки, сравнительно слабое расчленение пластинки листа, раннее зацветание (у *A. zerauschanicum*), число хромосом $2n = 16$ (у *A. rotundifolium*).

То, что секция *Anthora* является более древней по сравнению с секциями *Lycostonum* и *Aconitum*, подтверждается рядом более примитивных признаков, присущих только видам секции *Anthora*; гладкие по краям семена (а не попереки морщинистые или пленчатокрылатые); неопадаяемость околоцветника, наблюдающаяся иногда даже у *A. rotundifolium* [7]; число тычинок в цветке до 60 (у видов из секции *Lycostonum* до 35); срастание черешков семядолей; развитие настоящих листьев лишь на второй год после появления всходов; содержание более простых алкалоидов, не являющихся сложными эфирами. Кстати, быстрое отмирание розеточных листьев у *A. anthora* L., *A. napellus* L. и др. мы считаем тоже примитивным признаком, сохранившимся от эфемероидных предков, которые, по нашему мнению, являются более древними по сравнению с длительно вегетирующими [8].

Наиболее древними видами в секции *Lycostonum*, вероятно, являются *A. luridum* Hook. f. et Thoms. и *A. sajanense* Kumin., имеющие буровато-лиловые цветки с низким шлемом; они служат как бы переходом к видам секции *Anthora*.

В процессе дальнейшей эволюции стеблекорень все больше расчленялся, образуя мочковатую систему, которую, основываясь на ее происхождении, можно было бы назвать мочковатым стеблекорнем. У борцов такая жизненная форма не отмечена; но ее возникновения хорошо прослеживается на примерах видов из рода *Adonis* — от довольно типичного сетчатого стеблекорня у *Adonis chrysocyathus* Hook. f. et Thoms. к *A. vernalis* L., у которого остаточная небольшая стеблевая часть густо усажена мочками. У *A. vernalis* эта структура многолетняя, но у *Valeriana officinalis* L. мочковатый стеблекорень является двулетним замещающим образованием. Явление замещающей двулетности у адонисов нам неизвестно, но *Adonis amurensis* Regel присуще горизонтальное членистое корневище, возможно, произошедшее в результате срастания двулетних мочковатых стеблекорней.

Следует также сказать о многолетнем вертикальном гладком стеблекорне, встречающемся у очень многих растений из самых разнообразных семейств. Внешне он очень похож на двулетний стеблекорень, но едва ли мог произойти непосредственно от него. Во всяком случае, мы не знаем примеров подобных переходов у близких видов. Можно предположить, что гладкий многолетний стеблекорень произошел в результате кругового срастания двулетних замещающих стеблекорней. Косвенным подтверждением этому может служить партикуляция, нередко наблюдающаяся у старых многолетних стеблекорней (как гладких, так и сетчатых), приводящая к их многоглавости. Такая партикуляция объясняется, на наш взгляд, сохранением тенденции отмирания наиболее старых, в данном случае внутренних, участков, гомологичных соответствующим элементам срастания. Распределение перечисленных жизненных форм в семействе лютиковых показано в таблице.

Род, секция	Двулетний или однолетний стеблекорень	Стеблекорень с плетью	Стеблекорень со столоном	Сближенные стеблекорни	Стеблекорневое корневище	Корневище	Пучковатый стеблекорень	Сетчатый стеблекорень	Мочковатый стеблекорень	Многолетний гладкий стеблекорень
Секция <i>Aconitum</i>										
<i>Aconitum</i>	—	+	+	+	+	+	—	—	—	—
<i>Anthora</i>	—	—	—	+	—	—	+	+	—	—
<i>Lycocotnum</i>	—	—	—	—	—	—	?	—	—	?
Подрод <i>Gymnascotnum</i>	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Всего в роде	+	+	+	+	+	+	+	+	—	?
<i>Delphinium</i>	+	—	—	+	—	—	—	+	+	—
<i>Adonis</i>	+	—	—	—	—	+	—	+	+	—
Итого	+	+	+	+	+	+	+	+	+	?

Примечание. (+) — присутствие данной жизненной формы в таксоне, (—) — отсутствие ее, (?) — вероятная встречаемость.

Переход от двулетников, в том числе замещающих, к многолетникам с точки зрения общезволюционной целесообразности можно рассматривать как прогрессивное явление. Многолетники имели перед двулетниками то преимущество, что при повреждении или уничтожении даже единственной почки возобновления они не погибали, а образовывали новые, хотя бы через год, у более древних представителей (*Panax ginseng* С.А. Меу, виды рода *Polygonatum*), а у двулетников это, как правило, приводит к гибели особи.

Характер современного распространения борцов не противоречит сделанным выводам. В послеледниковый период всю равнинную часть от Карпат до Байкала заняли акониты с сетчатым стеблекорнем, которые растут также и в горах, в том числе и в высокогорьях (*Aconitum hosteanum* Schur), а также в Арктике (*A. septentrionale* Koelle = *A. excelsum* Reichb.), что говорит о хорошей приспособляемости этой жизненной формы. Наоборот, борцы, замещающие двулетники на этой же территории, растут почти исключительно в горах, а среднерусский *A. flerovii* Steinb. приурочен к Клинско-Дмитровской гряде и к тому же крайне редок, что говорит о его реликтовости. Исключение составляет *A. anthora* s. l., который с гор спускается в равнины, где его распространение, однако, ограничено лишь более открытыми сухими местами. Но и *A. barbatum* Pers. — растение с сетчатым стеблекорнем — тоже мезоксерофит. Преобладание в Арктике замещающего двулетника *A. delphinifolium* DC. объясняется, по-видимому, древними аркто-альпийскими связями [9], на юге своего ареала этот вид растет только в высокогорьях (Становой хребет). Ближайший его родственник — *A. paskoi* Worosch. — также высокогорное растение (Саяны), но и корневищные виды борца тоже заходят очень высоко в горы (например, *A. decipiens*).

Если все же предположить, что эволюция жизненных форм шла от многолетних форм к двулетним, в частности от видов со стеблекорневым корневищем к замещающим двулетникам [4], остаются необъяснимыми такие явления, как отмирание корневища со стороны, противоположной нарастающему концу, появление однолетней перемычки между разме-

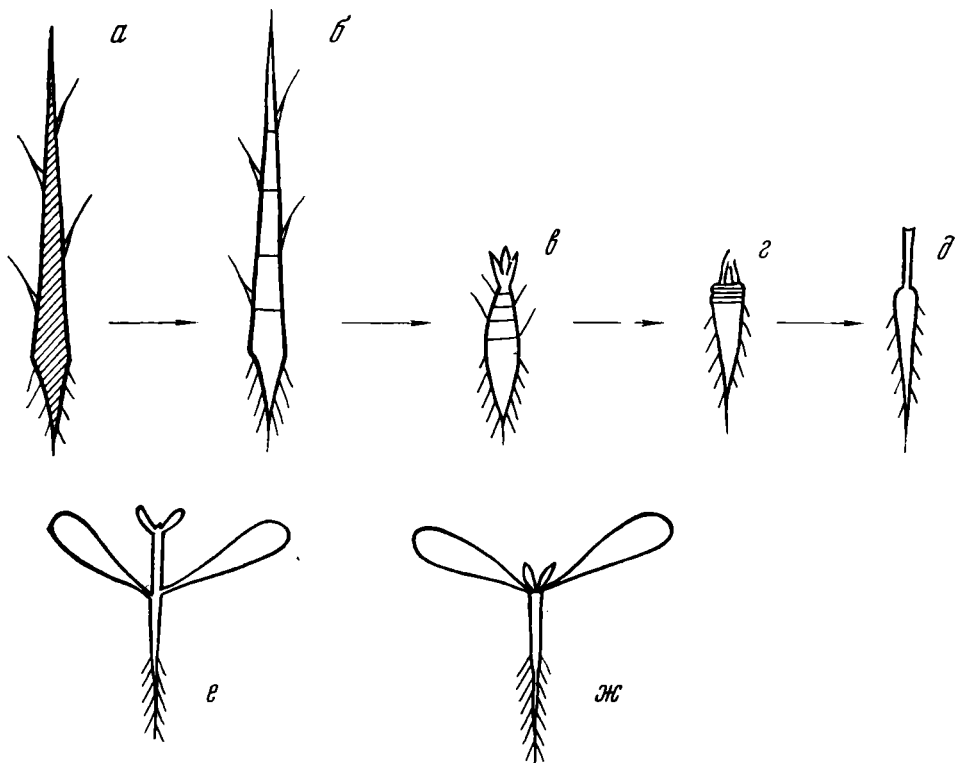


Рис. 3. Схема эволюционного перехода от деревьев к однолетникам
 а — дерево, зацветающее на первом году жизни; б — эпикотильный однолетник; в — полуэпикотильное озимое растение; г — безэпикотильный двулетник; д — безэпикотильный однолетник; е — всход эпикотильного растения; ж — всход безэпикотильного растения

жевавшимися стеблекорнями, а также превращение многолетних стеблекорней в двулетние. Напротив, по нашей схеме все эти явления легко объяснимы и даже логически необходимы.

Наконец, представляет несомненный интерес проследить связи древних травянистых форм с древовидными предками. По нашему мнению, древесные растения превращались в травянистые, если отпадала необходимость в одревеснении, в частности, в случаях способности зацветания древесного растения на первом году жизни. Принципиально такие однолетние растения ничем не отличаются от древесных, например однолетние и деревянистые формы некоторых видов хлопка, клецвины, однолетние и древесные виды дурмана. Безусловно, могли превращаться в травы деревянистые лианы, особенно при уменьшении их размеров, поскольку собственный стебель перестает служить опорой, и это, наверно, самый распространенный случай превращения древесных растений в травянистые, в том числе, вероятно, и борцов, среди которых немало вьющихся. Возможен также случай максимального укорочения ствола и гипертрофии генеративного побега, который в принципе всегда травянистый. В этом случае, в отличие от однолетников и травянистых лиан, появляются травянистые многолетники с неветвистым, за исключением соцветия, стеблем (*Sambucus ebulus* L., *Triosteum sinuatum* Maxim. и др.).

Переход древесных растений непосредственно в однолетники происходил, по-видимому, только или главным образом на низких широтах. При передвижении таких однолетников на север, в горы и особенно в местности с аридными условиями или в связи с общей ксерофитизацией климата возникали двулетники с максимально укороченным, благодаря сближению узлов, стеблем и утолщенным корнем (рис. 3). Этот переход

осуществляется, вероятно, через озимые формы под влиянием одновременного, фотопериодического и температурного воздействия [8, 10]. Утолщенный, большей частью илубневидный, стеблекорень служилместилищем запасных питательных веществ и был крайне необходим для наиболее раннего возобновления вегетации весной, быстрого роста и для перенесения неблагоприятных периодов.

Благодаря осуществлению такого перехода почти все семенные растения оказались разделенными на две (с небольшим числом промежуточных форм) резко различные группы: эпикотильных и безэпикотильных (или розеточных) растений, что совершенно ясно прослеживается, начиная от входов (откуда взяты названия групп), и придает ряд характерных черт также взрослым растениям [11]. Как уже говорилось, двулетние безэпикотильные формы в процессе эволюции, с одной стороны, дали жизненную форму замещающего двулетника, а с другой — безэпикотильные однолетники, вероятно, также через озимые формы.

К группе эпикотильных растений относятся все древесные растения, травянистые многолетники типа *Menispermum dahuricum* DC., *Sambucus ebulus*, которые в большей или меньшей степени сохранили черты полукустарниковости, полностью травянистые вегетативные малолетники (*Urtica dioica* L., *Mentha* и др.), а также много однолетников. У эпикотильных многолетников наблюдаются разнообразные подземные побеги, но никогда — одностороннее отмирающее настоящее корневище (не путать со столонами картофеля, мяты и др.). Они тоже давали однолетние формы, весьма далекие, однако, от безэпикотильных однолетников, поскольку обе формы вместе можно наблюдать в лучшем случае только в ранге семейства, например однолетние виды дурмана и паслена (эпикотильные) и однолетние виды белены (безэпикотильные).

Конечно, описанные пути эволюции безэпикотильных форм были не единственными, однако шире рассматривать этот вопрос в задачи данной статьи не входило.

В заключение необходимо отметить, что некоторые эволюционисты считают обязательным упрощение структур в процессе эволюции [12]. С этим можно согласиться только в смысле общего хода эволюции, так как наш пример, а также и некоторые другие, показывает, что в процессе эволюции может происходить также усложнения структур, если это в каком-либо отношении целесообразно для частных направлений эволюции.

ЛИТЕРАТУРА

1. Ворошилов В. Н. Лекарственная валериана. М., Изд-во АН СССР, 1959.
2. Высоцкий Г. Н. Ергеня. Культурно-фитологический очерк. — Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции, 1915, 8, № 10—11, с. 30.
3. Любарский Е. Л. Об эволюции вегетативного возобновления и размножения травянистых поликарпиков. — Бот. журн., 1961, 46, № 7, с. 959.
4. Серебрякова Т. И., Полянцева Н. А. Ритм развития побегов и эволюция жизненных форм в роде *Aconitum* L. — Бюл. МОИП, 1974, 79, вып. 6, с. 78.
5. Ворошилов В. Н. Эволюция подземных органов у *Aconitum* L. — В кн.: Ритм роста и развития интродуцентов. Тезисы докл. Всес. совещания (13—15 марта 1973 г.). М., ГБС АН СССР, 1973 с. 24.
6. Stapf O. The Aconites of India. — Ann. Roy. Bot. Garden, 1905, 10, p. 2.
7. Ворошилов В. Н. Заметки по систематике видов аконита флоры СССР. — Бот. журн., СССР, 1945, 30, № 3, с. 125.
8. Ворошилов В. Н. Ритм развития у растений. М., Изд-во АН СССР, 1960.
9. Толмачев А. И. Основы учения об ареалах. Л., Изд-во Ленинградского ун-та, 1962.
10. Ворошилов В. Н. Длина дня, как фактор формообразования у растений в природе. — Бюл. Гл. бот. сада, 1955, вып. 20, с. 85.
11. Ворошилов В. Н. Фенологические наблюдения в связи с работами по интродукции и систематике растений. — Бюл. МОИП (отд. биол.), 1945, 50, вып. 1—2, с. 104.
12. Хозряков А. П. Закономерности эволюции растений. Новосибирск, «Наука», 1975.

Главный ботанический сад
Академии наук СССР

СТРУКТУРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ПОЛИАЛЬТИИ ПРИБРЕЖНОЙ

Е. С. Смирнова

Во влажных тенистых местообитаниях западных и центральных районов о-ва Явы встречается невысокое (около 1 м) ветвистое растение — *Polyalthia littoralis* (Bl.) Boerl. (Annonaceae), цветущее и плодоносящее круглый год [1].

Коллекционные экземпляры этого вида в Фондовой оранжерее ГБС АН СССР в возрасте около десяти лет представляют собой миниатюрные деревца высотой 40 см. Ветви широкой кроны покрыты плотными кожистыми листьями, желтыми сидячими цветками и ярко-красными (в пору полной зрелости) плодами. В наших условиях полиальтию можно использовать в озеленении интерьеров, обеспечивая для растений достаточную освещенность и высокую влажность воздуха.

В классической морфологии [2] положение цветков полиальтии характеризуется как «надпазушное». Однако это определение не отражает структурную особенность побеговой системы дерева. Ствол и каждая ветка на всем протяжении воспринимаются на первый взгляд как единый морфологический порядок, однако в действительности любая ветка состоит из многих одно-, чаще двуметамерных побегов, замещающих и продолжающих рост друг друга в едином направлении. Каждый из этих побегов заканчивается верхушечной генеративной почкой, располагающейся супротивно листу. Последующим разрастанием тканей генеративные почки смещаются в еще более боковое положение. На одревесневшем стебле они функционируют в течение многих лет как специализированные многолетние одревесневающие укороченные побеги (рис. 1, а).

Развитие генеративных побегов полиальтии может служить примером особой, более простой каулифлории, не связанной с периодом длительного покоя и глубинного положения генеративных почек.

Ветка полиальтии, многократно переворачиваясь, нарастает монохазально, так как лишь одна из двух пазушных почек побега продолжает прирост ветки.

На модельном экземпляре мы проследили нарастание побегов и смену морфологических порядков у каждой из 12 ветвей деревца. Таблица отражает состояние побегов на 15.VIII 1975 г.

Структура веток полиальтии прибрежной

Номер ветки	Длина ветки, см	Число морфологических порядков, составляющих ветку		Всего вегетативных метамеров	Число генеративных побегов на ветке
		всего	из них двуметамерных *		
1	31	16	11	27	12
2	30	14	9	23	11
3	33	19	11	30	13
4	33	20	10	30	13
5	33	15	12	27	10
6	46	19	13	32	17
7	29	15	6	21	11
8	38	18	11	29	16
9	26	14	6	20	11
10	37	17	8	25	15
11	36	14	9	23	12
12	31	13	10	23	10

* Остальные — однометамерные.

