

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БЮЛЛЕТЕНЬ ГЛАВНОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА

Выпуск 169



« НАУКА »

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

БЮЛЛЕТЕНЬ ГЛАВНОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА

Выпуск 169

СБОРНИК НАУЧНЫХ СТАТЕЙ



МОСКВА
"НАУКА"
1994

В выпуске помещены материалы по интродукции растений дендрофлоры России, новые сведения о флоре Аджарии, Крыма, Санкт-Петербурга, по физиологии и биохимии пшеницы, форзиции, родиолы розовой. Сообщается о результатах изучения морфотипов у лютика кашубского, полиморфизма жимолости, печеночницы, структуры побеговой системы у видов шалфея и *Pseuderanthemum*, технологии создания насаждений хвойных в степной зоне России. Изучены вредители и болезни подорожника блошного на Украине и особенности распространения неповирусов в антропогенных экосистемах, семенная продуктивность козюльника, строение семян и семенной оболочки у таксодиевых и кипарисовых. Помещены рецензии на новые книги о злаках, а также информация.

Ответственный редактор
член-корреспондент РАН Л.Н. Андреев

Редакционная коллегия:

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

Рецензенты:

доктор биологических наук С.Е. Коровин
доктор биологических наук Л.С. Плотникова

This issue contains papers on introduction of some woody plants native to Russia, physiology and biochemistry of wheat, Forsythia and Rhodiola rosea, floristic research in the Crimea, Adzaria and Saint Petersburg. Other topics presented here include the morphology of Ranunculus cashubicus, polymorphism of Lonicera and Hepatica, stem system structure in species of Salvia and Pseuderanthemum, seed and seed coat structure in the families Taxodiaceae and Cupressaceae, seed production of Doronicum. Also included here is an account of pest and diseases of Plantago psyllium in the Ukraine and the distributional pattern of NEPO—viruses in man—made exosystems. The issue concludes with information.

Editor-in-Chief
Correspondent Member RAS L.N. Andreev

Editorial Board:

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

Reviewers:

Dr. Biol. Sci. S.E. Korovin
Dr. Biol. Sci. L.S. Plotnikova

НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ ИНТРОДУКЦИИ РАСТЕНИЙ ДЕНДРОФЛОРЫ РОССИИ

Л.С. Плотникова

Дендрофлора России, особенно отдельных наиболее богатых районов, представляет несомненный интерес для интродукции. Для выявления полного перечня и таксономического состава дендрофлоры были использованы литературные материалы [1–6]. Номенклатура принята по С.К. Черепанову [7]. Встречаемость растений на территории России и их приуроченность к флористическим районам определена по атласу С.Я. Соколова, О.Я. Связевой, В.А. Кубли [8].

Территория России включает 38 флористических районов из 58 флоры бывшего СССР [4]. Это районы европейской части (районы 1, 2, 9–11, 15, 16, 20, 21), Предкавказья (районы 22–24), Западной и Восточной Сибири (районы 3–5, 28–41), Дальнего Востока (районы 42–48).

Дендрофлора России представлена 751 видом, относящимся к 160 родам 50 семейств, что по числу видов соответствует 51%, по числу родов – 77%, а по числу семейств – 83% от соответствующих таксономических рангов бывшего СССР [9].

Наибольшим числом родов, содержащих древесные растения, в России представлены семейства Rosaceae (24 рода), Fabaceae (18), Ericaceae (16), все остальные семейства содержат не более чем по шесть родов. По числу видов на первом месте также находится семейство Rosaceae, содержащее 162 вида, 38 из которых относятся к роду *Rosa*. За ним идут: Salicaceae – 109 видов, из них в роде *Salix* – 98, Fabaceae – 55, Caprifoliaceae – 41, Saxifragaceae – 39, Ericaceae – 38, Betulaceae – 35, Pinaceae – 29 видов. Остальные семейства содержат менее 20 видов (табл. 1).

Анализ хорологического спектра дендрофлоры России свидетельствует, что около половины всех видов дендрофлоры (308) не выходит за пределы одного из крупных ботанико-географических регионов: европейской части, Кавказа, Западной и Восточной Сибири, Дальнего Востока, остальные имеют ареалы, находящиеся в двух или нескольких регионах.

Из природной дендрофлоры России всего интродуцировано 655 видов (см. табл. 1), причем в самой России – 607 видов, 24 вида – в странах СНГ, а 24 – только в странах дальнего зарубежья. К последним относятся виды, природные ареалы которых заходят на те континенты, где они и интродуцированы. Так, например, *Rhododendron redowskianum* Maxim. и *Botryostegia bracteata* (Maxim.) Stapf. интродуцированы только в Азии; *Arctostaphylos rubra* (Rehd. et Wils.) Nakai, *Salix arctica* Pall., имеющие большую часть ареала в Северной Америке, интродуцированы только там; европейская *Rubus discolor* Weihe et Nees культивируется в Западной Европе.

Культивируемые ареалы видов, интродуцированных в странах ближнего зарубежья и отсутствующих в культуре в России, чаще всего лежат в пределах их природных

Таблица 1
Число видов природной и интродуцированной дендрофлоры России

| Семейство | Род | Число видов | | | |
|-------------------|-----------------|---------------------|-----------------|----------|-------|
| | | в природе России | Интродуцировано | | |
| | | | в мире | в России | в ГБС |
| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 |
| Aceraceae | Acer | 18 | 17 | 17 | 16 |
| Actinidiaceae | Actinidia | 3 | 3 | 3 | 3 |
| Anacardiaceae | Cotinus | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | Pistacia | 1 | 1 | 1 | 0 |
| | Rhus | 3 | 3 | 3 | 0 |
| | Ilex | 4 | 4 | 3 | 1 |
| Aquifoliaceae | Ilex | 4 | 4 | 3 | 1 |
| Araliaceae | Acanthopanax | 2 | 2 | 2 | 2 |
| | Aralia | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | Hedera | 3 | 3 | 3 | 1 |
| | Kalopanax | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | Oplopanax | 1 | 1 | 1 | 1 |
| Aristolochiaceae | Aristolochia | 1 | 1 | 1 | 1 |
| Asclepiadaceae | Periploca | 2 | 2 | 2 | 1 |
| Berberidaceae | Berberis | 7 | 7 | 5 | 4 |
| Betulaceae | Alnus | 10 | 10 | 10 | 9 |
| | Betula | 17 | 17 | 17 | 16 |
| | Carpinus | 3 | 3 | 3 | 3 |
| | Corylus | 4 | 4 | 4 | 4 |
| | Ostrya | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | Buxus | 1 | 1 | 1 | 1 |
| Buxaceae | Buxus | 1 | 1 | 1 | 1 |
| Caprifoliaceae | Abelia | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | Linnaea | 1 | 1 | 1 | 0 |
| | Lonicera | 25 | 24 | 23 | 22 |
| | Sambucus | 3 | 3 | 3 | 3 |
| | Viburnum | 8 | 8 | 8 | 7 |
| | Weigela | 3 | 3 | 3 | 2 |
| Celastraceae | Celastrus | 2 | 2 | 2 | 2 |
| | Euonymus | 13 | 13 | 12 | 11 |
| Cercidiphyllaceae | Cercidiphyllum | 1 | 1 | 1 | 1 |
| Chenopodiaceae | Halocnemum | 1 | 0 | 0 | 0 |
| | Halostachys | 1 | 0 | 0 | 0 |
| | Kalidium | 2 | 1 | 0 | 0 |
| | Salsola | 1 | 1 | 0 | 0 |
| | Suaeda | 2 | 2 | 0 | 0 |
| | Cornus | 6 | 6 | 6 | 5 |
| Cornaceae | Cornus | 6 | 6 | 6 | 5 |
| Cupressaceae | Juniperus | 14 | 14 | 13 | 10 |
| | Microbiota | 1 | 1 | 1 | 1 |
| Diapensiaceae | Diapensia | 1 | 1 | 0 | 0 |
| Ebenaceae | Diospyros | 1 | 1 | 1 | 1 |
| Elaeagnaceae | Elaeagnus | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | Hippophaë | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | Empetrum | 1 | 1 | 1 | 1 |
| Empetraceae | Empetrum | 1 | 1 | 1 | 1 |
| Ephedraceae | Ephedra | 6 | 5 | 4 | 3 |
| Ericaceae | Andromeda | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | Arcterica | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | Arcotostaphylos | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | Arctous | 2 | 2 | 0 | 0 |

Таблица 1 (продолжение)

| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 |
|---------------|---------------|----|----|----|----|
| | Botryostegae | 1 | 1 | 0 | 0 |
| | Bryanthus | 1 | 1 | 1 | 0 |
| | Calluna | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | Cassiope | 6 | 3 | 2 | 1 |
| | Chamaedaphne | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | Eubotryoides | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | Gaultheria | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | Ledum | 3 | 3 | 3 | 3 |
| | Loiseleuria | 1 | 1 | 1 | 0 |
| | Menziesia | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | Phyllodoce | 2 | 2 | 1 | 0 |
| | Rhododendron | 14 | 12 | 11 | 11 |
| Euphorbiaceae | Daphniphyllum | 1 | 1 | 1 | 0 |
| | Leptopus | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | Securinega | 1 | 1 | 1 | 1 |
| Fabaceae | Astragalus | 11 | 3 | 1 | 0 |
| | Calophaca | 1 | 1 | 1 | 0 |
| | Caragana | 12 | 11 | 11 | 7 |
| | Chamaecytisus | 5 | 2 | 2 | 2 |
| | Colutea | 3 | 2 | 2 | 1 |
| | Coronilla | 1 | 1 | 0 | 0 |
| | Cyrinus | 3 | 3 | 2 | 0 |
| | Bremosparton | 1 | 0 | 0 | 0 |
| | Genista | 5 | 3 | 2 | 2 |
| | Hedysarum | 1 | 0 | 0 | 0 |
| | Lembotropis | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | Lespedeza | 2 | 2 | 2 | 1 |
| | Maackia | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | Onobrychis | 1 | 0 | 0 | 0 |
| | Ononis | 1 | 0 | 0 | 0 |
| | Oxytropis | 4 | 0 | 0 | 0 |
| | Pueraria | 1 | 1 | 1 | 0 |
| | Teline | 1 | 1 | 1 | 0 |
| Fagaceae | Castanea | 1 | 1 | 1 | 0 |
| | Fagus | 2 | 2 | 2 | 2 |
| | Quercus | 8 | 8 | 7 | 7 |
| Juglandaceae | Juglans | 2 | 2 | 2 | 2 |
| | Pterocarya | 1 | 1 | 1 | 1 |
| Liliaceae | Smilax | 2 | 2 | 1 | 0 |
| Magnoliaceae | Magnolia | 1 | 1 | 1 | 0 |
| | Schisandra | 1 | 1 | 1 | 1 |
| Moraceae | Ficus | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | Morus | 1 | 1 | 1 | 1 |
| Myricaceae | Myrica | 2 | 2 | 2 | 1 |
| Oleaceae | Fraxinus | 5 | 4 | 4 | 4 |
| | Jasminum | 1 | 1 | 1 | 0 |
| | Ligustrina | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | Ligustrum | 2 | 2 | 2 | 2 |
| | Syringa | 2 | 2 | 1 | 1 |
| Pinaceae | Abies | 7 | 7 | 7 | 7 |
| | Larix | 9 | 8 | 8 | 7 |
| | Picea | 6 | 6 | 6 | 6 |
| | Pinus | 7 | 7 | 7 | 6 |

Таблица 1 (продолжение)

| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 |
|---------------|------------------|----|----|----|----|
| Poaceae | Sasa | 5 | 2 | 2 | 1 |
| Polygonaceae | Atraphaxis | 9 | 5 | 2 | 1 |
| | Calligonum | 2 | 2 | 1 | 0 |
| Punicaceae | Punica | 1 | 1 | 1 | 0 |
| Ranunculaceae | Atragene | 3 | 3 | 3 | 2 |
| | Clematis | 4 | 4 | 4 | 4 |
| Rhamnaceae | Frangula | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | Paliurus | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | Rhamnus | 11 | 10 | 9 | 7 |
| Rosaceae | Amelanchier | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | Amygdalus | 3 | 3 | 3 | 3 |
| | Armeniaca | 2 | 2 | 2 | 2 |
| | Cerasus | 5 | 5 | 5 | 5 |
| | Cotoneaster | 14 | 11 | 9 | 8 |
| | Crataegus | 13 | 13 | 13 | 12 |
| | Cydonia | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | Dasiphora | 4 | 4 | 4 | 4 |
| | Dryas | 4 | 2 | 2 | 1 |
| | Exochorda | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | Lairocercus | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | Malus | 5 | 5 | 5 | 5 |
| | Mespilus | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | Padus | 5 | 5 | 5 | 5 |
| | Physocarpus | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | Prinsepia | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | Prunus | 2 | 2 | 2 | 2 |
| | Pyrus | 3 | 3 | 3 | 3 |
| | Rosa | 38 | 32 | 30 | 21 |
| | Rubus | 18 | 15 | 14 | 9 |
| | Sibiraea | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | Sorbaria | 2 | 2 | 2 | 1 |
| | Sorbocotoneaster | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | Sorbus | 15 | 14 | 14 | 14 |
| | Spiraea | 20 | 19 | 18 | 16 |
| Rutaceae | Phellodendron | 2 | 2 | 2 | 2 |
| | Skimmia | 1 | 1 | 1 | 0 |
| Salicaceae | Chosenia | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | Populus | 10 | 9 | 9 | 8 |
| | Salix | 99 | 70 | 62 | 46 |
| Saxifragaceae | Deutzia | 2 | 2 | 2 | 2 |
| | Grossularia | 3 | 3 | 3 | 3 |
| | Hydrangea | 2 | 2 | 2 | 2 |
| | Philadelphus | 2 | 2 | 2 | 2 |
| | Ribes | 30 | 29 | 28 | 26 |
| | Shizophragma | 1 | 1 | 1 | 0 |
| Staphyleaceae | Staphylea | 2 | 2 | 2 | 2 |
| Taxaceae | Taxus | 2 | 2 | 2 | 2 |
| Tamaricaceae | Myricaria | 4 | 4 | 4 | 0 |
| | Reaumuria | 1 | 0 | 0 | 0 |
| | Tamarix | 5 | 5 | 5 | 4 |
| Thymelaeaceae | Daphne | 12 | 10 | 10 | 4 |
| Tiliaceae | Tilia | 7 | 7 | 7 | 6 |
| Ulmaceae | Celtis | 2 | 2 | 2 | 0 |
| | Ulmus | 7 | 7 | 7 | 6 |
| Vacciniaceae | Oxycoccus | 2 | 2 | 2 | 1 |
| | Vaccinium | 9 | 7 | 7 | 7 |

Таблица 1 (окончание)

| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 |
|----------------|----------------|-----|-----|-----|-----|
| Vitaceae | Ampelopsis | 2 | 2 | 2 | 1 |
| | Parthenocissus | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | Vitis | 3 | 3 | 3 | 3 |
| Zygophyllaceae | Nitraria | 2 | 2 | 0 | 0 |
| | Итого: | 751 | 655 | 607 | 495 |

ареалов. Так, кавказские *Astragalus caucasicus* Pall., *Atraphaxis caucasicus* Pall., *A. spinosa* L., *Berberis crataegina* DC., *B. iberica* Stev. et Fisch. ex DC., *Euonymus leiophloeae* Stev., *Juniperus polycarpus* C. Koch., *Ribes orientale* Desf. интродуцированы на Кавказе, европейская *Salix herbacea* L. – в пределах природного ареала в Молдове, среднеазиатские или кавказско-среднеазиатские *Salsola arbuscula* Pall., *Suaeda microphylla* Pall., *Atraphaxis spinosa* L., *Nitraria schoberi* L., *N. sibirica* Pall. интродуцированы в Средней Азии или в Средней Азии и на Кавказе. Такое совпадение культигенных ареалов этих видов с природными или их территориальная близость объясняется скорее всего более легким подбором подходящих экологических условий для интродуцентов в пределах природного ареала, чем вне его.

Отсутствие где бы то ни было в культуре растений 96 видов России можно объяснить разными причинами.

К одной группе таких видов относятся виды сравнительно недавно описанные и пока не привлекавшиеся в культуру (*Salix khokhriakovii* A. Skvorts., *S. jurtzevii* A. Skvorts.).

Другую группу образуют виды, самостоятельность которых спорна [*Acer sosnowskyi* Doluch., *Populus amurensis* Kom., *Chamaecytisus litwinowii* (V. Krecz.) Klaskova]. Неизвестны в культуре так называемые мелкие виды, часто не получившие всеобщего признания, как *Rosa prokhanovii* Galushko, *R. pubicaulis* Galushko, *R. brotherorum* Chrshan, *R. teberdensis* Chrshan., обладающие очень узкими ареалами.

Следующая группа состоит из видов, природные ареалы которых либо трудно доступны (*Salix vulpina* Anderss., *Sorbus anadyrensis* Kom.), либо очень малы (*Rhododendron burjaticum* Malysch., *Lonicera subhispida* Nakai), либо растения давно не были обнаружены в природе [*Ribes kolymense* (Trautv.) Kom.].

Две самые крупные группы образуют виды с узкой экологической специализацией – стенопопные виды и виды "промежуточных" жизненных форм между травянистыми и древесными растениями: полукустарники, стелящиеся или подушковидные кустарнички. Часто некоторые из них не отличаются высокой декоративностью. Из стенопопных видов отсутствуют в культуре, как правило, галофиты из родов *Halospernum*, *Halostachys*, *Reaumuria*; псаммофиты – *Hedysarum*, *Eremosparton*; петрофиты из родов *Astragalus*, *Dryas*; кальцефиты из родов *Daphne*, *Genista*. Создание специфических условий в культуре для этих растений часто затруднительно.

Большую часть группы низкорослых неинтродуцированных растений составляют представители рода *Salix*, о которых сложилось мнение как о малодекоративных растениях. Это, например, гундровые кустарнички *Salix turczaninowii* Laksch., *S. nasarovii* A. Skvorts., *S. tschuktschorum* A. Skvorts., низкие, большей частью стелющиеся кустарники *S. ovalifolia* Trautv., *S. kurilensis* Koidz., *S. chamissonis* Anderss., *S. phlebophylla* Anderss. Однако некоторые близкие к этим виды имеются и сейчас в ряде ботанических садов, а растения нескольких перечисленных выше видов в течение 5–10 лет успешно росли и плодоносили в ГБС (*Salix tschuktschorum*, *S. chamissonis*, *S. kurilensis*, погибшие при неудачной пересадке из питомника).

Таблица 2
Число видов по регионам

| Регион | Всего | Интродуцировано | |
|-------------------|-------|-----------------|----|
| | | Число | % |
| Европейская часть | 244 | 233 | 95 |
| Кавказ | 258* | 226 | 87 |
| Западная Сибирь | 205 | 181 | 88 |
| Восточная Сибирь | 244 | 213 | 87 |
| Дальний Восток | 331 | 304 | 92 |
| Средняя Азия | 140* | 123 | 87 |

*Имеются ввиду только виды, заходящие на территорию России.

Большинство интродуцированных видов имеют ареалы в европейской части (95%), где находятся и крупные интродукционные центры, и на Дальнем Востоке (92%) (табл. 2). Последние перспективны для многих районов России.

Дендрологическая коллекция ГБС включает 495 видов, что составляет почти 66% от общего числа дендрофлоры России. Они относятся к 122 родам (45 семейств), из которых 73 рода представлены всеми входящими в них видами. Это в основном монотипные роды и роды, монотипные на территории России: *Aralia*, *Aristolochia*, *Abelia*, *Buxus*, *Cotinus*, *Ostrya* и др. Из интродуцированных в ГБС 57 видов отсутствуют за пределами бывшего Союза, из них 14 видов кроме Москвы нигде не культивируются. Это *Alnus manshurica* (Call.) Hand.-Mazz., *Caragana pumila* Pojark., *Daphne albowiana* Woronow ex Pobed., *Lonicera baltica* Pojark., *L. tolmatchewii* Pojark., *Ribes japonicum* Maxim., *R. palczewskii* (Jancz.) Pojark., *Salix alata* Kar. et Kir. ex Stschegl., *S. kazbekensis* A. Skvorts., *S. kuznetzowii* Laksch. ex Goerz., *S. pseudomedemii* E. Wolf, *S. rectijulis* Ledebour ex Trautv., *S. reinii* Franch. et Savat. ex Seemen, *Sorbus colchica* Zinserl [10]. Указания на наличие в культуре в Новосибирске *Ribes palczewskii* не подтверждаются более поздней публикацией [11]. Остальные 43 вида культивируются в ботанических садах стран бывшего Союза. Отсутствие ряда видов в коллекциях зарубежных стран объясняется отчасти либо их эндемичными ареалами, находящимися лишь в пределах России, либо малым объемом вида, выделенного на территории России и не общепризнанного в качестве самостоятельного таксона. К первой категории можно отнести, например, *Lonicera tolmatchewii*, *Salix kuznetzowii*, ко второй – *Caragana pumila*, *Lonicera baltica*, *Sorbus colchica*.

Из 68 видов древесных растений, занесенных в "Красную книгу РСФСР" [12], в различных ботанических садах мира интродуцировано 67 видов. Не введена в культуру лишь *Salix darpirensis* Jurz. et Khokhr., что можно объяснить сравнительно недавним описанием вида, удаленностью ареала от интродукционных центров. За пределами России из редких не интродуцированно также еще 4 вида – *Amygdalus pedunculata* Pall., *Cotoneaster cinnabarinus* Juz., *Daphne baksanica* Pobed., *Lonicera tolmatchewii*. Первые три имеются в культуре в пределах своего природного ареала. В России, кроме уже упомянутого вида *Salix*, не интродуцировано 3 вида: *Genista humifusa* L. (есть в Западной Европе и Северной Америке), *Ilex sugerokii* Max., культивируется в Европе, Азии, Северной Америке, *Rhododendron tschonoskii* Maxim. – в Европе и Азии.

Из занесенных в "Красную книгу РСФСР" в ГБС отсутствуют пока 23 вида. Некоторые из них (13 видов) ранее привлекались для испытания и в течение нескольких лет находились в коллекциях, а такие как *Ampelopsis japonica* (Thunb.) Makino, *Daphne*

julia K. Pol., *Lonicera etrusca* Santi, *Ribes ussuriensis* Jancz., *Sorbaria pallasii* (G. Don f.) Pojark. даже плодоносили, но выпали по случайным причинам. Лишь некоторые редкие виды не перспективны для интродукции в Москве из-за низкой морозостойкости (*Juniperus excelsa* Bieb., *Pinus brutia* Ten., *Punica granatum* L.), другие – нуждаются в создании специальных условий, например, известковании почвы для кальцефилов [*Calophaca wolgarica* (L.f.) DC., *Daphne julia*, *Cotoneaster alauicus* Golits., *Genista humifusa*, *Salix darpirensis*].

Причины гибели отдельных интродуцировавшихся и впоследствии выпавших из коллекции ГБС видов (*Myrica gale* L., *Magnolia obovata* Thunb., *Lespedeza cyrtobotrya* Miq.) не установлены и эксперименты по их выращиванию в Москве следует повторить.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Флора СССР. Л.: Изд-во АН СССР, 1934–1958. Т. 5–23.
2. Flora Europaea. Cambridge: Univ. press, 1964–1980. Vol. 1–5.
3. Ворошилов В.Н. Определитель растений советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. 672 с.
4. Соколов С.Я., Сяязева О.А. География древесных растений СССР. М.; Л.: Наука, 1965. 264 с.
5. Ohwi J. Flora of Japan. Wash. (D.C.): Smithsonian Inst., 1965. 1067 p.
6. Скворцов А.К. Ивы СССР. М.: Наука, 1968. 262 с.
7. Черепанов С.К. Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 509 с.
8. Соколов С.Я., Сяязева О.А., Кубли В.А. Ареалы деревьев и кустарников СССР. Л.: Наука, 1977. Т. 1; 1980. Т. 2; 1986. Т. 3.
9. Плотникова Л.С. Научные основы интродукции и охраны древесных растений флоры СССР. М.: Наука, 1988. 263 с.
10. Интродукция древесных растений в лесостепном Приобье. Новосибирск: Наука, 1982. 233 с.
11. Встовская Т.Н. Древесные растения – интродуценты Сибири (*Lonicera*–*Sorbus*). Новосибирск: Наука, 1986. 287 с.
12. Красная книга РСФСР. М.: Росагропромиздат, 1988. 591 с.

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

Summary

Plotnikova L.S. Some aspects of introduction of woody plants in Russia

The list of total number of species, genera and families of the woody plants of Russia is reviewed. The most of the species (655) were introduced in Russia and abroad, the remaining are not cultivated. The reasons why some of the species are not introduced are discussed.

ИСТОРИЯ ИНТРОДУКЦИИ СМОРОДИНЫ ЗОЛОТИСТОЙ И РЕЗУЛЬТАТЫ ЕЕ КУЛЬТИВИРОВАНИЯ В ГЛАВНОМ БОТАНИЧЕСКОМ САДУ РАН

Ю.К. Виноградова

Приведенные ранее данные [1] позволили нам объединить *Ribes aureum* и *R. odoratum* и рассмотреть их как единый вид *Ribes aureum* Pursh – смородина золотистая. Родина смородины золотистой – горы запада североамериканского континента. Здесь в начале XIX в. смородина была введена в культуру, а во второй половине XIX в. был выведен и первый ее сорт – Крандаль, названный по фамилии оригинатора.

Как интродукционное растение встречается в приатлантических штатах США и единично в Канаде в провинциях Саскачеван, Британская Колумбия, Онтарио, Квебек и Альберта [2].

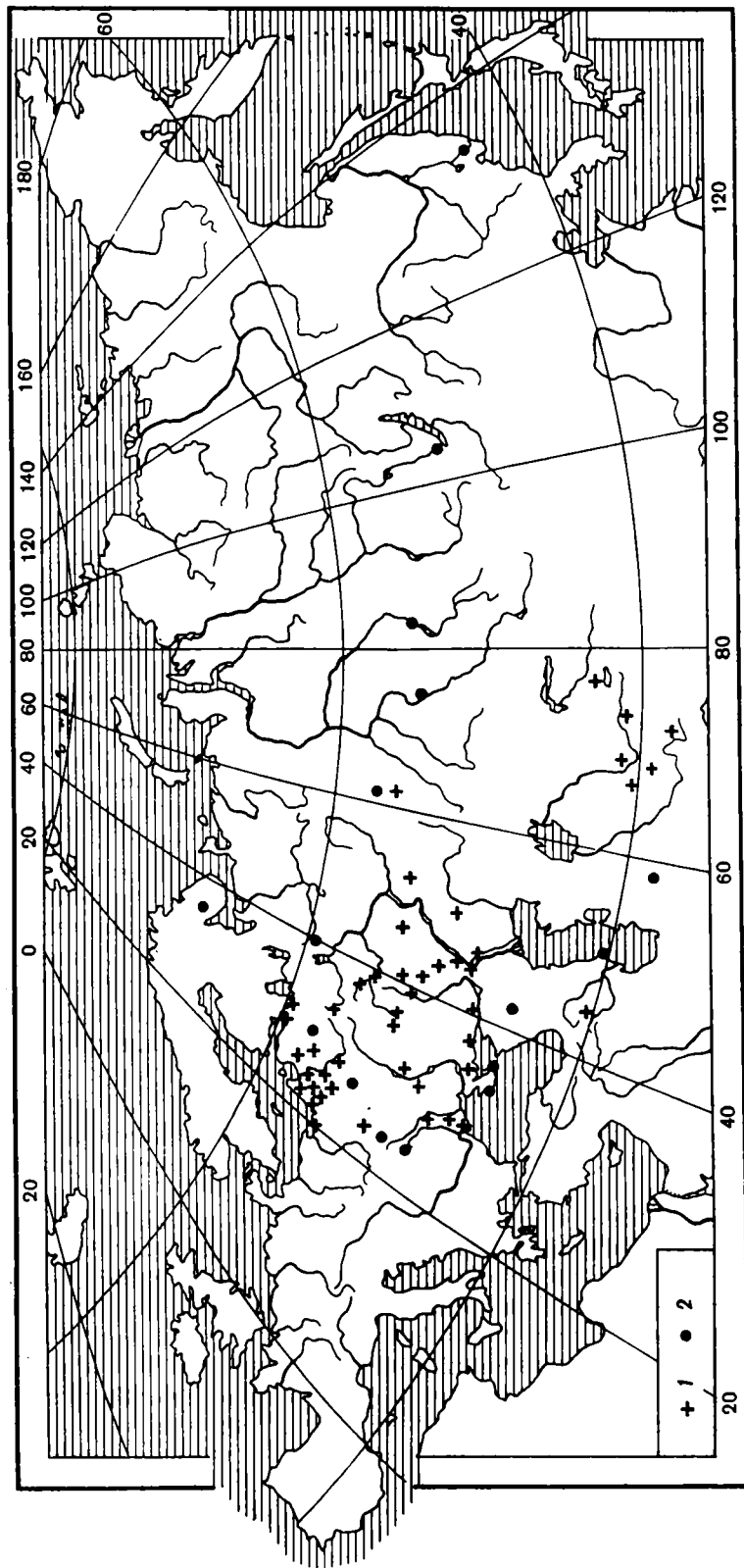
В Европу смородина золотистая была завезена в первой половине XVIII в. В 1816 г. она была высажена в Никитском ботаническом саду, затем в Керчи. В 60–80-х годах прошлого века этот вид уже широко рекомендовался для использования как в декоративных целях, так и в качестве подвоя для выведения штамбовых форм крыжовника и смородины [3]. В работе Э. Регеля [4. с. 15] отмечается, что этот вид распространен в садах как красивоцветущий кустарник, который "служит также подвоем для сортов красной и черной смородины. В петербургском климате вынослив, но лучше растет в более нежном климате западных губерний".