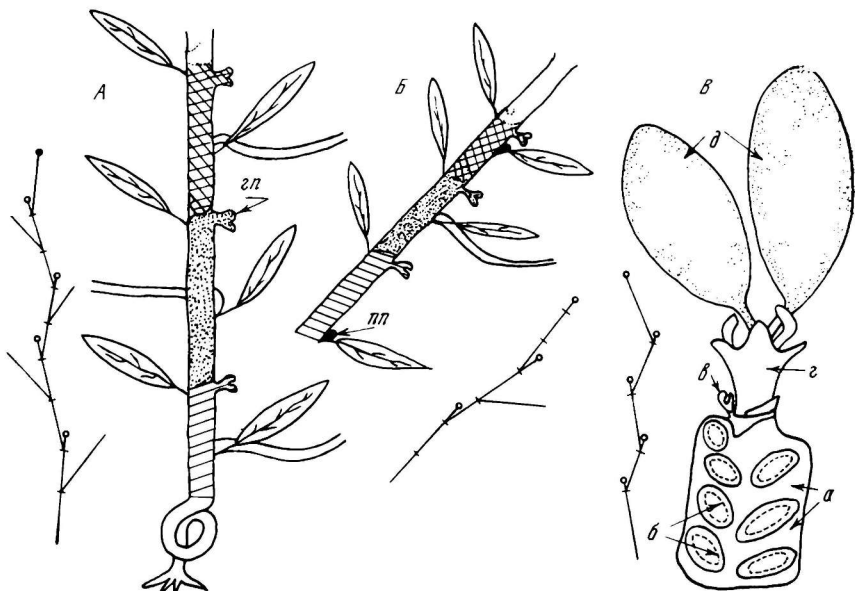


Рис. 1. Схемы ветвления побеговой системы *Polyalthia littoralis*

А — ствола (дихазиальное); Б — веток крона (димонохазальное). Возрастающие порядки ветвления показаны разной штриховкой. nn — пазушная почка; gn — генеративный побег; Б' — монохазальный многолетний генеративный побег; а — одревесневшая укороченная часть побега; б — следы от опавших цветков; в — бутон; г — остатки цветка; д — плоды



Рис. 2. Крона *Polyalthia littoralis*

Абсолютная длина веток модельного экземпляра изменяется в пределах 26—46 см, а число морфологических порядков, составляющих ветку, колеблется от 13 до 20. Наиболее благоприятно сложилось развитие веток № 5 и 12, образованных наибольшим числом двуметамерных побегов. Наихудшие показатели, отражающие неблагоприятные условия развития, оказались у веток № 7 и 9. Их длина не столь уж отличается

от длины двух первых веток, но они сформированы в основном одноклеточными побегами.

Длина веток и число слагающих их порядков не имеют явной корреляции. Так, ветки равной длины (33 см) могут быть сформированы разным числом морфологических порядков (15 и 20) и наоборот — на ветках разной длины наблюдается равное число порядков (14). В нормальных условиях роста большинство веток формируется двуклеточными побегами; одноклеточные чаще граничат с зоной осенне-зимнего торможения роста. Преимущественное повторение одноклеточных побегов в весенне-летний период свидетельствует о нарушении экологических параметров или условий культуры.

В оранжерее ГЭС каждая ветка за весенне-летний период увеличивается на один, чаще два двуклеточных и один-два одноклеточных побега. При более благоприятных условиях минимальный летний прирост состоит из двух двуклеточных побегов. Встречаются и более оптимальные варианты. Так, одна из веток, развившаяся за один весенне-летний период до 10 см длиной, состояла из трех полноценных двуклеточных побегов. Однако если на основной ветке трогается в рост боковая почка, то основная ветка дико вовсе не дает прирост в данном году, либо появляется лишь один одноклеточный побег; в любом случае обычный ритм развития нарушается. В этой связи интересна динамика роста основной и боковой веток (№ 5 и 5а). Боковая ветка начала расти в 1974 г. Годовой ее прирост равнялся 9 см и она состояла из двух двуклеточных побегов. В 1975 г. прирост этой ветки составил 23 см. В результате пяти перевершиниваний сформировалось четыре двуклеточных и один одноклеточный побег, т. е. вновь образовалось пять морфологических порядков. Она обильно цвела и плодоносила. Такой бурный рост боковой ветки затормозил развитие основной ветки. Ее годовой прирост оказался не столь уж малым (6 см), но ритм развития был нарушен: весь прирост состоял из шести одноклеточных побегов. Иногда слабый годовой прирост ветки совпадает с ее обильным цветением и плодоношением. Наблюдается и такая закономерность: на молодых, выше расположенных по стеблю, генеративных побегах цветки опадают чаще; на старых, расположенных ниже, цветки сохраняются и вызревает много завязей.

Ветвление модельного экземпляра полиальтии начинается на высоте 15 см. Последующие 11 веток отходят от ствола примерно через каждые 2 см. Новый двуклеточный побег постоянно реализуется как дихазий: верхняя пазушная почка дает побег следующего порядка, обеспечивая прирост ствола, а вторая почка — рост боковой ветки. В целом деревце сильно разветвляется, так как каждая вторая пазушная почка из прироста ствола дает начало очередной ветке. Однако сами ветки ветвятся слабо (рис. 2). На основных ветках развивается не более двух боковых. Таким образом, в кроне полиальтии дихазий реализуется очень редко, и ветки нарастают монохазально.

Структурные особенности полиальтии прибрежной позволяют определить ее морфологический тип [3] как димонохазальное длинноклеточное дерево. Ствол этого растения ветвится дихазально (рис. 1, А), ветви кроны — димонохазально (рис. 1, Б), а соцветие полиальтии представляет собой многолетний укороченный монохазий (рис. 1, В).

Весенне-летний прирост полиальтии в условиях оранжереи в среднем состоит из двух двуклеточных побегов на каждой ветке. Можно предположить, что в природных условиях о-ва Явы, при благоприятном климате и отсутствии периодов длительного торможения роста, ежегодный прирост может составить не менее пяти-шести двуклеточных побегов. При любых изменениях количественных показателей прироста качественная основа структуры — морфологический тип — остается постоянной.

Установление морфологического типа полиальтии прибрежной под-тверждает прогнозирующую роль нашей классификационной таблицы [3]. Во время ее опубликования (1974 г.) соответствующая ячейка таблицы оставалась пустой. Можно было лишь предполагать, что в природе существует длиннometамерное дерево с димonoхазiaльным способом ветвления. Ранее такой способ ветвления отмечался нами преимущественно у однодольных трав и корневищных растений: ароидных, лилейный и очень часто — у орхидных [4].

ЛИТЕРАТУРА

1. Backer C. A. Bakhuizen van den Brink R. C.— Flora Java, 1963, 1, p. 107.
2. Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien. 1894, Bd 3, t. 2. Leipzig, S. 33.
3. Смирнова Е. С. Морфологические типы и формирование облика растений.— Бюл. Гл. бот. сада, 1974, вып. 93, с. 49.
4. Тропические и субтропические растения.— Фонды ГБС АН СССР, ч. 1, 1969; ч. 2, 1974, М., «Наука».

Главный ботанический сад
Академии наук СССР

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЛАПЧАТКИ ПРЯМОСТОЯЩЕЙ В ПРИРОДЕ И КУЛЬТУРЕ

И. Л. Крылова, В. Л. Тихонова, Н. П. Евсеев

Определение амплитуды изменчивости морфологических признаков — необходимое условие изучения вида [1—3]. Задачи изучения внутривидового многообразия настолько существенны, что могут составить предмет специальной дисциплины — гексономии [4]. Игнорирование этого положения приводит к неправильным таксономическим выводам. Недостаточная изученность варьирования признаков в пределах вида ведет к смешению понятий степени развития растений и возрастных этапов.

В последние годы исследуется изменчивость морфологических признаков у разных популяций одного вида в природе [5, 6], сравнивается изменчивость морфологических признаков вида в природе и в культуре [7, 8].

Целью нашей работы было изучение изменчивости некоторых морфологических показателей известного лекарственного растения — лапчатки прямостоящей [*Potentilla erecta* (L.) Raeusch.] — в природных популяциях средней полосы европейской части СССР, а также в условиях культуры. Материал для характеристики природных популяций был собран в 1971—1974 гг. в Московской, Владимирской, Калужской, Брянской, Калининской, Ярославской и Воронежской областях. Развитие растений этого вида в культуре изучено в 1972—1974 гг. на делянках Всесоюзного научно-исследовательского института лекарственных растений (ВИЛР) под Москвой.

В каждом местообитании делали геоботаническое описание, методом Ю. Л. Цельникер [9] определяли освещенность, увлажнение рассчитывали по шкалам Л. Г. Раменского [10], кислотность почв и содержание подвижных форм К, Р и Al определяли экспресс-методом Л. И. Вигорова [11]. С каждой площадки выкапывали 50 генеративных модельных экземпляров лапчатки, измеряли величину 10 морфологических признаков и по срезу корневища [12] определяли возраст каждого растения.

Таблица 1

Изменчивость морфологических признаков *Potentilla erecta* в природных популяциях

Морфологический показатель	Лесные сообщества (n = 11)		Луговые сообщества (n = 9)	
	$M \pm m$	$V_{\min} - V_{\max}$	$M \pm m$	$V_{\min} - V_{\max}$
Число укороченных (вегетативных) побегов	$1,0 \pm 0,1$ * $1,8 \pm 0,2$	27—90	$1,0 \pm 0,01$ $2,4 \pm 0,3$	24—97
Генеративные побеги:				
число	$1,3 \pm 0,1$ $2,9 \pm 0,3$	37—104	$1,5 \pm 0,1$ $5,7 \pm 0,7$	36—108
длина, см	$16,1 \pm 0,7$ $51,7 \pm 1,4$	17—36	$8,1 \pm 0,3$ $39,7 \pm 2,0$	18—36
число листьев на побеге	$5,8 \pm 0,5$ $26,6 \pm 1,8$	35—47	$3,6 \pm 0,4$ $22,7 \pm 3,1$	31—96
порядок ветвления	$1,9 \pm 0,1$ $4,3 \pm 0,2$	25—62	$1,8 \pm 0,1$ $4,5 \pm 0,1$	33—55
Число междоузлий до соцветия	$2,8 \pm 0,1$ $3,2 \pm 0,1$	23—40	$2,9 \pm 0,1$ $5,9 \pm 0,1$	17—45
Число цветков на побеге	$1,0 \pm 0,3$ $9,3 \pm 0,8$	39—104	$1,8 \pm 0,2$ $36,0 \pm 5,0$	32—99
Длина корневища, см	$2,4 \pm 0,1$ $-3,7 \pm 0,1$	21—59	$1,3 \pm 0,1$ $5,4 \pm 0,3$	23—54
Вес сухого корневища, г	$0,20 \pm 0,03$ $1,8 \pm 0,1$	54—184	$0,09 \pm 0,01$ $3,2 \pm 0,6$	66—137

* В числителе — минимальные значения признака, в знаменателе — максимальные.

P. erecta — травянистый моноподиальный поликарпик с коротким одревесневающим гипогеемным корневищем, образованным гипо- и эпикотилем, а также нижними укороченными междоузлиями вегетативных побегов. Главная ось вегетативная, укороченная, в пазухах ее листьев закладываются побеги — удлиненные генеративные и укороченные вегетативные второго порядка, которые в свою очередь могут ветвиться. Генеративный побег несет 2—4 междоузлия, выше которых развивается антокладий — олиственное соцветие с определенным чередованием вегетативных и генеративных органов [13]. Таким образом, у лапчатки в области соцветия развиты нормальные срединные листья, постепенно видоизменяющиеся в верхушечные. Количество цветков и порядок ветвления антокладиев сильно варьируют, у угнетенных экземпляров число цветков зачастую редуцировано до одного.

У каждого модельного экземпляра исследовали признаки, характеризующие главным образом степень его развития. Исключением является число междоузлий до соцветия, которое считается устойчивым признаком, имеющим таксономическое значение [14]. Для каждого признака были вычислены средняя арифметическая с ошибкой и коэффициент вариации, хорошо характеризующие изменчивость количественных признаков [3, 8] и дающие представление о диагностической ценности признаков [15].

Всего в природе была изучена 21 популяция. Они не охватили всей экологической амплитуды лапчатки прямостоящей, но соответствовали наиболее распространенным в средней полосе сообществам с участием *P. erecta*. В местообитаниях изученных популяций освещенность колебалась от 5%-ной суммарной радиации в пределах ФАР до полной освещенности, кислотность почв (рН) — от 3,2 до 5,3, увлажнение — от 63 до 80, т. е. от сухо- до сыролугового по шкале Раменского, содержание подвижных

форм калия — от 1 до 20, фосфора — от 0,5 до 5 мг на 100 г почвы. Обследованные популяции были разбиты на две группы — лесные и луговые.

В табл. 1 показаны минимальные и максимальные значения изученных признаков, а также минимальные значения коэффициентов вариации (V) по этим признакам. Максимально развитые экземпляры лапчатки росли на низинных заболоченных лугах и опушках леса с покровом из сфагнома при незначительном боковом затенении. Здесь растения имели крупные, тяжелые корневища, большое число генеративных побегов с высоким порядком ветвления, многочисленными листьями и цветками (максимальные данные по луговому популяциям в табл. 1 относятся к подобным сообществам). Слабее всего развиты растения, растущие под пологом сосняков и на белоусовых лугах, особенно используемых под выпас (минимальные данные в табл. 1). Наиболее высока степень изменчивости признаков, характеризующих число и вес органов (число генеративных и вегетативных побегов, число листьев и цветков на одном побеге, вес корневищ). Признаки, определяющие линейные размеры (длина генеративных побегов и корневищ), варьируют меньше. Это соответствует данным других авторов [3, 8]. Структурные морфологические признаки — число междоузлий до соцветия, порядок ветвления — варьируют на том же уровне, что и признаки, характеризующие размеры органов. Значительного различия в степени варьирования признаков между лесными и луговыми популяциями не обнаружено.

Для характеристики различных возрастных групп генеративных экземпляров лапчатки некоторые авторы [16] использовали такие морфологические показатели, как число и длина генеративных побегов, степень их разветвленности, длина и диаметр корневищ. Мы попытались выяснить — влияет ли возраст растений на морфологические показатели и степень изменчивости их признаков. Средний возраст генеративных экземпляров изученных популяций колебался от $3,8 \pm 0,2$ до $6,7 \pm 0,3$ года. Все растения были разбиты на две группы: молодые со средним возрастом 3,8—5 лет и более старые со средним возрастом 5,2—6,7 лет. По каждой группе для пяти морфологических показателей были высчитаны суммарные средние с ошибками и средние коэффициенты вариации. Чтобы убедиться в достоверности морфологических различий между группами, был вычислен критерий Стьюдента для каждого морфологического показателя.

Как видно из табл. 2, степень варьирования морфологических показателей увеличивается с возрастом растения. Генеративные особи старше-

Таблица 2

Зависимость морфологических показателей и степени их варьирования от возраста растений у лапчатки

Морфологический показатель	Возраст растений, лет				Критерий Стьюдента (t)
	3,8—5,0 (n = 400)		5,2—6,7 (n = 550)		
	M ± m	V	M ± m	V	

Число генеративных побегов	2,00 ± 0,06	53,6	2,30 ± 0,09	74,2	1,3 *
Длина генеративных побегов, см	24,30 ± 0,30	21,9	29,70 ± 0,30	26,4	12,4 **
Порядок ветвления генеративных побегов	2,40 ± 0,04	47,5	2,90 ± 0,04	39,6	8,9 **
Длина корневища, см	3,10 ± 0,06	32,0	3,20 ± 0,06	39,2	1,1 *
Вес сухого корневища, г	0,66 ± 0,03	84,7	0,90 ± 0,09	105,0	2,7 ***

* Недостоверность разницы средних арифметических.

** Достоверность разницы с вероятностью 0,999.

*** Достоверность разницы с вероятностью 0,95.

го возраста имеют более длинные разветвленные побеги и более тяжелые корневища. Различия эти статистически достоверны, однако их абсолютная величина значительно меньше, чем различия величин морфологических показателей, обусловленных разницей эколого-ценотических условий (см. табл. 1). По числу генеративных побегов и длине корневищ достоверных различий между генеративными экземплярами разного возраста нет. Таким образом, морфологические показатели, характеризующие возрастные этапы развития лапчатки, неодинаковы в разных экологических условиях и не могут быть унифицированы, как это сделано А. П. Пошкурлат [16].

Чтобы установить, каким образом условия культуры влияют на количественные морфологические показатели и степень их варьирования, растения из пяти популяций были перенесены в интродукционный питомник ВИЛР. Приводим краткую характеристику местообитаний этих популяций.

1. Калужская обл. Макарьевское лесничество. Равнина. Почвы слабо-кислые, бедные; pH 5; P_2O_5 — 2,5—5,0; K_2O — 5; Al — 8 мг на 100 г почвы. Вырубка, вейниково-зеленомошный луг с подростом березы, ели и сосны. Покрытие травянистого покрова 50 %.

2. Калужская обл. Макарьевское лесничество. Пологий южный склон. Почвы слабо-кислые, бедные; pH 5; P_2O_5 — 2,5; K_2O — 5; Al — 6—8 мг на 100 г почвы. Опушка березового леса. Покрытие травянистого покрова 65 %.

3. Воронежская обл. Новоусманская лесная дача. Равнина. Освещенность суммарная — 8—9 %. Увлажнение сырлуговое (76—77), почвы слабо-кислые, небогатые; pH 5; P_2O_5 — 5; K_2O — 10; Al — 8—10 мг на 100 г почвы. Черноольшаник разнотравный. Покрытие травянистого покрова — 90 %. Средний возраст генеративных экземпляров — $4,9 \pm 0,1$ года.

4. Московская обл. Приокско-Тerrasный заповедник. Равнина. Почвы кислые, небогатые; pH 4,5; P_2O_5 — 5; K_2O — 10; Al — 10 мг на 100 г почвы. Олуговелое бруснично-зеленомошное сообщество на просеке. Покрытие травянистого покрова — 80 %.

5. Московская обл. Окрестности поселка Бутово. Равнина. Почвы кислые, небогатые; pH 4,5; P_2O_5 — 5—10; K_2O — 5—10; Al — 6—8 мг на 100 г почвы. Поляна среди осинника. Калганово-мятликовый луг. Покрытие травянистого покрова 90 %.