Гербарные сборы того времени (1885–1893 гг.) демонстрируют широкое распространение смородины золотистой в европейской части страны: Умань (MW.), Киев (MW.), Таганрог (MW.), Московская губ., Подольская губ. (MW.), Гродненская губ., Беложесская пуца (LE.), Окрестности Петербурга (LE.), Мариуполь (LE.), Белгородская губ. (LE.)

И.В. Мичурин выписал сеянцы сорта Крандаль в 1895 г. Однако все экземпляры оказались невыносливыми. И.В. Мичурину с большим трудом удалось получить плоды в первой генерации, а затем уже во второй генерации у него оказалось четыре разновидности сеянца Крандаля: черноплодная, красноплодная, янтарно-желтая и овальная желтая [5]. В настоящее время выращивают три сорта смородины, выведенные И.В. Мичуриным из этих разновидностей: Пурпур – с красными плодами, Шафранка – с желтыми и Ундина – с черными ягодами.

Использование смородины золотистой в защитных лесонасаждениях впервые отмечается Г.Н. Высоцким [6] в Мариупольском опытном лесничестве. Более широкое ее применение в защитных насаждениях юга и юго-востока относится к 1924 г. в связи с началом работ по борьбе с засухой. К этому периоду (1903–1949) относятся следующие гербарные сборы смородины золотистой: Полоцкая губ. (LE.), Тамбов (LE.), Новочеркасск (LE.), Ферганская обл. (LE.), Ташкент (LE.), Самарканд (LE.), Пенза (LE.), Самарская губ. (LE.), Петергоф (LE.), Пензенская губ. (MW.), Нижняя Волга (LE.), Воронеж (MW.), Курская обл. (MW.), Куйбышевская обл. (MW.).

В 50-е годы смородину золотистую рекомендовали разводить от Петербурга и Вологды до Волгоградской области и Ставропольского края. Интенсивно сажали ее в это время в Саратовской области. С 1947 г. культивируется в Узбекистане; с 1964 г. – в Молдове. В настоящее время смородина золотистая довольно широко распространена (рисунок 1). В Петербурге вполне зимостойка и плодоносит; в Кировске Мурманской области не цветет; хорошо растет в г. Великие Луки Псковской области; используется в озеленении Выборга и Минска, Львова, Закарпатья; в Екатеринбурге зимо-



Ареал *Ribes aureum* на территории бывшего СССР

1 — по гербарным источникам, 2 — по литературным данным

стойка и плодоносит; выносит климат Сибири, где встречается в парковых посадках Омска и Новосибирска; в Иркутске иногда обмерзают концы побегов. На Апшероне (в Баку) плодоносит, но иногда страдает от сухости; в Ашгабате и Душанбе достаточно жароустойчива и плодоносит. Используется в озеленении городов Дальнего Востока, где достаточно устойчива и не обмерзает [7–13].

За последние сорок лет гербарные сборы смородины золотистой были сделаны и во многих других регионах: Калининград (LE), Челябинская обл. (LE), Кишинев (LE), Волгоградская обл. (MW), Южная Молдавия (LE), Молдавия, г. Сороки (LE), Латвия.

Селекционная работа с этой культурой идет на экспериментальной базе "Полли" Эстонского НИИ земледелия и мелиорации [14]. Сорта смородины золотистой районированы в Узбекистане, Казахстане и Киргизстане [10]. Ценные формы смородины выделены в Институте орошаемого садоводства в Мелитополе, в Северо-Кавказском НИИ садоводства и виноградарства в Краснодаре, в Хорогском ботаническом саду [14]. В ЦГЛ в Мичуринске выведены сорта Дружба (с черными ягодами) и Салют (с оранжевыми) [15]. На Россошанской плодово-ягодной опытной станции работа по изучению смородины золотистой проводилась с 1950 г. [16]; здесь выведен сорт Трехграммовая с необычно крупными ягодами.

Наибольшее количество сортов смородины золотистой выведено в институте им. Шредера в Ташкенте. Средняя урожайность (ц/га) этих сортов следующая: Плотномьяся – 66, Узбекская Сладкая – 67, Кишмишная – 129, Дустлик – 134, Дружная – 155, Эликсир – 120, Узбекистанская крупноплодная – 69, Алена – 150, Мухаббат – 114, Лучезарная – 103, Ядгар – 93, Солнышко – 11, Буроягодная – 87 [10]. Однако испытания этих сортов в Горьковской области показали [14], что в этих условиях урожайность резко снижается. Средний урожай составил у сорта Кишмишная – 12 ц/га, а у сортов Дустлик, Плотномьяся и Узбекистанская крупноплодная – по 11 ц/га.

Помимо декоративной и пищевой ценности смородины золотистой, ее можно использовать и как медоносное растение, ее медовроductивность составляет 91,7 кг/га [12].

Нами в 1986 г. были обследованы наваждения смородины золотистой в четырех пунктах Волгоградской области (г. Жирновск, пос. Хопер, пос. Бузулук и станица Бесплемяновская) и в г. Добеле (Латвия). В Волгоградской области отмечены случаи размножения этого вида самосевом. С наиболее урожайных и крупноплодных кустарников были собраны ягоды. Осенью того же года в однородные условия иитомника Главного ботанического сада РАН (Москва) были высеяны семена от 9 материнских растений: из популяции Жирновска – от куста с черными плодами, Бузулука – также от одного куста с черными плодами, Добеле – от одного куста с оранжевыми плодами, а из популяции Хопер и Бесплемяновская – от трех кустов из каждой популяции с тремя различными по цвету ягодами (черными, красными и оранжевыми). Всхожесть семян смородины золотистой в лабораторных условиях при двухнедельной стратификации составила в среднем 73%.

Всходы появились 11 мая, а первые настоящие листья – 18 мая. К середине июня, когда сеянцы имели уже по 4 листа, была произведена их пикировка. Сеянцы имели овальные семидоли на черешках короче пластинки, усаженных мельчайшими железистыми волосками. Первые листья трехраздельные, последующие – пятираздельные, более крупные, чем первые листья. Все листья по краю, черешку и средней жилке имели довольно крупные железистые волоски.

К концу вегетационного периода сеянцы смородины золотистой значительно отличались по темпам роста, причем различия носили, в основном, индивидуальный характер. В каждом образце были и особи, которые росли крайне медленно и к осени не превышали 2–3 см, и быстрорастущие экземпляры, достигшие 16–40 см. Практически все однолетние сеянцы латвийского происхождения закончили рост и сформиро-

Таблица 1
Ход роста смородины золотистой из семян различного географического происхождения

| Пункт сбора семян и цвет плодов у ма- теринского растения | Высота главного побега, см | | | | | | | |
|---|-------------------------------|----|-------------------------------|----|--------------------------------|----|---------------------------------|----|
| | к концу 1-го года жизни | CV | к концу 2-го года жизни | CV | к концу 3-го года жизни | CV | к концу 4-го года жизни | CV |
| Добеле, оранже- вый | $\frac{8,2 \pm 1,1^*}{2-18}$ | 58 | $\frac{53,3 \pm 9,1}{10-97}$ | 51 | $\frac{58,9 \pm 10,2}{13-98}$ | 49 | $\frac{60,2 \pm 6,4}{21-98}$ | 44 |
| Жирновск, чер- ный | $\frac{9,8 \pm 1,7}{2-33}$ | 94 | $\frac{40,2 \pm 7,8}{8-86}$ | 64 | $\frac{69,4 \pm 11,3}{15-114}$ | 43 | $\frac{88,8 \pm 5,7}{47-153}$ | 31 |
| Бузулук, черный | $\frac{12,8 \pm 3,2}{2-33}$ | 79 | $\frac{61,0 \pm 6,3}{22-100}$ | 62 | $\frac{67,8 \pm 12,4}{4-107}$ | 55 | $\frac{108,6 \pm 11,7}{59-179}$ | 34 |
| Хопер, черный | $\frac{11,6 \pm 2,6}{1-31}$ | 88 | $\frac{47,0 \pm 10,1}{8-134}$ | 69 | $\frac{77,2 \pm 11,8}{21-130}$ | 51 | $\frac{83,3 \pm 11,3}{31-130}$ | 45 |
| Хопер, красный | $\frac{7,5 \pm 0,8}{2-19}$ | 52 | $\frac{28,9 \pm 9,2}{6-10}$ | 63 | $\frac{76,5 \pm 8,6}{25-200}$ | 48 | $\frac{88,6 \pm 7,2}{7-138}$ | 36 |
| Хопер, оранже- вый | $\frac{11,4 \pm 1,8}{4-34}$ | 75 | $\frac{36,7 \pm 8,1}{14-60}$ | 63 | $\frac{62,6 \pm 7,9}{18-105}$ | 56 | $\frac{74,3 \pm 6,0}{28-116}$ | 37 |
| Бесплемянновская черный | $\frac{7,6 \pm 0,9}{4-19}$ | 51 | $\frac{34,5 \pm 7,2}{11-104}$ | 58 | $\frac{57,8 \pm 13,7}{17-200}$ | 86 | $\frac{55,9 \pm 6,7}{17-97}$ | 49 |
| Бесплемянновская, красный | $\frac{13,5 \pm 2,6}{3-40}$ | 81 | $\frac{48,2 \pm 7,4}{12-126}$ | 66 | $\frac{56,5 \pm 10,2}{7-124}$ | 72 | $\frac{79,6 \pm 9,9}{25-125}$ | 45 |
| Бесплемянновская, оранжевый | $\frac{12,6 \pm 3,6}{8-27}$ | 64 | $\frac{40,0 \pm 6,1}{29-52}$ | 27 | $\frac{89,3 \pm 23,7}{48-200}$ | 65 | $\frac{80,6 \pm 13,7}{38-123}$ | 38 |

* — в числителе — средняя высота, в знаменателе — амплитуда.

ровали почки в середине августа, тогда как сеянцы более южного происхождения продолжали расти в течение еще 2 нед (табл. 1).

Зимостойкость однолетних сеянцев оказалась довольно высокой. Сеянцы из семян латвийской репродукции не обмерзали совсем, а сеянцы из семян более южного происхождения обмерзали в среднем не более, чем на 1,5 см.

На втором году жизни сеянцы начали ветвиться, поэтому измеряли величину прироста главного побега. Применение критерия Стьюдента показало, что межпопуляционные различия в темпах роста и развития растений недостоверны, и все различия носят индивидуальный характер. Максимальный прирост у всех сеянцев наблюдался в мае—июне. Окончание роста и формирование почек отмечено в конце августа—начале сентября. При этом сеянцы латвийской репродукции заложили почки не раньше волгоградских экземпляров. К концу вегетационного периода второго года жизни внутривнутрипопуляционная изменчивость высоты растений была очень высока, амплитуда ее составляла 8—134 см, а коэффициент вариации этого признака в различных образцах — 27—69% (см. табл. 1).

Зимостойкость двухлетних сеянцев оказалась ниже, чем однолетних, хотя зима была мягкой и сильных морозов не наблюдалось. Количество обмерзших растений зимой 1988/89 г. составило от 17% (у образца бесплемянновского происхождения) до

60% (у образца хоперского происхождения). Число обмерзших междоузлий колебалось от 1 до 21, а длина обмерзших побегов — от 1 до 36 см. Зимостойкость латвийских растений оказалась не выше волгоградских.

На третьем и четвертом годах жизни происходит интенсивный рост растений. Идет также обильное ветвление за счет развития почек в основании стволика, дающих так называемые волчки. Случаев обмерзания побегов в течение двух зим не наблюдали. По всем изученным параметрам (число "волчков", их длина, длина главного побега, число побегов 1-го и 2-го порядка) индивидуальная изменчивость растений была очень высокой, а межпопуляционная изменчивость, согласно критерию Стюдента, не достоверной.

Размножение смородины методом черенкования дает значительно худшие результаты, чем семенным способом. Приживаемость черенков, собранных с тех же материнских растений, составила всего 8–13%, но при этом необходимо, конечно, учитывать неблагоприятное влияние на приживаемость черенков долгой транспортировки посадочного материала в экспедиционных условиях. Черенки на первом году дали 2–3 цветка, на втором году жизни цветение было таким же слабым, плодоношения не наблюдалось. Темпы роста и развития смородины, выращенной из черенков различного географического происхождения, также существенно не различались.

Растения смородины золотистой обычно самостерильны. При искусственной изоляции, по данным Р. Абдуллаева [10], из 13 сортов и форм смородины только 6 завязали плоды. У пяти сортов завязываемость составила от 1 до 3% и только у сорта Эликсир — 15%. Сходные данные получил и С. Шалимов [16]: при самоопылении завязываемость плодов составила лишь 9,5%. Цветки с неоплодотворенной завязью осыпятся.

Чистых случаев интерстерильности между растениями этого вида из различных клонов не выявлено [17]. Растения первого поколения, полученные от обратного скрещивания с родителями или сестринскими растениями, обычно дают плоды с семенами. Тетраплоидные растения бывают и самостерильными и более или менее интеротерильными. Иногда, но очень редко, самофертильность у некоторых диглоидов не может быть отнесена к случаям апомиксиса. Если перекрестному опылению предшествует самоопыление, то завязываемость семян после оплодотворения снижается. Ни одна из систем, описывающая несовместимость пыльцы, не согласуется с этими результатами. Кажется наиболее вероятным, что самостерильность у смородины золотистой вызывается летальными факторами, действующими во время или сразу же после опыления.

Наши опытные посадки также демонстрировали очень обильное цветение, хотя плодоношение было довольно слабое. Это объясняется, по-видимому, недостаточным количеством опылителей (в основном, шмелей) в период цветения смородины (в первой декаде мая — в средней полосе). Отдельные экземпляры дали плоды (по 3–5 шт.) уже на 3-м году жизни, но массовое плодоношение наблюдалось у четырехлетних кустов. Однако имелись и такие особи, которые начали цвести только на шестой год.

Для сравнительного изучения плодоношения смородины золотистой нами были высажены черенки от сортовых кустов смородины, полученные из Ботанического сада АН Латвии. Анализ качественного состава плодов был проведен в лаборатории физиологии и биохимии растений ГБС РАН.

Средняя масса одной ягоды колебалась у разных кустов от 0,12 (Добеле) до 0,81 г (Хопер). Сортовые сеянцы имели плоды до 1,35 г. Содержание витамина С колебалось от 31,8 до 74,52 мг%, сумма сахаров — от 5,15 до 9,2; кислотность — от 1,14 до 1,61 (табл. 2). Следует отметить, что средняя масса черных плодов колебалась от 31,8 до 7,4, а содержание витаминов составило в среднем 51,7 мг%; орнаментальных — от 39,56 до 74,52; 59,46 мг%; красных — от 29,68 до 68,08; 42,0 мг%.

Таблица 2
Характеристика плодов смородины золотистой
на экспериментальном участке ГБС РАН

| Место и год сбора исходного материала | Средняя масса одной ягоды, г | Содержание витамина С, мг % | Сумма сахаров, % | Кислотность, % | Влага, % |
|--|---------------------------------|-----------------------------------|---------------------|----------------|----------|
| Черенки | | | | | |
| Саратовская обл., г. Озинки, 1984 | 0,19 | 32,33 | 6,08 | 2,90 | 83,31 |
| | 0,25 | 36,04 | 4,70 | 1,88 | 81,86 |
| | 0,22 | 29,68 | 5,40 | 2,01 | 81,52 |
| | 0,26 | 38,69 | 5,35 | 1,54 | 83,00 |
| Волгоградская обл. 1986 | 0,32 | 42,40 | 7,10 | 1,41 | 67,03 |
| Рязанская обл., Константиново, 1987 | 0,58 | 49,22 | 8,05 | 1,68 | 85,10 |
| Москва, 1987 | 0,29 | 68,08 | 7,15 | 1,61 | 74,47 |
| | 0,27 | 47,15 | 6,90 | 1,47 | 75,65 |
| | 1,12 | 55,20 | 8,20 | 2,80 | 82,62 |
| Сеянцы от свободного опыления сорта Крупноплодная, Саласпилс, 1987 | 1,35 | 54,28 | 7,65 | 1,54 | 81,13 |
| | 0,96 | 56,12 | 6,90 | 1,81 | 83,06 |
| | 0,66 | 74,60 | 8,10 | 1,61 | — |
| Бузулук, 1986 | 0,28 | 55,20 | 7,90 | 2,14 | 82,12 |
| Сорт Плотномытая Саласпилс, 1987 | 0,74 | 52,71 | 5,00 | 1,68 | — |
| Бузулук, 1986 | 0,46 | 31,80 | 8,45 | 1,27 | 75,70 |
| | 0,53 | 74,52 | 9,20 | 1,47 | 75,23 |
| | 0,81 | 59,34 | 7,05 | 1,61 | 81,12 |
| Семена | | | | | |
| Бесплемянновская, (к), 1986 (о) | 0,30 | 45,08 | 8,75 | 1,27 | — |
| Добеле, 1986 | 0,12 | 64,40 | 4,15 | 1,14 | 77,34 |

Сравнение с литературными данными (табл. 3) показало, что мы имеем экземпляры, приближающиеся по основным показателям к сортовым и вполне пригодные для дальнейшей селекционной работы. Различий по содержанию витамина С между различно окрашенными ягодами, как это было отмечено Т. Самойловой [18], нами не обнаружено.

В 1991 г. по результатам двух лет наблюдений были отобраны два экземпляра, отличающиеся наибольшей урожайностью и наибольшими размерами ягод. Куст под условным названием Хопер-2 имел ягоды массой 0,5 г с содержанием витамина С — 84,48 мг%, суммой сахаров 9,23% и кислотностью 2,01%, а на кусте с условным названием Бузулук-3 средняя масса ягод составляла 0,7 г, содержание витамина С — 57,20 мг%, сумма сахаров — 7,80% и кислотность — 1,47%.

ВЫВОДЫ

В европейской части России смородина золотистая разводится с середины прошлого века, однако массовые ее посадки относятся к середине нашего столетия.

Размножается смородина золотистая практически исключительно семенным способом (а не черенкованием), плоды дает на 4–5-м году жизни, так что можно считать, что современные насаждения этого вида представляют собой по меньшей мере 5–8-е поколение, произрастающее во вторичном ареале. Следовательно, в южных районах европейской части России смородина золотистая начала дичать через 5–8 смен поколений.

Таблица 3

Содержание различных веществ в плодах смородины золотистой (по литературным данным)

| Общая кислотность (в основном яблочная кислота), % | Общих сахаров, % | Плотный остаток, % | Аскорбиновая кислота (витамин С) | Литературный источник |
|--|---|----------------------------------|--|--------------------------|
| 0,94—1,04 | 8,1 | 14 | Черные — 43,2; оранжевые — 68,3; красные — 100—250 мг% | [3] [18] |
| 1,5 | 12 | | 140 мг% | [11] |
| 1,34 | 13,5 | | Есть, но кол-во не указано | [16] |
| 1,74—2,44 (в среднем 2,01) | 12,1—14,79 (в среднем 13,17) | 15,16—19,01 (в среднем 15,74) | 836—1012 (в среднем 912 мг/кг) | [19] |
| От 0,63 (Узбекская сладкая) до 2,08 (Алена) | от 8,16 (Узбекистан- ская крупноплод- ная) до 18,89 (Сол- нышко) | | От 60,2 (Бурягод- ная) до 125,3 мг% (Ядгар) | [10] |

Индивидуальная изменчивость смородины золотистой по темпам роста, количеству и качеству плодов оказалась много выше межпопуляционной, что дает возможность отбора наилучших кустов для дальнейшей селекционной работы.

Отобраны наиболее быстрорастущие, крупноплодные и высокоурожайные экземпляры, приближающиеся по основным показателям к сортовым.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Майтулина Ю.К. К систематике смородины секции *Symphocalyx* Berl. // Бюл. Гл. ботан. сада. 1993. Вып. 168.
2. Scoggan H.J. The flora of Canada. Ottawa: Nat. Mus. of Natur. Sci., 1978. P. 547—1115.
3. Савельева Л.С. Золотистая смородина. Сталинград: Кн. изд-во, 1959. 23 с.
4. Регель Э. Смородина, ее разведение и содержание. СПб.: Изд-во Карла Риккера, 1883. 23 с.
5. Алексеев В. Сеянец Крандаля // Цветоводство. 1969. № 11. С. 19.
6. Высоцкий Г.Н. Лесные культуры Мариупольского опытного лесничества // Тр. опыт. лесничеств. 1901. Т. 3. С. 1—243.
7. Деревья и кустарники СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1954. Т. 3. 671 с.
8. Годнее Е.Д. Вводите смородину золотистую в лесные насаждения. — М.: Изд-во М-ва сел. хоз-ва СССР, 1955. 7 с.
9. Рубанова Б. Смородина золотистая // Степ. просторы. 1971. № 10. С. 46.
10. Абдуллаев Р.М. Некоторые производственно-биологические особенности сортов золотистой смородины в Ташкентской области: Автореф. дис. . . канд. с.-х. наук. Л.; Пушкин, 1972. 26 с.
11. Семенченко П. Золотистая смородина в ползащитном лесоразведении растений. Пермь, 1986. С. 108—111.
12. Никандров В.П. Смородина золотистая // Пчеловодство. 1976. № 2. С. 18—19.
13. Якушина Э.И. Редкие виды смородины в коллекции ГБС РАН СССР // Роль интродукции в сохранении генофонда редких и исчезающих видов растений. М., 1984. С. 100—106.
14. Кузнецов П.А. Смородина золотистая // Садоводство, виноградарство и виноделие Молдавии. 1979. № 4. С. 58.
15. Смирнов А. Крандаль // Сел. зори. 1973. № 9. С. 61.
16. Шалимов С.И. Золотистая смородина на Россосанской плодоягодной опытной станции // Сборник работ по селекции и агротехнике плодовых и ягодных культур. Воронеж: Центр.-Чернозем. кн. изд-во, 1975. С. 25—28.
17. Goldschmidt-Reischel E. Selbststerilität bei *Ribes aureum* // Ztschr. Pflanzenzücht. 1972. Bd. 68, N 3/4. S. 225—280.

18. Самойлова Т.В. Мичуринские сорта золотистой смородины в Приморском крае // Сообщ. Дальневост. фил. АН СССР. 1954. № 6. С. 70–72.
19. Miculka B. Slozeni a kompotova vhodnost plodu meruzalky zlate // Zahradnictvi. 1968. Sv. 7, N 1. S. 21–26.

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

Symmary

Vinogradova J.K. The history of introduction of *Ribes aureum* Pursh and cultivation if this species in the Main Botanical Garden

The history of introduction of *Ribes aureum* is described in detail and modern distribution is mapped. It is shown that in the southern part of European Russia this species begins to escape from cultivation after 5–8 generations.

Plants grown from seeds of different geographic origins show high intrapopulational variability in growth rate and number and taste of berries. Interpopulational variability of these characters is low. Plants with the largest fruits, highest crop and growth rates are selected. They approach in these traits to established sorts.

УДК 581.543:635.977 (571.63)

© Л.А. Федина, 1994

РИТМ СЕЗОННОГО РАЗВИТИЯ НЕКОТОРЫХ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ ЮЖНОГО ПРИМОРЬЯ

Л.А. Федина

Зависимость ритма сезонного развития растений от многочисленных факторов, в том числе и климатических, показана в классических исследованиях школы И.Г. Серебрякова [1–5 и др.]. На Дальнем Востоке аналогичные исследования выполнены в Ботаническом саду ДВО РАН [6]. Авторы пришли к заключению о зависимости ритмов роста от погодных условий, причем было установлено, что тепловому фактору принадлежит главенствующее место [7].

Целью нашей работы явилось определение зависимости сезонного ритма некоторых древесных растений от погодных условий (температуры воздуха и почвы, абсолютной влажности воздуха и месячной суммы осадков).

Наблюдения проводили в 1975–1989 гг. в непосредственной близости от западных границ Уссурийского заповедника им. В.Л. Комарова (Приморский край) на фенопрофиле, заложенном на левом берегу р. Барсуковки. Климат района исследований характеризуется следующими показателями: средняя годовая температура воздуха 3,0° с колебаниями по отдельным годам от 2,6 до 4,4°. Абсолютный максимум температуры воздуха за 15 лет наблюдений – 36,1° (8.07 1982 г.), абсолютный минимум – 39,0° (3.01 1977 г.). Продолжительность вегетационного периода составляет в среднем 18 дней. Среднегодовое количество осадков – 750 мм.

Фенопрофиль расположен во вторичном осоково-разнотравном долинном кедровнике, испытывающем интенсивное антропогенное воздействие. Затем фенологический маршрут проходит по склону северо-западной экспозиции кедрово-дубового леса с пихтой цельнолистной (вторичной). Общая протяженность феномаршрута составляет 2,5 км.

Объектами исследования были 10 наиболее декоративных представителей природ-

ной флоры: бархат амурский (*Phellodendron amurense* Rupr.), черемуха Маака (*Padus maackii* (Rupr.) Kom.), липа амурская (*Tilia amurensis* Rupr.), маакия амурская (*Maackia amurensis* Rupr. et Maxim.), сирень амурская (*Syringa amurensis* Rupr.), бересклет малоцветковый (*Euonymus macroptera* Rupr.), бузина корейская [*Sambucus coreana* (Nakai) Kom. et Alies.], рябинник обыкновенный (*Sorbaria sorbifolia* (L.) A. Br.), свободная колючий (*Eleutherococcus senticosus* (Rupr. et Maxim.) Maxim.), чубушник тонколистный (*Philadelphus tenuifolius* Rupr. et Maxim.). Фенологические наблюдения проводили по методике И.Н. Бейдеман [8] в трехкратной повторности. В работе использованы материалы по погодным условиям Приморской водно-балансовой станции в с. Каймановка, Уссурийского района.

Статистическая обработка данных сделана по П.Ф. Рокицкому [9], где r — коэффициент корреляции.

Наиболее тепло- и светолюбивой породой является бархат амурский, который начинает активную вегетацию не раньше третьей декады апреля (рис. 1, А). Черемуха Маака начинает вегетировать не позже третьей декады апреля (рис. 1, Б). Из кустарников раньше других начинает свое развитие и цветет бузина корейская (рис. 1, В). В более поздние сроки проходит эти фазы чубушник тонколистный (рис. 1, Г). Реакция этих растений на основные факторы среды значительно различается. Существует обратная линейная зависимость между началом вегетации бархата амурского и температурой почвы. Так, начало вегетации этого растения в 1985 г. отмечено 12 мая при среднемесячной температуре поверхности почвы $17,0^\circ$ и воздуха $12,2^\circ$. В 1980 г. бархат начал вегетировать 22 мая при среднемесячных температурах почвы и воздуха соответственно 15° и $11,8^\circ$. Зависимость начала его вегетации от температуры почвы ($r = -0,7249$) и соответственно от температуры воздуха ($r = -0,6818$).

Такой же характер зависимости от температурного фактора наблюдается и у черемухи Маака, но коэффициенты корреляции у нее еще выше: $-0,8723$ и $-0,8265$. Время начала вегетации задерживается при уменьшении температуры. Связь сроков начала вегетации черемухи Маака с месячной суммой осадков и абсолютной влажностью незначительна ($r = 0,3835$ и $r = 0,2462$). Следует отметить, что такие показатели, как месячная сумма осадков и абсолютная влажность воздуха, не оказывают существенного влияния на начало фаз у всех исследованных видов растений.

На начало цветения наибольшее влияние оказывает сумма положительных температур поверхности почвы и воздуха. Например, у черемухи Маака эта зависимость выражается ярко ($r = 0,9774$ и $r = 0,9754$). На начало созревания плодов у данного растения большее влияние оказывает сумма положительных температур воздуха, где $r = 0,9787$, и меньшее — от суммы температуры поверхности почвы $r = 0,9486$. А на начальную фенодату листопада и его продолжительность оказывает влияние только сумма положительных температур воздуха ($r = 0,9472$). Для бархата также отмечена высокая зависимость сроков наступления листопада от этих показателей, как от суммы положительных температур поверхности почвы ($r = 0,9723$) так и от температуры воздуха ($r = 0,9556$).