Во всех местообитаниях, кроме третьего, увлажнение влажнолуговое (ступени 66—69,5 по шкалам Раменского), затенение боковое. Средний возраст генеративных экземпляров лапчатки от $5,3 \pm 0,3$ до $5,9 \pm 0,2$ года.

В интродукционном питомнике растения были высажены на делянки с полной освещенностью. Почвы слабо-кислые (pH 6,0), небогатые (P_2O_5 — 8; K_2O — 10—15; Al — 2 мг на 100 г почвы). Уход за растениями заключался в прополках и рыхлении почвы.

После трех лет культуры все сохранившиеся растения лапчатки были выкопаны и подвергнуты морфологическому анализу по тем же признакам. Как видно из табл. 3, морфологические показатели в культуре существенно изменились: во много раз возросла численность вегетативных и генеративных побегов, степень развития антокладиев, а следовательно, и число листьев и цветков на одном побеге, размер и вес корневищ. Если в природе растения лапчатки имели по одному-два укороченных вегетативных и два-три генеративных побега с мало разветвленными антокладиями и небольшим количеством листьев и цветков, то в культуре растения образовывали более десяти укороченных и часто свыше ста генеративных побегов с сильно разветвленными антокладиями, несущими десятки, а иногда и сотни цветков и листьев. Существенно изменились размеры и особенно вес корневищ.

Признак	1		2		3		4		5	
	M ± m	V	M ± m	V	M ± m	V	M ± m	V	M ± m	V
Число укороченных вегетативных побегов	1,64 ± 0,12 7,41 ± 0,88	53,6 56,0	1,57 ± 0,09 12,4 ± 1,19	40 67,9	1,4 ± 0,09 9,1 ± 0,81	47,1 70,8	1,22 ± 0,06 7,33 ± 1,08	34,0 44,2	1,14 ± 0,05 9,1 ± 0,74	30,4 51,6
Генеративные побеги										
число	1,89 ± 0,15 45,9 ± 5,68	57,9 59,3	1,61 ± 0,10 77,5 ± 5,01	45,2 45,7	2,0 ± 0,15 49,6 ± 3,56	54,3 56,5	1,60 ± 0,09 43,27 ± 8,29	39,4 57,5	2,0 ± 0,11 90,98 ± 8,1	39,0 57,7
длина, см	22,76 ± 0,44 45,5 ± 1,7	43,5 48,1	19,96 ± 0,8 37,7 ± 0,9	27,6 16,7	26,55 ± 1,19 37,0 ± 0,8	44,8 16,2	44,6 ± 1,2 36,8 ± 1,8	19,0 15,0	31,2 ± 1,17 43,8 ± 1,1	25,0 16,0
число листьев	15,75 ± 1,25 110,2 ± 11,4	55,0 49,0	13,4 ± 0,93 95,8 ± 6,0	49,6 43,7	24,0 ± 1,26 88,8 ± 4,1	36,5 36,9	17,54 ± 1,05 55,1 ± 7,6	42,4 41,7	25,1 ± 1,8 151,8 ± 9,2	49,8 39,0
число цветков	7,16 ± 0,62 115,7 ± 13,1	60,5 54,0	4,37 ± 0,36 89,7 ± 7,0	57,7 55,7	6,14 ± 0,69 92,0 ± 4,9	72,3 42,8	8,8 ± 0,8 60,0 ± 6,6	64,8 33,3	12,0 ± 1,1 144,5 ± 8,8	67,0 39,1
Число междоузлий до соцветия	4,3 ± 0,24 2,58 ± 0,09	27,5 24,8	2,9 ± 0,19 2,68 ± 0,11	46,3 41,0	5,23 ± 0,21 3,42 ± 1,19	33,1 40,93	5,0 ± 0,4 4,0 ± 0,1	26,4 27,1	4,42 ± 0,19 4,26 ± 0,16	27,9 28,9
Порядок ветвления генеративных побегов	7,87 ± 0,33	20,33	8,3 ± 0,27	23,3	7,0 ± 0,12	14,3	6,8 ± 0,26	11,6	8,2 ± 0,2	13,7
Корневище										
длина, см	2,83 ± 0,16 7,06 ± 0,23	39,57 15,7	2,85 ± 0,14 7,44 ± 0,26	36,1 18,8	2,79 ± 0,10 7,37 ± 0,16	26,1 17,5	2,68 ± 0,19 5,88 ± 0,47	36,1 24,0	2,56 ± 0,11 6,75 ± 0,19	30,5 18,9
диаметр, см	1,63 ± 0,11 4,35 ± 0,29	49,7 32,2	1,41 ± 0,08 6,02 ± 0,22	37,6 25,7	1,02 ± 0,08 4,8 ± 0,18	58,8 30,2	1,12 ± 0,05 5,1 ± 0,52	31,4 31,11	0,88 ± 0,55 6,1 ± 0,27	46,1 28,5
вес в сыром состоянии, г	4,0 ± 0,44 47,67 ± 6,45	77,2 64,8	2,33 ± 0,25 57,36 ± 3,32	75,0 40,5	1,63 ± 0,15 50,13 ± 2,18	67,2 45,9	2,4 ± 0,19 32,7 ± 3,9	57,1 35,6	1,02 ± 0,09 67,2 ± 5,41	61,2 52,16

Эти изменения следует, бесспорно, приписать влиянию не возраста растений (как мы уже видели, возраст на морфологические показатели влияет не так уж сильно), а изменившимся условиям местообитаний. Основную роль при этом играет, видимо, снятие конкуренции, так как напряженность других факторов изменилась несущественно.

Хотя абсолютные показатели морфологических признаков в культуре отличаются очень сильно, что выявило потенциальные фенотипические возможности вида, степень их варьирования в культуре почти не изменилась. По-прежнему показатели числа и веса органов имеют высокий уровень изменчивости (V от 33 до 71 %), а признаки, характеризующие линейные размеры органов (высота побегов, длина и диаметр корневищ), варьируют меньше — на среднем и повышенном уровне изменчивости (V от 15 до 32 %). Примерно так же варьирует число междоузлий до соцветия (V от 26 до 46 %). Лишь один структурный признак — порядок ветвления — во всех популяциях имеет средний уровень изменчивости (V от 12 до 23 %).

ВЫВОДЫ

В природных популяциях лапчатки прямостоящей почти все изученные признаки имеют повышенный и высокий уровень изменчивости. Наиболее высока степень варьирования признаков, характеризующих число и вес органов. Признаки, определяющие линейные размеры органов (длина генеративных побегов, длина и диаметр корневищ) и их морфологическую структуру, а также число междоузлий до соцветия и порядок ветвления варьируют меньше. Наиболее стабильна внутри популяции длина генеративных побегов: в некоторых популяциях изменчивость этого признака находится на среднем уровне.

В популяциях с большим средним возрастом генеративных экземпляров изменчивость морфологических показателей несколько выше.

Абсолютные показатели морфологических признаков генеративных экземпляров изменяются значительно сильнее в зависимости от экологогенотических условий, чем от возраста.

При перенесении растений из природы в культуру морфологические показатели, характеризующие число и вес органов, возрастают в 5—20 раз, а число генеративных побегов — даже в 50 раз. Показатели, определяющие линейные размеры органов, увеличиваются в 1,5—3 раза. Меньше всего изменяются длина генеративных побегов, часто остающаяся в пределах популяции почти стабильной.

Степень варьирования морфологических показателей в культуре остается на том же уровне, что и в природе, для признаков, характеризующих число и вес органов, и снижается для признаков, определяющих линейные размеры и морфологическую структуру.

ЛИТЕРАТУРА

1. Завадский К. М. Объем вида и внутривидовые подразделения. — В кн.: Совещание по объему вида и внутривидовой систематике. Тезисы докл. Л., «Наука», 1967, с. 8.
2. Тахтаджан А. Л. Биосистематика: прошлое, настоящее, будущее. — Бот. журн., 1970, 55, вып. 3, с. 339.
3. Мамаев С. А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства Pinaceae на Урале). М., «Наука», 1972.
4. Скворцов А. К. Сущность таксона и проблемы внутривидовой систематики растений. — Бюл. МОИП (отд. биол.), 1971, 76, вып. 6, с. 81.
5. Гроссет Г. Э. Модификационная изменчивость *Seseli peucedanoides* (M. B.) K. — Pol. и половой диморфизм растений этого вида и *Heracleum sibiricum* L. — Бюл. МОИП (отд. биол.), 1974, 79, вып. 6, с. 57.
6. Бессчетнов П. П., Груздинская Л. М. Влияние экологических факторов на изменчивость морфологических признаков тополя сизостлистного. — Экология, 1974, № 6, с. 37.

7. *Фадеева Т. С.* Проблемы сравнительной генетики растений. Изучение внутривидовой изменчивости природных форм вида *Fragaria vesca* L.— Вестн. ЛГУ, сер. биол., 1966, № 21, вып. 4, с. 126.
8. *Мамаев С. А., Зайцева З. Д.* Изменчивость морфологических признаков *Trollius europaeus* L. на Урале при введении ее в культуру.— Бот. журн., 1974, 59, № 3, с. 433.
9. *Цельникер Ю. Л., Князева И. Ф., Акулова Е. А.* Видимая и инфракрасная радиация под пологом хвойных и лиственных древостоев.— В кн.: Световой режим, фотосинтез и продуктивность леса. М., «Наука», 1967, с. 51.
10. *Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижиков О. Н., Антипин Н. А.* Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М., Сельхозгиз, 1956.
11. *Вигоров Л. И.* Экспресс-метод оценки условий минерального питания растений в фитоценозах.— Учен. зап. Пермского пед. ин-та, т. 64. «Вопросы биологии и экологии доминантов и эдификаторов растительных сообществ». Пермь, 1968, с. 31.
12. *Тихонова В. Л.* Лапчатка прямостоячая.— В кн.: Биологическая флора Московской области. Изд-во МГУ, 1974, с. 68.
13. *Goebel K.* Blütenbildung und Sprossgestaltung (Antokladien und Infloreszenzen). Jena, 1931.
14. *Житков В. С.* Морфологические особенности монокарпических побегов у лапчаток. Докл. ТСХА, 1972, вып. 180, ч. 2, с. 249.
15. *Поспелова О. Г., Авена М.* Определение диагностической ценности морфологических признаков.— В кн.: Моделирование в ботанике. Рига, Латвийский гос. ун-т, 1970, с. 55.
16. *Пошкурлат А. П.* Изменение морфологических признаков с возрастом у лапчатки прямостоячей — *Potentilla erecta* (L.) Hampe.— Бюл. МОИП (отд. биол.), 1958, 63, вып. 3, с. 113.

Всесоюзный научно-исследовательский
институт лекарственных растений
Московская область

ОРИЕНТАЦИЯ ОДНОЛЕТНИХ ПОБЕГОВ И ЗАЛОЖЕНИЕ ЦВЕТКОВЫХ ПОЧЕК У ЯБЛОНИ В ШПАЛЕРНОЙ КУЛЬТУРЕ

В. П. Лесничий

Известно, что на длинных ростовых побегах цветковые почки формируются, как правило, только на следующий год [1, 2]. Однако, регулируя рост однолетних побегов яблони прищипкой и кольцеванием, можно добиться образования цветковых почек на однолетних сильнорослых побегах [3, 4]. Задача наших исследований — установить, как влияет на заложение и дифференциацию боковых цветковых почек ориентация однолетних побегов у ряда сортов яблони, выращиваемых в средней полосе в форме улучшенной рузинской пальметты.

Исследование проводили в Научно-экспериментальном хозяйстве «Снегири» ГБС АН СССР (Истринский р-н Московской обл.) на 20 сортах яблони, растущих на сильнорослом подвое (сеянце 'Аниса Серого').

В опыт были включены яблони возрастом 8—10 лет, по 40 деревьев в каждом варианте. На трехлетних ветках, растущих горизонтально в верхнем ярусе плоской кроны, выбирали одинаковые по силе роста однолетние побеги продолжения различной ориентации: горизонтальные, растущие под углом 30—40° к горизонту, дуговидные и вертикальные.

У многих сортов яблони в шпалерной культуре плодовые почки формируются ежегодно не только на кольчатках, копыцах и плодовых прутиках, но и на однолетних побегах. Наблюдения показали, что репродуктивные органы закладываются по всему приросту, у его основания, в середине или на верхушке. Расположение цветковых почек на побегах в значительной степени зависит от биологических особенностей сорта, а также от ориентации этих побегов (таблица).

Ориентация однолетнего прироста у яблони и расположение на нем боковых цветковых почек в шпалерной культуре

Сорт	Вертикальные побеги				Горизонтальные побеги			
	по всей длине прироста	у основания	в середине	в верхней части	по всей длине прироста	у основания	в середине	в верхней части
'Анис'	—	—	++	—	+	—	—	—
'Антоновка Обыкновенная'	—	+	—	—	+++	—	—	—
'Грушовка Московская'	—	+	—	—	+++	—	—	—
'Боровинка Обыкновенная'	—	—	—	—	—	+	—	—
'Грушовка Новая'	—	++	—	—	+++	—	—	—
'Десертное Петрова'	—	—	—	—	—	—	—	++
'Десертное Исаева'	—	—	+	—	—	—	++	—
'Заря'	—	+	—	—	—	—	++	—
'Кальвиль Белый Летний'	—	—	+	—	—	—	—	++
'Мелба'	—	—	+	—	++	—	—	—
'Майское'	—	—	—	—	++	—	—	—
'Папировка'	+	—	—	—	+++	—	—	—
'Пепин Шафранный'	—	—	—	—	+	—	—	—
'Россаханское Полосатое'	+	—	—	—	++	—	—	—
'Селигер'	—	+	—	—	+++	—	—	—
'Слава'	—	—	—	—	—	+	—	—
'Славянка'	+++	—	—	—	+++	—	—	—
'Уэлси'	—	—	+	—	++	—	—	—
'Юность'	+	—	—	—	++	—	—	—
'124 Петрова'	++	—	—	—	+++	—	—	—

Примечание. Количество цветковых почек: + до 30%; ++ до 50%; +++ от 50 до 90%; — нет цветковых почек.

окончание

Сорт	Под углом 30—40°				Дуговидные побеги			
	по всей длине прироста	у основания	в середине	в верхней части	по всей длине прироста	у основания	в середине	в верхней части
'Анис'	+++	—	—	—	—	—	—	+
'Антоновка Обыкновенная'	—	—	++	—	+++	—	—	—
'Грушовка Московская'	—	+	—	—	—	++	—	—
'Боровинка Обыкновенная'	—	+	—	—	—	+	—	—
'Грушовка Новая'	—	++	—	—	+	—	—	—
'Десертное Петрова'	++	—	—	—	—	—	—	—
'Десертное Исаева'	—	—	+	—	—	—	+	—
'Заря'	—	+	—	—	—	—	+	—
'Кальвиль Белый Летний'	—	—	+	—	—	—	—	+
'Мелба'	—	—	++	—	++	—	—	—
'Майское'	—	—	++	—	—	—	+	—
'Папировка'	+	—	—	—	++	—	—	—
'Пепин Шафранный'	—	—	+	—	—	—	—	+
'Россаханское Полосатое'	+	—	—	—	+	—	—	—
'Селигер'	—	++	—	—	—	—	+	—
'Слава'	—	—	—	—	—	—	—	+
'Славянка'	+++	—	—	—	++	—	—	—
'Уэлси'	—	—	++	—	—	+	—	—
'Юность'	++	—	—	—	—	—	—	++
'124 Петрова'	+++	—	—	—	++	—	—	—

Анализируя полученные данные, изучавшиеся сорта яблони можно разбить на две основные группы.

К первой группе относятся сорта, у которых боковые почки закладываются в шпалерной культуре на приросте текущего года при различной ориентации побегов, причем боковые цветковые почки располагаются равномерно по всему однолетнему приросту, за исключением двух-трех спящих почек у основания. В эту группу входят 'Папировка', 'Россошанское Полосатое', 'Славянка', '№ 124 Петрова'. Количество заложившихся боковых цветковых почек меняется в зависимости от ориентации приростов.

Ко второй группе относятся сорта, у которых ориентация побегов влияет на расположение репродуктивных органов и на их количество. При этом наибольшее количество боковых цветковых почек (от 50 до 90 % от общего числа всех почек) у большинства сортов дифференцируется при горизонтальном расположении побегов и под углом 30—40° к горизонту.

По нашему мнению, на ветках и приросте, расположенных горизонтально или под небольшим углом к горизонту, в связи с ослаблением апикального доминирования в боковые почки усиленно поступают пластические вещества, вода и минеральные соли. Равномерное распределение питательных веществ между боковыми почками способствует их дифференциации в цветковые и росту боковых побегов, чаще типа плодовых образований.

Усиленная дифференциация боковых цветковых почек у различных сортов яблони средней полосы, сформированных по улучшенному типу рузинской пальметты, вызывается определенной ориентацией побегов и способствует увеличению урожая и ежегодному плодоношению деревьев.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Анзин Б. Н. Обрезка плодовых и ягодных кустарников. М., «Московский рабочий», 1968.
2. Жучков Н. Г. Агробιολογические основы плодоводства. Лениздат, 1962.
3. Жучков Н. Г. Механические методы регулирования плодоношения яблони.— В кн.: Повышение урожайности и ликвидация периодичности плодоношения. М., ВАСХНИЛ, 1937.
4. Жучков Н. Г. Дифференциация плодовых почек на сильнорослых побегах.— Советские субтропики, 1938, № 3, с. 20.

Главный ботанический сад
Академии наук СССР

МИКРОСПОРОГЕНЕЗ И РАЗВИТИЕ МУЖСКОГО ГАМЕТОФИТА У РАСТЕНИЙ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ *SOLANUM* L.

И. Н. Острецова, С. А. Резникова

Всесоюзный научно-исследовательский институт лекарственных растений (ВИЛР) проводит большую селекционную работу с пасленом дольчатым (*Solanum laciniatum* Ait., $2n = 92$), который является основным источником сырья для производства гормональных препаратов.

Одним из эффективных методов селекции паслена дольчатого является гибридизация его с другими видами и формами рода *Solanum* L. подрода *Archaeosolanum* Bitter, такими, как паслен птичий (*Solanum aviculare* Forst., $2n = 46$), а также экспериментально полученные нами [1] тетраплоид паслена птичьего (*Solanum aviculare*, $4n = 92$) и межвидовой гибрид F_1 (паслен дольчатый \times полиплоид паслена птичьего, $2n = 92$). Все эти формы характеризуются частичной мужской стерильностью.

Для успешной гибридизации этих видов и форм необходимо изучение развития и особенностей строения их генеративных органов.

С целью выявления причин стерильности пыльцы у родительских форм и гибрида паслена нами были проведены цитозембриологические исследования разновозрастных пыльников вышеуказанных видов и форм паслена. Пыльники фиксировали смесью Карнуа (3 : 1). Постоянные микрономные препараты готовили по общепринятой цитозембриологической методике. Срезы толщиной 8—10 мкм окрашивали гематоксилином по Гайденгайну и метиловым зеленым — пиронином G по Унна. Фертильность пыльцы определяли ацетокарминовым методом, жизнеспособность — проращиванием во влажной камере Ван-Тигема. Опыты были заложены в теплице ВИЛР (Московская обл.) и на плантациях Южно-Казахстанской зональной опытной станции ВИЛР (Чимкентская обл.).

Исследование показало, что развитие пыльника от заложения меристематических бугорков тычинок до образования зрелой пыльцы у исследованных форм паслена происходит так же, как и у других представителей семейства пасленовых [2].

Стенка микроспорангия развивается в центробежном направлении. Тапетум является производным париетального слоя, и клетки его имеют четко выраженную секреторную структуру и позднее становятся дву- или многоядерными. Тапетум полностью разрушается и исчезает к началу деления микроспор.

Развитие микроспор и формирование мужского гаметофита у исследованных форм паслена в норме происходят сходно. На рис. 1 показаны стадии микроспорогенеза и развития мужского гаметофита у паслена дольчатого. Расположение микроспор в тетрадах тетраэдрическое. Тетрады микроспор образуются по симультанному (одновременному) типу.

Наряду с правильным ходом мейоза, завершающимся образованием нормальных микроспор, у исходных форм и гибрида наблюдаются наруше-

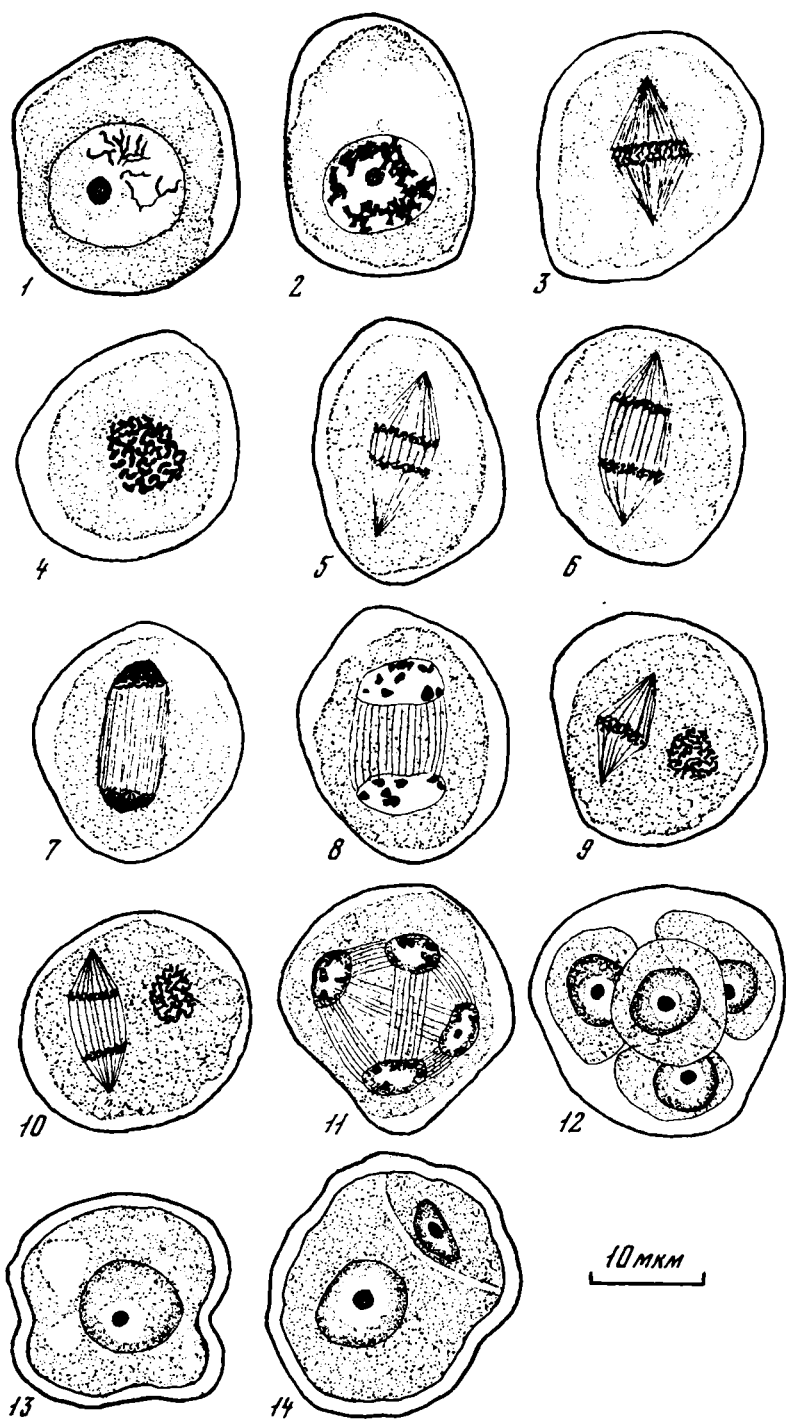


Рис. 1. Микроспорогенез и развитие мужского гаметофита у паслена дольчатого
 1, 2 — профазы I; 3, 4 — метафазы I; 5, 6 — анафазы I; 7, 8 — телофазы I; 9 — метафаза II; 10 —
 анафаза II; 11 — телофаза II; 12 — тетрада микроспор; 13 — микроспора; 14 — двуклеточное пыль-
 цевое зерно

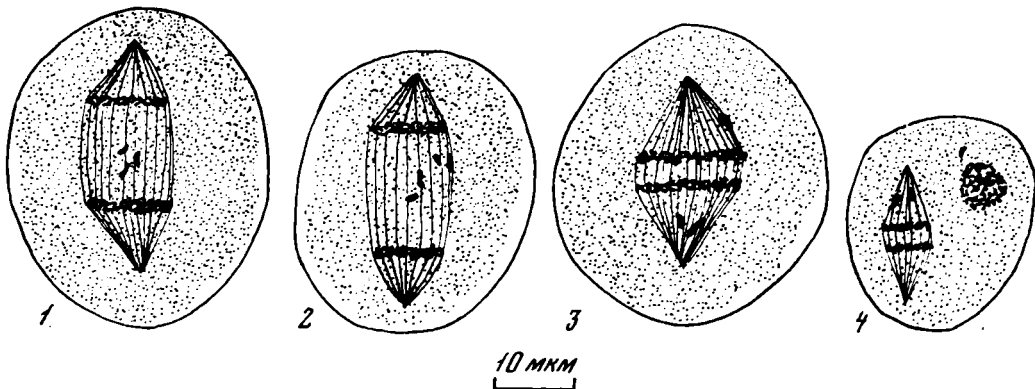


Рис. 2. Нарушения мейоза (отставание хромосом в анафазе I и II) при микроспорогенезе у

1 — паслена долбчатого; 2 — полиплоидной формы паслена птичьего; 3 — межвидового гибрида F₁ (паслен долбчатый × полиплоидная форма паслена птичьего); 4 — паслена птичьего

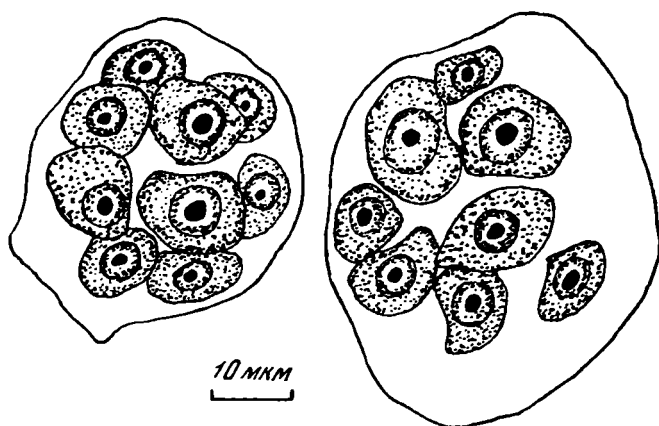


Рис. 3. Полиады микроспор паслена долбчатого

ния мейоза (рис. 2), приводящие в отдельных случаях к образованию полиад (рис. 3) и снижению фертильности пыльцы. Характер этих нарушений у всех исследованных нами видов и форм паслена сходен и выражается главным образом в неправильном расхождении хромосом к полюсам в анафазе первого и второго делений мейоза. Число таких нарушений у изученных видов и форм паслена более или менее одинаково и составляет 2—3% от числа делящихся клеток. В условиях Южного Казахстана при повышенной температуре (+37 — 38°) и пониженной влажности воздуха (21—23%) у паслена долбчатого полиад образуется значительно больше (10—15%). Микроспоры в полиадах имеют неправильную форму, цитоплазма в них сжата, ядра дегенерируют. Такие микроспоры не окрашиваются ацетокармином.

У 5—7% микроспор из нормальных тетрад и у 20—30% микроспор всех четырех исследованных форм паслена перед наступлением митоза цитоплазма сжимается и узким тяжом неправильной формы окружает ядро, которое разрушается и принимает неправильную форму, оболочки микроспор деформируются. Такие микроспоры также не окрашиваются красителями.

Таким образом, стерильная пыльца у исследованных видов и форм паслена возникает в результате: а) дегенерации продуктов аномального мейоза; б) дегенерации части молодых микроспор, сформировавшихся

Таблица 1

Фертильность и размеры пыльцевых зерен паслена в условиях теплицы
(Московская обл.)

Вид, форма	Фертильность, %			Диаметр пыльцевых зерен, мкм
	1968 г.	1969 г.	1972 г.	
Паслен дольчатый	53,4	47,3	60,6	34,2—42,8
Паслен птичий	50,9	55,1	62,8	15,7—21,4
Полиплоид паслена птичьего	40,8	68,3	48,5	28,5—39,9
Гибрид F ₁ (паслен дольчатый × полиплоид паслена птичьего)	61,1	81,1	63,5	35,6—45,7

в морфологически нормальных тетрадах, и в) дегенерации части микроспор на более поздних этапах их развития.

В табл. 1 представлены результаты исследования фертильности пыльцы паслена.

Таким образом, фертильность пыльцы паслена дольчатого, паслена птичьего и его полиплоидной формы колеблется в пределах от 41 до 68%. У межвидового гибрида количество фертильных пыльцевых зерен в отдельные годы повышается до 81%.

В условиях Южного Казахстана стерильность пыльцы паслена дольчатого (65—70%) значительно выше, чем в условиях теплицы (40—50%).

Одной из причин высокой стерильности пыльцы исследованных видов и форм паслена, по-видимому, является неправильное расхождение хромосом в мейозе при микроспорогенезе. На прямую связь стерильности пыльцы и хромосомных нарушений в мейозе указывали многие исследователи [3—5].

Величина фертильных пыльцевых зерен изученных видов и форм паслена сильно варьирует (см. табл. 1). Однако пыльцевые зерна разной величины одинаково хорошо окрашиваются ацетокармином и являются вполне фертильными. Вероятно, в результате полиплоидности исследованных видов и форм паслена [6] их разнохромосомные гаметы жизнеспособны. Как известно, некоторые полиплоидные формы имеют жизнеспособные разнохромосомные гаметы, и это может создавать дополнительную изменчивость в потомстве за счет возникновения анеуплоидов [7]. В селекции паслена дольчатого это может быть источником разнообразия исходного материала. Жизнеспособность пыльцы видов и форм паслена изучали путем проращивания на агар-агаре с добавлением раствора сахарозы и глюкозы разной концентрации.

Лучшей искусственной средой для прорастания пыльцы паслена оказался 1%-ный агар-агар с добавлением 10% глюкозы (табл. 2). На среде, содержащей сахарозу, пыльца паслена не прорастала. Как видно из табл

Таблица 2

Проращивание пыльцы (в %) паслена на 1%-ном агар-агаре

Вид, форма	Содержание глюкозы в питательной среде, %				
	5	10	15	20	30
Паслен дольчатый	11,1	29,6	35,2	2,4	0
Паслен птичий	10,7	41,9	30,8	6,6	0
Полиплоидная форма паслена птичьего	11,6	34,7	35,0	8,8	0
Гибрид F ₁ (паслен дольчатый × полиплоид паслена птичьего)	14,4	49,2	44,2	8,07	0

1 и 2, фертильность и жизнеспособность пыльцы у гибрида F_1 несколько выше, чем у родительских форм.

Таким образом, как и у других полиплоидов [8—12], основной причиной понижения качества пыльцы исследованных нами видов и форм паслена являются нарушения процесса мейоза, в результате чего могут возникать гаметы, несбалансированные по числу хромосом. Однако вследствие полиплоидности изученных форм большинство из гамет жизнеспособно. Выживают гаметы с большим числом хромосом, погибают только малохромосомные гаметы, дегенерируя на разных стадиях развития.

Несмотря на частичную стерильность пыльцы, все исследованные виды и формы паслена могут быть с успехом использованы при гибридизации в качестве отцовских растений.

У паслена дольчатого, паслена итичьего и его полиплоидной формы, а также гибрида F_1 паслена дольчатого с полиплоидной формой паслена итичьего мейоз протекает с нарушениями, выражающимися главным образом в неправильном расхождении хромосом в анафазе I и II деления при микроспорогенезе. Наряду с нормальными тетрадами микроспор образуются полиады. В результате дегенерации продуктов аномального мейоза с малым числом хромосом, а также части морфологически нормальных микроспор формируются стерильные пыльцевые зерна.

Отмеченные нарушения мейоза и образование нежизнеспособной пыльцы у исследованных видов и форм паслена, очевидно, связаны с их полиплоидностью и гибридным происхождением.

Большинство несбалансированных гамет у изученных форм паслена жизнеспособны и могут служить дополнительным источником изменчивости при межвидовой гибридизации. Условия выращивания паслена дольчатого влияют на ход мейоза при микроспорогенезе. При низкой влажности и высокой температуре воздуха процент полиад в пыльце повышается.

Лучшей искусственной средой для прорастания пыльцы паслена оказался 1%-ный агар-агар с добавлением 10—15% глюкозы.

ЛИТЕРАТУРА

1. Резникова С. А., Корнева Е. И., Кондратенко П. Т. Преодоление нескрещиваемости при отдаленной гибридизации у паслена. — Генетика, 1965, № 5, с. 142.
2. Батыгина Т. Б., Терезин Э. С., Алимова Г. К., Яковлев М. С. Генезис мужских спорангиев Graminea и Ericaceae. — Бот. журн., 1963, 48, № 8, с. 1108.
3. Wagner M. Ertragsanalytische Untersuchungen an tetraploidem Roggen unter Einbeziehung der Fertilität. — Z. Acker- und Pflanzenbau, 1964, 118, H. 4, S. 389.
4. Tarkowski C. Cytogenetyka i plodność zyta diploidalnego i tetraploidalnego. — Postępy nauk roln., 1965, 12, N 4, с. 3.
5. Мошкович А. М. К мейозу диплоидной и тетраплоидной ржи. — В кн.: Цитокариологические исследования злаковых Молдавии. Кишинев, Изд-во АН МССР, 1971, с. 50.
6. Герасименко И. И., Резникова С. А. Цитологическое изучение видов рода Solanum L. — Бот. журн., 1968, 53, № 4, с. 505.
7. Резникова С. А. Аллополиплоидия в селекции мяты ментальной. — В кн.: Эфирномасляное сырье и технология эфирных масел. Труды Всес. научно-исслед. ин-та эфиромасличных культур, 1968, вып. 1, с. 163.
8. Адмиральская С. А. Стерильность перечной мяты (*Mentha piperita* L.) и ее преодоление. Автореф. канд. дис. Краснодар, 1960.
9. Рибченко О. У. Цитоембриологічне дослідження розвитку чоловічого гаметофіта в родині пасльонових. — Укр. бот. журн., 1963, 20, № 6, с. 3.
10. Жуковский П. М. Эволюция культурных растений на основе полиплоидии. — В кн.: Полиплоидия и селекция. М.—Л., «Наука», 1965, с. 5.
11. Топалэ Ш. Г. Микроспорогенез у ди- и тетраплоидных форм винограда вида *Vitis vinifera* L. — V Всесоюзное совещание по эмбриологии растений (25—27 августа 1971 г.). Кишинев, «Штиинца», 1971, с. 178.
12. Поддубная-Арнольди В. А., Кордобовская Г. И. Микроспорогенез и спермиогенез у пшенично-ржаных амфидиплоидов. — Бюл. Гл. бот. сада, 1972, вып. 86, с. 31.