Начало вегетации бузины корейской, отличающейся ранним сроком развития, больше всего зависит от температурного режима поверхности почвы ($r = 0,9804$), также от температуры воздуха ($r = -0,9641$). В 1983 г. этот кустарник начал вегетационный период 7 апреля при среднемесячных температурах почвы $8,0^\circ$ и воздуха $7,8^\circ$, в 1980 г. — 20 апреля при среднемесячной температуре почвы $5,0^\circ$ и воздуха — $3,5^\circ$. Меньшая зависимость от этих метеорологических показателей прослеживается у чубушника тонколистного ($r = 0,7288$ и $r = 0,7702$), начинающего вегетировать позже предыдущего вида. В 1985 г. вегетация началась у него при среднемесячных температурах почвы $8,0^\circ$ и воздуха $6,1^\circ$, в 1980 г. — 25 апреля при температурных режимах соответственно $5,0^\circ$ и $3,5^\circ$. На фенодату полного облиствения обоих кустарников большое влияние оказывает сумма положительных температур воздуха (у бузины $r = 0,9973$, чубушника

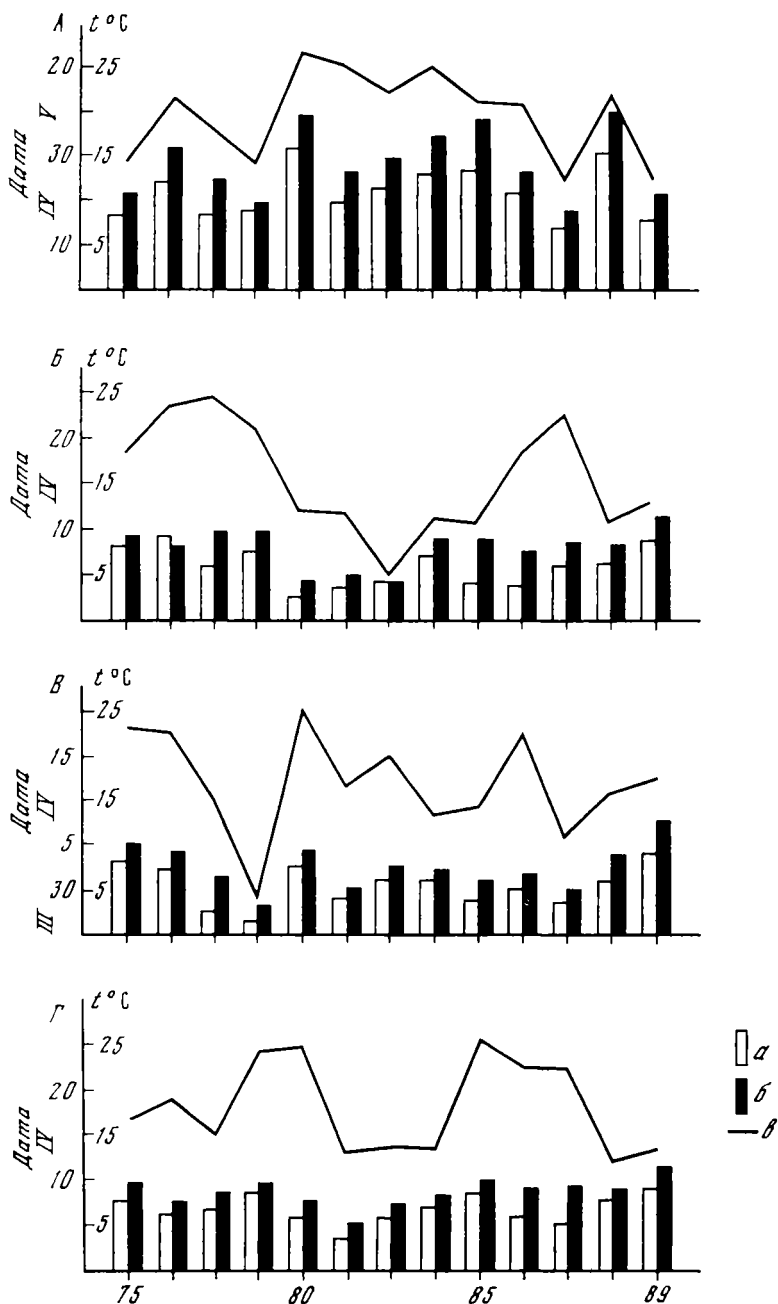


Рис. 1. Начало вегетации различных кустарников

А — барахта амурского, Б — черемухи Маака, В — бузины корейской, Г — чубушника тонколистного; а — среднедекадная температура воздуха, б — почвы, в — начало вегетации растений

| Год | Начало | | Продолжительность периода, дни | Сумма средних точных температур, °С | Средняя температура, °С |
|------|-----------|----------|--------------------------------|-------------------------------------|-------------------------|
| | вегетации | цветения | | | |
| 1976 | 13,05 | 17,06 | 36 | 355,0 | 9,9 |
| 1977 | 5,05 | 23,06 | 50 | 797,0 | 15,9 |
| 1980 | 22,05 | 26,06 | 36 | 590,5 | 16,4 |
| 1981 | 20,05 | 28,06 | 40 | 553,2 | 13,8 |
| 1982 | 14,05 | 25,06 | 43 | 619,7 | 14,4 |
| 1983 | 20,05 | 29,06 | 41 | 498,9 | 11,9 |
| 1985 | 12,05 | 25,06 | 45 | 689,6 | 15,3 |
| 1986 | 11,05 | 20,06 | 41 | 536,6 | 13,1 |
| 1987 | 22,04 | 20,06 | 60 | 715,8 | 12,0 |
| 1988 | 11,05 | 27,06 | 48 | 619,9 | 14,4 |
| 1989 | 24,04 | 17,06 | 55 | 634,4 | 11,5 |

$r = 0,8044$). Начало цветения и его продолжительность как для бузины ($r = 0,9740$), так и для чубушника ($r = 0,8899$) больше зависят от суммы положительных температур воздуха. У этих кустарников выявлена различная зависимость наступления сроков листопада от суммарной температуры поверхности почвы и воздуха. Так, для бузины корейской коэффициенты корреляции с этими показателями соответственно равны 0,9970 и 0,9499. У чубушника тонколистного начальная фенодата листопада зависит, прежде всего, от суммы положительной температуры воздуха ($r = 0,9058$) и в меньшей степени от суммарной температуры поверхности почвы ($r = 0,6868$).

Для каждого из десяти исследуемых видов древесных растений было проведено определение продолжительности межфазного периода (в днях) и соответствующая ему средняя температура воздуха. Полученные данные использованы для построения фенологических кривых этих растений в период от начала вегетации до начала цветения.

Так, продолжительность периода от начала вегетации до начала цветения у бархата амурского колеблется от 36 до 60 дней, ему сопутствует диапазон средних температур воздуха от 9,9 до 16,4° (таблица, рис. 2). У остальных исследованных видов при значительной разнице в длительности рассматриваемого периода показатель температурного режима меняется незначительно.

В результате проведенного анализа сезонного ритма развития древесных растений окрестностей Уссурийского заповедника удалось выяснить степень взаимосвязи между их основными фенофазами и погодными условиями. Так, оказалось, что при сохранении общих закономерностей, реакция этих растений на различные показатели, особенно температуру почвы, существенно отличается. Установлено, что наиболее четкая зависимость сроков и продолжительности фенофаз от погодных условий проявляется у бархата амурского, черемухи Маака, а из кустарников — у бузины корейской (с ранним сроком развития) и чубушника тонколистного. В то же время у всех исследованных растений не наблюдается заметного влияния на изменение фенодат других основных метеопоказателей (месячной суммы осадков и абсолютной влажности воздуха).

Таким образом, взятые нами фоновые для Уссурийского заповедника и его окрестностей растения могут служить постоянными объектами наблюдений в качестве биологических индикаторов климатических изменений в природе, а установленные

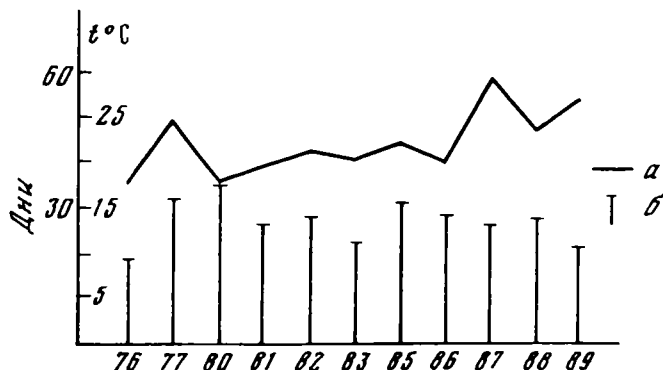


Рис. 2. Продолжительность межфазного периода (а) от начала вегетации до начала цветения амурского
б — средняя температура воздуха за межфазный период

закономерности в их развитии позволяют составлять фенологические прогнозы. Кроме того, эти растения с учетом их экологической пластичности и декоративности, должны найти более широкое применение в озеленении.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Борисова И.В. Сезонная динамика растительного сообщества // Полевая геоботаника. Л.: Наука, 1972. Т. 4. С. 5—94.
2. Серебряков И.Г. Ритмика сезонного развития растений и метеорологические условия // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1951. Т. 56, вып. 2. С. 63—67.
3. Серебряков И.Г. О методах изучения ритмики сезонного развития растений в стационарных геоботанических исследованиях // Учен. зап. МГПИ им. В.П. Потемкина. 1954. Т. 37. С. 3—20.
4. Серебряков И.Г. Соотношение внутренних и внешних факторов в годичном ритме развития растений // Ботан. журн. 1966. Т. 51, № 7. С. 923—937.
5. Серебрякова Т.И. Некоторые итоги ритмологических исследований в разных ботанико-географических зонах СССР // Тр. МОИП. Отд. биол. 1976. Т. 42. С. 216—238.
6. Петухова И.П., Антоненко Н.Г., Пшенинкова Л.М. Фенологические наблюдения над кленами Приморского края // Ритмы сезонного развития растений в Приморье. Владивосток, 1980. С. 6—11.
7. Тагильцева В.М. Влияние температурного фактора на сезонное развитие клена на Дальнем Востоке // Бюл. Гл. ботан. сада. 1986. Вып. 141. С. 18—21.
8. Бейдеман И.Н. Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ. Новосибирск: Наука, 1974. 154 с.
9. Рокицкий П.Ф. Биологическая статистика. Минск: Выш. шк. 1967. 327 с.

Уссурийский заповедник им. В.Л. Комарова ДВО РАН,
Приморский край, с. Каменущка

Symmary

Fedina I.A. Seasonal development rhythm of some woody plants from Southern Primorye

10 species of the most ornamental woody plants from Southern Primorye were examined in respect of their responses to weather conditions (air and soil temperature, absolute air humidity, monthly rainfall). The seasonal development rhythms of *Phellodendron amurense*, *Padus maakii*, *Sambucus koreana* were shown to be more dependent on weather conditions than those of the other species studied, temperature being the main factor to initiate phenophases.

НОВЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ И ДОПОЛНЕНИЯ К ФЛОРЕ АДЖАРИИ

А.П. Хохряков

В предыдущей публикации [1] были приведены изменения и дополнения к "Определителю растений Аджарии" [2], произведенные мной за 1985–1990 гг. В последующие два года работа по изучению флоры Аджарии продолжалась в следующих районах и пунктах (в скобках приведены сокращения, употребляющиеся в нижеприводимых списках): Батуми и его окраины: южная (БЮ), восточная (БВ) и северная (БС), а также центр (БЦ); Хелвачаурский р-н: Махинджаури (Мах.), Зеленый мыс (ЗМ), Эрге, Гонио, нижнее течение р. Чорох, долина р. Мачахалы (Мач.); Шуахевский р-н: Дандало, Хичаури (Хич.), Шуахеви, Замлети, долина р. Чирухи и села вдоль нее: Годгдзееби (Гог.), Папашвилеби (Пап.), Шубани, Дарчидзееби (Дар.), Целати и высокогорья в верховьях той же реки: летовка (летнее поселение – л.) Чирухи, застава (з.) Чирухи, хребет Шеркули (2600–2700 м), гора Канлыдаг (3000 м. – высшая точка Аджарии, на крайнем юго-востоке республики), урочище Джаниври на верхней границе леса; Хулойский р-н: Хуло, Горджоми (Гор.), Мегадзееби (Мег.), хребет Сакулаперди (Сак.) севернее этих поселков (высота 2400–2500 м), долина р. Схалты и села вдоль нее: Цоблана, Хихадзири, Калота и высокогорья в верховьях этой реки: летовка Сары-Чаир, застава Сары-Чаир, гора Бююк-даг (2600 м) и часть Арсиянского хребта (Арс.) между этой горой и г. Канлы (верховья р. Сары-чай, текущей в сторону Турции); Кобулетский р-н: Чаква, устье р. Чаквы и часть морского побережья между Чаквой и пос. Бобокваты (Боб.), побережье между Кобулетом (Коб.) и Пичвнами (Пич.), Очхамури (Очх.), Чолоки (Чол.), устье р. Натанеби. Долина р. Аджарис-цхали (А-Ц), Аджаро-Имеретинский хребет (А-И).

Экология закодирована следующим образом: ал – альпийские луга, ав – высокогорные увлажненные местообитания (болотца, озерки), ак – скалы, щебнистые и другие каменистые местообитания альпийского пояса, бол. – болота нижнего и среднего поясов, бле. – болотистые леса, блу. – болотистые лужайки, вгр. – верхняя граница леса, вод. – водные местообитания нижних поясов, гр – речные галечники и песчаные наносы, жд – железнодорожные насыпи, кс. – ксерофитные местообитания: сухие склоны, щебнистые осыпи, скалы, лит. – литораль, сдл – сосново-дубовые леса, руд. – рудеральные местообитания, сул. – субальпийские луга.

Частота и обилие обозначены следующим образом: ун – уникум, т.е. всего 1–3 экземпляра, ед – единично, рассеяно, оп – одиночная популяция, р – редко – рассеянными редкими популяциями, с – средняя встречаемость, ч – часто, м – массовое растение.

Приводимый материал расположен так же, как и в нашей предыдущей публикации [1], а именно, разбит на следующие категории: I – виды, новые для науки, описанные

из Аджарии после выхода "Определителя растений Аджарии" [2, 3], II – виды, новые для бывшего СССР, III – новые для Грузии или Кавказа в целом, IV – новые для Аджарии, V – бывшие сомнительными для Аджарии (приведенные в [2] или [3] предположительно, со ссылками на других авторов [4–7]), VI – редкие виды, приведенные в [2], но отсутствующие в [3] или в обоих этих изданиях, если они приводились мною ранее [1], VII – другие редкие виды. Учтены не только собственные, но и литературные данные с необходимыми ссылками.

I. Виды и подвиды, новые для науки

1. *Festuca dmitrievae* Khokhr. [8] – кс., А–П., ч., 1985–1992 гг.
2. *Scirpus colchicus* Kimeridze [9] – бол., Гог., мною не находился.
3. *Ranunculus vermirrhizus* Khokhr. [10] – ав., Бююг-даг, оп. 2.VIII.92 г.
4. *Argyrolobium biebersteinii* P.W. Ball. ssp. *maritimum* Khokhr.¹ – лит., Коб.-Пич., р.-с. лето 1992 г.
5. *Frangula alnus* Mill. ssp. *sphagnicola* Khokhr.¹ – ф. л., Пич., ч., 1991–1992 гг.
6. *Bupleurum terminum* Khokhr. [10] – сул., Арс., 2.VIII.92 г.
7. *Onosma ambigans* Lakaita ssp. *zurabiana* Khokhr. – ак., Чирухи, оп, 1992 г.
8. *Psephellus schavscheticus* Khokhr. – сул., з. Чирухи, р.-с., 1991 г.

II. Новые виды для бывшего СССР

1. *Cyrtomium fortunei* Presl – ранее [2, 11] определялся как *C. falactum*.
2. *Quercus ilex* L. – саженная роща этого дерева, но с естественным возобновлением близ пос. Эрге, 1991 ..
3. *Euphorbia djimilensis* Boiss. [12] – указывается Д.В. Гельтманом вместо *E. scripta* Somm. et Levier для Хино и Сарбиэла (А-И).
4. *Calamintha confinis* Haence – руд., ЗМ., ч. Заноснов из Юго-Восточной Азии, интенсивно распространяется в последнее время.
5. *Verbascum edretii* Boiss. – кс., Хелвачаури, ун., 1991 г.
6. *Acanthus mollis* L. – ранее [13] указывался как заносное, отмечено естественное возобновление на ЗМ. и Цихис-дзиви, 1989–1992 гг.
7. *Sisyrinchium* sp. – лужайка между Чолоки-Пичвнари, оп., июнь 1992.
8. *Zantedeschia aethiopica* (L.) Spreng. – дичающее вдоль канав и водотоков, ЗМ. и БВ., 1990–1992 гг.

III. Новые виды для Грузии или Кавказа

1. *Monerma cylinrica* (Willd.) Coss. – лит., Чаква, Мах., оп., 1991–1992 гг.
2. *Amblyopyrum muticum* (Boiss.) Eig – гр., Эрге, ун., 1991 г.
3. *Eleocharis mitrocarpa* Steud. – бол., БЮ., ч., 1991–1992 гг.
4. *Carex divisa* Huds. – бол., БЮ., р., 1992.
5. *C. obtusata* Liljebl. – ал.-ак., Сах., р., июнь 1992 г.
6. *C. ornithopoda* Willd. – вгл., л. Чирухи, ун., июль 1992 г.
7. *Microsisymbrium minutiflorum* (Hook. f. and Thoms.) Schulz – ранее [1] указывался как *Rorippa* sp. Лит., Коб., ун., 1990 г.
8. *Alyssoides utriculata* (L.) Medik. – к.с.-сдл., Замлети, р., 1991–1992 гг.
9. *Trifolium bithynicum* Boiss. [14] – сдл., Шуахеви-Замлети, с., 1989–1991 гг.
10. *T. dubium* Sibth. [14] – руд., Мах., ЗМ., ед., 1990–1992 гг.
11. *Lathyrus latifolius* L. – ж.д., платформа "Ботанический сад", массово, 1991–1992 гг.
12. *Viola nemauscensis* Jord. – кс., Мац., оп., 1991 г.
13. *Ricinus communis* L. – руд., БВ., ед., 1992 г.
14. *Lythrum theodorii* D. Sosn. – руд.-вод., ЗМ., ун., 1991 г.

¹Описания этих таксонов приведены в дополнении к этой статье.

15. *Limonium platyphyllum* Lincz. – руд.-лит., ЗМ., БС., ун., 1990–1992 гг.
16. *Mazus* sp., fortasse affinis *M. japonicus* (Thunb.) O. Kuntze – сырой лужок близ устья р. Чаквы, оп., 25.VIII.1992 г.
17. *Knautia orientalis* L. – жд., БС., ун., 1991 г.
18. *Doronicum oblongifolium* DC. – ал., Арс., с., 1992 г.
19. *Leontodon kotschyanus* Boiss. and Huet – кс.-сдл., Замлети, 1991–1992 гг.
20. *Zacintha ferrucosa* Scop. – ранее [1] определялся мной как *Hedynois* кс.-лужайки, Замлети, Аламэ, две оп., 1990–1991 гг.
21. *Calendula officinalis* L. – ж.д., о., Мах., 1992 г.

IV. Новые виды для Аджарии

1. *Potamogeton trichoides* Cham. and Schlecht. – вод., Чол.-Счх., р., 1991 г.
2. *Elodea densa* (Franch.) Casp. – вод., Коб.-Пич., м., 1988–1992 гг.
3. *Typha minima* Funk – гр., вод.-луг., долина Чороха, Эрге-БВ., 1991 г.
4. *Alopecurus vaginatus* (Willd.) Pall. ex Kunth – ак., г. Канлы, оп., 1992 г.
5. *Calamagrostis persica* Boiss. – гр., долина Чороха против Эрге, 1991 г.
6. *Andropogon virginicus* L. – зарастающие торфяники, Коб., с., 1991 г.
7. *Bromus gussonei* (Parl.) Grossh. – ж.д., Мах., ед., 1990–1992 гг.
8. *Festuca saxatilis* Schuhr [15] – кс., Шуахеви-Хуло, с., 1990–1992 гг.
9. *Helictotrichon armeniacum* (Schischk) Grossh. – ад., Сары-Чай, ед., 1992 г.
10. *Hordeum bulbosum* L. – лесная лужайка, Целати, оп., 8.VIII.1992 г.
11. *Schoenoplectus hyppolitii* V. Krecz. [9] – без указания местонахождения.
12. *Schoenoplectus setaceus* L. [9] – без указания местонахождения.
13. *Eryophorum vaginatum* L. – аб., г. Бююг-даг, оп., 2.VIII.1992 г.
14. *Eleocharis quinqueflora* (F.X. Hartm.) O. Swarz – аб., Чирухи, оп., 1992 г.
15. *Blysmus compressus* (L.) Panz. ex Link – аб., Чирухи, с., VII. 1992 г.
16. *Carex caespitosa* L. – аб., з. Чирухи, р., 10.VII.1992 г.
17. *C. hallerana* Asso – сдл., Шуахеви-Замлети, р., 1990–1991 гг.
18. *C. atherodes* Spreng. – лесные бол., Коб.-Очх., р., 1992 г.
19. *C. hordeistychos* Vill. – руд., БЦ., ун., лето–осень 1992 г.
20. *C. caryophyllea* Latourr. – ал., з. Чирухи, р., 1992 г.
21. *C. dichroa* (Frey) V. Krecz. – аб., Бююг-даг, оп., 2.VIII.1992 г.
22. *Muscari polyanthum* Boiss. – ал., Бююг-даг, оп., 2.VIII.1992 г.
23. *Lemna gibba* L. – вод., Очх., оп., 1992 г.
24. *Orchis pallens* L. – ал., Сах., оп., VI.1992 г.; л. Чирухи, оп. VII. 1992 г.
25. *Salix triandra* L. – гр., А-Ц., р., 1985–1990 гг.; Устье Натанеби, оп. VI. 1992 г.
26. *Beta perennis* (L.) Freyn – жд., Мах., БС., ун., 1991 г.
27. *Polygonum polycnemoides* Jaud. and Spach – гр., Эрге, дол. Чороха, ун.
28. *P. tomentosum* L. – гр., долина Чорохи, Хелвачаури, р., 1990–1992 гг.
29. *Minuartia micrantha* Schischk. – кс.-сдл., Замлети, р., 10.VI.1992 г.
30. *Ranunculus crassifolius* (Rupr.) Grossh. – ал., Арс., р., лето 1992 г.
31. *Papaver persicum* L. – ак., Шеркули, оп., 12.VII.1992 г.
32. *Fumaria schleicheri* Soy. – Willem. – ак., с. Чирухи, оп., 9.VII.1992 г.
33. *Corydalis alexeenkoana* N. Busch – ал., вгл., Сах., с., 12.VI.1992 г.
34. *Fibigia clipeolata* (L.) Medik. – кс., Гог., ун., 8.V.1991 г.
35. *Draba bruniifolia* Stev. – ак., Канлыдаг, с., 14.VII.1992 г.
36. *Sedum acre* L. – жд., Чаква, оп., 1991–1992 гг.
37. *Chamaecytisus caucasicus* (Grossh.) Holub – сдл., Шуахеви, р., 1991 г.
38. *Astragalus hyalolepis* Bunge – ак., Шеркули, оп., 12.VII.1992 г.
39. *A. fumosus* Boiss.? – ад.-ак., Шеркули, р., 12.VII.1992 г.
40. *Medicago agrestis* Tenore – кс.-луговины, Замлети, р., 1992 г.

41. *Vicia alpestris* Stev. – ак., г. Бююг-даг., р., 2.VIII.1992 г.
42. *V. dadianorum* Somm. et Levier – сул., Бююг-даг., оп., 2.VIII.1992 г.
43. *Viola odorata* L. – опушки, кустарники, Гор., Мер., с., 1992 г.
44. *Callitriche autumnalis* L. – вод., Очх., Коб., р., 1991–1992 гг.
45. *Epilobium minutiflorum* Hausskn. – луг у канавки, Дандало, оп., 1992 г.
46. *E. consimile* Hausskn. – луг в долине, Хих., ун., 3.VIII.1992 г.
47. *Chaerophyllum Kotschyi* Boiss. – ак., Шеркули, Канлы, р., июль 1992 г.
48. *Oenanthe abchasica* Schischk. – сырой луг, Пич., оп., лето 1991 г.
49. *Conium maculatum* L. – жд., БС., Чаква, с., 1990–1992 г.
50. *Rhododendron sochadzeae* Char. and Davl. – вгл., Сах., л. Чирухи, оп., 1992 г.
51. *Cuscuta monogyna* Vahl – лужайки, руд., ЗМ., с., лето 1992 г.
52. *Lappula heterocantha* (Ledeb.) Gurke – кс., Шуахевский р., с., 1990–1992 г.
53. *Acinos arvensis* (Lam.) Dandy – гр., Шуахеви, оп., 8.VII.1992 г.
54. *Plantago atrata* Hoppe – ак., Шеркули, оп., 12.VII.1992 г.
55. *Veronica armena* Boiss. – ак.-ал., Шеркули, р., 12.VII.1992 г.
56. *V. biloba* L. – глинистые откосы, Сары-чаир, оп., 30.VII.1992 г.
57. *V. scutellata* L. – аб., л. и з. Чирухи, р., июль 1992 г.
58. *Limosella aquatica* L. – сырая лужайка, з. Чирухи, оп., 1991–1992 г.
59. *Scrophularia sprehgeliana* Somm. and Levier – в садах, Гонио, р., 1991 г.
60. *Orobanche anatolica* Boiss. et Beut. – вгл., л. Чирухи, ун., 1992 г.
61. *Scabiosa imeretica* (Somm. et Levier) Sulak. – сул., Бююг-даг., оп., 1992 г.
62. *Asyneuma amplexicaule* (Willd.) Hand. – Mazz. – сул., з. Чирухи, с., 1991 г.
63. *Campanula stevenii* Bieb. – ал., Арс., ч., 1992 г.
64. *C. aucherii* A.DC. – ал., Арс. и А-И., ч., 1990–1992 гг.
65. *C. tridentata* Schred. – ал.-ак., Бююг-даг., Канлы-даг., с., VII.1992 г.
66. *Achillaea cuneatiloba* Boiss. – кс., Шуахеви, оп., 1991 г.
67. *Bidens frondosa* L. – руд., БС., Мах., ЗМ., м. 1988–1992 гг.
68. *Mulgedium tataricum* L. – руд.-лит., Бобокваты., оп., 1991–1992 гг.
69. *Chondrilla acantholepis* Boiss. – кс., Дандало, р., 7.VII.1992 г.

V. Виды, бывшие для Аджарии сомнительными

1. *Hydrocharis morsus-ranae* L. – вод., БЮ., р., 1991–1992 гг.
2. *Phleum montanum* C. Koch. – кс., А-Ц., ч., 1990–1992 гг.
3. *P. paniculatum* Huds. – кс., Шуахеви, Замлети, Хих., р., 1992 г.
4. *Calamagrostis balansae* Boiss. – ал.-ак., Бююг-даг., оп., 2.VIII.1992 г.
5. *Piptantherum virescens* (Trin.) Boiss. – ак., Гог., ун., 8.V.1991 г.
6. *Ceraticloa unioides* (Willd.) Beauv. – жд., Мах., р., 1991 г.
7. *Poa remota* L. – взг., Джаниврп, р., 14.VII.1992 г.
8. *P. angustifolia* L. – жд., Мах., р., 1992 г.
9. *Cyperus fuscus* L. – руд.-вод., Мах., 2.IX.1992 г.
10. *Carex muricata* L. – сдл., Шуахеви-Замлети, р., 1991 г.
11. *C. colchica* J. Gay – лит., Пич., устье Натанеби, с., 1992 г.
12. *C. panicea* L. – аб., л. Чирухи, оп., 15.VII.1992 г.
13. *C. huetiana* Boiss – ал., Сах., р., 12.VI.1992 г.
14. *C. rostrata* Stokes – аб., л. Чирухи, 15.VII.1992 г.
15. *Muscari sosnovskyi* Schchijan – ал.-ак., Сах., с., 12–15.VI.1992 г.
16. *Scilla rosenii* C. Koch – ал. нивальные, Шеркули, Сары-чай, июль 1992 г.
17. *Silene thirkeana* C. Koch. – жд., Коб., ун., VI. 1992 г.
18. *Gypsophila elegans* Bieb. – ак., Сары-чаир, с., VII–VIII.1992 г.
19. *Alyssum calycinum* L. – кс., Диокниси, Шубани, р., 1991 г.
20. *Erysimum ibericum* (Adams) DC. – ал., Бююг-даг, ун., 2.VIII.1992 г.
21. *Alchemilla subsplendens* Bus. – лужайки, опушки, Гор., Мер., с., 1992 г.

22. *Spartium junceum* L. – вероятно, остатки посадок, Эрге, оп., 1991 г.
23. *Medicago hemicycla* Grossh. – кс., Пап., оп., 8.VII.1992 г.
24. *M. litoralis* Rohde – лит., Коб., р., июнь 1992 г.
25. *Hedysarum armenum* Boiss. – ал.-декиани, г. Канлы, оп., 14.VII.1992 г.
26. *Lathyrus miniatus* Bieb. ex Stev. – лесная лужайка, Цалати, оп., 1992 г.
27. *Viola kitaibeliana* Schult. – кс., Хич. – Замлети, с., 1990–1992 гг.
28. *V. rupestris* L. – сдл., Эрге 3.IV.1991 г.; Цоблана, оп., 18.IV.1991 г.
29. *Polygala amoenissima* S. Tamamsch. – опушки, Целати, оп., 15.VIII.1991 г.
30. *Linum tenuifolium* L. – сухие луга, БВ., р., 1991 г.
31. *Epilobium ponticum* Hausskn. – лужайки, Гог., оп., 1991 г.
32. *Vinca herbacea* Waldst. and Kit. – жд., Чаква, оп., 1991–1992 гг.
33. *Centaureum pulchellum* (Sw.) Druce – лужайки, Шуахеви-Замлети, 1991 г.
34. *Gentiana humilis* Stev. – ал., Арс., р., июль–август 1992 гг.
35. *Fraxinus oxycarpa* Willd. – сдл., Шуахеви-Замлети, р., 1990–1992 г.
36. *Cuscuta epithymum* (L.) L. – кс., на иссопе, Замлети, р., 1991–1992 г.
37. *Aegonychion purpureo-coeruleum* (L.) Holub – сдл., Замлети, ун., VII.1991 г.
38. *Satureja pachyphylla* C. Koch – лит., Чаква, ун., 1992 г., август.
39. *Prunella laciniata* L. – кс., Замлети, Гог., с., 1991–1992 г.
40. *Lamium armenum* Boiss. – ак., л. Чирухи-Калота, оп., 16.VIII.1991 г.
41. *Stachys atherocalyx* C. Koch – кс., Мачахела, р., 1991–1992 гг.
42. *Euphrasia hirtella* Jord. ex Reut. – ал., Сары-чай, с., 1992 г.
43. *Rhinanthus minor* L. – сл., Сары-чай, Бююг-даг, ч., август 1992 г.
44. *Pedicularis armena* Boiss. and Huet. – ак-ал., Канлы-даг, р., 14.VII.1992 г.
45. *Galium aureum* Vis. – жд., БЦ., р., 1991 г.
46. *Centaurea simplicicaulis* Boiss. and Huet – сосняк, Замлети-Октомбери, р., IV–VII. 1989–1991 г.
47. *Cnicus benedictus* L. – гр., Хелвачаури, ун., 1991 г.

VI. Редкие виды I категории

1. *Asphodeline lutea* (L.) Reichb. – кс., Замлети, Гог., 1989–1992 г.
2. *Pleioblastum humilis* (Mitf.) Nakai – одичавшее, Очх., м., 1992 г.
3. *Trisetum rigidum* (Vieb.) Roem. and Schult. – акс., л. Чирухи, оп., 1992 г.
4. *Polypogon monspeliensis* (L.) Desf. – руд., БС., Мах., ЗМ., Чаква, с., 1992 г.
5. *Alopecurus armenus* (Koch) Crossh. – ал.-аб., л. Чирухи, оп., 9.VII.1992 г.
6. *Carex mingrellica* Kük. – ал., вгр., Гор., с., 12–15.VI.1992 г.
7. *C. echinata* Murr. – ал.-аб., л. Чирухи, оп., 9.VII.1992 г.
8. *Fritillaria dzhabavae* Khokhr. – ал.-нивальный, Сах., с., 12.VI.1992 г.
9. *Gagea glacialis* C. Koch – ал.-нивальная, Шеркули, оп., 10.VII.1992 г.
10. *Steveniella satyroides* (Stev.) Schult. – сдл., Замлети, оп., 18.IV.1991 г.
11. *Cannabis sativa* L. – руд., жд., Мах., ун., 1992 г.
12. *Ranunculus ophyoglossifolius* L. – бол., луг., БЮ., ун., 1992 г.
13. *Barbarea integrifolia* DC. – ав., л. и з. Чирухи, р., 1991–1992 г.
14. *Deutia scabra* Thunb. – руд., лит., Мах., ун., 1992 г.
15. *Trifolium rytidosmium* Boiss. and Hohen. – аб.-ал., Бююг-даг., оп., 1992 г.
16. *Astragalus fragrans* Willd. – ал.-ак., Сах., с., 12–15.VI.1992 г.
17. *Viola tricolor* L. – ал., луга; Пап., Сары-чай., ун., оп., 1992 г.
18. *Euphorbia helioscopia* L. – руд., БЮ., оп., 1992 г.
19. *Hydrocotyle sibthorpioides* Lam. – сырой луг, Пич., массово, 1991–1992 г.
20. *Scandix iberica* Bieb. – жд., БЦ., большая оп., 1992 г.
21. *Heracleum horodanum* (Hoffm.) DC. – ак., Шеркули, Канлы, р., 1992 г.
22. *Pyrola chlorantha* Sw. – сдл., Замлети, р., 1991 г.

23. *Vaccinium uliginosum* L. – декиани, Сах., Арс., м., 1992 г.
24. *Myosotis supralpina* Khokhr. – ал.-ак., Канлы, Бююг-даг., с., 1992 г.
25. *M. radix-palaris* Khokhr. – кс., Мачахела, ч., 1991–1992 гг.
26. *M. micrantha* Pall. ex Lehm. – кс., Замлети, оп., 1991 г.
27. *Thymus caucasicus* Willd. – ал.-ак., Шеркули, с., 1992 г.
28. *Buddleja davidii* Franch. – руд., БС., оп., 1992 г.
29. *Digitalis purpurea* L. – в кустарнике, ЗМ., оп., 1992 г.
30. *Valeriana eriophylla* (Ledeb.) Utkin – сул., Бююг-даг., оп., 1992 г.
31. *Leontodon caucasicus* (Bied.) Fisch. – ал., Бююг-даг, р., 2.VIII.1992 г.

VII. Прочие редкие виды

1. *Notholaena maranthae* R. Br. – кс.-сдл., Замлети, Гог., 1990–1992 гг.
2. *Lycopodium inundatum* L. – бол. сфагновое, Пич., большая оп., 1992 г.
3. *Selaginella helvetica* (L.) Link – край леса, Кобалта, оп., 1991 г.
4. *Polypogon semiverticillatum* (Forsk.) Нyl. – руд., БС-Чаква, ч., 1990–1992 г.
5. *Melica uniflora* Retz. – лес, Пап., Хих., оп., 1991–1992 гг.
6. *Eremopoa persica* (Trin.) Roshev. – на дорожках, з. Чирухи, оп., 1991 г.
7. *Bellardiochloa polychroa* (Trautv.) Roshev. – ак, Шеркули, А-И, оп.
8. *Aegilops cylindrica* Host. – кс.-луга, Замлети, р., 1992 г.
9. *Potamogeton crispus* L. – вод., Пич., с., 1990–1991 г.
10. *Carex latifrons* V. Krecz. – лес., Махунцети Кедского р., оп., 1990 г.
11. *Allium adzharicum* M. Pop. – сл., г. Бююг-даг., оп., 2.VIII.1992 г.
12. *Galanthus caucasicus* (Baker) Grossh. – кс., Гог., оп., 1991 г.
13. *Thesium ramosum* Hayne – луговой скл., Мач., оп., май 1992 г.
14. *Silene iberica* Bieb. – кс., Замлети, Гог., р., 1990–1992 г.
15. *Anemone caucasica* Willd. – вгл., Сах., л. Чирухи, оп., 1992 г.
16. *Pulsatilla albana* (Stev.) Berht. et Presl – ак., Сах., Шеркули, р., 1992 г.
17. *Buschia lateriflora* (DC.) Ovcz. – ав.-ал., л. Чирухи, массовая оп., 1992 г.
18. *Thlaspi arvense* L. – руд., Гог., Пап., р., 1992 г.
19. *Turritis glabra* L. – заросли куст., Пап., р., 8.VII.1992 г.
20. *Draba polytricha* Ledeb. – ак., Сах., Канлы-даг., Бююг-даг, ч., 1992 г.
21. *Potentilla canescens* Bess. – кс., А-Ц., Гог., с., 1988–1992 гг.
22. *P. lazica* Boiss. and Bal. – ал., Джаниври, р., 14.VII.1992 г.
23. *Medicago dzhavachetica* Bordz. – ак., Сах., Шеркули, р., 1992 г.
24. *Trifolium tumens* Stev. – кс.-луг., Хуло, Замлети, р., 1992 г.
25. *Trifolium striatum* L. – кс., Замлети, Мач., р., V, VI.1992 г.
26. *Lathyrus nissolia* L. – кс.-луг., Шуахеви-Хуло, Гог., р., 1990–1992 гг.
27. *Astragalus sommieri* Freyn – кс., Замлети-Аламе, оп., VI.1992 г.
28. *A. frickii* Bunge – полянки, Дар., оп., 1991 г.
29. *Drosera rotundifolia* L. – бол. сфагновое, Пич., ч., 1990–1992 гг.
30. *Polygala supina* Schreb. – ал., л. Чирухи, р., 10.VII.1992 г.
31. *Paliurus spina-christi* Mill. – лит., Чаква, ун., 25.VIII.1992 г.
32. *Ammania arenaria* H.B.K. – руд.-вод., БС., Мах., ЗМ., р., 1991–1992 гг.
33. *Eringium caucasicum* Trautv. – кс.-руд., Эрге, Хич., Шуахеви, р., 1991 г.
34. *Caucalis lappula* (Web.) Grande – кс.-руд., ЗМ., Замлети, Хих., р., 1991 г.
35. *Berula erecta* (Huds.) Coville – вод., БЮ., оп., 1991–1992 г.
36. *Pimpinella tripartita* Kalen. – заросли куст., Кобалта, оп., 1991–1992 гг.
37. *Laser trilobum* L. – сдл., Шуахеви-Хич., р., 1990–1991 гг.
38. *Rhodococcum vitis-idaea* (L.) Avt. – декиани, Арс., р., 1992 г.
39. *Primula algida* Adams – ал., г. Канлы-даг, с., 12.VII.1992 г.

40. *Androsace albana* Stev. – ал., Арс., VII–VIII. 1992 г., с.
41. *Solanum woronovii* Pojark. – кс., Калота-Хих., р., 1991 г.
42. *Scutellaria galericulata* L. – бол.-лес., Очх., оп., 1992 г.
43. *Leonurus quinquelobatus* Gilib. – руд., жд., Хуло, Коб., оп., 1990–1992 гг.
44. *Ballota nigra* L. – руд., Шуахеви, оп., 1991 г.
45. *Veronica denudata* Ald. – ал., Шеркули, р. 12. VII. 1992 г.
46. *Linaria vulgaris* Mill. – жд., Мах., оп., 1992 г.
47. *Pedicularis wilhelmsiana* Fisch. ex Bieb. – ал., Арс., с., 1992 г.
48. *Orobanche hederæ* Duby – сдл., Шуахеви, оп., 8. VII. 1992 г.
49. *O. pulchella* (C.A. Mey) Novopokr. – кс., Мах., оп., V. 1992 г.
50. *Utricularia minor* L. – ав., л. Чирухи, с., VII. 1992 г.
51. *Asperula pontica* Boiss. – ак., л. Чирухи, А-И., оп., 1990–1992 г.
52. *Aster alpinus* L. – ал., Арс., р., 1992 г.
53. *Filago arvensis* L. – руд., Дандало, оп., 1992 г.
54. *Silybum marianum* (L.) Gaerth. – руд., жд.; Замлети, Коб., ун., 1990–1992 гг.
55. *Onopordon acanthium* L. – руд., Шуахеви, оп., 1991 г.
56. *Tragopogon reticulatus* Boiss. and Huet – руд., Шуахеви, оп., 1991 г.
57. *Hieracium asterodes* Woron. et Zahn – ал., Арс., с., VII–VIII. 1992 г.
58. *Cephalanthera longifolia* (L.) Fritsch – сдл., Шуахеви, р., 1991 г.
60. *Trifolium tumens* Stev. – луга, Хих., с., 28. VII–3. VIII. 1992 г.
61. *Asparagus littoralis* Stev. – лит., устье Натанеби, оп., VI. 1992 г.
62. *A. officinalis* L. – лит., Мах., ун., VIII–IX. 1991 г.

VIII. Виды, исключаемые из флоры Аджарии

1. *Cyrtomium falcatum* Sm. – *C. fortunei* Presl.
2. *Euphorbia scripta* Somm. and Levier – *E. djimilensis* Boiss.

IX. Новые номенклатурные комбинации

1. *Poa adjarica* (Somm. et Levier) Khokhr. comb. et status nova – *Poa nemoralis* L. var. *adjarica* Somm. et Levier, 1900, Acta Horti Petropolit. XVI: 435.
2. *Lerchenfeldia montana* (L.) Khokhr.-Aira *montana* L., 1753, Sp. Pl.: 65.

X. Дополнение

1. *Frangula alnus* Mill. ssp. *sphagnicola* A. Khokhr. ssp. nova: frutex nanus, humilis ad 1–1,5 m alt., vulgo ad 0,5 m alt., folia minuta, 2–5 cm lg., 1–2 cm lt., oblongo-lanceolata, apice attenuata; ramuli pubescenti.
Typus: Adjaria, distr. Kobuletsensis, vic. opp. Piczvanari, palus sphagnosa, 24. VI. 1991, A.P. Khokhrjakov, M.T. Mazurenko, МНА.
2. *Argyrobolus biebersteinii* P.W. Ball ssp. *maritimum* A. Khokhr. ssp. nova: ab *A. biebersteinii* ssp. *biebersteinii* pubescentis inflorescentiarum adpressa, non patentia differt.
Typus: Adjaria, distr. Kobuletsensis, inter Kobuleti et Piczvanari, litoris maris Nigra, 20. VII. 1992. A.P. Khokhrjakov. МНА.
В заключение автор благодарит Ю.Е. Алексеева (МГУ, осоковые), В.О. Дорофеева (БИН, крестоцветные), М.Г. Пименова (МГУ, зонтичные), Ю.Р. Роскова (БИН, кле-ра), А.К. Скворцова (ГБС, ивы, кипрейные), Н.Н. Цвелева (БИН, злаки), оказавших ему содействие в определении растений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Хохраков А.П. Изменения и дополнения к флоре Аджарии // Бюл. Гл. ботан. сада. 1992. Вып. 163. С. 49–57.

2. Дмитриева А.А. Определитель растений Аджарии. Тбилиси: Мецниереба, 1990. 328 с.
3. Дмитриева А.А. Определитель растений Аджарии. Тбилиси: Изд-во АН ГССР, 1959. 446 с.
4. Гроссгейм А.А. Определитель растений Кавказа. М.: Сръ. наука, 1949. 446 с.
5. Гроссгейм А.А. Флора Кавказа. Л.: Изд-во АН СССР; Наука, 1939—1967. Т. 1—7.
6. Колаковский А.А. Растительный мир Колхиды. М.: МОИП, 1960. 445 с.
7. Цвелев Н.Н. Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. 790 с.
8. Хохряков А.П. Новые виды растений с Кавказа // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1992. Т. 97, вып. 6. С. 97—99.
9. Егорова Т.В. Обзор подсемейства Rhynchospergoideae и Cyperoideae флоры Кавказа // Новости систематики высших растений. 1991. Т. 28. С. 5—21.
Хохряков А.Н. Три новых таксона с Армянского хребта // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1993. Т. 98, вып. 5, 6.
11. Аскеров А.М. Папоротники Аджарии // Биозкология и систематика растений интродуцированной и местной флоры прибрежной Аджарии. Тбилиси: Мецниереба, 1983. С. 72—104.
12. Гельтман Д.В. О двух новых для СССР видах рода *Euphorbia* // Ботан. журн. 1991. Т. 76, № 6. С. 896—890.
13. Хохряков А.П., Мазуренко М.Т. Сравнительный анализ заносной одичавшей флоры Колхиды // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1972. Т. 77, вып. 1. С. 128—138.
14. Росков Ю.Р. *Chrysosplenium dubia* на Кавказе // Ботан. журн. 1991. Т. 76, № 7. С. 987—988.
15. Алексеев Е.Б. Род *Festuca* L. на Кавказе. М.: Изд-во МГУ, 1980. 125 с.

Ботанический сад МГУ им. М.В. Ломоносова, Москва

Summary

**Khokhrjakov A.P. The new modifications and additions
to the flora of Adjara**

On the basis of the latest collections of 1992 and the previous publication, the new species from Adjara collected by the author in 1991 are reconsidered and classified as new records for the Caucasus, Georgia and Adjara. Some of the species are described as new.

УДК 581.9:582.572.2(477.91)

© В.Г. Шатко, И.Р. Волковская, Л.П. Миронова, 1994

О НАХОДКЕ *NECTAROSCORDUM MELIOPHILUM* JUZ. НА КАРАДАГЕ

В.Г. Шатко, И.Р. Волковская, Л.П. Миронова

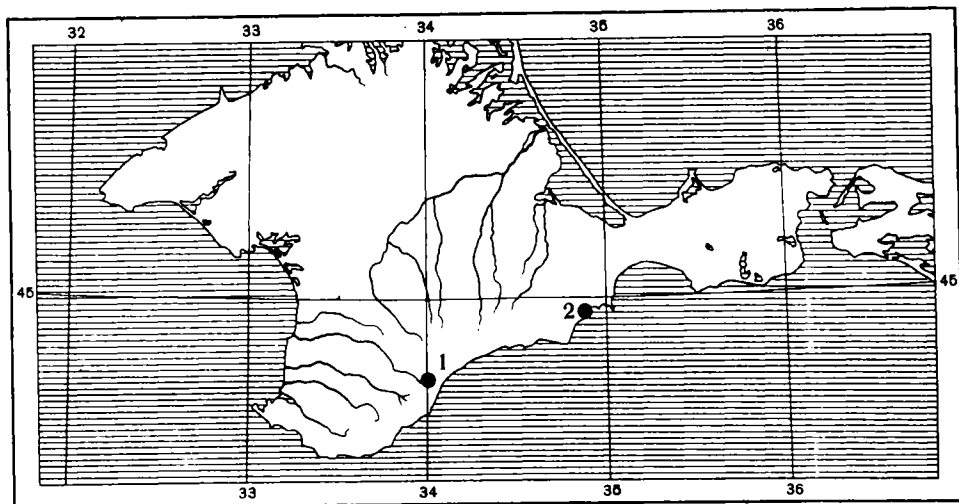
В мае 1992 г. на Карадаге нами обнаружена популяция *Nectaroscordum meliophilum* Juz. [Syn. *N. dioscoridis* (Sibth. et Smith) Stank. f. *meliophilum* (Cuz.) Zahar.] из семейства Alliaceae (рисунк).

Это редкое, эндемичное крымское растение [1—6], занесенное в "Красную книгу СССР" [3], было известно до сих пор лишь из единственного местонахождения на полуострове — горы Черной и ее отрогов [2, 5].

Вместе с тем в литературе [2] имелись указания на нахождение *Nectaroscordum* на Карадаге, не подтвержденные, однако, гербарными сборами. Н.К. Шведчикова, долгое время изучающая флору Восточного Крыма, также отмечала единичные экземпляры нектароскордума на Карадаге (устное сообщение).

Всё вышеизложенное и побудило нас предпринять целенаправленные поиски *Nectaroscordum* в пределах Карадагского государственного заповедника, которые увенчались успехом.

Популяция нектароскордума ясенелибового была обнаружена на северном кру-



Распространение *Nectaroscordum meliophilum* Крыму
1 — гора Черная, 2 — Карадаг

том (около 40°) каменистом склоне горы Святой, на высоте 500–550 м над ур. моря. Местообитание приурочено к ясеновому лесу из *Fraxinus excelsior*, сомкнутостью 0,9, к которому изредка примешиваются *Quercus petraea*, *Acer stevenii*, *Sorbus torminalis*. В подлеске (который почти не выражен) встречаются *Euonymus verrucosa*, *E. latifolia*, *Prunus spinosa*, *Rosa corymbifera*, *R. jundzii*.

Травяной ярус как таковой отсутствует, произрастают лишь единичные растения, главным образом на менее затененных участках леса: *Symphytum tauricum*, *Paeonia daurica*, *Scilla bifolia*, *Alliaria petiolata*, *Galanthus plicatus*.

В популяции нектароскордума мы насчитали свыше 300 генеративных экземпляров растений, причем на 1 м² приходится 16 генеративных и 57 вегетативных (включая имматурные и взрослые вегетативные особи) экземпляров. Популяция полночленная, растения нормальной жизненности (достигают 1,5 м высоты).

Находка *Nectaroscordum meliophilum* на Карадаге представляет большой интерес, так как расширяет представление о географии распространения этого редкого растения в Крыму. Факт же нахождения популяции нектароскордума на территории заповедника позволяет надеяться на ее сохранение в данном местонахождении и делает возможным проведение детальных исследований растения в природных условиях. Это позволит уточнить численность популяции, изучить ее возрастную структуру, проследить за ее дальнейшим состоянием.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Определитель высших растений Крыма. Л.: Наука, 1972. 550 с.
2. Методические указания по изучению редких и исчезающих растений флоры Крыма / Соот. В.Н. Голубев, В.М. Косых. Ялта: ГНБС, 1980. 30 с.
3. Красная книга СССР. М.: Лесн. пром-сть, 1984, 448 с.
4. Косых В.М., Голубев В.Н. Современное состояние редких и эндемичных растений Горного Крыма. Ялта: ГНБС, 1983. 119 с. Деп. в ВИНТИ. 03.06.83, № 3360-83.
5. Голубев В.Н. Биологическая флора Крыма. Ялта: ГНБС, 1984. 217 с. Деп. в ВИНТИ 07.08.84, № 5770-84.
6. Крюкова И.В., Лукс Ю.А., Привалова Л.А. Заповедные растения Крыма. Симферополь: Таврия, 1980. 96 с.

Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, Москва
Карадагский государственный заповедник, Республика Крым, пос. Курортное

Summary

Shatko V.G., Volkovskaya I.R., Mironova L.P.
Nectaroscordum meliophilum – a new record
for the Karadag State Reserve

Nectaroscordum meliophilum – a rare species endemic to the Crimean Peninsula is reported from the Karadag State Reserve. The paper describes the habitat of the species and the current state of the population.

УДК 581.9(471.23–2)

© М.Е.Игнатьева, 1994

ФЛОРА ОЗЕЛЕНЕННЫХ ТЕРРИТОРИЙ САНКТ-ПЕТЕРБУРГА

М.Е. Игнатьева

До настоящего времени городская флора Санкт-Петербурга – второго города по величине в России, изучалась эпизодично. Особого внимания заслуживает работа В. Некрасовой "Флора города Санкт-Петербурга и его ближайших окрестностей в XVIII веке" [1]. В ней обобщаются разрозненные упоминания о флоре и растительности Петербурга XVIII – начала XIX века. Из современных исследователей необходимо назвать Ю. Гусева, который занимался рудеральной растительностью Ленинградской области [2].

Исследование всей флоры Санкт-Петербурга, имеющего площадь 600 км², – достаточно сложная задача. В городе расположены большой морской и речной порты, имеется разветвленная сеть железных и автомобильных дорог. А это, как известно, очень крупные источники заносных растений. Остается выразить надежду, что флора железных дорог Санкт-Петербурга, как и флора морского порта, в скором времени станут предметом отдельных серьезных научных исследований.

Особый интерес в городах представляют растительные сообщества – урбанофитоценозы, созданные человеком для выполнения определенных декоративных, рекреационных и эстетических функций [3].

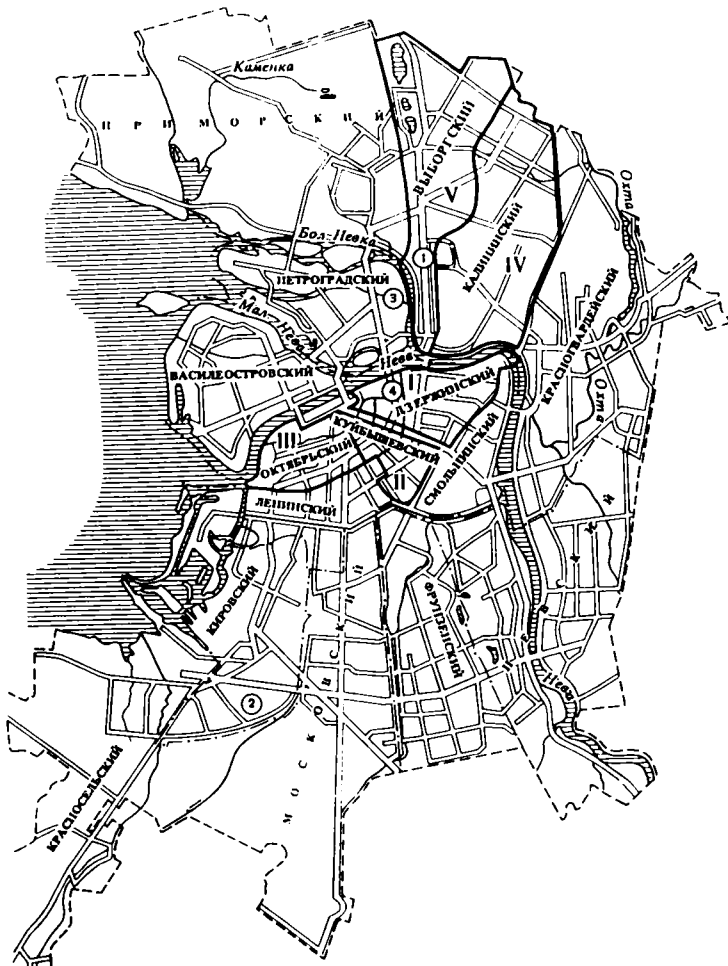
В 1988–1992 гг. в трех центральных (построенных в XVIII–XIX вв.) и двух новых районах Санкт-Петербурга (рисунок) была исследована флора всех основных типов урбанофитоценозов и их комплексов: газонов, живых изгородей, цветников, древесно-кустарниковых групп, палисадников (участков около жилых домов), декоративных насаждений специального назначения (на территории фабрик, заводов, институтов и т.д.). Особое внимание было обращено на флору садов, скверов, бульваров, парков и лесопарков. Особенно тщательно изучены Летний сад, Михайловский, Юсуповский, Таврический сады, парки Лесотехнической академии и Ботанического института, парк "Александрино", Пискаревский, Сосновский лесопарки. На этих объектах проводится ежегодный флористический мониторинг, отмечаются редкие для города дикорастущие травянистые растения.

При исследовании флоры озелененных территорий учитывали виды, произрастающие в таких типично городских местообитаниях, как расщелины стен домов, крыши, трещины дорожных покрытий и гранитных набережных, развалины домов, строительные площадки, пустыри, образовавшиеся после проведения ремонта различных коммуникаций.

В общий список флоры включали только высшие сосудистые растения.

1. Дикорастущие аборигенные.

2. Дичающие интродуценты ("беглецы из культуры").



Исследованные районы и парки Санкт-Петербурга

Старые районы: I — Дзержинский, II — Куйбышевский, III — Октябрьский. Новые районы: IV — Калининский, V — Выборгский. Парки: 1 — Лесотехнической академии, 2 — Александрино, 3 — Ботанического института им. В.Л. Комарова, 4 — Летний сад

3. Непреднамеренно занесенные растения. Дичающие интродуценты и непреднамеренно занесенные растения в совокупности образуют адвентивную флору.

4. Недичающие интродуценты (древесные и травянистые), существующие в городских насаждениях только благодаря человеку.

Всего на территории пяти районов города зафиксировано 645 видов. К дикорастущим аборигенным растениям относится 447 видов. Дичающих интродуцентов — 55 видов. Непреднамеренно занесенных адвентивных растений — 21. Недичающих интродуцентов — 122 вида (74 — древесных, 48 — травянистых). Для более правильного понимания закономерностей формирования городской флоры все виды флористического анализа удобнее всего проводить по следующей схеме: наряду с рассмотрением флоры города в целом (общей городской флоры, полной флоры) параллельно необходимо анализировать группу дикорастущих растений и группу недичающих интродуцентов. В группу дикорастущих растений включены как постоянные полноправные

виды местной флоры, так и адвентивные растения ("беглецы из культуры" и непреднамеренно занесенные растения).

Анализ систематической структуры группы дикорастущих растений показал, что ведущие 10 семейств распространяются в следующем порядке: Asteraceae (52 вида), Poaceae (44), Brassicaceae (30), Rosaceae (23), Cyperaceae (22), Fabaceae (18), Scrophulariaceae (17), Ranunculaceae (15), Caryophyllaceae (14), Apiceae (14). Таким образом, расположение ведущих семейств в группе дикорастущих растений отличается от порядка распределения семейств в естественных областях Бореальной флористической области, где территориально располагается Петербург. Так, в дикорастущей флоре Санкт-Петербурга третье место занимает сем. Brassicaceae, а не Cyperaceae, что вполне объяснимо. Как известно, представители Brassicaceae имеют "синантропный характер" и активно осваивают нарушенные и сорно-рудеральные местообитания.

Среди недичающих интродуцентов первое место занимает сем. Rosaceae (30 видов). Именно древесные и травянистые представители этого семейства чаще всего используются в городском озеленении: для создания живых изгородей, групповых и солитерных посадок. Второе и третье места в этой группе занимают лилейные (Liliaceae) и ивовые (Salicaceae).

В общей городской флоре сем. розоцветных перемещается на второе место, отесняя злаки на третью позицию, причем два крупнейших семейства – сложноцветные и розоцветные по числу видов оказываются очень близкими друг другу. Такая же закономерность в распределении таксонов в пределах общей городской флоры была отмечена в г. Пушкино Московской области [4].

По степени натурализации все адвентивные растения были подразделены согласно классификации А.В. Чичева [5] на:

1. Эфемерофиты – это растения, встречающиеся в местах заноса один–два года, не размножающиеся и затем исчезающие. Эта группа растений представлена 25 видами. Большинство из них (15) – интродуценты (*Calendula officinalis* L., *Solanum tuberosum* L., *Helianthus annuus* L. и т.д.).