Всесоюзный научн-
исследовательский институт
лекарственных растений
Московская область

ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ ЗАРОДЫШЕВОГО МЕШКА У *NOTHOLIRION THOMSONIANUM* (ROYLE) STAPF

Р. А. Ротов, Т. Ф. Петрова

Род *Notholirion* Wall. ex Boiss., включающий до шести видов, относится к трибе *Lilieae*, подсемейства *Lilioideae*, семейства *Liliaceae* [1, 2].

Для родов трибы *Lilieae* — *Lilium* L., *Fritillaria* L., *Rhinopetalum* Fisch. ex Alexand., *Korolkowia* Regel, *Cardiocrinum* Endl. характерен *Fritillaria*-тип развития зародышевого мешка [3—7].

Процесс развития зародышевого мешка в роде *Notholirion* ранее не исследовался, поэтому мы решили изучить его у *N. thomsonianum* (Royle) Stapf, распространенного в среднегорных районах западной части Кашмира и Северного Пакистана [8].

Материалом для исследования служили растения, полученные из Голландии от известной фирмы «Van Tubergen» и культивируемые в оранжерее Отдела флоры Главного ботанического сада АН СССР.

N. thomsonianum является полуэфемероидом и с конца мая по октябрь находится в состоянии покоя. Луковицы темно-бурые, широковеретеновидные, слегка ребристые до 4 см высотой и до 2,5 см в диаметре. Снаружи они обычно покрыты пятью-шестью плотно-пленчатыми, почти кожистыми защитными чешуями, из которых наружная — туникатная, а все внутренние — полутуникатные. Под ними располагается восемь-девять умеренно утолщенных, полутуникатных запасующих чешуй. В пазухе одной из средних чешуй закладывается почка возобновления. К концу периода покоя в луковицах можно обнаружить зачатки листьев прикорневой розетки и несколько примордиев стеблевых листьев. Структура луковиц *N. thomsonianum* представляет большой интерес для понимания их эволюции в пределах *Lilieae* [9].

При выращивании в оранжерее активный надземный рост *N. thomsonianum* начинается в середине октября. Для первой фазы роста характерно формирование прикорневой розетки из 7—10 ремневидных листьев 40—70 см длиной и 18—24 мм шириной. Рост надземных генеративных побегов продолжается до конца марта. В субфлоральной их части помимо розеточных развивается 8—20 очередных, ланцетных, стеблевых листьев. Соцветия кистевидные, из 9—34 бледно-розовых, довольно крупных, воронковидных цветков с очень тонким приятным ароматом. Цветет *N. thomsonianum* в апреле. Средняя продолжительность цветения — 30 дней. Цветкам свойственна протерандрия. Кроме того, столбики пестиков в 1,5 раза длиннее тычинок, что создает дополнительное препятствие самоопылению вследствие выноса рылец далеко за пределы околоцветника.

Молодые завязи из бутонов и цветков фиксировали в первый день цветения в смеси спирт — уксусная кислота (3:1), затем делали постоянные микротомные препараты. Срезы толщиной 20—25 мкм окрашивали гематоксилином по Эрлиху. Микрофотографии выполнены с помощью микроскопа Nf при увеличении 40×10 и 60×10 (пленка МЗ-2).

Зрелая семязпочка анатропная, тенуинуцеллятная, битегминальная с микропиле, образованном внутренним интегументом. Нуцеллус семязпочки представлен в микропилярной части только эпидермальными клетками, имеет два-три ряда клеток в средней части и небольшое основание из одного ряда вытянутых клеток в районе халазы. Величина зрелой семязпочки 650×450 мкм, зародышевого мешка — 250×100 мкм. По своему строению и размеру семязпочки *N. thomsonianum* аналогична семязпочкам близких видов, объединенных в трибу *Lilibeae* [10].

В субэпидермальном слое нуцеллуса закладывается крупная археспоральная клетка, которая становится макроспороцитом, по величине значительно превосходящим окружающие клетки других тканей семязпочки

(рисунок, а). Ядро макроспороцита занимает вначале верхнюю часть клетки. Цитоплазма нижней части клетки разрыхляется, вокруг ядра скапливаются нитчатые структуры, представляющие, по-видимому, эндоплазматический ретикулум.

Хромосомы в метафазе I располагаются в центральной части клетки в зоне густой цитоплазмы. Веретено ориентируется, как правило, параллельно длинной оси макроспороцита (рисунок б).

В телофазе I между ядрами диады закладывается фрагмопласт, однако клеточных пластинок мы не наблюдали, в то время как кратковременное их появление отмечено для родов *Fritillaria* и *Rhinopetalum* [6, 11]. Ядра диады имеют интерфазную структуру с ядрышками и хромоцентрами. Вокруг ядер ярко выражена лучистость цитоплазмы.

Второе деление мейоза оба ядра проходят синхронно. В телофазе II клеточные пластинки между образовавшимися ядрами макроспор не формируются (рисунок, г). Возникает четырехспоровый ценоцит, представляющий собой первично четырехъядерный зародышевый мешок (рисунок, д). Расположение ядер макроспор, определяемое ориентацией веретена, во втором мейотическом делении может быть различным. Обычно оно зигзагообразное, редко линейное и как исключение — Т-образное.

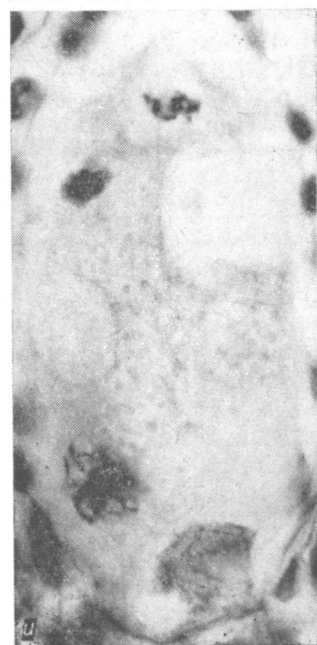
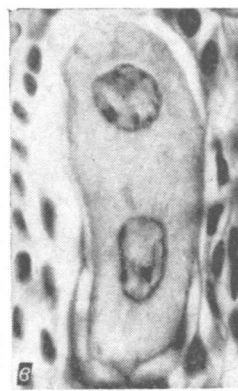
Свободное расположение ядер обусловлено относительно большой шириной зародышевого мешка на этой стадии. В период интерфазы происходит перераспределение ядер по схеме $1 + 3$ (рисунок, е), что характерно для зародышевого мешка *Fritillaria*-типа. По поводу этого явления в литературе имеются разноречивые суждения [12—14]. Мы разделяем точку зрения авторов, считающих, что такое распределение ядер вызвано движениями цитоплазмы, обусловленными ее вакуолизацией.

В профазу первого митоза все четыре ядра вступают одновременно.

В прометафазе веретена трех халазальных ядер объединяются и наступает общая метафаза (рисунок, ж). Иногда в этой общей метафазе можно различить три группы хромосом и нитей веретена. Таким образом, в первом митозе в зародышевом мешке наблюдаются две фигуры делений: микропилярная гаплоидная и халазальная триплоидная. В анафазе в обеих фигурах наблюдается правильное и синхронное расхождение хромосом. На фрагмопластах, образующихся между ядрами в обеих группах, мы не наблюдали заложения клеточных стенок. В результате первого митоза образуется вторично четырехъядерный зародышевый мешок с двумя гаплоидными ядрами в микропилярном конце и с двумя триплоидными — в халазальном. Ядра различаются размерами и числом ядрышек (рисунок, з). Вакуолизация цитоплазмы между двумя полюсными группами ядер становится отчетливой, образуются вакуоли.

Последнее, четвертое, деление в зародышевом мешке отличается от предыдущих асинхронностью начала митоза в ядрах. Одновременно вступают в профазу два микропилярных ядра, затем с некоторым опозданием — верхнее халазальное ядро. Нижнее халазальное ядро во время всей общей профазы остается в покоящемся состоянии. Следующие фазы деления три верхних ядра проходят нормально, а нижнее ядро претерпевает аномальный митоз. Минув стадию профазы, ядро образует вместо видимых хромосом мелкие сгустки хроматина, разбросанные по веретену, которое также аномально, без четко выраженных полюсов (рисунок, и). О наступлении телофазы можно судить по появлению множественных мостов слияния. Анализируя аномальный митоз в зародышевых мешках *Fritillaria*-типа различных представителей подсемейства *Lilioideae*, И. Д. Романов [11] пришел к заключению, что аномальность митоза связана с сильно выраженной агглютинацией хроматина и изменениями в митотическом цикле ядер в халазальной части зародышевого мешка, названной им зоной депрессии.

Разошедшиеся к полюсам массы хроматиновых сгустков могут быть связаны между собой тяжами и нитями хроматина. Аномальное де-



ление нижнего халазального ядра ведет к образованию или одного пикнотического ядра (рисунок, *к*), если мосты слипания множественные, гантелевидного ядра (в случае более слабых мостов) или двух ядер. Все производные этого деления ядра находятся в состоянии сильного пикноза и имеют гомогенную структуру. В целом в зародышевом мешке возникают четыре ядра в микропилярной части и три-четыре — в халазальной. После клеткообразования в микропилярной части образуются две гаплоидные синергиды, яйцеклетка и верхнее полярное ядро. В халазальной части — триплоидные нижнее полярное ядро и верхняя антипода, несущая следы депрессии, что выражается в грубой структуре и повышенной окрашиваемости ее хроматина, и одна-две пикнотические нижние антиподы (рисунок, *л*). В зрелом зародышевом мешке полярные ядра сближаются и контактируют, если нет вхождения пыльцевой трубки.

Таким образом, у *N. thomsonianum* формируется зародышевой мешок *Fritillaria*-типа с умеренной депрессией халазальной части зародышевого мешка, что характерно для родов трибы *Lilieae*.

Fritillaria-тип развития зародышевого мешка является основным в подсемействе *Lilioideae* и встречается у всех объединяемых в это подсемейство родов: *Lilium*, *Fritillaria*, *Tulipa* L., *Erythronium* L., *Gagea* Salisb., *Lloydia* Reichb.

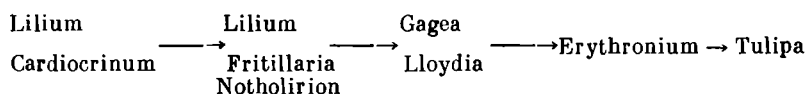
Исследуя эти роды, И. Д. Романов обнаружил, что *Fritillaria*-тип имеет ряд форм, различающихся между собой временем наступления, степенью или уровнем депрессии халазальной части зародышевого мешка.

Наиболее слабая степень депрессии была отмечена у *Lilium regale* L. [15], *Cardiocrinum giganteum* Макинь [16], а также у *Lilium monadelphum* Bieb. [17]. У этих видов наблюдается более или менее нормальный митоз нижнего халазального ядра и в результате зрелый зародышевый мешок имеет три антиподальные клетки с ядрами нормальной структуры.

На втором месте по уровню депрессии стоят виды *Fritillaria*, *Rhinopetalum* и большинство видов *Lilium*, у которых в результате аномального митоза образуется одно-два, редко три пикнотических ядра, верхняя антипода имеет признаки депрессии.

Еще сильнее выражена депрессия у *Erythronium* и *Gagea*, нижнее полярное ядро которых оказывается депрессированным и выбрасывается или дает гетерохроматиновую зону в ядрах эндосперма. Далее идут виды *Tulipa*, имеющие несколько градаций в степени депрессии и времени ее появления у разных видов, обусловленных эволюционным изменением хода развития зародышевого мешка, а именно — перемещением момента появления зоны депрессии на более ранние фазы онтогенеза [18].

Таким образом, эволюция зародышевого мешка *Fritillaria*-типа шла от форм с минимально выраженной депрессией к формам с сильной ранней депрессией, т. е. по линии редукции *Fritillaria*-типа. Отсюда эволюционный ряд представителей *Lilioideae* выглядит следующим образом:



В этом ряду *Notholirion* занимает место рядом с видами *Fritillaria* и большинством видов *Lilium*.

Развитие зародышевого мешка у *Notholirion thomsonianum* (Royle) Stapf. Ув. 40×10
a — макроспороцит; *b* — метафаза первого деления мейоза; *c* — двухъядерная стадия; *d* — телофаза II; *e* — первично четырехъядерный зародышевый мешок, характерное расположение макроспор; *f* — распределение макроспор по схеме 1 + 3; *ж* — эффект Бамбачинова — Мезетти; *з* — вторично четырехъядерный зародышевый мешок; *и* — последнее (четвертое) деление зародышевого мешка, аномальный митоз нижнего халазального ядра; *к* — завершение последнего деления; *л* — зрелый зародышевый мешок

С направлением эволюции зародышевого мешка Lilioideae хорошо согласуется и их морфологическая эволюция. Она шла от растений с многочисленными, слабо специализированными, полутуникатными луковичными чешуями к растениям с ограниченным количеством полутуникатных клубнечешуй, а затем и к видам с туникатными луковицами, чешуи которых дифференцированы на кожистые защитные и утолщенные запасющие, что особенно ярко выражено у тюльпанов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Willis J. C. A dictionary of the flowering plants and ferns. Cambridge, 1973.
2. Engler A. Syllabus der Pflanzenfamilien, Bd 2. Berlin, 1964.
3. Bambacioni V. Ricerche sulla ecologia e sulla embriologia di *Fritillaria persica* L.— Ann. Bot., 1928, 18, p. 7.
4. Bambacioni V. Contributo alla embriologia di *Lilium candidum* L.— R. C. Acad. Naz. Lincei, 1928, 8, p. 612.
5. Oikawa K. A note on the development of the embryosac in *Cardiocrinum cordatum*.— Tohoku Imper. Univ., 1937, 11, N 3, p. 19.
6. Романов И. Д. Эволюция зародышевого мешка цветковых растений. Докт. дис. Ташкент, 1944.
7. Поддубная-Арнольди В. А. Цитозембриология покрытосеменных растений. М., «Наука», 1976.
8. Stewart R. R. An Annotated Catalogue of the Vascular Plants of West Pakistan and Kashmir. Karachi, 1972.
9. Ротов Р. А. Морфолого-биологические особенности луковичных эфемероидов на примере рода *Fritillaria* и других близких родов семейства лилейных.— Труды МОИП, 1976, 42, с. 186.
10. Петрова Т. Ф. Изменение основных частей семяпочки при развитии семени у некоторых представителей Lilioidea.— Бот. журн., 1967, 52, № 8, с. 1187.
11. Романов И. Д. Аномальные митозы и цитоплазматический градиент в зародышевых мешках некоторых цветковых растений. I. Виды *Rhinopetalum* и *Erythronium sibiricum*.— Цитология, 1963, 5, № 6, с. 623.
12. Герасимова-Навашина Е. Н. О гаметофите и об основных чертах развития и функционирования воспроизводящих элементов у покрытосеменных растений.— Проблемы ботаники, 1958, 3, с. 125.
13. Романов И. Д. Опыт анализа некоторых особенностей развития зародышевого мешка *Fritillaria*-типа.— Бот. журн., 1965, 50, № 9, с. 1276.
14. Печеницын В. П. Двойное оплодотворение у видов *Tulipa* с *Fritillaria*-типом зародышевого мешка.— Бот. журн., 1972, 57, № 5, с. 465.
15. Герасимова-Навашина Е. Н. Цитологические данные о стимуле к развитию клеток зародышевого мешка.— Труды БИН АН СССР, 1962, сер. VII, вып. 5, с. 238.
16. Петрова Т. Ф. Цитозембриологическое исследование Lilioideae. Автореф. канд. дис., Л., 1968.
17. Кобахидзе Л. А. Цитозембриология некоторых кавказских видов рода *Lilium* L.— Автореф. канд. дис. Тбилиси, 1967.
18. Романов И. Д. Аномальные митозы и цитоплазматический градиент в зародышевых мешках некоторых растений. II. Виды *Tulipa*.— Цитология, 1965, 7, № 1, с. 23.

Главный ботанический сад
Академии наук СССР

К КАРИОЛОГИЧЕСКОМУ ИЗУЧЕНИЮ БЕРЕЗ

Н. М. Соловьева

Виды рода *Betula* L. характеризуются значительным варьированием морфологических признаков, а также широко распространенной естественной гибридизацией, что очень затрудняет их определение.

Карьологическое изучение берез до сих пор ограничивалось определением хромосомных чисел. Многие исследователи [1—3] отмечают, что малые размеры хромосом берез при высоких хромосомных числах ($2n =$

= 28, 56, 84) и плохая окрашиваемость затрудняют их точный подсчет. По этим причинам морфологию хромосом берез не изучали, хотя для таксономических целей кариотип является ценным признаком [4].

Для изучения кариотипов берез мы испытали различные методы приготовления временных давленных препаратов, чтобы найти лучший для выявления морфологии хромосом. Препараты приготавливали из корешков проростков. Перед проращиванием отбирали путем пресвечивания плодики с зародышем, занимающим не менее половины длины полости семени. Проращивание проводили в чашках Петри на влажной фильтровальной бумаге в термостате при температуре 26—28°. У хорошо прорастающих семян корешки появляются на 3—4 день после начала проращивания. По нашим наблюдениям, при хранении семян в холодильнике при температуре 3—5° в бумажных пакетах семена березы в течение 3—4 и даже 5 лет сохраняют всхожесть и сравнительно высокую энергию прорастания. Больше всего митозов встречается в первичной меристеме корешков 3—5 мм длиной.

Для накопления метафаз и хорошего разброса хромосом в клетках мы обрабатывали корешки растворами колхицина, 8-оксихинолина, α -бромнафталина. Испытаны также кратковременная фиксация до обработки, предложенная Эйфлер для березы [1], и пропионо-лактоидный метод [5].

Под воздействием колхицина мелкие хромосомы березы сжимаются и лежат скученно. При использовании пропионо-лактоидного метода для одновременного окрашивания и фиксации хромосом необходимо выдерживать корешки в стандартном растворе при комнатной температуре 20—22° в течение 24 ч, что приводит к разбуханию хромосом и окрашиванию цитоплазмы. Выявить морфологию хромосом на таких препаратах невозможно. Метод кратковременной фиксации за 10—20 мин до обработки требует последующей выдержки корешков в смеси 0,002 М раствора 8-оксихинолина с препаратом эскулином в течение 24 ч при разной температуре. Гораздо проще и лучше получаются препараты при обработке материала до фиксации тем же раствором 8-оксихинолина в течение 4 ч при температуре 16—18°.

Самые хорошие препараты были получены нами в результате обработки корешков α -бромнафталином, который минимально укорачивает хромосомы, что очень важно для объектов с мелкими хромосомами. Обработку и фиксацию проводили по методу, предложенному В. Д. Турковым и Г. А. Шелепиной [6]. Проростки березы помещали в насыщенный раствор α -бромнафталина и выдерживали в холодильнике при температуре 4—5° в течение 3—3,5 ч. Фиксировали в смеси спирта с уксусной кислотой (1 : 1). Такое соотношение компонентов фиксатора действует мягко и уменьшает сокращение хромосом. В этом фиксаторе корешки можно хранить длительное время, но для изучения морфологии хромосом продолжительность фиксации должна быть не более 1—2 сут. Для мацерации и просветления цитоплазмы корешки перед окрашиванием помещали на 30 мин в 3 н. раствор соляной кислоты и затем в течение часа промывали 45%-ной уксусной кислотой, несколько раз меняя ее. Окрашивали корешки 5%-ным ацетокармином (добавляя к 100 мл ацетокармина 0,1 мл 10%-ного хлорного железа) при кипячении на водяной бане в течение 18—20 мин. Для удаления излишков краски корешки 10 мин выдерживали в 45%-ной уксусной кислоте. Кончики корешков раздавливали в насыщенном растворе хлоралгидрата. Корешки березы хорошо раздавливаются и без мацерации, однако если не обработать их соляной кислотой, то цитоплазма слегка окрашивается, что снижает качество препаратов. Временные препараты, заклеенные клеем БФ-2, могут храниться в холодильнике до года.

На препаратах, приготовленных этим методом, нами изучен кариотип березы поникшей (*Betula pendula* Roth., $2n = 28$), семена которой были собраны в Бронницком районе Московской области. Исследование препаратов и микрофото съемку проводили на микроскопе «Цейс» (объектив \times

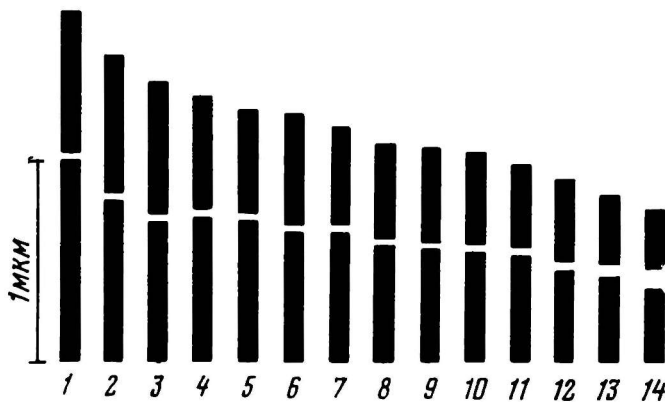


Рис. 1. Идиограмма кариотипа
B. pendula
1—14 — пары хромосом



Рис. 2. Метафазная пластинка
B. pendula ($2n = 28$)

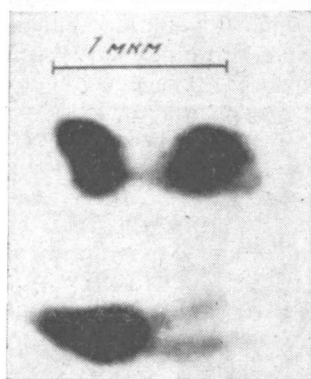


Рис. 3. Дифференциальная окраска
отдельных хромосом *B. pendula*

$\times 90$, окуляр $\times 12,5$) с фазоконтрастным устройством, которое дает возможность наблюдать и фотографировать даже неокрашенные препараты с большей четкостью. Из 25 микрофотографий метафазных пластинок для кариологического анализа было отобрано восемь, на которых хромосомы были хорошо разбросаны и лежали в одной плоскости. Хромосомы измеряли на фотоотпечатках при общем увеличении в 8000 раз (масштабом служила линейка объект-микрометра, сфотографированная при том же увеличении). При морфологическом анализе учитывали следующие пара-

метры хромосом: абсолютную длину, длину диплоидного набора, относительную длину и центромерный индекс (отношение длины короткого плеча хромосомы к длинному в процентах).

Средние значения относительной длины хромосом и их центромерных индексов в кариотипе *Betula pendula* следующие:

Номер пары хромосом	Относительная длина, %	Центромерный индекс, %	Номер пары хромосом	Относительная длина, %	Центромерный индекс, %
1	11,0±0,3	41,4±1,4	8	6,7±0,1	44,9±1,2
2	9,6±0,2	43,0±0,8	9	6,5±0,2	45,9±0,9
3	8,5±0,2	45,2±1,1	10	6,2±0,1	46,1±0,9
4	8,2±0,1	43,7±1,0	11	5,9±0,2	45,2±1,2
5	7,7±0,1	42,4±1,2	12	5,4±0,1	46,6±0,7
6	7,5±0,1	45,4±1,1	13	5,0±0,1	47,1±1,1
7	7,2±0,1	43,1±1,3	14	4,6±0,2	48,2±0,7

На основе этих данных составлена идиограмма березы поникшей (рис. 1). Как видно из идиограммы и фотографии метафазной пластинки (рис. 2), все хромосомы в кариотипе березы поникшей метацентрические. Наиболее легко идентифицируется первая пара самых длинных хромосом, имеющих наименьший центромерный индекс, вторая пара также выделяется по длине хромосом. Можно выделить 12-, 13- и 14-ю пары самых мелких хромосом почти абсолютно метацентрических. Остальные хромосомы плохо идентифицируются, они мало отличаются по расположению центромеры и соседние пары незначительно различаются по длине, особенно пятая и шестая, восьмая и девятая пары. Спутничных хромосом в кариотипе березы поникшей мы не наблюдали; хромосомы очень мелкие, их длина колеблется от 0,8 до 1,8 мкм. Средняя суммарная длина диплоидного набора — 31,5 мкм.

При обработке корешков вышеописанным методом под воздействием пониженной температуры в прометафазе наблюдается дифференциальная окраска хромосом, т. е. они имеют светло- и темноокрашенные участки. Неравномерность окраски связывают с особенностями спирализации разных участков хромосомы. Для каждой пары гомологов кариотипа рисунок дифференциальной окраски всегда постоянный, что дает возможность выявлять их морфологическую индивидуальность [6]. На препаратах корешков березы поникшей при определенной степени спирализации хромосом мы также наблюдали дифференциальную окраску. Оказалось, что по рисунку дифференциального окрашивания близкие по морфологии хромосомы значительно различаются (рис. 3). Таким образом, с помощью дифференциальной окраски можно точнее идентифицировать хромосомы в кариотипе березы.

ЛИТЕРАТУРА

1. Eifler I. Beschreibung einer Fixiermethode, die das Auszählen von Birkenchromosomen erleichtert.— Züchter, 1959, 29, H. 1, S. 57.
2. Szwabowicz A. Badania kariologiczne brzozy ojcowskiej i jej potomstwa.— Acta Soc. bot. polon., 1972, 41, N 2, p. 235.
3. Hayman M. On self- and cross-incompatibility shown by *Betula verrucosa* Ehrh. and *Betula pubescens* Ehrh.— Metsantutkimuslaitoksen julk. 1972, 73, N 6, p. 1—125.
4. Natho G. Stand und Problematik der *Betula*-Taxonomie in Mitteleuropa.— Biol. Zbl., 1964, 83, H. 2, S. 189.
5. Кантарь С. Г. Ускоренный пропано-лакмоидный метод приготовления и окрашивания временных цитологических препаратов для подсчета хромосом у растений.— Цитология и генетика, 1967, 1, № 4, с. 87.
6. Турков В. Д., Шелепина Г. А. Морфологическая индивидуальность митотических хромосом растений.— ДАН СССР, 1975, 221, № 5, с. 1202.

Ботанический сад
Московского
государственного университета
им. М. В. Ломоносова

КАРИОЛОГИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ АЛТАЙСКИХ ВИДОВ РОДА *ACONITUM* L.

Т. С. Ростовцева, Г. П. Дюрягина

Исследованы восемь видов рода *Aconitum* L.: *A. leucostomum* Worosch., *A. krylovii* Steinb. и *A. barbatum* Pers. из секции *Lycotconum* DC.; *A. anthoroideum* DC. из секции *Anthora* DC.; *A. villosum* Reichb., *A. decipiens* Worosch. et Anfalov, *A. volubile* Pall. ex Koelle и *A. altaicum* Steinb. из секции *Aconitum* L.

Акониты, произрастающие на Алтае, относятся к трем экологическим группам [1]. *A. barbatum* и *A. anthoroideum* — мезоксерофиты и имеют широкую экологическую амплитуду. Они встречаются почти во всех высотных поясах, образуя ряд экологических форм, отличающихся размером стеблей, листьев, цветков и семян [2]. *A. barbatum* растет на склонах северной и южной экспозиций, а *A. anthoroideum* — только на склонах южной экспозиции. *A. leucostomum*, *A. decipiens* и *A. altaicum* — ме-

Числа хромосом алтайских видов рода *Aconitum* L.

Вид	Число хромосом, 2n	Место сбора материала
<i>A. leucostomum</i> Worosch.	16	Горно-Алтайская автономная обл., Кош-Агачский р-н, окрестности с. Межтуерык, опушка лиственнично-кедрового леса, высота 1730 м над ур. моря
<i>A. krylovii</i> Steinb.	16+1—3B	Горно-Алтайская автономная обл., Онгудайский р-н, окрестности с. Онгудай, лиственнично-березовый лес, высота 1100 м над ур. моря
<i>A. krylovii</i> Steinb.	16+1—5B	Новосибирск, Центральный сибирский ботанический сад, высота 450 м над ур. моря. Растения интродуцированы из вышеуказанного пункта
<i>A. barbatum</i> Pers.	16	Горно-Алтайская автономная обл., хр. Чихачева, лиственничный лес, высота 2100 м над ур. моря
<i>A. anthoroideum</i> DC.	32+1—2B	Новосибирск, Центральный сибирский ботанический сад, 450 м над ур. моря. Растения интродуцированы из Горно-Алтайской автономной обл., Курайский хр., высота 2100 м над ур. моря
<i>A. villosum</i> Reichb.	16	Горно-Алтайская автономная обл., Кош-Агачский р-н, берег оз. Чейбек-Коль, опушка кедрово-лиственничного леса, высота 1500 м над ур. моря
<i>A. decipiens</i> Worosch. et Anfalov	16	Горно-Алтайская автономная обл., хр. Чихачева, лиственничный лес, высота 2100 м над ур. моря
<i>A. volubile</i> Pall. ex Koelle	16	Новосибирск, Центральный сибирский ботанический сад. Растения интродуцированы из Горно-Алтайской автономной обл., с. Онгудай, лиственнично-березовый лес, высота 1100 м над ур. моря
<i>A. altaicum</i> Steinb.	32	Горно-Алтайская автономная обл., Кош-Агачский р-н, берег р. Кызыл-Ташка, Курайская степь, высота 1580 м над ур. моря



Метафазные пластинки

а — *Aconitum leucostomum* ($2n = 16$); б — *A. krylovii* [$(2n = 16) +$ одна добавочная хромосома]; в — *A. anthoroideum* [$(2n = 32) +$ две добавочные хромосомы]; г — *A. villosum* ($2n = 16$); д — *A. decipiens* ($2n = 16$)

зопсихрофиты, *A. krylovii*, *A. volubile* и *A. villosum* — мезофиты и приурочены к местообитаниям с хорошим увлажнением. Мезопсихрофиты и мезофиты имеют более узкую экологическую амплитуду, чем мезоксерофиты, и распространены в основном в лесах, на берегах рек, в межгорных впадинах на высотах 1000—2600 м над уровнем моря, образуя чистые заросли. Особенно узкая экологическая амплитуда у *A. decipiens*, распространенного на высоте 2100—2500 м над уровнем моря только на склонах северной экспозиции. Место сбора материала и данные о числе хромосом изученных видов аконита приведены в таблице.

Материалом для исследования служили корешки проросших семян. Перед фиксацией корешки обрабатывали 0,2%-ным раствором колхицина в течение 5 ч, а затем фиксировали в жидкости Карнуа (3 : 1) в течение 24 ч. Материал дважды промывали в 80%-ном спирте и оставляли в нем до исследования. Измерения хромосом проводили на одной метафазной пластинке каждого вида. Хромосомы подсчитывали на временных давленных препаратах, окрашенных ацетоорсеином. Хромосомы измеряли на рисунках с помощью линейки окуляр-микрометра, нанесенной на рисунок. Впервые определено число хромосом у *A. leucostomum*, *A. krylovii*, *A. anthoroideum*, *A. villosum* и *A. decipiens*.

A. leucostomum ($2n = 16$) (рисунок, а). Хромосомы крупные, длиной от 4,0 до 13,75 мкм. Имеется пять пар акроцентрических хромосом, из которых две пары со спутниками. Две пары субметацентрических хромосом и одна пара самых крупных хромосом имеют метацентрическое расположение центромеры.

A. krylovii ($2n = 16$) (рисунок, б). Хромосомы крупные, длиной от 3,62 до 12,37 мкм. Пять пар хромосом акроцентрические (две пары из них имеют спутники), две пары субметацентрических и одна пара метацентрических хромосом. Кариотип этого вида почти такой же, как у *A. leucostomum*, за исключением присутствия добавочных хромосом, количество которых варьирует от одной до трех. Из 15 просмотренных корешков только в семи не обнаружено добавочных хромосом.

Кариотипы растений этого вида, интродуцированных из природных условий Горного Алтая в Новосибирскую обл. (лесостепная зона) и произрастающих в Центральном ботаническом саду в течение четырех лет, также имели добавочные хромосомы (от одной до пяти).

Из 15 просмотренных корешков проростков у семи добавочных хромосом не найдено.

A. anthoroideum ($2n = 32$) (рисунок, в). Хромосомы длиной от 2,62 до 7,87 мкм. У растений этого вида также наблюдали добавочные хромосомы. Из просмотренных восьми проростков у двух обнаружено по две добавочных хромосомы и у одного — одна. У близкого вида *A. anthora* L., число хромосом которого определено ранее [3—5], добавочных хромосом не указывалось.

A. villosum ($2n = 16$) (рисунок, г). Хромосомы длиной от 2,12 до 6,13 мкм. Две пары хромосом акроцентрические, пять пар — субметацентрические и одна пара метацентрическая или почти метацентрическая.

A. decipiens ($2n = 16$) (рисунок, д). Хромосомы длиной от 2,5 до 8,9 мкм. Три пары хромосом акроцентрические, из них у одной пары заметны спутники. Четыре пары хромосом субметацентрические разного размера. Большая из них имеет самое длинное плечо, а у меньшей пары на коротком плече наблюдались спутники. Одна пара крупных хромосом — метацентрическая.

Число хромосом у *A. barbatum* определено ранее ($2n = 16$) [3, 4, 6]. Наши данные подтверждают эти сообщения. По морфологии хромосом *A. barbatum* сходен с *A. leucostomum* и *A. krylovii*.

Для *A. volubile* разные авторы указывают следующие числа хромосом: $2n = 16, 32$ и 64 [6—9]. У *A. volubile*, произрастающего на Алтае, число хромосом, по нашим данным, $2n = 16$.

У *A. altaicum* число хромосом определено А. П. Соколовской и О. С. Стрелковой ($2n = 32$) [3, 4]. Наши данные подтвердили эти сообщения.

ВЫВОДЫ

Изучена кариология алтайских видов аконита, шесть из этих видов оказались диплоидами и два — тетраплоидами.

Впервые определены числа хромосом и дана морфологическая характеристика хромосом *A. leucostomum*, *A. krylovii*, *A. villosum*, *A. decipiens* ($2n = 16$), *A. anthoroideum* ($2n = 32$). У *A. krylovii* и *A. anthoroideum* обнаружены добавочные хромосомы. *A. leucostomum*, *A. krylovii* и *A. barbatum* (секция *Lycostonum*) имеют сходную морфологию хромосом, а *A. villosum* и *A. decipiens* (секция *Aconitum*) значительно отличаются от них морфологией хромосом. Кроме того, они различаются между собой по морфологии хромосом, а *A. altaicum*, принадлежащий к этой же секции, — и по числу хромосом ($2n = 32$).