2. Группа колонофитов (растений, натурализовавшихся, но ограниченных в своем распространении местами заноса) состоит из 31 вида. 23 из них – это ускользнувшие из культуры интродуценты (*Impatiens glandulifera* Røgl., *Veronica filiformis* Smith, *Cicuta macrophylla* (Willd.) Wallr. и т.д.). Последний вид стал в парке Ботанического института трудноискоренимым сорняком.

3. К группе эпэкофитов относятся натурализовавшиеся заносные растения, распространяющиеся в каком-нибудь одном типе местообитания, либо по разнообразным городским местообитаниям. К эпэкофитам мы отнесли 21 вид, из них 14 – интродуценты (*Hesperis matronalis* L., *Acer negundo* L., *Heracleum sosnowskyi* Manden., *Reynoutria sachalinensis* (Fr. Schmidt) Nakai и т.д.).

К группе агриофитов (заносных растений или ускользнувших из культуры интродуцентов, которые помимо первоначальных вторичных местообитаний осваивают и естественные фитоценозы, натурализуются в них и становятся почти неотличимыми от аборигенных растений [6]), можно отнести *Elodea canadensis* Michx., *Amelanchier spicata* (Lam) C. Koch. Их можно увидеть повсюду в естественных местообитаниях.

Наибольшее количество "беглецов из культуры" найдено на территории парка Ботанического института – 15 видов.

Число видов и видовое разнообразие в исследуемых садах, парках и лесопарках Санкт-Петербурга во многом зависят от размера, планировочной структуры, исторических особенностей и современного характера использования. Так, в Летнем саду (площадь 11,2 га) – старейшем на территории города (заложен в 1704 г.) обнаружено 127 видов (90 – травянистых видов, 15 – деревьев, 22 – кустарников). В парке Александрино (112 га), имеющем характер лесопарка, зафиксирован 241 вид (36 – древесные, 205 – травянистые).

В качестве примера приведем результаты флористических исследований одного из крупнейших парков Выборгского района Санкт-Петербурга – парка Лесотехнической академии (60 га). Здесь произрастает 227 видов травянистых растений. Наиболее богатым в видовом отношении является сем. злаков (30 видов). Далее следует сем. сложноцветных (27) и сем. креатоцветных (15). Доминирование сем. злаков отмечено нами также в Охтинском лесхозе, находящемся в настоящее время в черте города. Это связано прежде всего с высокой рекреационной нагрузкой на парковые экосистемы.

Эколого-фитоценотический анализ травянистой флоры парка показал концентрацию больше половины всего видового состава (около 60%) в группах, генетически связанных с естественными сообществами (в лесной, лесо-луговой, лугово-болотной, прибрежно-водной). Это объясняется существованием на территории парка значительных по площади рефугиумов-дендросадов, где нашли убежище многие типично лесные аборигенные растения: кислица обыкновенная, майник двулистный, седмичник европейский и др. Остальные виды вошли в сорно-рудеральную, сорно-лесную, сорно-луговую группы.

В парке отмечено также достаточно много "беглецов из культуры" – 14 видов, что связано с нахождением на парковой территории цветочных плантаций и коллекции декоративных травянистых растений.

Как и во всех петербургских парках в исследуемых насаждениях многочисленной оказалась группа прибрежно-водных, водных и болотных видов. Эти растения являются индикаторами неблагоприятной гидрологической ситуации: нарушения системы осушения парка и процесса заболачивания на отдельных участках.

В парке Ботанического института отмечено 242 вида дикорастущих травянистых растений, из них 28 видов – адвентивные растения.

Из недичающих древесных интродуцентов в Петербурге наиболее часто встречаются: *Cotoneaster lucidus* Schlecht, *Cornus alba* L., *Syringa vulgaris* L., *Syringa josicaea* Jacq. fil., *Symphoricarpos albus* (L.) Blake, *Spiraea chamaedryfolia* L.

Из недичающих травянистых интродуцентов очень популярны и чаще всего встречаются в цветниках: *Begonia* × *semperflorens cultorum hort.*, *Petunia* × *hybrida* Vilm., *Viola* × *wittrockiana* Gams., *Astilbe* × *arendsii* Arends., *Paeonia chinesis hort.*

Флористические и геоботанические исследования городских садов, парков, газонов, лесопарков садов, парков, газонов, лесопарков – один из важных этапов создания экологически обоснованной системы озеленения Санкт-Петербурга. На их основе можно предложить реальный способ улучшения травяного покрова в старых парках, формирования устойчивых вытаптываемых газонов и т.д.

Очень важным природоохранным мероприятием в условиях города становится картирование редких, охраняемых и ценных декоративных дикорастущих видов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Некрасова В.Л. Флора горядя Санкт-Петербурга и его ближайших окрестностей в XVIII в. // Ботан. журн. 1959. Т. 44, № 2. С. 249–261.
2. Гусев Ю.Д. Изменение рудеральной флоры Ленинградской области за 200 лет // Там же. 1968. Т. 53, № 11. С. 1569–1579.
3. Игнатьева М.Е. Эколого-фитоценотические основы озеленения // Бюл. Гл. ботан. сада. 1991. Вып. 159. С. 29–32.
4. Игнатьева М.Е. Состав, анализ и принципы направленного формирования флоры непромышленного малого города (Пушино Московской области): Автореф. дис. ...канд. биол. наук. М., 1987. 24 с.
5. Чичев А.В. Адвентивная флора железных дорог Московской области: Автореф. дис. ...канд. биол. наук. М., 1985. 24 с.
6. Камышев Н.С. К классификации антропохоров // Ботан. журн. 1959. Т. 44, № 11. С. 1613–1616.

Summary

Ignatieva M.E. Flora of green areas of Saint Petersburg

Until recently the flora of St. Petersburg, the second largest Russian city, has been studied episodically. Flora of green areas of three central districts and two new districts of the city was studied in 1989–1992. Gardens, squares, parks, forest parks, lawns, plots, boulevards, bed-flow-ers, hedges were studied. 645 species of higher vascular plants were registered. 447 species are wild native plants. 55 species are species getting wild. 22 species are spontaneously intro-duced ones. 122 species are introduced species that are not getting wild. 127 species were fo-und in Summer Garden (S = 11,2 ha). 241 species – in Alexandrino Park (S = 112 ha), 255 spe-cies – in park of Forestry Academy (S = 60 ha).

УДК 581.192.2:581.441:582.542

© О.А. Новожилова, Л.П. Арефьева, Е.Б. Кириченко,
А.Н. Прусаков, В.Ф. Семихов, 1994

ИЗМЕНЕНИЕ ПОЛИПЕПТИДНОГО СОСТАВА БЕЛКОВ УЗЛА КУЩЕНИЯ ПШЕНИЦЫ В ПРОЦЕССЕ ЗИМОВКИ

*О.А. Новожилова, Л.П. Арефьева, Е.Б. Кириченко,
А.Н. Прусаков, В.Ф. Семихов*

Разработка вопросов зимостойкости озимой пшеницы является актуальной и чрезвычайно сложной задачей физиологии и биохимии растений. В период с осени по весну растения озимой пшеницы подвергаются одновременному действию многих неблагоприятных факторов: вымерзание, выпревание, вымокание и т.д., напряжение которых постоянно меняется.

За последние годы появились публикации, обобщающие данные о влиянии низких температур на растения, значительное внимание в которых уделено биохимическим изменениям при холодовой акклиматизации и закаливании [1–5]. При анализе белкового метаболизма в процессе холодовой адаптации рассматриваются вопросы изменения активности, холодовой стабильности ферментов и их изоферментного состава, содержания и синтеза белков. Оценивается возможность участия различных типов генов, кодирующих холодолабильные энзимы, ферменты биосинтеза низкомолекулярных криопротекторов, ключевые регулярные ферменты дыхательных путей. Авторы отмечают, что несмотря на успехи в анализе биохимических и физиологических изменений, происходящих при холодовом повреждении и холодовой адаптации, неизвестны механизмы восприятия растением температурных изменений. Индуцированные холодом экспрессии генов, наблюдаемые у ряда видов сопоставляются с параллельными изменениями при закаливании.

Изучение явления холодового закаливания, как правило, проводится на модельных опытах в контролируемых условиях. Установлено, что в процессе закаливания к низким температурам индуцируются заметные изменения в белках различных вегетативных органов: увеличение суммарного растворимого белка и изменение его полипептидного состава. При холодозакаливании удастся обнаружить заметные изменения в спектре белков, что проявляется в появлении новых полипептидов, число и молекулярная масса которых может варьировать в зависимости от вида, типа тканей, степени морозостойкости и изменяется в процессе закаливания [6–7].

Перспективы дальнейшего (после зимовки) развития растений определяются состоянием узла кущения и конусов нарастания, поскольку надземная его часть, особенно листья, часто погибают в результате действия неблагоприятных факторов. В этой связи анализ изменений белкового комплекса узла кущения в процессе зимовки и оценка его состояния при возобновлении вегетации весной представляют исключительный интерес для углубления теории зимостойкости злаков и для совершенствования методов ее диагностики.

Имеются работы, посвященные изучению изменений белков узла кущения в процессе адаптации к низким температурам [10, 11]. Установлено, что в процессе закаливания проростков озимой пшеницы увеличивается содержание растворимого белка и возрастает морозостойкость. Явление разукрупнения полипептидов в результате закаливания не наблюдалось. Авторы приходят к заключению, что формирование свойств холодо- и морозоустойчивости в значительной мере коррелирует с абсолютным содержанием белка в клетке.

Результаты опытов, выполненных в контролируемых условиях с имитацией некоторых холодовых воздействий, имеют несомненное значение для понимания реакции растений на низкотемпературные стрессы в осенне-зимне-весенний период. Однако создание современной концепции зимостойкости злаков невозможно без экспериментальных данных о реальных изменениях физиологического состояния растений в полевых условиях. К тому же в проводимых экспериментах, как правило, анализируется суммарный растворимый белок, без разделения на фракции, существенно отличающиеся по целому ряду физико-химических характеристик.

В настоящей работе ставилась задача изучить стабильность полипептидного состава альбуминов и глобулинов узла кущения отличающихся по зимостойкости сортов пшеницы на протяжении 4 основных этапов зимовки: 1) осеннее закаливание, 2) начало зимовки, 3) ее завершение, 4) возобновление вегетации весной. В литературе мы не обнаружили данных о полипептидном составе узла кущения пшеницы в осенне-зимне-весенний период в условиях реальной зимовки растений.

Для экспериментов был использован материал полевого опыта 1990–1991 гг. Озимая пшеница сортов Мироновская 808 (повышенной зимостойкости) и Колубара (низкой зимостойкости), а также Безостая 1 и Мироновская 61 была посеяна на экспериментальном участке в августе 1990 г. Образцы для исследования отбирали в 4 срока: ноябрь, декабрь, март и апрель. Узлы кущения выделяли максимально быстро и хранили при температуре -18° . Для выделения альбуминов и глобулинов после испытания ряда вариантов была принята следующая методика. Узлы кущения измельчали в замороженном виде в охлажденной ступке. Белки экстрагировали на холоду при 0° 0,1 м трисаскорбатным буфером (рН 7; 0) в соотношении 1:10 двукратно. В полученном экстракте глобулины осаждали полунасыщенным раствором сульфата аммония на холоду в течение ночи. Глобулины отделяли центрифугированием при -4° . Альбумины из надосадочной жидкости осаждали путем доведения раствора до полного насыщения сульфатом аммония в течение ночи на холоду и отделяли центрифугированием при -4° . Глобулины и альбумины промывали ацетоном и высушивали. Подготовку полученных препаратов белков к SDS-электрофорезу и электрофорез проводили по стандартной методике [12], на двухмиллиметровых пластинках 100×130 мм, 12,5% ПААГ. Белки фиксировали 20% ТХУ, затем окрашивали 0,1% Ку-масси R-250 в уксусно-спиртовом растворе, отмывку проводили в уксусно-спиртовом растворе, после чего гели фотографировали.

Альбумины. SDS-электрофорез показал большую сложность и многокомпонентность альбуминов узла кущения (рис. 1, а, б). Диапазон молекулярных масс полипептидов варьировал от 5 до 66 кДа и более. В процессе зимовки изменения в SDS-электрофоретическом спектре альбуминов для каждого сорта имели особенности. У "Мироновской 808" во 2-м сроке (декабрь, 1990 г.) наблюдалось появление низкомолекулярных компонентов с молекулярной массой менее 24 кДа. В образцах 3-го (март, 1991) и 4-го (апрель, 1991) сроков эти компоненты выражены слабо.

Для Безостой 1, как и для всех других сортов в образцах 1-го срока, отмечено отсутствие низкомолекулярных компонентов и даже отсутствие компонентов с молекулярной массой 24 кДа, которые у остальных сортов присутствуют во 2-м сроке. Низкомолекулярные компоненты слабо выражены, а в 3-м и 4-м сроках очень четко. Для сорта Колубара характерно отсутствие большинства компонентов в 3-м сроке и

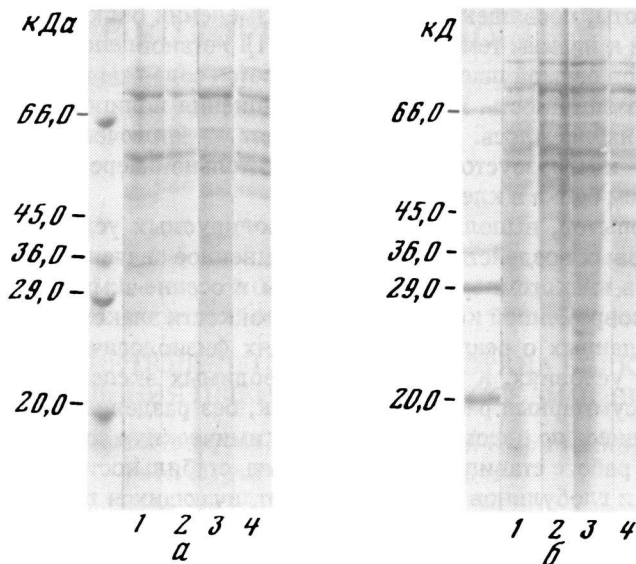


Рис. 1. SDS-электрофорез альбуминов пшеницы

а — 1-й срок (ноябрь), б — 2-й срок (апрель); 1 — Мироновская 808, 2 — Безостая 1, 3 — Колубара, 4 — Мироновская 61. Белки маркеры: бычий сывороточный альбумин (66 000), овальбумин (45 000), лактат дегидрогеназа (36 000), карбоангидраза (29 000), химотрипсин (24 000), ингибитор трипсина (20 000)

диффузное состояние альбуминов, хотя во 2-м и 4-м сроках спектр альбуминов представлен очень полно. Для Мироновской 61 характерно практическое отсутствие компонентов с молекулярной массой менее 29 кДа не только для 1-го срока (этот факт отмечен для всех сортов), но и для 2-го. У образцов 3-го и 4-го сроков эти компоненты проявляются достаточно четко.

Глобулины. Глобулины узла кущения озимой пшеницы имеют богатый полипептидный спектр. Динамика изменения спектра глобулинов у исследованных сортов не одинакова. У Мироновской 808 во 2-м сроке исчезают низкомолекулярные компоненты с молекулярной массой менее 20 кДа (рис. 2, а). В 3-м сроке спектр в основном не имеет различий по сравнению со 2-м сроком, намечается появление низкомолекулярных компонентов, в 4-м сроке эти компоненты выражены очень отчетливо, а компоненты с молекулярной массой 48 и 23 кДа выражены слабо (рис. 2, б). У Безостой 1 во 2-м сроке спектр остается без изменений. В 3-м сроке компоненты с молекулярной массой 48 и 23 кДа практически не выражены. Характерно появление значительного количества низкомолекулярных компонентов, которые исчезают в 4-м сроке. Компоненты в области 48 и 23 кДа выражены четко в 4-м сроке. Для Колубары отмечено исчезновение низкомолекулярных компонентов во 2-м сроке и появление этих компонентов в 3-м сроке. Состояние белков в 3-м сроке диффузное (рис. 2, б).

Все компоненты выражены хуже. В 4-м сроке наблюдался спектр с четко выраженными компонентами, низкомолекулярные компоненты присутствовали. Для Мироновской 61 характерно наличие аналогичных спектров в 1-м и 2-м сроках (рис. 2, а), в 3-м сроке намечается исчезновение низкомолекулярных компонентов, в 4-м — имеются заметные отличия: исчезновение компонентов 48 и 23 кДа и появление мощных низкомолекулярных компонентов (рис. 2, б). При сравнении поведения 4 сортов было отмечено, что в 1-м сроке различий практически нет, во 2-м — Мироновская 808 и Колубара не имеют низкомолекулярных компонентов в области ниже 20 кДа. Компонент с молекулярной массой 48 кДа у этих сортов выражен заметно слабее.

Наибольшие различия между сортами проявляются в 3-м сроке. Характер спектров

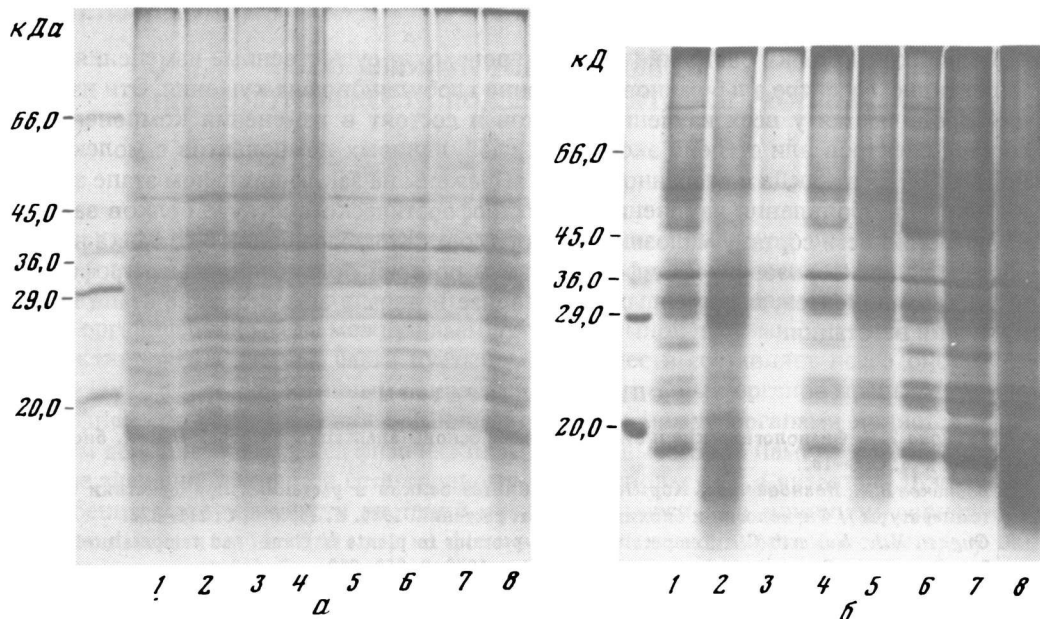


Рис. 2. SDS-электрофорез глобулинов пшеницы
 а — 1-й (ноябрь) и 2-й сроки (декабрь); б — 3-й (март) и 4-й сроки (апрель)
 1, 5 — Мироновская 808, 2, 6 — Безостая 1; 3, 7 — Колубара; 4, 8 — Мироновская 61

у Мироновской 808 и у Мироновской 61 довольно близок. Наиболее резкие отличия имели место у сорта Колубара, что выражалось, во-первых, в диффузном состоянии белка, во-вторых, слабой выраженности всех компонентов. Безостая 1 также имела заметные отличия от Мироновской 808 и Мироновской 61: присутствие низкомолекулярных компонентов, ослабление интенсивности компонентов в области 48, 23–21 кДа. В 4-м сроке отмечалось практически отсутствие компонентов в области 48, 23 кДа. Отмечено присутствие значительного количества низкомолекулярных компонентов в диффузном состоянии. У сортов Безостая 1 и Колубара на протяжении всего спектра наблюдалась хорошая выраженность компонентов. Отмечено наличие компонентов в области 48 и 23 кДа, отсутствие низкомолекулярных компонентов.

Экспериментальные данные дают основание для того, чтобы высказать некоторые предварительные соображения по оценке состояния белков узла кущения на разных этапах зимовки сортов озимой пшеницы разной зимостойкости в условиях реальной зимовки 1990–1991 гг. На первом этапе осеннего закаливания сорта практически не различаются по компонентному составу и состоянию белков узла кущения. На этапе начала зимовки, после первых морозов, между сортами проявляются различия по компонентному составу белков, которые усиливаются в конце зимовки, особенно для сорта с низкой морозоустойчивостью — Колубара. Альбумины и глобулины узла кущения этого сорта имеют диффузное состояние и обедненный компонентный состав. Вероятно, растения с подобным состоянием белков узла кущения погибают. Выжившие растения всех испытывавшихся сортов имеют на этапе возобновления весенней вегетации полный компонентный состав и хорошее (недиффузное) состояние белков.

В процессе зимовки растений пшеницы происходят существенные изменения в полипептидном спектре альбуминов и особенно глобулинов узла кущения. Эти изменения проявляются у всех изученных сортов и состоят в изменении компонентного состава спектров или степени экспрессии глобулиновых компонентов с молекулярной массой 23 и 48 кДа и особенно сильно выражены на заключительном этапе зимовки. Степень проявления изменений в электрофоретическом спектре белков зависит от зимостойкости сорта: у малозимостойкого сорта Колубара белки 3-го срока взятия образцов характеризовались диффузностью и потерей большинства электрофоретических компонентов, выявленных при анализе в начале зимовки и на этапе возобновления вегетации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Трунова Т.И. Физиологические и биохимические основы адаптации к морозу // С.-х. биология. 1984. № 6. С. 3—10.
2. Войников В.К., Иванова Г.Г., Корытов М.В. Синтез белков в растениях при действии низкой температуры // Физиология и биохимия культ. растений. 1986. Т. 18, № 3. С. 211—222.
3. Oughan H.J., Howarth C.J. Temperature shock proteins in plants // Plant and temperature: Symp. Soc. Exp. Biol., Essex, 8—10 Sept. 1987. Cambridge, 1988. P. 259—280.
4. Guy C.L. Cold acclimation and freezing stress tolerance: Role of protein metabolism // Annu. Rev. Plant Physiol. and Plant Mol. Biol. 1990. Vol. 41. P. 187—223.
5. Alberdi M., Corcuera L.J. Cold acclimation in plants // Phytochemistry, 1991. Vol. 30, N 10. P. 3177—3184.
6. Войников В.К., Корытов М.В. Синтез стрессовых белков в проростках озимой пшеницы при закаливании к холоду // Физиология растений. 1991. Т. 35, № 5. С. 960—969.
7. Johnson-Flanagan F.M., Jas Singh. Alteration of gene expression during the induction of freezing tolerance in *Brassica napus* suspension cultures // Plant Physiol. 1987. Vol. 85. P. 699—705.
8. Sarhan F., Perras M. Accumulation of a high molecular weight protein during cold hardening of wheat (*Triticum aestivum* L.) // Plant Cell Physiol. 1987. Vol. 28, N 7. P. 1173—1179.
9. Perras M., Sarhan F. Synthesis of freezing tolerance proteins in leaves, crown and roots during cold acclimation of wheat // Plant Physiol. 1989. Vol. 89, N 3. P. 577—585.
10. Карасев Г.С., Нарлева Г.И., Боруах К.К., Трунова Т.И. Изменение состава и содержания полипептидов в процессе адаптации озимой пшеницы к низким отрицательным температурам // Физиология и биохимия культ. растений. 1991. Т. 23, № 5. С. 480—485.
11. Нарлева Г.И. Связь формирования морозостойкости озимых злаков с синтезом белка при низкотемпературной адаптации: Автореф. дис. ...канд. биол. наук. М., 1991. 22 с.
12. Laemmli U.K. Cleavage of structure proteins during the assembly of the head of bacteriophage T₄ // Nature. 1970. Vol. 227. P. 680—685.

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

Summary

Novozhilova O.A., Arefyeva L.P., Kirichenko E.B., Prusakov A.N.,
Semikhov V.E. Polipeptide composition change of wheat
bushing out knot proteins during the wintering

Proteins of bushing out knot of four winter wheat varieties of different tolerance for winter conditions were investigated by SDS-electrophoresis. Wheat plants were grown in field experiment conditions. Essential changes of SDS-electrophoretic spectra of albumins and globulins were observed during the wintering particularly at the latest wintering period. The changes depended upon the winter tolerance of a variety.

О ВЛИЯНИИ УЛЬТРАФИОЛЕТА НА ПРОДУКТИВНОСТЬ ПОДЗЕМНЫХ ОРГАНОВ РАСТЕНИЙ

М. Миргаёсиев

Характерной чертой растений высокогорий Памира является низкорослость, их средняя высота не превышает 20 см, в то время как мощная корневая система достигает глубины 1,52–2 м [1]. В соответствии с этим происходит отрицательное распределение органической массы между наземной и подземной частями растений. Так, если продуктивность наземной части пустынных сообществ составляет всего около 3 ц биомассы с 1 га, то аналогичный показатель для подземных органов превышает 27 ц. Специфичность распределения органической массы между органами является отражением действия комплекса физических факторов высокогорий Памира, среди которых важное значение придается естественному ультрафиолету [2]. Считается [3], что рост и особенно продуктивность растений резко снижаются под влиянием солнечного ультрафиолета и происходит это на фоне высокой интенсивности фотосинтеза у памирских растений [4]. Если это так, то логично считать, что продукты фотосинтеза в основном перемещаются в подземные органы. Следовательно, увеличение кормопроизводства в высокогорных долинах Памира зависит от положительного перераспределения органической массы между органами растений.

Из изложенного выше вытекает задача данной работы – уточнить роль ультрафиолета в продуктивности подземных органов растений. Биологическая роль ультрафиолета определяется его спектральным составом и дозой, но так как в полевых условиях разделить солнечный ультрафиолет на спектры и измерить их дозы технически невозможно, то их действие мы имитировали в искусственных условиях (1987 и 1988 г.).

Объектами исследования были перспективные для возделывания в высокогорных долинах Памира – тритикале, рожь и пшеница сорта Бобило. Для выращивания растений использовали методы почвенной и песчаной культур, уровень влажности в сосудах поддерживали до 60% от общей влагоемкости. В соответствии с рекомендациями [5] для песчаной культуры был взят питательный раствор Гельригеля. Опыты ставили в климатоканере, где режим поддерживался для каждой культуры приблизительно по нормам, установленным в агротехнических справочниках.

Источником ультрафиолетового облучения служил аппарат ЛОС-2. Калибровку у светофильтров проводили в ваттах на м² при расширении щелевой диафрагмы в 100 и 600 единиц, которые приняли за уровень минимальной и максимальной доз. Растения облучали в период их активного роста в условиях затемнения при продолжительности экспозиции 30 мин и диапазонах волн от 248 до 405 нм. По окончании опытов подземные органы промывали струей воды, после чего помещали их между листами фильтровальной бумаги для удаления воды. После взвешивания пробы высушивали в термостате при 50° до воздушно-сухого состояния. Органическую массу и содержание влаги выражали в г в расчете на одно растение.

При максимальной дозе облучения в области коротких (280 нм) и средних (313 нм) волн происходит довольно заметное уменьшение сухой, сырой массы и содержания влаги в подземных органах пшеницы сорта Бобило (табл. 1). При воздействии длинных волн (405 нм), выходящих за пределы ультрафиолетовой области спектра, наоборот, наблюдается незначительное увеличение этих показателей.

В опытах с тритикале в первом году заменили все светофильтры. Несмотря на значительное разнообразие применяемых светофильтров (длина волн указана в табл. 2),

Таблица 1
Действие УФ-облучения на продуктивность надземной части
пшеницы сорта Бобило (в расчете на одно растение, г) (1987 г.)

| Длина волны, нм | Доза облучения, Вт/м ² | Сырая масса | Сухая масса | Содержание влаги |
|-----------------|--------------------------------------|-------------|-------------|---------------------|
| 280 | 4 | 0,31 | 0,07 | 0,23 |
| | 16 | 0,26 | 0,05 | 0,20 |
| | 8 | 0,31 | 0,11 | 0,21 |
| 313 | 38 | 0,12 | 0,04 | 0,08 |
| | 7 | 0,26 | 0,06 | 0,20 |
| 405 | 32 | 0,31 | 0,07 | 0,25 |

Таблица 2
Действие УФ-облучения на продуктивность
подземной части тритикале (в расчете на одно растение, г)

| Длина волны, нм | Доза облучения, Вт/м ² | Сырая масса | Сухая масса | Содержание влаги |
|-----------------|--------------------------------------|-------------|-------------|---------------------|
| 1987 г. | | | | |
| 248 | 3 | 0,075 | 0,042 | 0,033 |
| | 16 | 0,094 | 0,039 | 0,055 |
| | 5 | 0,055 | 0,038 | 0,017 |
| 302 | 20 | 0,100 | 0,028 | 0,072 |
| | 8 | 0,067 | 0,034 | 0,033 |
| 365 | 35 | 0,049 | 0,022 | 0,027 |
| 1988 г. | | | | |
| 280 | 4 | 0,051 | 0,026 | 0,024 |
| | 16 | 0,070 | 0,023 | 0,046 |
| | 8 | 0,059 | 0,020 | 0,039 |
| 313 | 38 | 0,074 | 0,018 | 0,055 |
| | 7 | 0,063 | 0,020 | 0,044 |
| 405 | 32 | 0,075 | 0,027 | 0,048 |

Таблица 3
Действие УФ-облучения на продуктивность подземной части ржи
(в расчете на одно растение, г) (1987 г.)

| Длина волны, нм | Доза облучения, Вт/м ² | Сырая масса | Сухая масса | Содержание влаги |
|-----------------|--------------------------------------|-------------|-------------|---------------------|
| 280 | 4 | 0,24 | 0,06 | 0,18 |
| | 16 | 0,17 | 0,04 | 0,13 |
| | 8 | 0,34 | 0,06 | 0,28 |
| 313 | 38 | 0,30 | 0,05 | 0,25 |
| | 8 | 0,33 | 0,07 | 0,26 |
| 365 | 35 | 0,30 | 0,06 | 0,24 |

результаты оказались сходными – увеличение дозы облучения постоянно приводило к снижению сухой массы. Лишь уменьшение сырой массы зависело от содержания влаги, увеличение которой в подземных органах тритикале при действии больших доз, возможно, является специфически защитной реакцией. При увеличении дозы (405 нм) происходит то же явление, которое наблюдалось для подземных органов пшеницы.

В опытах с растениями ржи получены такие же результаты (табл. 3).

Итак, опыты показали, что при интенсивном действии любой области ультрафиолетового спектра (короткие, средние, длинные волны) происходит снижение продуктивности подземных органов. Из этого следует, что отрицательное соотношение органической массы надземной и подземной частей высокогорных растений Памира не имеет прямого отношения к действию солнечного ультрафиолета. Важнейшую роль в этом играют, по нашему мнению, другие факторы. Мы уже отмечали [6], что из-за недостатка влаги и усвояемой формы азота в почве высокогорья Памира центром активного роста растений является корневая система.

Из факторов, действующих на надземную часть растений, можно отметить предельную сухость воздуха, постоянное воздействие иссушающих ветров, напряженности солнечной реакции, которые вызывают усиление транспирации растений. При крайней сухости почвы данный процесс приводит к возникновению постоянного дефицита влаги в клетках, вследствие чего фаза растяжения клеток у памирских растений остается незавершенной. При одинаковом числе клеток на единицу площади высокогорные растения оказываются более низкорослыми и менее продуктивными, чем растения в условиях равнин.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Свешникова В.М. Корневые системы растений Памира // Тр. Ин-та ботаники. 1952. Т. 4. С. 117–120.
2. Кардо-Сысоева Е.К., Попова Г.С., Мамадризохонов А. и др. К изучению роли ультрафиолета в жизнедеятельности растений Западного Памира // Изв. АН ТаджССР. Отд. биол. наук. 1967. № 2(27). С. 64–70.
3. Махматбеков С., Красковская Н.Г. К вопросу о влиянии УФ-радиации солнца на рост и продуктивность ячменя // Там же. 1971. № 3(44). С. 28–32.
4. Заленский О.В. О фотосинтезе растений на больших высотах // ДАН СССР. 1941. Т. 31, № 1. С. 61–64.
5. Чернавина И.А., Потапов Н.Г., Косулина Л.Г., Кренделева Т.Е. Большой практикум по физиологии растений. М.: Высш. шк., 1978. 408 с.
6. Миргаёсиев М. Содержание азотистых веществ в растениях полыни из разных географических районов // Бюл. Гл. ботан. сада. 1976. Вып. 102. С. 54–56.

Памирский биологический институт АН Таджикистана, Хорог

Summary

**Mirgasyev M. The effect of ultra-violet radiation
on the productivity of plant underground organs**

The effect of the ultra-violet radiation on the productivity of grass underground organs was studied. The plants (Poaceae) were given a minimum and a maximum radiation doses. LOS-2 was used as the source of radiation. An increase in the radiation dose on all ultra-violet spectra tested lead to a decrease in the plant underground organ productivity. Hence, conclusions are made that the pronounced increase in mass of plant underground organs typical of the alpine located in the Pamire mountains is not caused by ultra-violet solar radiation spectra.

ФЕНОМЕНОЛОГИЯ ПЕРВИЧНЫХ ПРОЦЕССОВ ФОТОСИНТЕЗА ФОРЗИЦИИ ЯЙЦЕВИДНОЙ

О.М. Овсянникова, С.А. Шавнин, Л.А. Семкина

Интродукция требует эффективных способов контроля за состоянием растений и выявления особенностей их развития. Одним из перспективных подходов к решению этой проблемы, к оценке адаптивных возможностей фотосинтетического аппарата (ФСА) является использованием флуориметрических методов исследования первичных реакций фотосинтеза в ходе онтогенеза.

Регистрируемые индукционные кривые (ИК) флуоресценции имеют несколько участков, для которых приняты стандартные обозначения $0 - Y - D - P - S - M - T$ и каждый характеризует определенное состояние. Фотохимическое восстановление акцептора фотосистемы происходит на участке OY , на UD начинается отток электронов от акцепторов к фотосистеме I ($ФС I$), на DP идет заполнение электронных емкостей на акцепторной стороне $ФС I$ и восстановление акцепторов $ФС II$, относительно природы перехода $P - S - M - T$ пока нет единого мнения. Уровень F_0 характеризует долю хлорофилла ФСА, энергия от которого не передается в реакционные центры (PC) [1].

На примере листьев огурца и пшеницы показано, что регистрация медленной флуоресценции может быть использована при определении их физиологического возраста [2, 3]. В период глубокого покоя двувершинные индукционные кривые замедленной флуоресценции ($ЗФ$) феллодермы коры побегов винограда трансформируются в одновершинные за счет подавления пика P , а высокотемпературный максимум $ЗФ$ наблюдается при более низких температурах [4]. У некоторых древесных растений при переходе к состоянию покоя происходит уменьшение низкотемпературного и увеличение высокотемпературного максимума нулевого уровня флуоресценции хлорофиллсодержащих тканей [5].

Целью работы было изучение первичных реакций фотосинтетического аппарата листьев в течение всего периода разнотия в сравнении с феллодермой коры, позволяющее определить видовые особенности входа и выхода из органического покоя и закономерности онтогенеза хлорофиллсодержащих органов растений.

Объектом наблюдений послужила интродуцированная на Урале форзиция яйцевидная или овальная (*Forsythia ovata* Nakai). Этот вид относится к так называемым первоцветам. Цветение начинается в апреле до распускания листьев и только после его окончания из верхушечной почки в течение 2–3 нед формируется побег текущего года, на котором распускается 6–7 пар листьев. В благоприятные для развития годы форзиция образует полноценные семена. В суровые зимы наблюдается подмерзание молодых вегетативных побегов, но в дальнейшем они хорошо отрастают.

Образцы для исследований отбирали с верхней части юго-восточной стороны 6–7-летних кустов форзиции и выдерживали в течение 1 ч в условиях лаборатории. Высечки делали на феллодерме коры однолетнего прироста прошлого года и в средней части листьев 2–4–6-го ярусов по мере их формирования на побеге текущего года. Затем их помещали в занолненную водой термостатируемую рабочую кювету и выдерживали в темноте 10 мин. Учетная площадь листьев и феллодермы коры 45 мм^2 .

Регистрацию миллисекундной замедленной флуоресценции ($ЗФ$) и нулевого уровня F_0 проводили раздельно на флуориметре "Фотон-5М" производства Красноярского госуниверситета. Длительность светлого и темного периодов работы фосфороскопа составляет 5,0 мс. Интенсивность действующего света составляла 400 Вт/м^{-2} . Возбуждение $ЗФ$ проводили в диапазоне 750 нм (красный светофильтр КС-13). Длительность вспышки света при измерении F_0 равна 0,7 мс. Температурные зависимости

стационарного уровня ЗФ изучали в диапазоне 2–80°, а нулевого уровня флуоресценции – в диапазоне 20–80° при скорости нагрева 4°/мин⁻¹.

Индукцию ЗФ регистрировали при 20° в течение 20–25 мин до полного завершения индукционного перехода. После этого объект охлаждали при том же режиме освещения до 2–4°, выдерживали 3–5 мин до установления стабильного уровня свечения, а затем производили повышение температуры с записью термограммы с помощью самописца КСП-4. Термограммы F_0 получали аналогичным способом, начиная повышение температуры с 20°.

В качестве показателя эффективности фотосинтеза использовали отношение F_v/F_m , где $F_v = F_m - F_0$, т.е. равна разнице свечения F_m при максимально закрытых реакционных центрах фотосистемы II (ПЦ ФС II) и нулевом уровне флуоресценции F_0 соответствующим полностью открытым ПЦ ФС II. Величину F_m определяли по максимуму выхода быстрой флуоресценции, регистрируемой в режиме измерения F_0 после включения действующего света.

Измерения проводили в течение апреля 1991 г. – марта 1992 г. 1 раз в месяц.

Зарегистрированные в начале вегетации в мае (возраст листьев 17–20 дней) индукционные кривые ЗФ характеризуются большой амплитудой фазы ОУ и значительно меньшей высотой пика Р, причем у листьев 4- и 6-го ярусов фазу ДР не наблюдали.

Позднее, при возрасте листьев 20–25 дней, индукция ЗФ становится многопиковой и сохраняется такой до конца вегетации, что совпадает с данными о связи появления многофазности с завершением формирования листьев [1, 6]. Следует отметить, что при этом амплитуда пика Р значительно возрастает и может достигать уровня быстрой фазы ОУ (рис. 1). Наряду с этим в процессе вегетации происходит постепенное увеличение стационарного уровня и фазы ОУ с максимумом в августе.

Сравнение изменений формы индукционных кривых ЗФ листьев разных ярусов в течение вегетации показывает, что наряду с увеличением амплитуды параметров изменяется характер кривой. У листьев 6-го яруса, начиная с июня, наблюдали появление фазы М, (см. рис. 1), через 4–5 мин после включения действующего света, которая сохранялась до конца вегетации и, как правило, отсутствовала у листьев 2-го и 4-го ярусов.

Уровень ЗФ феллодермы коры в мае в 6–8 раз ниже, чем у листьев, тогда как в середине вегетации он значительно возрастает, что связано с возрастанием активности ее ФСА и увеличением доли внелистового фотосинтеза в энергообмене растений. Следует отметить, что более медленного, по сравнению с листьями, выхода фазы Р на стационарный уровень, наблюдавшегося у винограда [4], в наших исследованиях не происходило, что свидетельствует о достаточно высокой фиксации CO_2 .

Одной из характеристик, связанных со скоростью фотосинтеза, является отношение (К) разности амплитуд пика Р и стационарного уровня Т к величине стационарного уровня [7]. У феллодермы коры форзиции это отношение достигает максимума в августе (рис. 2), что может быть связано с относительным увеличением энергообмена при переходе к глубокому покою, сопровождающимся значительными перестройками метаболизма. В дальнейшем, в октябре–марте происходит уменьшение К почти до нуля, что свидетельствует о прекращении функционирования ФСА феллодермы.

Изучение сезонных изменений отношения F_v/F_m (см. рис. 2) показывает, что эта характеристика эффективности фотосинтеза у листьев разных ярусов практически не отличается и уменьшается лишь к осени. У феллодермы коры ее величина возрастает в июне и сохраняется высокой до сентября, а затем постепенно уменьшается к февралю. Таким образом, ФСА феллодермы коры форзиции даже зимой частично сохраняет активность.

Анализ результатов стационарного уровня ЗФ листьев в широком температурном диапазоне показывает, что в начале вегетации наблюдается первый выраженный температурный подъем у листа 2-го яруса при 18–22° и максимальный – при 40–44°, а у

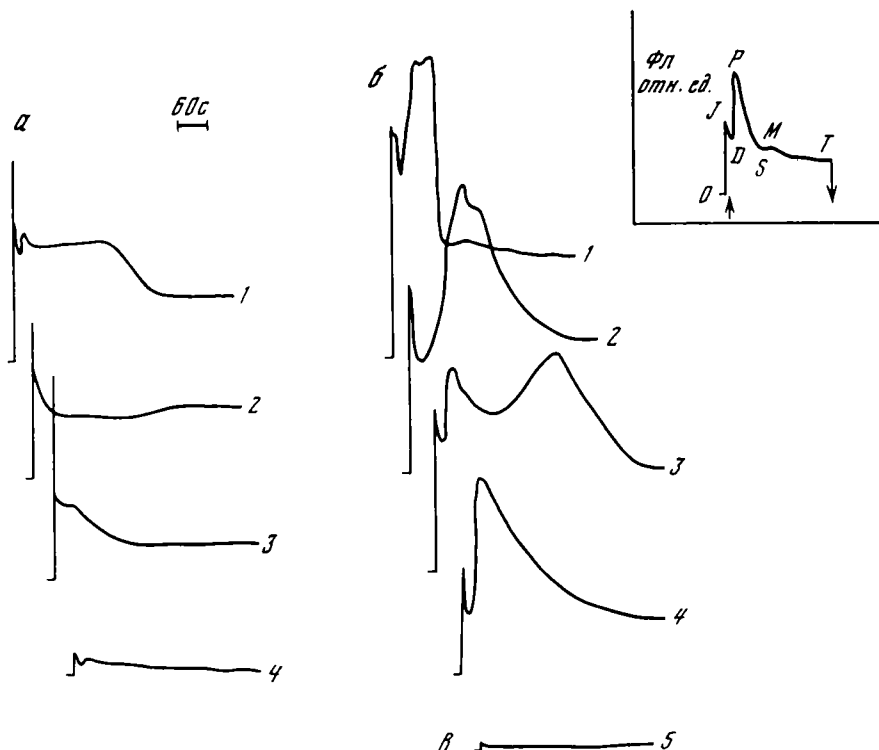


Рис. 1. Сезонные изменения индукционных кривых ЗФ листьев и феллодермы коры форзиции
 а — 29. V, б — 5. VIII, в — 4. XII; 1 — лист второго яруса, 2 — 4-го, 3 — 6-го яруса, 4, 5 — феллодерма коры. На вставке типичная индукционная кривая ЗФ листа

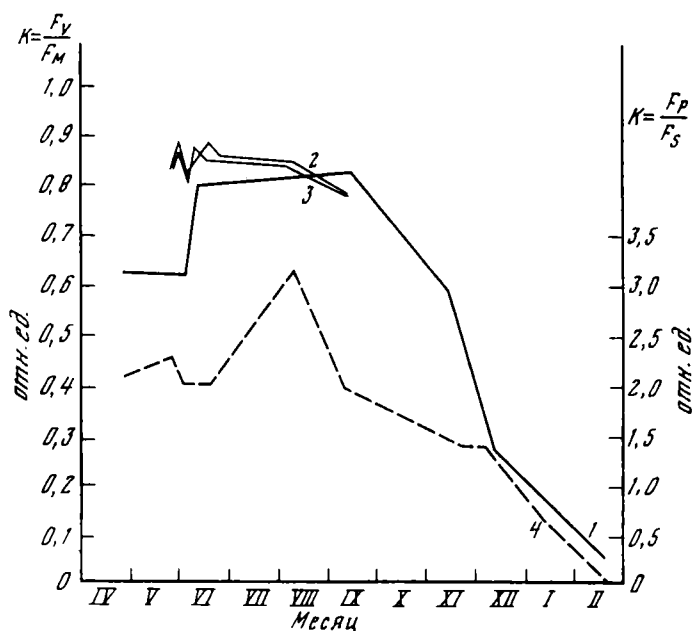


Рис. 2. Сезонные изменения отношения F_v/F_m феллодермы коры форзиции (1) и листьев 2-го (2) и 4-го ярусов (3), 4 — отношение F_p/F_s ЗФ феллодермы коры

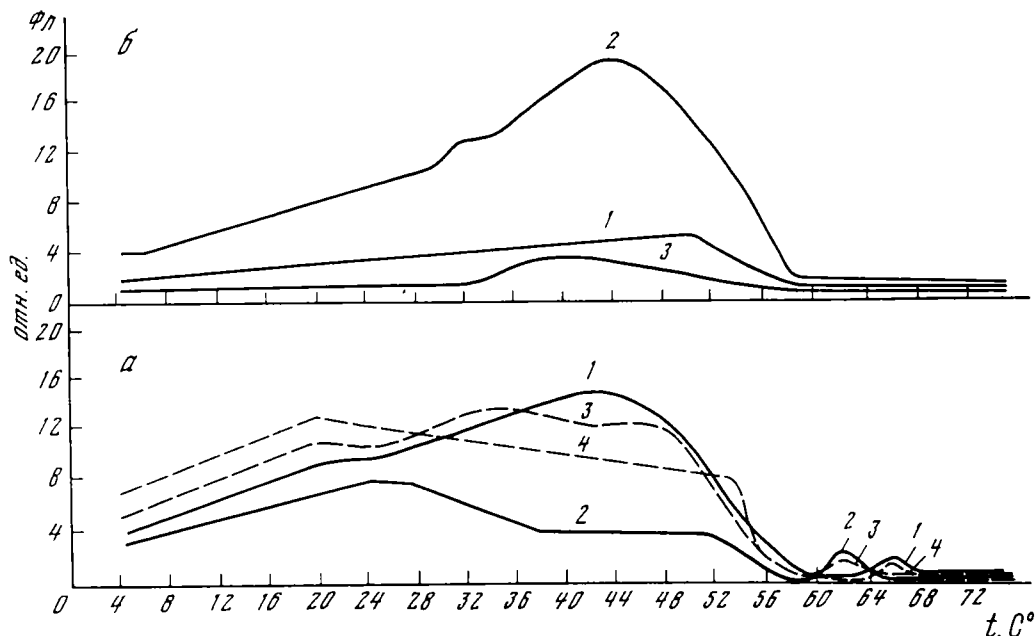


Рис. 3. Изменения температурных зависимостей ЗФ листьев (а) и феллодермы коры (б) в онтогенезе
 А: 1, 3 — лист 2-го яруса; 2, 4 — 4-го яруса соответственно 29. V и 9. IX; б: 1-3 — феллодерма коры 29. V, 5. VIII, 4. XII

листьев 4-го яруса при 23–26° (рис. 3). Этот факт свидетельствует о различном физиологическом состоянии листьев этих ярусов и большей активности в мае более старых листьев. Вместе с тем различие низкотемпературных максимумов ЗФ свидетельствует, по-видимому, о несовпадении липидного состава мембраны тилакоидов, определяющего фазовое состояние [8, 9]. Следует отметить, что в середине вегетации происходит увеличение уровня ЗФ при температурах выше 20–24° и в сентябре температурные максимумы смещаются 34–36° у листа 2-го яруса и 18–20° у листа 4-го яруса, что может быть связано с уменьшением термостойкости ФСА. В течение всего периода исследований на термограммах ЗФ листьев наблюдали наличие дополнительного высокотемпературного максимума при 62–66°. Данный максимум, по-видимому, определяется активностью ФС I [10], выход свечения которой при более низких температурах незначителен. Выяснение полной природы этого феномена требует дополнительных исследований. Температурные зависимости выхода ЗФ листьев 6-го яруса в течение вегетации аналогичны термограммам листьев 4-го яруса.

Динамика сезонных изменений термограмм ЗФ феллодермы коры форзиции (см. рис. 3) свидетельствует об увеличении скорости ее ФСА в весенне-летний период и постепенном ее уменьшении вплоть до декабря–января. Отсутствие пика при 62–65° в течение всего периода исследований позволяет предположить относительно более слабое по сравнению с листьями развитие комплекса ФС I в феллодерме коры.

Нулевой уровень быстрой флуоресценции F_0 соответствует окисленному состоянию первичного акцептора электронов ФС I, т.е. свечению при полностью открытых реакционных центрах. Увеличение выхода F_0 листьев в диапазоне 20–30° к концу вегетации свидетельствует об изменении эффективности перехода энергии от хлорофилл-белкового светособирающего комплекса (ССК) и антенного ФС II (рис. 4). Термограммы F_0 листьев в мае имеют одновершинный вид с максимумом при 54° и перегибами на нисходящем участке при 60–68°. В сентябре на термограммах F_0 сохраняется

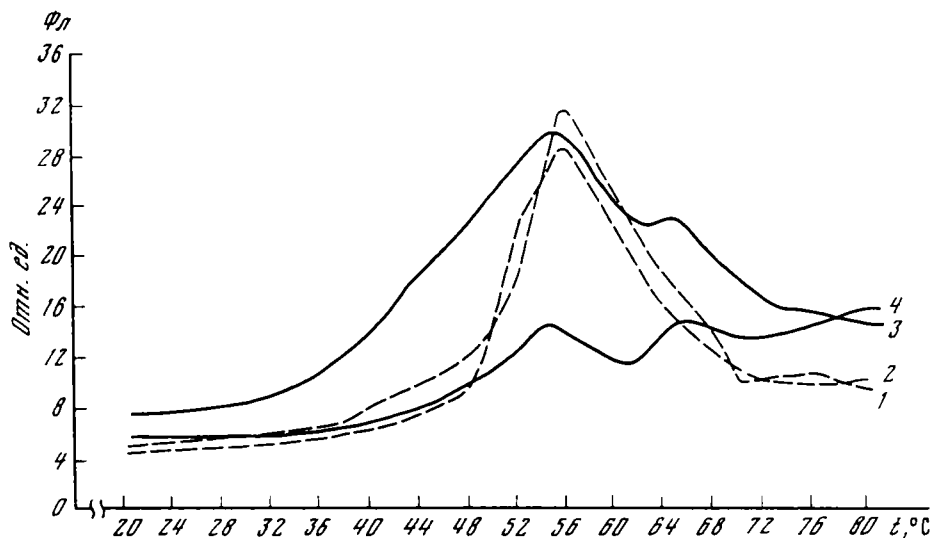


Рис. 4. Изменение температурных зависимостей нулевого уровня флуоресценции F_0 листьев форзиции в онтогенезе

1, 3 — лист 2-го яруса; 29. V; 2, 4 — 4-го яруса 5. VIII

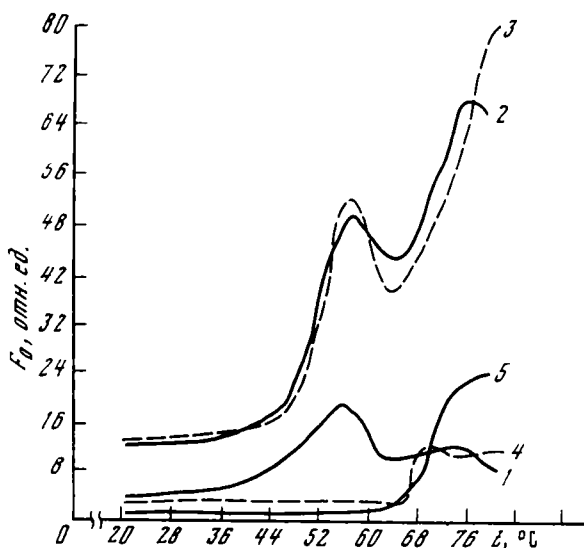


Рис. 5. Сезонные изменения температурных зависимостей нулевого уровня флуоресценции F_0 феллодермы коры форзиции

1 — 29. V, 2 — 11. VII, 3 — 5. VIII, 4 — 27. XI, 5 — 19. II

пик при 54°, возникает выраженный максимум при 64–65° и усиливается по сравнению с маем высокотемпературный участок при 70–80°. Температурные зависимости нулевого уровня флуоресценции листьев 6-го яруса в течение лета в основном повторяют термограммы F_0 листьев 4-го яруса. Увеличение выхода F_0 в интервале 40–54° определяется, по-видимому, ингибированием реакционных центров ФС II и отделением ССК [11], тогда как свечение в высокотемпературной области связывают с нарушением связи белков с пигментами фотосистем и растворении хлорофилла в липидной фазе тилакоидных мембран [5].

Анализ температурных зависимостей F_0 феллодермы коры (рис. 5) показывает, что в течение вегетации происходит усиление первого максимума в одном интервале температур 48–50°. При этом значительно возрастает высокотемпературный выход флуоресценции и не наблюдается второй пик при 60–65°, характерный для листьев. В конце октября – ноября подавляется первый пик термограммы F_0 и происходит постепенное уменьшение свечения при температурах выше 70°, характерного для периода зимнего покоя [5]. Наибольшее подавление нулевого уровня во всем диапазоне температур наблюдали в феврале–марте.

В заключение следует отметить, что проведенное исследование свидетельствует о наличии существенных отличий функционального состояния ФСА листьев разных ярусов форзиции яйцевидной и ряде последовательных изменений его в течение вегетации. Полученные результаты позволяют также предполагать, что ФСА листьев и феллодермы коры отличаются по соотношению активности ФС II и ФС I. Кроме того, анализ данных показывает, что ФСА феллодермы коры побегов непрерывно изменяется в течение всего года и минимальна в феврале.

Установленные закономерности сезонных изменений индукционных кривых ЗФ и термограмм ЗФ и F_0 хлорофиллсодержащих тканей могут быть использованы при сравнительной оценке скоростей прохождения отдельных этапов развития листьев и диагностики входа и выхода из осенне-зимнего покоя.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Веселовский В.А., Веселова Т.В. Люминисценция растений. М.: Наука, 1990. 200 с.
2. Несеренко Т.В., Сидько Ф.Я. Медленная индукция ФЛ хлорофилла в онтогенезе листьев огурца // Физиология растений. 1986. Т. 33, № 4. С. 672–682.
3. Несеренко Т.В., Сидько Ф.Я. Возрастные изменения медленной индукции ФЛ хлорофилла листьев пшеницы // Там же. 1985. Т. 32, № 3. С. 440–447.
4. Ортоудзе Т.В., Маторин Д.Н., Венедиктов П.С. Исследование функционирования фотосинтетического аппарата феллодермы однолетнего побега винограда в период глубокого покоя, методом замедленной флуоресценции // Физиология и биохимия культ. растений. 1987. Т. 19, № 2. С. 165.
5. Гаевский Н.А., Сорокина Г.А., Гольд В.М., Миролюбская И.В. Сезонные изменения фотосинтетического аппарата древесных и кустарниковых растений // Физиология растений. 1991. Т. 38, № 4. С. 685–692.
6. Рождественский А.Ю., Бухов Н.Г., Воскресенская Н.П. Индукционные переходы ФЛ в процессе развития и старения листьев ячменя при длительном действии синего или красного света // Там же. 1985. Т. 32, № 6. С. 1046–1053.
7. Ортоудзе Т.В., Маторин Д.Н., Венедиктов П.С. Изменение люминисценции хлорофилла феллодермы в период покоя в связи с морозоустойчивостью виноградного растения // Там же. 1989. Т. 36, № 4. С. 802–809.
8. Terzaghi W.B., Fork D.C., Berry G.A., Field C.B. Low and high temperature limits to PS II // Plant Physiol. 1989. Vol. 91, N 3. P. 1491–1500.
9. Navaux M., Lannoye R. Temperature dependence of delayed chlorophyll fluorescence in intact leaves of higher plants: A rapid method for detecting the phase transition of thylakoid membrane lipids // Photosynth. Res. 1983. Vol. 4. P. 257–263.
10. Джавершан Д.М. Способ исследования биологических объектов. А.с. 1254360 СССР. Оpubл. 1986. Бюл. № 32. 7 с.
11. Schreiber V., Atmond P.A. Heat induced changes of chlorophyll fluorescence in isolated chloroplasts and related heat damage at the pigment level // Biochim. et biophys. acta. 1978. Vol. 502, N 1. P. 138.

Институт леса УрО РАН, Екатеринбург

Summary

Ovsyannikova O.M., Shavnin A.S., Semkina L.A.
Phenomenology of primary processes of photosynthesis
of *Forsythia ovata*

With the help of the fluviometric methods, fundamental differences of the functional State of PhSa, of the leaves of different levels, and the phelloderma of the bark of *Forsythia* are revealed, and also the range of its successive modifications during the growing season. Bark phelloderma plays a significant role in photosynthesis. The differences between the PhSa of the leaves are caused by the different activities of I and II photosystems. The temperature curves of leaves and phelloderma are also different. The organic rest of *Forsythia* comes at the beginning of August. The obtained information may be used for comparative estimation of the speeds of different stages of development of leaves and for diagnostics of entering and outcoming from the state of autumn-winter rest, and therefore it is possible to speak about the stability of the species and its separate individuals.

УДК 581.143.6

© Е.Б. Кириченко, С.С. Руденко, Б.М. Баглай,
Ю.Г. Масикевич, 1994

КУЛЬТУРА ИЗОЛИРОВАННЫХ ЛИСТЬЕВ РОДИОЛЫ РОЗОВОЙ *IN VITRO*

Е.Б. Кириченко, С.С. Руденко, Б.М. Баглай, Ю.Г. Масикевич

Одним из способов воспроизводства ценного лекарственного сырья родиолы розовой может послужить культура *in vitro*. Имеющиеся в литературе сведения о размножении родиолы данным методом немногочисленны [1–4]. Каллусообразующая и регенерационная способность изолированных листьев не изучена и представляет, на наш взгляд, немаловажный практический и теоретический интерес. Эта задача приобретает еще большую актуальность, если учесть ранее опубликованные сведения об эффективности данного экспланта для близкого рода *Sedum* [1]. Исходя из закона гомологических рядов, предпринята попытка проверить, насколько перспективен изолированный лист растений рода *Rhodiola* для культуры *in vitro*.