1. Кумина А. В. Растительный покров Алтая. Новосибирск, Изд-во СО АН СССР, 1960.
2. Дюрягина Г. П. Семенное размножение некоторых видов рода *Aconitum* L. Юго-Восточного Алтая в связи с их высотным распространением.— В кн.: Перспективные полезные растения флоры Сибири. Новосибирск, «Наука», 1973, с. 65.
3. Соколовская А. П., Стрелкова О. С. Явление полиплоидии в высокогорьях Памира и Алтая.— ДАН СССР, 1938, 21, № 1—2, с. 68.
4. Соколовская А. П., Стрелкова О. С. Географическое распределение полиплоидов. 2. Исследование флоры Алтая.— Учен. зап. пед. ин-та им. Герцена, 1948, 66, с. 179.
5. Левитский Г. А. Морфология хромосом и понятие «кариотипа» в систематике (на основе исследования подсемейства *Helleborae*).— Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции, 1931, 27, № 1, с. 187.
6. Darlington C. D. Recent advances in Cytology. London, 1932.
7. Langlet O. F. J. Über Chromosomenverhältnisse und Systematik der Ranunculaceae.— Svensk bot. tidskr., 1932, t. 26, N 4, S. 381.
8. Соколовская А. П. Географическое распространение полиплоидных видов растений. Исследование флоры Приморского края.— Вестн. ЛГУ, сер. биол., 1966, 1, № 3, с. 92.
9. Schafer B., La Cour L. A. A chromosome survey of *Aconitum*. I.— Ann. Bot., 1934, 48, N 191, p. 693.

Центральный сибирский
ботанический сад
СО Академии наук СССР
Новосибирск

ДОСТИЖЕНИЯ И ПЕРСПЕКТИВЫ ЦИТОЭМБРИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ

Г. Е. Капинос, В. Ф. Любимова, Т. Ф. Петрова

Для успешного развития науки огромное значение имеют труды, обобщающие достижения по крупным разделам знаний. Монография В. А. Поддубной-Арнольди¹ представляет собой пример такого капитального труда. Появление этой монографии очень своевременно, поскольку имеющиеся в мировой печати обзоры сильно устарели и не могут уже дать представления о современном состоянии этого раздела науки.

В обширной книге, объемом 45 печатных листов, автор подводит итоги развития цитоэмбриологии и изучения генеративных структур покрытосеменных растений в XX в. и намечает перспективы дальнейшего развития этой области ботаники.

Цитоэмбриология представляет собой крупный раздел современной структурной ботаники. Первоначально исследованием генеративных органов растений занималась классическая эмбриология. Автор справедливо замечает, что уже к началу нашего века началось слияние эмбриологии с наукой о клетке — цитологией, приведшее к возникновению цитоэмбриологии, которая в настоящее время успешно развивается, используя все современные методы цитологии: электронную микроскопию, флюоресцентный анализ, радиоавтографию, цитохимию, гистохимию и др. для изучения генеративных структур у растений.

Первая монография В. А. Поддубной-Арнольди «Общая эмбриология покрытосеменных растений» вышла в 1964 г. С тех пор прошло 13 лет. Быстрый темп развития науки, усложнение методов исследования, огромное число работ в многочисленных периодических изданиях с каждым годом все более и более усложняют обобщение накопленного материала. В. А. Поддубная-Арнольди прекрасно справилась с этой задачей. Автор этой монографии — крупнейший отечественный цитоэмбриолог растений, профессор, доктор биологических наук, более сорока лет отдавшая развитию отечественной школы цитоэмбриологов, — признанный мировой наукой ученый. Она известна своими оригинальными работами почти в каждом разделе цитоэмбриологии. Характерными особенностями рецензируемой книги являются разносторонность, широта охвата материала и полнота изложения. Особенно ценно то, что в книге уделено большое внимание достижениям отечественных ученых; это будет способствовать пропаганде советской науки за рубежом.

Монография состоит из 11 глав: I. К истории цитоэмбриологии; II. Предмет и методики цитоэмбриологии; III. Развитие и строение цветка; IV. Микроспорогенез и микрогаметофитогенез; V. Макроспорогенез и макрогаметофитогенез; VI. Зиготогенез; VII. Эндоспермогенез; VIII.

¹ Поддубная-Арнольди В. А. Цитоэмбриология покрытосеменных растений (основы и перспективы). М., «Наука», 1976, 507 с.

Эмбриогенез; IX. Апомиксис; X. Роль цитозэмбриологии в систематике и филогении; XI. Роль цитозэмбриологии в генетике и селекции.

В первой главе отмечены основные достижения цитозэмбриологии с начала XX в. и до нашего времени и рассмотрены исследования ученых, внесших вклад в развитие этой науки. Во второй главе описаны методики исследования на живом и фиксированном материале с применением гистохимических реакций в световой, люминесцентной и электронной микроскопии, культура органов, клеток и тканей и др. В третьей, четвертой и пятой главах дано описание мужской и женской генеративных сфер; особое внимание уделено мейозу при микро- и макроспорогенезе как в норме, так и при нарушениях, вызванных гибридизацией, мутагенезом и неблагоприятными внешними условиями. В шестой главе рассмотрены различные типы опыления и оплодотворения в норме и патологии, показано взаимодействие прорастающей пыльцы и пыльцевых трубок с тканями рыльца и столбика. В главах седьмой и восьмой всесторонне рассматриваются развитие эндосперма и зародыша, их типы и классификация. Описаны нарушения в развитии этих структур, вызванные отдаленной гибридизацией, полиплоидией и другими факторами. Девятая глава касается происхождения, эволюции и значения различных типов бесполого размножения — апомиксиса. В двух последних главах, где характеризуется связь эмбриологии с систематикой, филогенией, селекцией и генетикой, автор уделяет особое внимание эволюции цитозэмбриологических признаков, проблемам несовместимости, стерильности, изменения пола, полиэмбрионии и партенокарпии. Показано значение эмбриологии для построения филогенетической системы покрытосеменных и выяснения взаимоотношений между таксонами. Отмечены достижения экспериментальной цитозэмбриологии в изучении и преодолении причин нескрещиваемости, получения гаплоидов, полиплоидов и мутантов, описано эмбриональное развитие отдаленных гибридов, апомиктов и полиплоидов культурных и дикорастущих растений.

Монография прекрасно иллюстрирована хорошими рисунками и микрофотографиями, изложена ясным языком. Нельзя не отметить высокий полиграфический уровень издания, благодаря которому читатель практически в оригинале знакомится с иллюстрациями из большого числа цитируемых работ. К сожалению, книга выпущена очень малым тиражом — всего 2000 экземпляров, что не может удовлетворить большой спрос на это издание.

В своем капитальном труде В. А. Поддубная-Арнольди систематизировала и критически рассмотрела обширную мировую литературу по цитозэмбриологии покрытосеменных растений. В результате создана ценная монография — настольный справочник, — которая не только с интересом будет прочитана специалистами многих отраслей ботаники, но послужит повседневным руководством и окажет большое влияние на повышение общего уровня цитозэмбриологических исследований в нашей стране.

Главный ботанический сад
Академии наук СССР



В 1975 г. в Нью-Йорке издательством «Charles Scribner's Sons» выпущена книга Бена Хили «Охотники за растениями»¹. Автор ее живет в Лондоне и в небольшом саду выращивает многие экзотические растения, которые он коллекционировал всю жизнь. Собирателям растений, самим растениям и их интродукции и посвящена эта книга.

Она рассказывает о тех, кому мы обязаны богатством, красочностью и разнообразием растений наших садов, парков, оранжерей и наших домашних интерьеров. Книга посвящена «отцам» интродукции растений — людям, энергия и увлеченность которых помогли со всех континентов собрать ценнейшие коллекции растений, которые стали не только основой садоводства, но и классическим материалом для ботаников.

Постоянно пополняемые ценнейшие гербарные материалы и коллекции живых растений и по сей день являются основой для ботаников-систематиков, флористов, ботаникогеографов и садоводов, занимающихся вопросами интродукции растений. Однако со временем имена и дела исследователей забываются, уходят в прошлое. Иногда о них напоминают названия растений, например сосна Банка, ирис Кемпфера, рододендрон Форчуна или давидия, куннингамия, керрия.

Рецензируемая книга интересна своим справочным биографическим материалом; она содержит основные сведения о результатах наиболее крупных ботанических экспедиций, о крупнейших ботанических учреждениях Англии и Соединенных Штатов, а также о многих старинных изданиях, ставших ныне редкими. Читатель узнает, как и кем были впервые привезены и введены в культуру такие хорошо всем известные растения, как *Calendula officinalis*, *Cosmos bipinnatus*, *Ginkgo biloba*, многие виды родов *Phlox*, *Primula*, *Rudbeckia*, *Tagetes*, *Lilium*, а также *Victoria amazonica*, *Wistaria sinensis*, *Carya pecan* и многие другие.

Материал изложен в девяти главах, которые последовательно и более или менее хронологически рассказывают о наиболее известных и богатых садах, таких, как старейший Королевский ботанический сад в Кью (Англия) или Арнольд-Арборетум в Бостоне, основанный в 1872 г. и ставший признанным дендрологическим центром, о наиболее известных и талантливых садовниках-ботаниках (преимущественно англичанах) и их путешествиях.

Привлекая археологические материалы и ссылаясь на произведения древнейшего искусства — фрески Крита, Египта, других стран Древнего Востока, автор убедительно показывает, что садоводство — одна из древнейших профессий и что «охота за растениями» — страсть, хорошо известная и нашим далеким предкам, стремившимся собрать прежде всего коллекции лекарственных растений. В этих коллекциях можно узнать безвременник, анемоны, нарциссы, крокусы, мандрагору, которые мы охотно культивируем и по сей день. Не обошел вниманием автор и Плиний Старшего, Аристотеля, Теофраста, Diosкорида. После этого исторического введения, он характеризует деятельность Джона Традесканта, жившего в начале XVII в. и начавшего свою карьеру простым садовником. Традескант собрал огромную и совершенно уникальную коллекцию растений со всего света, стал прекрасным знатоком их, ввел в культуру и вывел большое число сортов декоративных растений, украшающих и доныне наши сады.

Заканчивает автор книгу рассказом о наиболее интересных современных английских ботанических экспедициях в Бразилию (1967—1969 гг.),

¹ *Healy B. J. The Plant Hunters. N. Y., 1975, 202 с., 16 иллюстраций и два указателя (общий и названий растений).*

на Новые Гебриды (1971 г.) или на плато Рораима (1971 г.), лежащее между Гвианой, Венесуэлой и Бразилией. На 160 страницах, посвященных периоду между началом XVII в. и нашими днями, автор рассказывает о жизни и деятельности множества ботаников-коллекторов.

Однако в огромном перечне имен читатель не найдет ни одного русского ботаника. Между тем многие из них широко известны (достаточно вспомнить хотя бы Э. Регеля). Не упомянуты также многочисленные русские экспедиции в Туркестан, на Кавказ, на Дальний Восток, которые обогатили не только русские коллекции растений, но доставили ценнейший материал во многие крупные сады мира по таким родам, как эремурус, тюльпан, рябчик, аквилегия, лимонник, актинидия. Поэтому курьезно выглядит единственная в книге ссылка на графа А. А. Мусина-Пушкина (кстати, минеролога) и Маршалла Биберштейна, бывших русскими корреспондентами Банкса и пославшими ему однажды луковицы пушкинии с Кавказа (с. 86).

Автор не стремится к полноте биографических сведений и приводит их только, поскольку это касается деятельности или образования ботаников. Описывая путешествия и перечисляя собранные в них новые виды растений, автор иногда делает отступления, например, рассказывая о блистательной карьере Джозефа Банкса (1743—1820 гг.), директора ботанического сада в Кью и президента английского Королевского научного общества, которого автор считает одним из наиболее видных научных деятелей и собирателей растений. Описывая трехлетнее путешествие по северным провинциям Китая и в Японию другого известного ботаника — Роберта Форчуна, автор приводит рассказ о нападении на судно пиратов и т. д., что очень оживляет текст.

В книге прекрасно иллюстрации. Особенно интересны фотографии старинных гравюр, например, мандрагоры из Травника XV столетия (с. 13) или сцены из арабского перевода диоскоридовой «De Materia Medica» или титульного листа «Paradisi in Sole» Джона Паркинсона (с. 11—12). Но для популярного издания этих иллюстраций слишком мало. Только три портрета помещены в текст: Георга Румпта, директора Ботанического сада в Кью (XVIII в.), и двух ботаников конца XIX в. — Ч. Саржента, директора Арнольд-Арборетума, и известного ботаника Е. Вильсона. Из растений показана одна лишь давидия.

Книга интересна для специалистов — ботаников, интродукторов, садоводов и озеленителей, а также для огромной армии любителей. Было бы полезно перевести книгу на русский язык и издать с некоторыми сокращениями. Русский перевод желательно снабдить предисловием, в котором следует показать роль наших отечественных ученых — садоводов и ботаников, а также старейших научных ботанических учреждений и садов. Следует также упомянуть о широкой экспедиционной деятельности наших ученых, которая продолжается и по настоящий день и на основе которой созданы сейчас крупнейшие ботанические сады СССР, такие, как Главный ботанический сад АН СССР, Ботанический сад АН УзССР в Ташкенте или Сибирский ботанический сад АН СССР, которые, кстати, хорошо знают за рубежом.

Хорошо бы дополнить книгу иллюстрациями, в частности, интродуцированных растений.

Главный ботанический сад
Академии наук СССР

СОДЕРЖАНИЕ

ИНТРОДУКЦИЯ И АККЛИМАТИЗАЦИЯ

Л. С. Плотникова. Типы ареалов и фитоценотическая приуроченность древесных растений Курильских островов и их значение для интродукции	3
И. А. Давиденко, В. Б. Логгинов, А. А. Стреляев. Перспективы озеленения Братска	11
П. Л. Львов. Лианы Дагестана	13
Е. П. Воронина. Интродукция кориандра в Главном ботаническом саду АН СССР	17
Е. М. Дудецкая, А. В. Лукин. Лжетсуга Мензиеза в центрально-черноземных областях РСФСР	22
В. С. Житков. К методике изучения ритма развития растений в оранжерее	26
И. А. Смирнов. Жизнеспособность пыльцы некоторых видов хвойных интродуцентов	32
О. К. Шишкин. Испытание роз в условиях Среднего Урала	38

ФЛОРИСТИКА И СИСТЕМАТИКА

М. Г. Пименов, Ю. В. Баранова. Новый вид рода <i>Fergula</i> L. из Южного Казахстана	43
В. Н. Ворошилов, П. Г. Горовой. Новый подвид калужницы (<i>Caltha</i> L.) с Дальнего Востока	45
А. Е. Маценко. Новая находка безвременника <i>Colchicum laetum</i> L. в Волгоградской области	47

ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ

Н. А. Сазыкина, И. Н. Коновалов, Н. Ю. Андреева. Динамика морозоустойчивости ореха грецкого в связи с происхождением посадочного материала	48
В. Н. Голубев, В. Г. Кобечинская. К изучению летнего покоя растений предгорной лесостепи Крыма в природе и культуре	54
В. М. Гильзин, В. Ф. Семихов, О. А. Калистратова, Л. П. Арефьева. Аминокислотный состав и электрофоретические особенности белков различных частей зерновки ржи	58
Л. В. Рункова. О взаимодействии экзогенных и эндогенных регуляторов роста на примере декоративных растений	62

БИОМОРФОЛОГИЯ, ЭКОЛОГИЯ

В. Н. Ворошилов. Замещающая двулетность как этап перехода между монокарпической и поликарпической формами роста	71
Е. С. Смирнова. Структурные особенности полиальтии прибрежной	79
И. Л. Крылова, В. Л. Тихонова, Н. П. Евсеенко. Изменчивость лапчатки прямостоящей в природе и культуре	82
В. П. Лесничий. Ориентация однолетних побегов и заложение цветковых почек у яблони в шпалерной культуре	88

ЦИТОЭМБРИОЛОГИЯ, КАРИОЛОГИЯ

И. Н. Острецова, С. А. Резникова. Микроспорогенез и развитие мужского гаметофита у растений некоторых видов <i>Solanum</i> L.	91
Р. А. Ротов, Т. Ф. Петрова. Особенности развития зародышевого мешка у <i>Notholirion thomsonianum</i> (Royle) Stapf	96
Н. М. Соловьева. К кариологическому изучению берез	100
Т. С. Ростовцева, Г. П. Дюрягина. Кариологическое изучение алтайских видов рода <i>Aconitum</i> L.	104

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

Г. Е. Капинос, В. Ф. Любимова, Т. Ф. Петрова. Достижения и перспективы цитоэмбриологии растений	108
Г. М. Проскуракова. Охотники за растениями	110

Плотникова Л. С. Типы ареалов и фитоценотическая приуроченность древесных растений Курильских островов и их значение для интродукции. — В кн.: Бюллетень Главного ботанического сада. М., «Наука», 1977, вып. 106, с. 3—10.

Приведены данные о результатах интродукции 116 видов древесных растений Курильских островов в Главном ботаническом саду. Установлена степень общности дендрофлоры Курильских с другими флористическими районами СССР, Японией и Северной Америки. Выявлено пять типов их ареалов. Определены зависимость частоты встречаемости интродуцентов в культуре от типа ареала, а также влияние типа ареала и типа растительности на зимостойкость и степень адаптации видов при интродукции. Указан таксономический состав дендрофлоры Курильских островов в природе и культуре. Намечены пути и перспективы дальнейшей интродукции древесных растений Курильских островов в Москве.

Табл. 5, библи. 12 назв.

УДК 631.525 : 635.976/977(571.51)

Давыденко И. А., Логгинов В. Б., Стреляев А. А. Перспективы озеленения Братска. — В кн.: Бюллетень Главного ботанического сада. М., «Наука», 1977, вып. 106, с. 11—13.