Изолированные листья получали из двухнедельных стерильных проростков, выращенных на дистиллированной воде в чашках Петри. Семена перед посадкой выдерживали в течение суток в 10%-ном растворе ГК. Стерилизацию сред, растительного материала и работу в асептических условиях проводили по стандартным методикам [1–3]. Экспланты помещали на мостики в жидкой питательной среде Мурасиге-Скуга. Испытано 15 вариантов данной среды, модифицированной внесением различных количеств цитокининов (БАП) и ауксинов (НУК либо ИУК). Подбор вариантов сред осуществляли по матрице, предложенной Bhojwanis [1, 5] (табл. 1).

Исследованы варианты с преобладанием цитокинина, а также с изомолярными концентрациями ауксинов и цитокининов. Повторность опытов 10-кратная.

В зависимости от гормонального состава среды возможна одна из трех альтернативных реакций изолированного листа родиолы в первые дни пребывания *in vitro*: некроз, отсутствие изменений, оводненность. Оводненный лист либо остается без изменений до конца первого цикла, либо вовлекается в цепь последовательных преобразований: интенсивная оводненность – предкаллусное состояние (разрыхление ткани листа) – каллусообразование без органогенеза – каллусообразование с органогенезом. Каждый последующий этап данной цепи предполагает прохождение

Таблица 1
*Матрица для подбора концентраций (в мкм/л) гормонов
при испытании эксплантов in vitro*

| Ауксин | Цитокинин | | | | |
|--------|-----------|-----|-----|-----|-----|
| | 0 | 0,5 | 2,5 | 5 | 10 |
| 0 | 1 | 2* | 3* | 4* | 5* |
| 0,5 | 6 | 7* | 8* | 9* | 10* |
| 2,5 | 11 | 12 | 13* | 14* | 15* |
| 5 | 16 | 17 | 18 | 19* | 20* |
| 10 | 21 | 22 | 23 | 24 | 25* |

*Исследованные варианты.

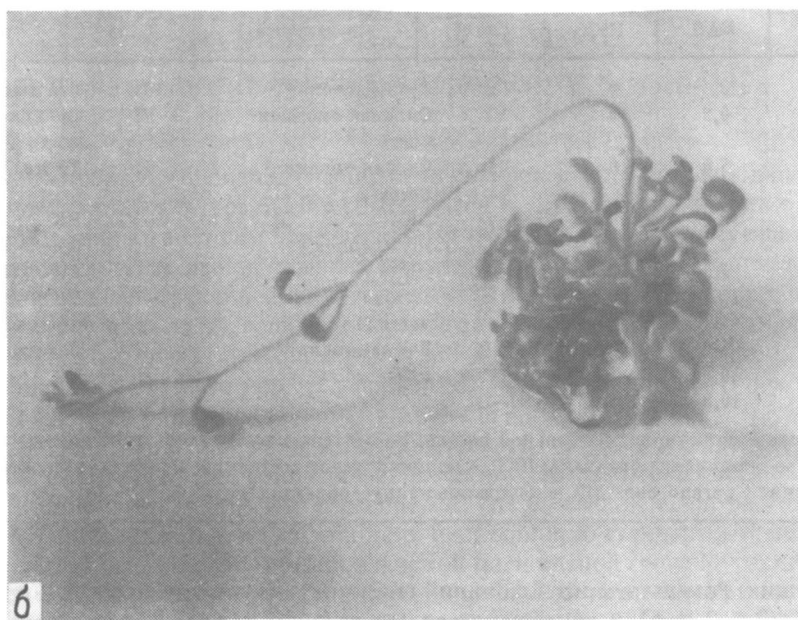
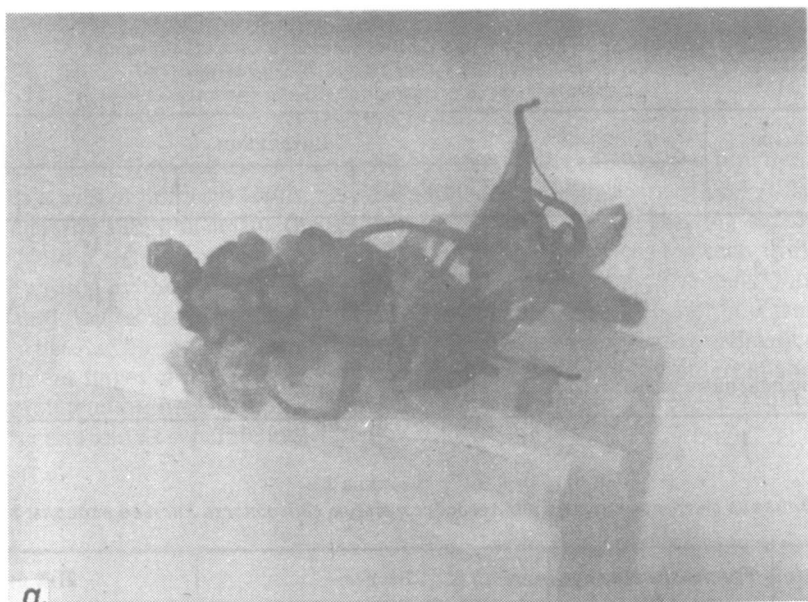
Таблица 2
Влияние фитогормонов на каллусообразующую способность листьев радиолы розовой

| Вариант | Концентрация гормонов, мкм/л | | 7-й день | | 21-й день | |
|---------|------------------------------|-----|---------------|----------------------|--------------|----------------------|
| | БАП | НУК | Оценка, балл* | Состояние экспланта | Оценка, балл | Состояние экспланта |
| | | | | | | |
| 1 | 2,5 | 0 | VIII | Без изменений | VIII | Без изменений |
| 2 | 0,5 | 0 | VI | Сильная оводненность | VI | Сильная оводненность |
| 4 | 5,0 | 0 | VII | Слабая оводненность | VI | То же |
| 5 | 10,0 | 0 | IV | ПКС | V-VI | НК |
| 8 | 2,5 | 0,5 | I | ИК+О (почки) | I-IV | ИН+О (побег) |
| 9 | 5,0 | 0,5 | II-III | НК | I-IV | ИН+О (корневище) |
| 10 | 10,0 | 0,5 | VII | Слабая оводненность | I-IV | ИН+О (побег, листья) |
| 14 | 5,0 | 2,5 | VIII | Без изменений | VIII | Без изменений |
| 15 | 10,0 | 2,5 | IV | ПКС | V | НК |
| 20 | 10,0 | 5,0 | II-III | НК | I-IV | ИК |

*Оценку проводили по восьмибальной шкале: I – максимальное проявление признака, VIII – минимальное проявление признака; ПКС – предкаллусное состояние; ИК+О – интенсивное каллусообразование + органогенез; НК – начальное каллусообразование.

предыдущих. Результаты исследований свидетельствуют, что варианты сред, лишенные НУК (№ 1, 2, 4, 5), характеризуются отсутствием каллусообразования на начальной стадии (табл. 2). Данная ситуация не претерпевает существенных изменений и к концу цикла. Одновременное присутствие в среде цитокинина и ауксина в соотношении 5 : 1 (вариант № 8) стимулирует каллусообразование с первых же дней посадки. Боле высокие соотношения цитокинин/ауксин (10 : 1 и 20 : 1) вызывают каллусообразование на более поздних этапах, к 21-ю дню (варианты № 9 и 10).

Выявлены оптимальные концентрации гормонов для индукции морфогенеза дифференцированных тканей. Концентрация ауксина 0,5 мкм/л оказалась оптимальной для стимулирования побегообразования. Однако специфика данного морфогенеза зависит, в конечном счете, от концентрации цитокинина. Так, на фоне выше отмеченной концентрации НУК БАП в концентрации 2,5 мкм/л вызывает образование из



**Рис. 1. Органогенный каллус изолированных листьев рододендрона розового в конце второго цикла
а – вариант № 9, б – № 10.**

каллуса хорошо олиственных побегов, в концентрации 5 мкм/л – корневищ (рис. 1, а), в концентрации 10 мкм/л – длинночерешковых листьев (рис. 1, б).

Оптимальным для получения большого объема каллусной массы является вариант № 20: БАП – 10 мкм/л, НУК – 5 мкм/л. Данное сочетание гормонов тормозит проявление органогенных потенций каллуса, хотя в начале цикла на некоторых эксплантах заметен слабовыраженный ризогенез (рис. 2).



Рис. 2. Оптимальный вариант образования каллуса (вариант № 20 — БАП — 10 мкм/л, НУК — 5 мкм/л)

Изомолярные концентрации представлены вдоль центральной диагонали в исследованной матрице комбинаций гормонов (см. табл. 1). В случае испытания сред с изомолярными концентрациями БАП и НУК (табл. 3) наибольший каллусообразующий эффект имеет место в варианте № 19. Сочетание БАП и НУК при более низких концентрациях либо вообще не стимулирует появление каллуса (0,5 мкм/л), либо способствует индукции значительно меньшего его объема (2,5 мкм/л). Дальнейшее равновесное увеличение концентраций обоих гормонов действует угнетающе на процесс дедифференциации (см. табл. 3). Характерной чертой каллуса, полученного на изомолярных концентрациях БАП и НУК, является раннее проявление им, а также самым эксплантом, ризогенных потенций, и, как следствие, быстрое истощение материала. Последнее обстоятельство стало причиной поиска более удачного сочетания гормонов при сохранении исходных изомолярных концентраций. Предпринята попытка замены НУК на ИУК. Результаты этого исследования представлены в табл. 3. В варианте № 19 выявлен наиболее высокий уровень каллусостимулирующей активности. Причем объем каллусной массы здесь в 5–10 раз больше по сравнению с эксплантами на средах с аналогичными изомолярными концентрациями БАП и НУК. Каллусообразование при замене НУК на ИУК наблюдается даже в 7-м варианте, где предыдущая комбинация гормонов не вызывала проявления эффекта. Положительным моментом является также то, что экспланты на данных средах успешно выдерживают пересадку и не проявляют признаков истощения на протяжении последующих циклов. Кроме того, в наиболее перспективном варианте № 19 наблюдалось интенсивное образование каллуса, формирующее в дальнейшем наибольшее число листьев.

ВЫВОДЫ

Активная пролиферация изолированных листьев родиолы розовой происходит после того, как экспланты обретают высокую степень оводненности. Экспланты, неспособные обрести это состояние, подвергаются некрозу.

Концентрация НУК 0,5 мкм/л в случае преобладания в среде цитокинина является

Таблица 3
Каллусообразование и органогенные способности листьев родиолы розовой
на разных средах

| Номер варианта | Концентрация гормонов, мкм/л | | Эксплант, давший кallус, балл | Макси- мальный объем кallус- ной мас- сы, балл | Органогенные возмож- ности кallуса | | | Органогенные возмож- ности экспланта | | |
|--|------------------------------------|----------------|--|---|---------------------------------------|---------|---------|---|---------|---------|
| | БАП | НУК или ИУК | | | образование | | | образование | | |
| | | | | | корней | побегов | листьев | корней | побегов | листьев |
| Среды, изомолярные по содержанию БАП и НУК | | | | | | | | | | |
| 7 | 0,5 | 0,5 | — | — | — | — | — | + | — | — |
| 13 | 2,5 | 2,5 | 2 | 2 | ± | — | — | ± | — | — |
| 19 | 5 | 5 | 1 | 1 | 1 | + | — | — | — | — |
| 25 | 10 | 10 | 3 | 3 | ± | — | — | — | — | — |
| Среды, изомолярные по содержанию БАП и ИУК | | | | | | | | | | |
| 7 | 0,5 | 0,5 | 4 | 4 | + | — | — | — | — | — |
| 13 | 2,5 | 2,5 | 3 | 3 | ± | — | — | — | — | — |
| 19 | 5 | 5 | 2 | 1 | ± | — | — | — | — | — |
| 25 | 10 | 10 | 1 | 2 | — | — | — | — | — | — |

*Корни длиной до 1,5–2 см.

фоновой для стимуляции образования побегов из каллуса. В то же время характер образования побегов и корневищ зависит от концентрации в среде БАП.

Среды, содержащие только цитокинин, неблагоприятно влияют на жизнеспособность листа и тормозят каллусообразование.

Оптимальной изомолярной концентрацией гормонов для индукции большого объема каллусной массы является 5 мкм/л.

Сочетание изомолярных концентраций БАП–ИУК является более благоприятным, чем БАП–НУК, как для получения из экспланта недифференцированной каллусной массы, так и для дальнейшего стимулирования органогенеза.

На изомолярных концентрациях гормонов каллус проявляет преимущественно ризогенные потенции, тогда как на средах с преобладанием БАП – побегообразующие.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Биотехнология растений: Культура клеток. М.: Агропромиздат, 1989. 280 с.
2. Бутенко Р.Г. Культура изолированных тканей и физиология морфогенеза растений. М.: Изд-во АН СССР, 1962. 272 с.
3. Гутман Т.С., Ширяева Г.А. Новый способ выращивания культуры изолированных тканей высших растений // Раст. ресурсы. 1980. Т. 16, № 4. С. 601–606.
4. Никитина И.В., Александрова И.В., Данилина А.Н. Влияние гормонов на рост каллусных тканей жень-шеня и родиолы розовой // Культура клеток растений и биотехнология. Тез. докл. IV Всесоюз. конф. Кишинев: Штиинца, 1983. С. 77.
5. Bhojwanis S.S., Razdan M.K. Plant tissue culture. Amsterdam: Elsevier. 1988. 373 p.

Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, Москва;
Черновицкий государственный университет им. Ю. Федьковича, Украина

Summary

Kirichenko E.B., Rudenko S.S., Baglai N.V., Masikevich Y.G.
In vitro micropropagation of isolated leaves of *Rhodiola rosea*

The possibilities to proliferate in vitro of leaf fragments of *Rhodiola rosea* were studied. The leaves were isolated from sterilised seedlings at age of 2 weeks, 15 different variants of MS medium modified by the addition of different doses of cytokinines (BAP) and auxin (NAA or IAA) were analyzed. Isomolar concentration of BAP and IAA were more favorable for the formation of callus and for further organogenesis stimulation. The rizogenic capacities of callus were realized at the isomolar concentration of hormones and the formation of stems were obtained at the high concentration of BAP.

УДК 581.1:632.122

© Г.В. Лебедев, Е.Д. Сабина, В.Г. Егоров и др., 1994

НАКОПЛЕНИЕ СТРОНЦИЯ И ЦЕЗИЯ НЕКОТОРЫМИ РАСТЕНИЯМИ

*Г.В. Лебедев, Е.Д. Сабина, В.Г. Егоров, Н.Ю. Грачева
Н.П. Аксенова, Т.В. Баврина, Т.Н. Константинова, Л.И. Сергеева,
С.А. Голяновская, О.О. Зальцман, М.Я. Иванов, И.С. Востров,
А.С. Демидов, В.И. Иванав, Я.В. Хржановский, З.Н. Кахнович,
Л.М. Епифанова*

Загрязнение почвы продуктами антропогенного происхождения приводит к накоплению ядовитых соединений в пищевом сырье, используемом как человеком, так и животными. Для борьбы с этим разрабатываются технологические процессы, позволяющие снизить поступление продуктов из почвы в растительные организмы.

Как известно, поступление радиоактивного цезия и стронция в растения можно снизить как агрохимическими, так и агротехническими приемами, в том числе известкованием почвы, внесением фосфорных, калийных, и органических удобрений, наряду с запахиванием загрязненных слоев почвы в более глубокие горизонты. К сожалению, ликвидировать загрязнение пищевых продуктов этим способом не удается и поглощаемые элементы обнаруживаются во всех органах растений, хотя и в разных количествах. Изъятию из почвы растениями стронция и цезия препятствуют процессы так называемого "старения", связанные с вхождением радионуклидов в кристаллическую структуру глинистых минералов. Помимо этого, различные культуры накапливают стронций и цезий в разных количествах, вследствие чего растения необходимо характеризовать по выносу данных элементов из почвы и накоплению их в растительных тканях.

Таким образом, необходимо в первую очередь подбирать растения, которые были бы не очень требовательны к условиям окружающей их природной среды (температуре, влагообеспеченности, кислотности почвы, засолению и др.) и позволяющие накапливать в тканях своих органов наибольшее количество извлекаемых из почвы токсичных элементов. С другой стороны, эти растения должны отличаться тем, что не особенно активно используются в процессе вегетации на корм животными и в пищу человеком, а также тем, что хорошо сжигаются в специализированных передвижных установках для получения золы, содержащей извлекаемые элементы.

С целью подбора растений для процесса биологической мелиорации почв, связанного с изъятием стронция и цезия с загрязненных территорий, были поставлены веge-

тационные опыты, объектами изучения были амарантус красный, просо 'Саратовское', кукуруза 'Одесская-10', сорго сахарное, пайза 'Удалая', горох 'Мозговой', люпин желтый, подсолнечник 'Передовик', капуста 'Хибинская', свекла столовая 'Бордо', свекла сахарная 'Р-06', рапс яровой 'Вестар'.

Семена высевались в вегетационные сосуды, содержащие по 4 кг почвы. Для опытов была подготовлена смесь из дерновой, перегнойной почвы и речного песка в соотношении 2:1. Почвенный субстрат содержал азота 7,8 мг, фосфора 90,0 мг и калия 96,1 мг на 100 г почвы, гумуса 6,7%, pH – 6,7.

Варианты опыта.

1. Контроль.

2. В почву вносили экотол¹ (200 мг/кг почвы).

3. В почву вносили соли азотнокислого стронция $Sr(NO_3)_2$ и цезия ($Cs NO_3$) по 200 мг/кг почвы.

4. В почву вносили соли азотнокислого стронция, цезия и экотол.

5. В почву вносили сухие соломистые остатки кукурузы, обработанные мицелием и спорами гриба *Trichoderma lignorum* (3 г/кг почвы).

6. В почву вносили сухие соломистые остатки кукурузы, обработанные мицелием и спорами гриба *Trichoderma lignorum* и азотнокислые соли стронция и цезия. Повторность 3-кратная.

Учет роста растений после 1,5 мес вегетации не выявил очень строгой разницы по вариантам опыта, хотя некоторая тенденция обнаруживалась. Так, растения по реакции на соли цезия и стронция можно разделить на три группы: а) соли стимулируют рост (кукуруза и подсолнечник); б) соли слегка стимулируют рост (просо, сахарная свекла, рапс); в) соли не влияют или слегка тормозят ростовую активность (пайза).

Экотол в используемой концентрации в основном стимулирует рост растений (амарантус, подсолнечник, капуста). Органическая же добавка соломы кукурузы оказала слабое влияние на рост и развитие растений. Корневая система сильно развита с охватом всего пахотного горизонта (до 30 см) у амарантуса красного, подсолнечника, пайзы, сорго и кукурузы.

После уборки растения (надземная масса и отмытые от почвы корни) сушили до воздушно-сухого состояния, измельчали в мельнице (ножи и корпус из нержавеющей стали).

Навеску и измельченного растительного материала (0,5–2,0 г) помещали в фарфоровые тигли и проводили сухое озоление в муфельной печи при температуре 500°. После чего в тигель добавляли 2–3 мл 10%-й HCl, смесь подогревали на плитке и раствор фильтровали через бумажный фильтр в мерные пробирки. Обработку озоленного растительного материала 10%-й HCl проводили дважды. Фильтрат в пробирках доводили 10%-й HCl до 10 мл и в нем определяли стронций и цезий.

Содержание стронция (Sr) устанавливали также методом пламенной атомно-адсорбционной спектроскопии. Аналитическая длина волны – 460,7 нм. Так как растительный материал содержал P, Si, Al, с которыми стронций образует термостойкие соединения типа шпинелей и апатитов, в анализируемые растворы добавляли 1%-й раствор хлористого лантана и фотометрировали нижние, более горячие участки воздушно-ацетиленового пламени [2].

Цезий (Cs) определяли на том же приборе в режиме атомной эмиссии, в пламени воздух–ацетилен. Аналитическая длина волны – 852,1 нм. С целью подавления ионизации Cs пробы обрабатывали сернокислыми калием в концентрации 2,5 г/л [3].

Полученные результаты вначале рассчитывали в мкг на 1 г сухой массы растений, а зная массу органов растений, рассчитывали вынос растениями Sr и Cs (в г/100 тыс. растений, которые можно вырастить на площади в 1 га).

¹Экотол – продукт аэробного разложения соломы злаков сапрофитными микроорганизмами [1].

Таблица 1
Поглощение растениями из почвы стронция и цезия
(в г/100 тыс. растений)

| Культура | Почва (контроль) | Почва + экотол | Почва + соли | Почва + экотол + соли |
|-----------------|---------------------|-------------------|-----------------|--------------------------|
| Стронций | | | | |
| Амарантус | 9 | 11 | 52 | 58 |
| Просо | 13 | 19 | 10 | 15 |
| Сахарная свекла | 37 | 37 | 158 | 163 |
| Люпин | 38 | 27 | 125 | 33 |
| Свекла 'Бордо' | 0 | 61 | 191 | 114 |
| Подсолнечник | 42 | 164 | 458 | 97 |
| Пайза | 0 | 48 | 57 | 114 |
| Капуста | 91 | 93 | 394 | 350 |
| Сорго | 21 | 26 | 47 | 29 |
| Горох | 5 | 5 | 41 | 48 |
| Цезий | | | | |
| Амарантус | 5 | 3 | 297 | 614 |
| Просо | 2 | 1 | 9 | 234 |
| Сахарная свекла | 26 | 7 | 1894 | 3588 |
| Люпин | 28 | 25 | 600 | 239 |
| Свекла 'Бордо' | 0 | 6 | 1313 | 661 |
| Подсолнечник | 15 | 32 | 1194 | 287 |
| Пайза | 0 | 25 | 159 | 304 |
| Капуста | 9 | 11 | 473 | 279 |
| Сорго | 13 | 32 | 118 | 77 |
| Горох | 2 | 2 | 177 | 462 |

Таблица 2
Поглощение растениями стронция и цезия при внесении в почву
остатков кукурузы с триходермой (в г/100 тыс. растений)

| Культура | Почва (контроль) | Почва + оолома | Почва + соли | Почва + со- лома + соли |
|-----------------|---------------------|-------------------|-----------------|----------------------------|
| Стронций | | | | |
| Амарантус | 16 | 0 | 17 | 12 |
| Люпин | 9 | 9 | 28 | 17 |
| Рапс | 0 | 48 | 18 | 25 |
| Пайза | 3 | 2 | 4 | 4 |
| Сорго | 15 | 5 | 27 | 57 |
| Кукуруза | 47 | 30 | 76 | 230 |
| Цезий | | | | |
| Амарантус | 3 | 0 | 70 | 20 |
| Люпин | 5 | 6 | 98 | 152 |
| Рапс | 0 | 5 | 39 | 74 |
| Пайза | 1 | 0 | 10 | 19 |
| Сорго | 8 | 7 | 74 | 22 |
| Кукуруза | 19 | 4 | 591 | 2524 |

Согласно полученным данным наибольший вынос стронция и цезия приходится на свеклу, подсолнечник, капусту и кукурузу (табл. 1 и 2). Для биологической мелиорации почв, содержащих радиоактивные изотопы, свекла, капуста и кукуруза едва ли подходят, так как широко используются в питании человека и животных и могут являться источником их заболеваний. Наиболее подходящей культурой является подсолнечник, так как в зрелом состоянии хорошо горит и вегетативная масса редко используется в питании. Получаемое же масло, вероятно, будет содержать незначительное количество данных радиоактивных элементов.

Несомненно, что работы в направлении биологической мелиорации необходимо продолжать, в том числе на уровне специализированных селекционных центров, с целью отбора растений, максимально накапливающих в своих органах стабильные и радиоактивные соединения, попавшие в почву вследствие антропогенного загрязнения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. А.с. 957563 СССР. Способ переработки растительных субстратов / Г.В. Лебедев. Заявл. 16.05.80; Оpubл. в Б.И. 1990, Бюл. № 42. С. 258.
2. Лернер Л.А., Кахнович З.Н., Любимова И.Н., Грачев В.А. Атомно-абсорбционное определение стронция в фосфогипсах и почвах в модельных опытах для оценки возможности загрязнения почв // Почвоведение. 1984. № 2. С. 142–148.
3. Полуэктов Н.С. Методы анализа по фотометрии пламени. М.: Химия, 1967. 220 с.

Институт физиологии растений РАН,
Общество "Элегия",
Институт микробиологии РАН,
Главный ботанический сад РАН,
Почвенный институт РСА, Москва

Summary

Lebedev G.V., Sabinina E.D., Egorov V.G., Grachjova N.Y.,
Aksenova N.P., Bavrina T.V., Konstantinova T.N., Sergeeva L.I.,
Goljanovskaya S.A., Zaltsman O.O., Ivanov M.J., Vostrov I.S.,
Demidov A.S., Ivanov V.N., Khrganovskiy I.V., Kakhnovich Z.N.,
Epifanova L.M. The accumulation of Cs and Sr by plants.

The ability of plants to accumulate radioactive strontium (Sr) and caesium (Cs) was studied in 6 variants of field trials. The plants included in these studies (*Amaranthus*, *Panicum*, *Zea*, *Sorghum*, *Pisum*, *Echinochloa*, *Lupinus*, *Brassica*, *Beta*, *Helianthus*) were classified into 3 groups according to their response to CsNO_3 and $\text{Sr}(\text{NO}_3)_2$ added to the soil, with CsNO_3 and $\text{Sr}(\text{NO}_3)_2$ acting as strong growth stimulants in the first group and light growth stimulants in the second group and slightly inhibiting the growth of plants in the third group. Strontium and caesium carry-over by the plants tested was also studied. *Beta*, *Helianthus* and *Zea* revealed the highest degree of Sr and Cs accumulation.

ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ МОРФОТИПОВ У ЛЮТИКА КАШУБСКОГО В ЗАВИСИМОСТИ ОТ МЕСТООБИТАНИЯ

Л.А. Дейстфельдт

Данные мировой литературы о систематическом статусе многочисленных форм апомиктичного комплекса *Ranunculus cassubicus* L., а также отношении этого вида к другим близким видам: *R. auricomus* L., *R. monophyllus* Ovczinn. крайне противоречивы. Швейцарский ботаник Кох [1] расценивал все константные формы в качестве отдельных видов, являющихся продуктами расщепления, происходящими от скрещивания *auricomus* и *cassubicus*-типа. Видового статуса этих форм придерживаются и другие авторы [2, 3]. Шведские и финские исследователи описывают подвиды или кланы (Sippen) [4–7]. Однако почти во всех зарубежных работах, посвященных лютикам секции *Auricomus*, подробно описываются все новые и новые формы и обсуждается их статус. Во избежание вступления в эту дискуссию ограничимся лишь упоминанием о том, что наши наблюдения охватывали весь разнообразный комплекс форм в рамках *R. cassubicus*, близкого по объему в понимании М.А. Розановой [8], но с включением типов, переходных к *R. auricomus* L. Систематическое положение этих форм в данном вопросе не имеет значения.

Целью данной работы было выявление приуроченности константных типов к конкретным фитоценозам в различных географических зонах. Константность, т.е. наследуемость выявленных морфотипов, была доказана автором путем высадки семян на опытном участке, это подтверждается также работой Л.Е. Курлович [9].

Исследования охватывали различные районы Московской (г. Москва и лесопарковый пояс, Одинцовский, Дмитровский, Сергиево-Посадский, Серпуховской, Можайский, Ногинский районы) и Орловской (Залегощенский, Новосурский, Новодеревеньковский, Новосильский, Хомутовский районы) областей, отдельные описания относятся к Тульской и Харьковской областям (вдоль Симферопольского шоссе). Описана также небольшая зона на стыке ареалов *R. cassubicus* и *R. monophyllus* в пределах Висимского заповедника (Средний Урал).

Под морфотипами мы понимаем четко отлимимые константные группы близких форм, независимо от того, связаны ли они с какими-то конкретными экологическими и географическими условиями местообитания. Различные конкретные проявления одного морфотипа в разных местообитаниях могут отличаться по некоторым признакам, к тому же даже в одном местообитании возможно произрастание разных более мелких форм одного морфотипа, которые в случае их константности можно считать отдельными биотипами. Однако отличия между этими формами настолько малы, что не всегда можно с достоверностью судить об их наследственной обусловленности, так что многие промежуточные формы могут оказаться лишь модификациями, прямо зависимыми от конкретных географических условий. Поэтому брать за объект анали-

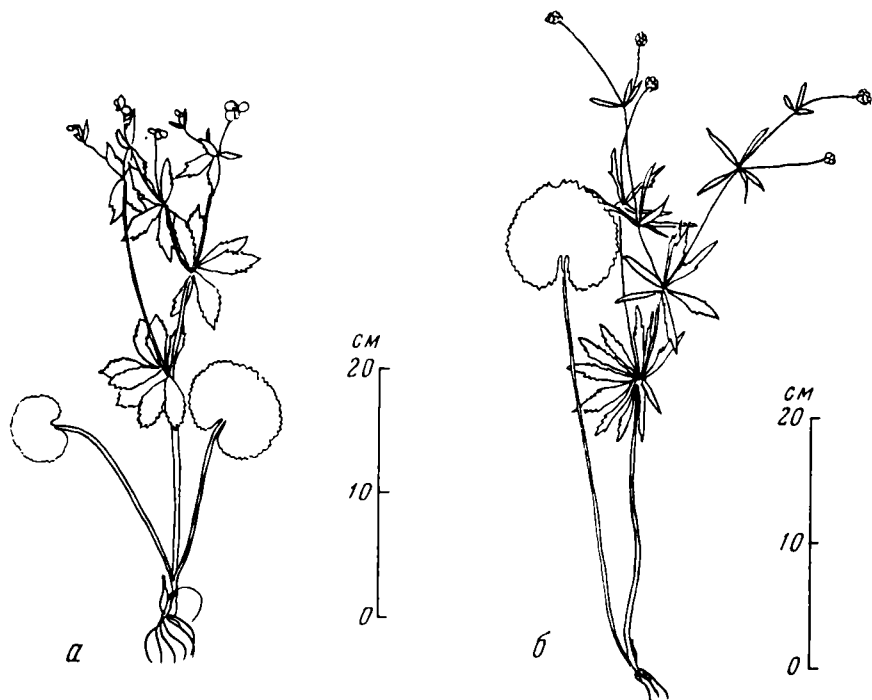


Рис. 1. Морфотипы лютика кашубского

а — типичный, б — узколистный, в — волнистый, г — аномальный, д — тощий, е — овальный, ж — мелкий

за настоящие биотипы, т.е. наиболее мелкие дробные подразделения, не представляется практически возможным.