В связи с расширяющимся строительством населенных пунктов и промышленных предприятий в Восточной Сибири и возрастающими потребностями их озеленения возникает необходимость в подборе устойчивого в местных условиях ассортимента древесных и кустарниковых растений. Изучено состояние отдельных видов древесных и кустарниковых растений (интенсивность роста, декоративность, жизнеспособность, долговечность, устойчивость к неблагоприятным экологическим условиям) в зеленых насаждениях Братского промышленного района, испытана возможность интродукции некоторых новых видов. Предложены меры организации семеноводства на селекционной основе.

Библи. 4 назв.

УДК 635.974(471.67)

Львов П. Л. Лианы Дагестана. — В кн.: Бюллетень Главного ботанического сада. М., «Наука», 1977, вып. 106, с. 13—17.

На территории Дагестана выявлено более 20 дикорастущих и около 10 интродуцированных видов лиан. Среди дикорастущих — реликты третичного периода: плющ Пастухова, сассанария высокий, обвойник греческий, виноград лесной. Определены районы распространения лиан, дано их краткое описание; приведена классификация лиан по способу лазания и жизненным формам; высказано пожелание о более широком использовании дикорастущих лиан для вертикального озеленения, особенно в засушливом низменном и предгорном Дагестане.

Библи. 7 назв.

УДК 631.525 : 582.89 (470—20)

Воронина Е. П. Интродукция кориандра в Главном ботаническом саду АН СССР. — В кн.: Бюллетень Главного ботанического сада. М., «Наука», 1977, вып. 106, с. 17—22.

Сравнительное изучение 50 образцов и пяти сортов кориандра показало, что почвенно-климатические условия Московской области благоприятны для кориандра (*Coriandrum sativum* L.). По урожайности, содержанию эфирного масла и линалоола сорт 'Луч' рекомендован как наиболее перспективный для культуры в нечерноземной зоне европейской части СССР.

Табл. 3, библи. 10 назв.

УДК 631.525 : 582.476 (471.32)

Дудецкая Е. М., Лукин А. В. Лжетсуга Мензиева в центрально-черноземных областях РСФСР. — В кн.: Бюллетень Главного ботанического сада. М., «Наука», 1977, вып. 106, с. 22—25.

Изложены результаты сравнительного изучения роста и продуктивности культур лжетсуги Мензиева в центрально-черноземных областях РСФСР и в других районах европейской части СССР. Описаны эколого-биологические особенности лжетсуги в ПЧО, приведены результаты фенологических наблюдений за сеянцами и саженцами в условиях Воронежской области. Даны рекомендации по использованию лжетсуги Мензиева в лесном хозяйстве, защитном лесоразведении и зеленом строительстве.

Табл. 2, библи. 10 назв.

УДК 581.44/46 : 581.543.

Житков В. С. К методике изучения ритма развития растений в оранжерее. — В кн.: Бюллетень Главного ботанического сада. М., «Наука», 1977, вып. 106, с. 26—32.

Предложена методика наблюдений за развитием растений в оранжерее, основанная на использовании понятия «сборное соцветие». В процессе периодических наблюдений на шкале времени отмечают сроки появления листьев, боковых побегов и цветков на главном побеге. В результате получается структурно-временная схема растения. Анализ структурных признаков на фоне изменения климатических и искусственных факторов среды позволяет определять сроки основных фаз развития, характер нарушения структуры и развития и причины их вызывающие.

Ил. 1, библи. 5 назв.

УДК 581.162 : 582.475

Смирнов И. А. Жизнеспособность пыльцы некоторых видов хвойных интродуцентов. — В кн.: Бюллетень Главного ботанического сада. М., «Наука», 1977, вып. 106, с. 32—38.

Проведено сравнительное изучение жизнеспособности пыльцы девяти видов из семейства Pinaceae в ГБС (Москва) и ЛОСС (Липецкая обл.). Наиболее объективным методом определения жизнеспособности является проращивание пыльцы на искусственных питательных средах, так как оно позволяет наблюдать динамику роста пыльцевых трубок. Пыльца изучаемых видов хвойных начинает прорастать через 20—24 ч после посева и заканчивает рост через 5—6 сут. Наибольшей длины пыльцевые трубки достигают на агар-агаре с добавлением 12—20% сахарозы.

Табл. 3, ил. 4, библи. 10 назв.

Ш и ш к и н О. К. Испытание роз в условиях Среднего Урала. — В кн.: Бюллетень Главного ботанического сада. М., «Наука», 1977, вып. 10, с. 38—42.

Исследована продолжительность периодов вегетации и покоя, а также динамика превращения запасных веществ у растений различных сортов и видов роз; показано, что розы с коротким периодом вегетации (например, парковые) более устойчивы в условиях Среднего Урала. Морозостойкие сорта и виды отличаются ускоренным гидролизом крахмала в период покоя. Рекомендован ассортимент садовых сортов роз, устойчивых на Среднем Урале. Розы ремонтантные, чайно-гибридные, полиантовые, флорибунда и плетистые требуют здесь обязательного укрытия на зиму.

Библ. 9 назв.

УДК 582.89 : 001.4 (574.5)

П и м е н о в М. Г., Б а р а н о в а Ю. В. Новый вид рода *Ferula* L. из Южного Казахстана. — В кн.: Бюллетень Главного ботанического сада. М., «Наука», 1977, вып. 106, с. 43—45.

Описывается новый вид *Ferula malacophylla* M. Pimen. et J. Baranova (sect. *Palaconarctox* Korov., subsect. *Tumidae* M. Pimen. et J. Baranova) близкий к *Ferula diversitata* Regel et Schmalh., но отличающийся от него более мелкими реберными канальцами (или их отсутствием), компактными соцветием, мягкими, рассеяно-опушенными, продолговато-ланцетными, заостренными конечными долями листьев.

Библ. 1 назв.

УДК 582.675 : 001.4(571.6)

В о р о ш и л о в В. Н., Г о р о в о й П. Г. Новый подвид калужницы (*Caltha* L.) с Дальнего Востока. — В кн.: Бюллетень Главного ботанического сада. М., «Наука», 1977, вып. 106, с. 45—46.

Миниатюрная калужница с самого юга Приморского края, ранее неправильно определяемая как *Caltha rugulosa* Makino, *C. minor* Nakai или присоединяемая к *C. sibirica* (Rgl.) Tolm., описывается как подвид болотной калужницы, близкий к *C. palustris* var. *membranacea* Turcz.

УДК 581.9 : 582.57(471.45)

М а ц е н к о А. Е. Новая находка безвременника (*Colchicum laetum* L.) в Волгоградской области. — В кн.: Бюллетень Главного ботанического сада. М., «Наука», 1977, вып. 106, с. 47. Обнаружено новое местонахождение *Colchicum laetum* L. в Иловлинском районе Волгоградской обл. (в 80—100 км севернее основного ареала вида).

Библ. 8 назв.

УДК 632.111 : 634.511(471.23—2)

С а з ы к и н а Н. А., К о н о в а л о в а И. Н., А н д р е е в а Н. Ю. Динамика морозоустойчивости ореха грецкого в связи с происхождением посадочного материала. — В кн.: Бюллетень Главного ботанического сада. М., «Наука», 1977, вып. 106, с. 48—54.

Методом искусственного промораживания изучена динамика морозоустойчивости побегов ореха грецкого. У растений, выращенных из семян, полученных из Киева, Сочи и Ленинграда, в течение двух поколений морозоустойчивость побегов менялась в течение года, с мая по сентябрь побеги были наиболее чувствительны к промораживанию, в остальное время наименьшей устойчивостью обладали растения, выращенные из семян сочинской репродукции, наибольшей — растения первого поколения из семян ленинградской репродукции.

Табл. 4, ил. 1, библ. 7 назв.

УДК 581.543(477.9)

Г о л у б е в В. Н., К о б е ч и н с к а я В. Г. К изучению летнего покоя растений предгорной лесостепи Крыма в природе и культуре. — В кн.: Бюллетень Главного ботанического сада. М., «Наука», 1977, вып. 106, с. 54—57.

Изучена длительность и глубина летнего покоя и полупокоя у растений эфемерово-ковыльной степи, петрофитной и типичной луговой степи, растительности известняковых обнажений и дубового шибляка в окрестностях Симферополя. Установлены группы видов с вынужденным, кратковременным органическим (0,5—1 мес), среднепродолжительным (2,5—4 мес) и длительным (5—6 мес и более) периодом покоя. Приводятся количественные данные об участии растений, обладающих летним покоем или полупокоем, в изученных типах растительности.

Табл. 1, библ. 16 назв.

УДК 633.14 : 581.19

Г и л ь з и н В. М., С е м и х о в В. Ф., К а л и с т р а т о в а О. А., А р е ф ь е в а Л. П. Аминокислотный состав и электрофоретические особенности белков различных частей зерновки ржи. — В кн.: Бюллетень Главного ботанического сада. М., «Наука», 1977, вып. 106, с. 58—62.

С помощью автоматического анализатора аминокислот исследовали аминокислотный состав белков и спирторастворимой фракции белков оболочек, эндосперма и зародыша зерновки ржи. Качественный аминокислотный состав всех частей зерновки ржи одинаков. Белки зародыша резко отличаются по аминокислотному составу от белков эндосперма. Зародыш содержит больше, чем другие части зерновки, лизина, гистидина, аргинина, аспарагиновой кислоты, треонина, глицина, аланина, валина и метионина и меньше — глютаминовой кислоты и пролина. Электрофоретические свойства спирторастворимых белков одинаковы, независимо от того, из какой части зерновки они выделены. Аминокислотный состав и электрофоретические свойства белков, извлекаемых спиртом из ткани зародыша, позволяют предположить, что эти белки не являются проламинами.

Табл. 4, ил. 1, библ. 11 назв.

Р у н к о в а Л. В. О взаимодействии экзогенных и эндогенных регуляторов роста на примере декоративных растений. — В кн.: Бюллетень Главного ботанического сада. М., «Наука», 1977, вып. 108, с. 62–70.

Растения маттиолы и сальвии обрабатывали гибберелловой кислотой (ГК, 50 мг/л) и хлорохлинхлоридом (ССС, 5 г/л). ГК ускорила рост и зацветание растений, СССР действовал противоположным образом. На гистограммах биотеста экстракты растений, обработанных ГК, имели по сравнению с контрольными более резко выраженные зоны индольных соединений (β-индиолуксусной кислоты, глюкобращисина, индолацетонитрила): ГК ускорила биосинтез индолов из ¹⁴C-триптофана, а СССР — замедляла. Он увеличивал, в отличие от ГК, число и синапсов кислот — у маттиолы и снижала накопление феруловой кислоты. СССР уменьшал содержание хлорогеновой кислоты. Установлено, что экзогенные регуляторы роста вызывают сдвиги в соотношении и метаболизме активных эндогенных соединений.

Табл. 1, ил. 5, библ. 14 назв.

Ворошилов В. Н. Замещающая двулетность как этап перехода между монокарпической и поликарпической формами роста. — В кн.: Бюллетень Главного ботанического сада. М., «Наука», 1977, вып. 106, с. 71—78.

Обосновывается понятие замещающей двуветности — явления, широко распространенного в растительном мире. На примере борца и других родов семейства эвкалиптовых делается попытка составить эволюционный ряд от двуетного стелющегося корневища, с одной стороны, и к безэпикотильному однолетнику — с другой. Обосновывается предположение о том, что любое настоящее корневище, нарастающее с одного конца и открывающееся с другого, произошло в результате развития замещающей двуветности. Намечается возможный путь эволюции от древовидных предков к эпикотильным однолетникам, а от них через особые формы к безэпикотильным двуетникам.

Табл. 1, ил. 4, библ. 12 назв.

Смирнова Е. С. Структурные особенности полнальтии прибрежной. — В кн.: Бюллетень Главного ботанического сада. М., «Наука», 1977, вып. 106 с. 79—82.

Установлено, что полиальтия прибрежная по своему морфологическому типу, относится к длиннотамерным деревьям с диморфизмным ветвлением. Таким образом, подтверждена возможность прогнозирования природных морфологических типов растений с помощью классификационной таблицы автора, опубликованной ранее.

Табл. 1, ил. 2, библи. 4 назв.

Крылова И. Л., Тихонова В. Л., Евсеенко Н. П. Изменчивость лапчатки
прямостоящей в природе и культуре.— В кн.: Бюллетень Главного ботанического сада. М.,
«Наука», 1977, вып. 106, с. 82—88.

В природе определены морфологические показатели генеративных растений 21 популяции лапчатки приморской и степень их варьирования. Наиболее изменяются признаки, характеризующие число и вес органов, меньше — признаки, определяющие линейные размеры органов, а также признаки морфологической структуры. Абсолютные показатели изученных признаков несколько увеличиваются с возрастом растений, но более всего изменяются в зависимости от эколого-ценотических условий. При переносе в культуру морфологические показатели, характеризующие число и вес органов, увеличались в 5—50 раз, но степень варьирования этих признаков осталась прежней. Абсолютные показатели остальных признаков возросли значительно меньше, а степень их варьирования в культуре снизилась.

Табл. 3, библ. 16 назв.

Лесничий В. П. Ориентация однолетних побегов и заложение цветковых почек у яблони в пиллерной культуре.— В кн.: Бюллетень Главного ботанического сада. М., «Наука», 1977, вып. 106, с. 88—90.

На 20 сортах яблоны показано, что в шпалерной культуре цветковые почки формируются ежегодно не только на плодовых веточках, но и на одностебельном приросте. Усиленная дифференциация цветковых почек у яблонь, сформированных по улучшенному типу рузизанской пальметты, вызывается определенной ориентацией побегов (горизонтальной или под углом 30—40° к горизонту) и способностью увеличивать урожай и ежегодному плодоношению деревьев.

Табл. 1, библи. 6 назв.

Острцова И. Н., Реяникова С. А. Микроспорогенез и развитие мужского гаметофита у растений некоторых видов *Solanum* L. — В кн.: Бюллетень Главного ботанического сада. М.: «Наука», 1977, вып. 108, с. 91–95.

Изучены микроспорогенез и развитие мужского гаметофита у некоторых лекарственных видов и форм паслена с целью установления причин стерильности их пыльцы. Наряду с правильным мейозом, завершающимся образованием нормальных микроспор, обнаружены некоторые нарушения, приводящие в отдельных случаях к образованию полиад и снижению фертильности пыльцы. Отмеченные нарушения мейоза и частичная стерильность пыльцы у исследованных видов и форм паслена, очевидно, связаны с их полиплоидной и гибридной природой.

Табл. 2. ил. 3. библ. 12 назв.

УДК 581.3 : 582.57

Ротов Р. А., Петрова Т. Ф. Особенности развития зародышевого мешка у *Notholirion thomsonianum* (Royle) Stapf. — В кн.: Бюллетень Главного ботанического сада. М., Наука, 1977, вып. 106, с. 96—100.

Впервые исследовано развитие зародышевого мешка у *Notholirion thomsonianum*, которое идет по *Fritillaria*-типу. По типу развития зародышевого мешка род *Notholirion*, наиболее близок к родам *Fritillaria*, *Rhinopetalum* и большинству видов *Lilium*. С направлением эволюции зародышевого мешка в пределах подсемейства *Lilioideae* согласуется и морфологическая эволюция луковичных органов.

Ил. 1, библи. 18 назв.

УДК 576.312.3 : 582.632.

Соловьева Н. М. К кариологическому изучению берез. — В кн.: Бюллетень Главного ботанического сада. М., «Наука», 1977, вып. 106, с. 100—103.

Для изучения морфологии очень мелких хромосом березы испытаны различные методы приготовления временных давленных препаратов из корешков проростков. Подобран метод, дающий для березы лучшие результаты. Впервые изучен кариотип березы поникшей (*Betula pendula* Roth.), $2n = 28$.

Ил. 3, библи. 6 назв.

УДК 576.312.3 : 582.675

Ростовцева Т. С., Дюрягина Г. П. Кариологическое изучение алтайских видов рода *Aconitum* L. — В кн.: Бюллетень Главного ботанического сада. М., «Наука», 1977, вып. 106, с. 104—107.

Исследована кариология восьми алтайских видов рода *Aconitum*. Впервые определены числа и дана морфология хромосом у видов: *A. leucostomum*, *A. krylovii*, *A. anthoroideum* ($2n = 32$) и *A. villosum*, *A. decipiens* ($2n = 16$). В кариотипе *A. krylovii* и *A. anthoroideum* обнаружены добавочные хромосомы. Хромосомы *A. leucostomum*, *A. krylovii* и *A. barbatum* (секция *Leucostomum*) имеют сходную морфологию; *A. villosum* и *A. decipiens* (секция *Aconitum*) характеризуются различной морфологией хромосом. *A. altaicum* из той же секции является тетраплоидом.

Табл. 1, ил. 1, библи. 9 назв.

Бюллетень Главного ботанического сада вып. 106

Утверждено к печати Главным ботаническим садом Академии наук СССР
Редактор издательства Т. И. Белова Художественный редактор И. К. Каприлова
Технические редакторы А. П. Гусева, Ф. М. Хенох
Корректоры В. С. Федечкина, Л. И. Харитонова

Сдано в набор 20/VII 1977 г. Подписано к печати 28/X-1977 г. Формат 70×108^{1/16}. Бумага 1 л
типографская № 2 Усл. печ. л. 10.15 Уч.-изд. л. 10.6 Тираж 1900 Т-17850
Тип. зак. 2672 Цена 1 р. 10 к.

Издательство «Наука» 117485, Москва, В-485, Профсоюзная ул., 94а
2-я типография издательства «Наука» 121099, Москва, Г-99, Шубинский пер., 10