Некоторые из выделенных морфотипов совпадают с "разновидностями" М.А. Розановой [8], но чаще они имеют другой объем. Главным критерием для выделения морфотипов служил характерный габитус, являющийся наиболее четким интегрированным отражением совокупности морфологических признаков, основанных на генетических отличиях. Такие морфотипы к тому же легко отличимы в природе.

На основании наблюдений в природе и изучения гербария европейской части СССР (MW, MHA, MOSP, LE, гербарий ТСХА) было выделено 7 основных морфотипов, отличительные признаки которых описаны ниже.

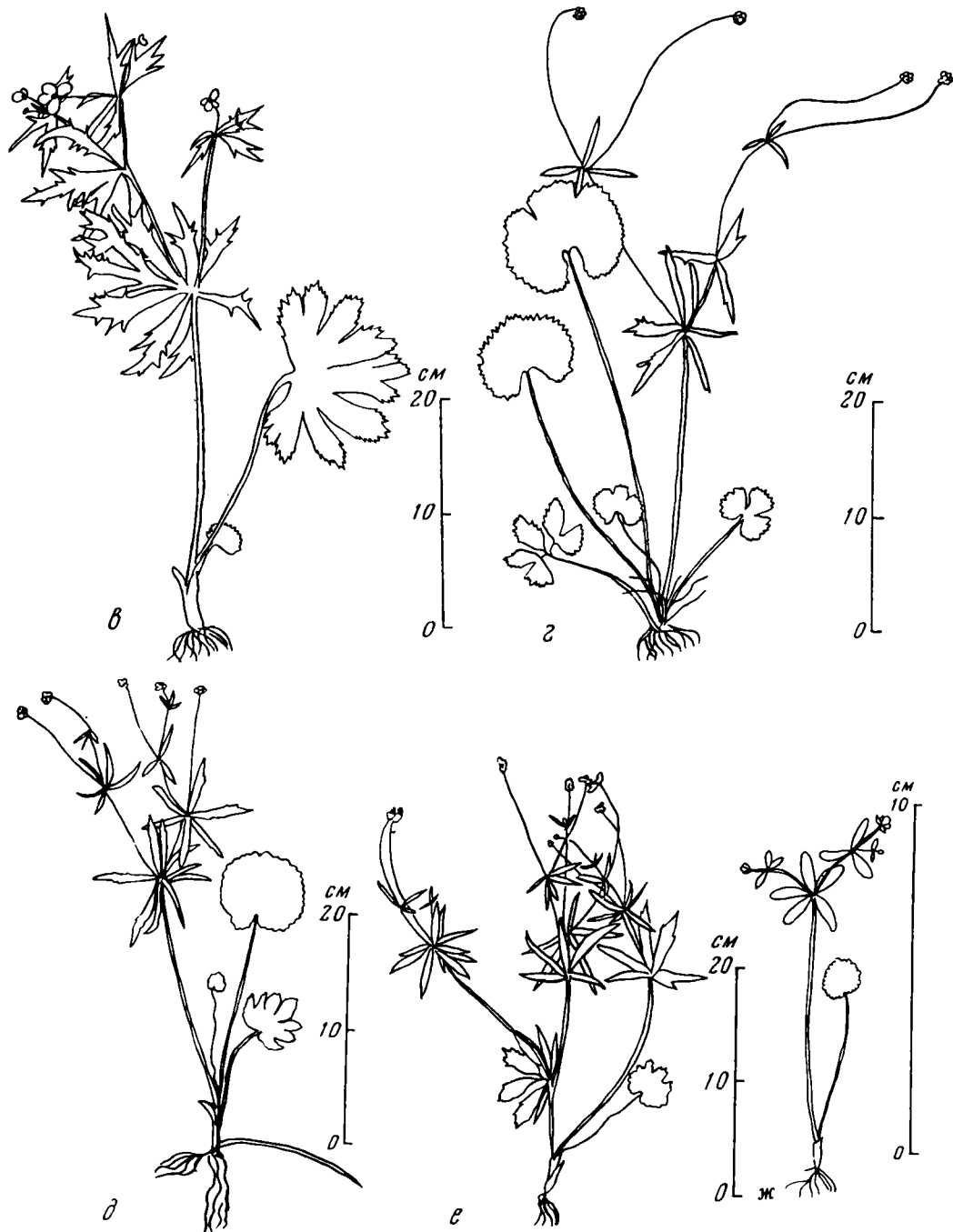
1. Типичный (var. *elatior* Rozan.).

Высокое растение чаще с цельными зубчатыми прикорневыми листьями (иногда первый лист может быть надрезан на 3–5–7 долей). У основания побега всегда имеются чешуи. Доли нижних стеблевых листьев ромбические или широколанцетные, крупнозубчатые, доли верхних стеблевых листьев зубчатые. Цветки крупные 2–2,5 см в диаметре, иногда до 3 см, плоды крупные (рис. 1, а). В пределах морфотипа выделяется биотип с мелкими прикорневыми листьями и мелкозубчатыми нижними стеблевыми.

2. Узколистный.

Высокое растение с цельными, иногда надрезанными или рассеченными прикорневыми листьями. Всегда имеются чешуи. Доли нижних стеблевых листьев удлиненоланцетные, зубчатые. Доли верхних листьев зубчатые. Цветки около 1–1,5 см, плоды крупные (рис. 1, б).

3. Волнистый (вместе с предыдущим типов они близки к var. *oblongifolius* Rozan.).



Высокое растение с цельными или часто надрезанными или рассеченными прикорневыми листьями, чаще с прямым основанием. Край листа обычно длиннозубчатый. Всегда есть чешуи. Доли нижних стеблевых листьев узколанцетные или ланцетные, длиннозубчатые, иногда глубоко надрезанные, доли верхних – редко длиннозубчатые. Цветки крупные 2–2,5 см, плоды крупные (рис. 1, в). В пределах этого морфотипа можно выделить форму с полностью безлепестными цветками (все остальные при-

наки остаются без изменения). Есть также биотип с многочисленными отдельными прикорневыми листьями и очень узкими длиннозубчатыми долями стеблевых (он является переходным к Аномальному, описанному ниже).

4. Аномальный (var. *pseudoauricomus* Rozan., *R. fallax* (W. & Gr.) Schur или *R. megacarpus* Koch).

Прикорневые чешуи обычно отсутствуют и заменяются дополнительными прикорневыми листьями, иногда одна чешуя сохраняется. Прикорневые листья чаще многочисленные (больше 3) разнообразной формы: цельные, надрезанные и рассеченные (чаще на 3 доли характерной формы). Доли нижних стеблевых листьев удлинено-ланцетные, обычно сильно суженные к основанию, зубчатые или редкозубчатые, верхние — зубчатые. Цветки 1–1,5 см, плоды мелкие (рис. 1, з).

5. Тощий.

Растение среднего роста с тонким стеблем. Прикорневые листья небольшие, цельные или надрезанные, по краю чаще городчатые. Чешуи обычно есть, но в некоторых популяциях могут отсутствовать. Доли нижних стеблевых листьев узколанцетные или почти линейные, слабозубчатые, реже цельнокрайние. Доли верхних стеблевых листьев линейные, цельнокрайние. Цветки 1–1,5 см, плоды мелкие (рис. 1, д).

6. Овальный.

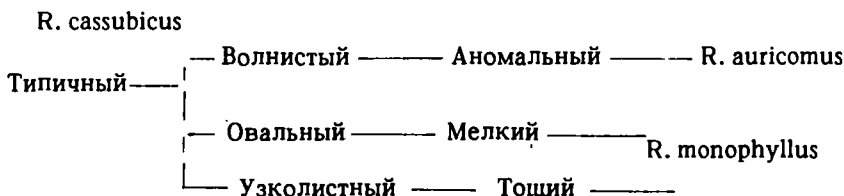
Растение среднего роста и ниже с тонким стеблем. Форма роста обычно кустовидная, т.е. от одной мочковатой корневой системы отходят несколько побегов, но каждый со своими прикорневыми листьями и чешуями, так что побеги легко отделимы друг от друга. Прикорневые листья мелкие, всегда цельные, по краю неравно-городчатые. Доли нижних стеблевых листьев узко-ромбические или овальные, тупозубчатые или волнистые. Цветки мелкие, около 1 см, обычно лимонно-желтые, плоды мелкие (рис. 1, е).

7. Мелкий (близок к *R. altaicus* Rozan.).

Очень низкое тонкое растение с мелкими цельными городчатыми прикорневыми листьями. Чешуи всегда есть. Доли нижних и верхних стеблевых листьев овальные, цельнокрайние, часто у основания сросшиеся. Цветки мелкие, около 1 см, плоды мелкие (рис. 1, ж).

При некотором опыте перечисленные морфотипы можно легко отличить в природе, однако иногда встречаются и промежуточные формы, являющиеся крайним выражением изменчивости признаков в сближающие морфотипы друг с другом.

Как мы видим из сравнения отдельных признаков, у разных морфотипов они варьируют, но не настолько, чтобы по одному признаку можно было отличить морфотипы друг от друга. Несомненно, основным отличительным признаком можно считать форму стеблевых листьев, особенно нижнего стеблевого листа. Доли стеблевых листьев у разных морфотипов можно расположить в ряд от широко-ромбических крупнозубчатых до почти линейных цельнокрайних, которые смыкаются с признаками, характерными для *R. auricomus* и *R. monophyllus* (рис. 2). Однако морфотипы *R. cassubicus* с редкозубчатыми или цельнокрайними нижними стеблевыми листьями приближаются к этим видам и по остальным признакам, так что морфотип "аномальный" оказывается переходным к *R. auricomus*, а морфотипы "тощий" и "мелкий" — к *R. monophyllus*. Взаимоотношения между *R. cassubicus* и близкими видами можно представить в виде схемы.



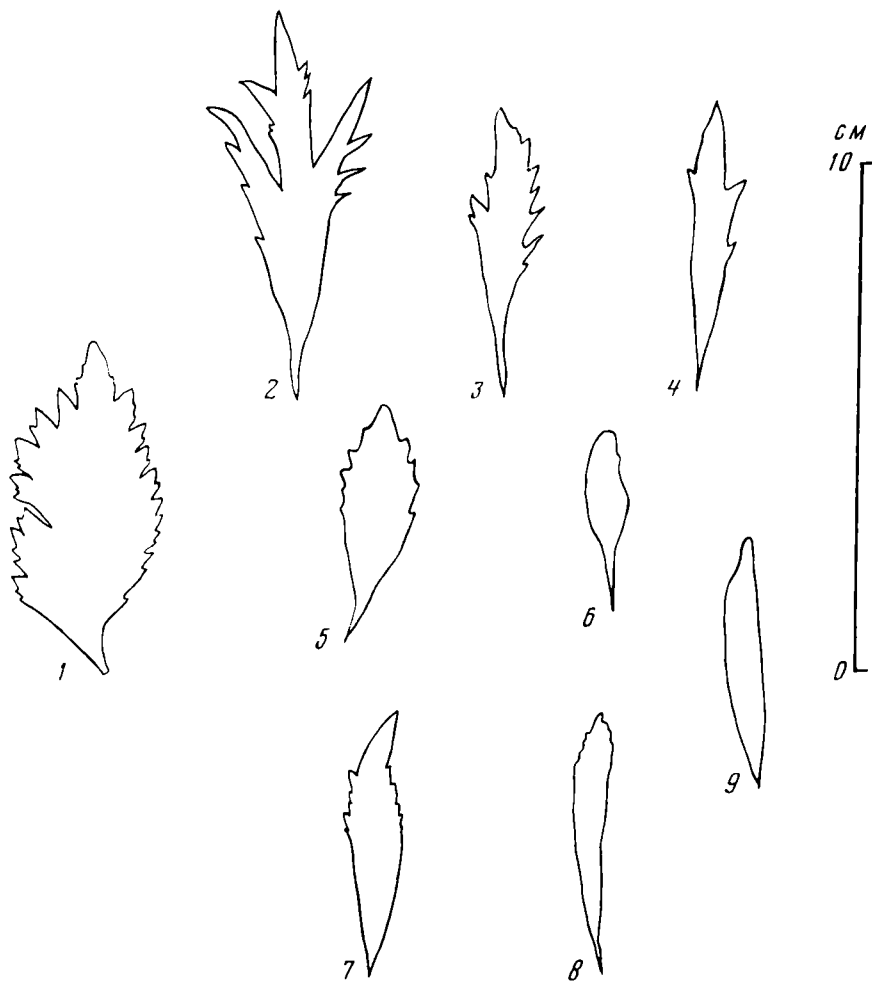


Рис. 2. Доли стеблевых листьев различных морфотипов лютика кашубского (в натуральную величину)

1 — типичный, 2 — волнистый, 3 — аномальный, 4 — *Ranunculus auricomus*, 5 — овальный, 6 — мелкий, 7 — узколистный, 8 — тощий, 9 — *R. monophyllus*

Однако эта схема объясняет лишь чисто морфологические закономерности и вовсе не претендует на какие-либо эволюционные выводы. Тем более она не является доказательством наличия гибридизации между разными видами.

Форма и степень рассеченности прикорневых листьев сама по себе никогда не является определяющей, в вегетативном состоянии правильно определить морфотипы практически невозможно. Однако некоторые авторы строят ключ для определения типов группы *R. auricomus* (*R. cassubicus* сюда не входит по причине отсутствия на территории Западного Берлина) только на основании признаков прикорневого листа [10]. Оказалось, что у прикорневых листьев очень велика степень сезонной и годичной изменчивости. Как показали опыты, у пересаженных растений форма этих листьев может меняться в разные годы, не говоря уже о различии в листьях на одном растении. Обычно первый прикорневой лист бывает наиболее рассеченным, на коротком черешке. Летний лист, вырастающий после цветения, наоборот, у большинства биотипов — цельный. Кроме того, существуют очень тесные морфологические и онтогенетические связи между прикорневыми листьями и влагалищными чешуями. Че-

шуи — это недоразвитые листья, поэтому у одного морфотипа и даже у одного и того же экземпляра в разные годы могут развиваться либо чешуи, либо дополнительные прикорневые листья. В верхней ветви схемы наблюдается тенденция к исчезновению чешуй и увеличению числа прикорневых листьев.

У некоторых уродливых экземпляров встречаются цельные нижние стеблевые листья, по форме идентичные прикорневым (рис. 3, а).

У других, наоборот, прикорневые листья могут быть настолько рездельными, что их доли располагаются на отдельных довольно длинных черешках, отходящих от одной точки основания стебля (рис. 3, б). Однако эти отклонения обычно не передаются по наследству при посеве семян, либо такие растения вообще не дают семян и даже не развивают полноценных цветков. По форме и степени рездельности прикорневые листья также можно расположить в ряд от *R. cassubicus* до *R. auricomus* в соответствии с вышеуказанной схемой (рис. 4), но в отличие от стеблевых листьев здесь перекрывание признаков более тесное, так как у одного морфотипа наблюдается не один тип листа, а наиболее характерный набор листьев.

Такие признаки, как число лепестков в цветках, опушенность плодов и цветоложа вообще не являются определяющими для морфотипов. Так, в пределах одного морфотипа могут встречаться константные безлепестные биотипы и формы с полным числом лепестков, однако все другие признаки остаются идентичными. Кроме того, даже в одном местообитании могут расти различные биотипы одного морфотипа, отличающиеся между собой более тонкими признаками формы или размера листьев, их рассеченности и расположения на побеге, но это не мешает все же относить их к одному морфотипу, поскольку отличия обычно касаются лишь одного признака, либо такие формы являются промежуточными между двумя морфотипами по одному или нескольким признакам. Конкретные экземпляры растений одного морфотипа, собранные в различных местообитаниях, очень редко могут быть идентичными, обычно они также отличаются по некоторым тонким признакам, заметным лишь при сравнении по общему габитусу.

Теперь рассмотрим закономерности распределения различных морфотипов по фитоценозам. В одном конкретном фитоценозе (участке ассоциации) может встречаться от 1 до 5 морфотипов. Их число зависит более всего от степени нарушенности и ответленности леса. В малонарушенных ценозах без полян и дорог обычно растет лишь 1–2 морфотипа, при повышении нарушенности их число возрастает, причем новые морфотипы обычно встречаются на более открытых участках: полянах, вырубках, опушках, а также в условиях повышенного увлажнения (вблизи ручьев, у выходов грунтовых вод и т.п.). На таких открытых местообитаниях наиболее часто встречается морфотип "аномальный", приближающийся по всем признакам к другому виду — *R. auricomus* (рис. 5), характерному для лугов. В этом случае наблюдается конвергентная изменчивость на уровне видов, но она имеет место и на уровне отдельных морфотипов.

В одном фитоценозе разные морфотипы могут произрастать либо совместно, вплемешку друг с другом, либо отдельными группами, приуроченными к конкретным микроусловиям или просто связанными со способом распространения семян.

Вначале рассмотрим состав морфотипов наиболее типичных местообитаний лютика кашубского — широколиственных лесов средней полосы России (Московская и Тульская области). На основании анализа 44 геоботанических описаний, выполненных автором, можно отметить, что в типичных дубравах и липняках с преобладанием и травяном покрове *Carex pilosa* Scop., *Aegopodium podagraria* L., *Pulmonaria obscura* Dum., *Galeobdolon luteum* Huds., *Mercurialis perennis* L., *Srrellaria holostea* L. постоянно присутствует два основных морфотипа: "типичный" и "волнистый" (в некоторых случаях последний может отсутствовать). В более нарушенных и открытых местообитаниях обычно появляются другие морфотипы ("узколистный", "аномальный"), од-



Рис. 3. Уродливые экземпляры лютика кашубского

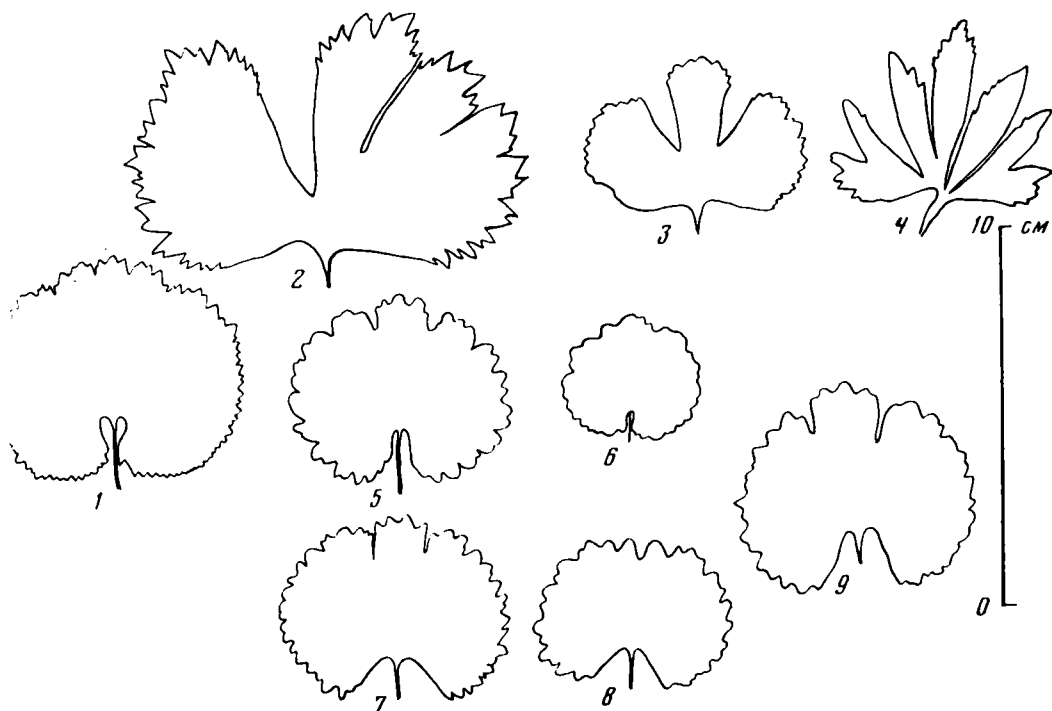


Рис. 4. Прикорневые листья различных морфотипов лютика

1 — типичный, 2 — волнистый, 3 — аномальный, 4 — *R. auricomus*, 5 — овальный, 6 — мелкий, 7 — узколистный, 8 — тощий, 9 — *R. monophyllus*



Рис. 5. *Ranunculus auricomus* L.

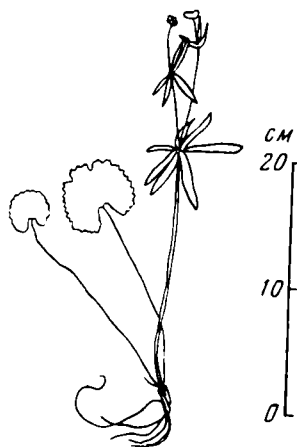


Рис. 6. *Ranunculus monophyllus* Ovczin.

нако два первых биотипа всегда преобладают по численности). Морфотип "типичный" встречен в 84% описаний, "волнистый" – в 75%, "узколистный" – в 32%, "аномальный" – в 30%, "овальный" – 11%, "тощий" – в 9%.

Для выяснения более тонкой привязанности морфотипов к отдельным парцеллам одного фитоценоза в дубраве ГЭС РАН был заложен профиль от поднятия до понижения с низким уровнем грунтовых вод. Оказалось, что в парцеллах с доминированием *Caleobdolon luteum* преобладает морфотип "волнистый", в некоторых местах – "овальный". В парцеллах с преобладанием *Aegopodium podagraria* – "типичный". В березняке с доминированием *Stellaria holostea* и *Ajuga reptans* L. встречается три морфотипа: "аномальный", "волнистый" и "типичный", включающий два биотипа: 1) с ромбическими долями стеблевых листьев и мелкими прикорневыми листьями, 2) с ланцетными долями стеблевых и более крупными прикорневыми листьями.

Для ельников и демутиационных березняков Московской области (27 описаний) с присутствием ели и преобладанием в травяном покрове *Galeobdolon luteum* наиболее характерен морфотип "тощий", но он не всегда доминирует. Часто его заменяет морфотип "узколистный" (особенно в березняках и сосняках, переходных к дубравам). Однако в большинстве случаев одновременно присутствуют и основные морфотипы: "типичный" и "аномальный". Биотип "типичный" встречен в 76% описаний, "волнистый" – 57%, "тощий" – 38%, "узколистный" – 35%, "аномальный" – в 22%.

На схеме морфотипов нижняя ветвь соответствует постепенному переходу от дубрав к ельникам в средней полосе европейской части и далее к пихто-ельникам Среднего Урала, где появляется настоящий *R. monophyllus*.

Однако эти закономерности касаются лишь Нечерноземной полосы России. Ближе к югу в Орловской и Харьковской областях наблюдается совсем иная картина, сделанная на основании 21 описания в разных районах. Здесь в южных дубравах, сохра-

нившихся по берегам рек, где в травяном покрове доминируют те же виды, что и в Московской области, но встречаются более южные растения (*Scorzonera humilis* L., *Potentilla alba* L., *Veronica teucrium* L., *Clematis recta* L., *Vicia pisiformis* L.), абсолютно преобладает морфотип, по морфологическим признакам сходный с "тощим", характерным для ельников более северных регионов, отличается он лишь отсутствием прикорневых чешуй (хотя в некоторых случаях они имеются). Но эти морфотипы, по-видимому, не являются идентичными. Очевидно, они возникли независимо в результате наличия общих направлений изменчивости в этой группе. Кроме того здесь широко распространен морфотип "анамальный" в разных степенях перехода к *R. auricomus*, особенно на сильно олуговевших участках. В более северных районах Орловской области, как и в Московской преобладают морфотипы "типичный" и "волнистый". Морфотип "тощий" встречен в 69% описаний, "анамальный" – в 38%, "узколистный" – в 31%, "волнистый" – в 23%, "типичный" – в 15%, "овальный" – в 15%.

В пихто-ельниках и березняках Среднего Урала (Висимский заповедник, 8 описаний) встречается всего три морфотипа *R. cassubicus*: "тощий", "узколистный" и "анамальный", а также переходные формы к *R. monophyllus*. Морфотип "тощий" обычно господствует на более сухих местах с доминированием в травяном покрове *Calamagrostis obtusata*. На более увлажненных участках и открытых местах появляются другие морфотипы: "узколистный" и "анамальный", а также настоящий *R. monophyllus* (рис. 6). Причем морфотип "анамальный" также часто сближается с *R. monophyllus*. Так что в этой зоне наблюдается очень размытая картина взаимопереходов между тремя видами вопреки мнению М.А. Розановой [8] об отсутствии переходных форм между *R. auricomus* и *R. monophyllus*. Однако это вовсе не доказывает гибридогенной природы переходных форм, а только указывает направление изменчивости конвергентного типа.

Вышеописанные наблюдения свидетельствуют о том, что никаких резких границ между тремя интересующими нас видами в природе не существует. Имеется единый апомиктический комплекс с широким спектром форм, которые можно объединить в таксоны различных рангов. При этом крайние формы хорошо вписываются в обособленные категории, обладающие почти всеми критериями отдельных видов, тогда как промежуточные формы часто трудно отнести к определенному виду. Лишь у самых крайних форм наблюдаются совокупности признаков, обычно указываемые в определителях в качестве видового отличия или описанные Кохом [1]. Есть, правда, различия чисто физиологические: в сроках цветения. Раньше в одном и том же местобитании (там, где одновременно встречаются все 3 вида) цветет *R. monophyllus*, затем *R. cassubicus*, позже всех – *R. auricomus*.

Морфотипы *R. cassubicus*, растущие в местообитаниях, характерных для *R. auricomus* (луга), по всем признакам приближаются к последнему виду. Морфотипы *R. cassubicus* на восточной границе ареала и в фитоценозах, близких к характерным для *R. monophyllus* (ельники), приближаются к этому виду. Выходит, что граница между *R. cassubicus* и *R. auricomus*, а также между *R. monophyllus* и *R. auricomus* – экологическая, а между *R. cassubicus* и *R. monophyllus* – географическая (Уральский хребет). Два последних вида можно считать викарирующими для разных географических зон с запада на восток. Родоначным видом, безусловно является *R. cassubicus* (морфотип "типичный"), а два других лишь результатом обособления крайних его морфотипов, а не наоборот по утверждению некоторых авторов как в прошлом веке [11], так и в недавнее время [12], которые считают новые формы результатом межвидовой гибридизации. Это подтверждается, кроме того, гораздо большим разнообразием форм у *R. cassubicus* и тем фактом, что переходные формы все же больше тяготеют именно к этому виду. Наименьшей изменчивостью обладает *R. monophyllus*, промежуточной – *R. auricomus*. Но в данном случае для выяснения биологических

закономерностей функционирования всего апомиктичного комплекса абсолютно не имеет значения, на каком систематическом уровне это рассматривать.

Таким образом, для лютиков апомиктичного комплекса *R. auricomus* более пригодна не классификация, а ординация, подтверждаемая также фитоценоотическими рядами от широколиственных до хвойных лесов и от лесов до лугов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Koch W. Schweizerische Arten aus der Verwandtschaft der *Ranunculus auricomus* L. // Ber. Schweiz. bot. Ges. 1933. Bd. 42. S. 740–753.
2. Rutishauser A. Untersuchungen über die Evolution pseudogamer Arten // Ibid. 1960. Bd. 70, S. 113–125.
3. Borchers-Kolb E. *Ranunculus* sect. *Auricomus* in Bayern in den angrenzenden Gebieten. 1. Allgemeiner Teil // Mitt. Bot. Staatsamml. München. 1983. N 19. S. 363–429.
4. Julin E. Der Formenkreis des *Ranunculus auricomus* L. in Schweden // Ark. Bot. Ser. 2, 6. 1965. N 1. S. 1–108.
5. Nannfeldt J.A. Några synpunkter på den skandinaviska fjällfloras ålder // Kgl. Vetenskapssoc. Arsb. 1947. P. 51–85.
6. Fagerström L. Neue Sippen des *R. auricomus*-Komplexes aus Finland // Acta. Soc. fauna et flora Fenn. 1967. Vol. 79, N 1. P. 1–63.
7. Fagerström L. Neue Sippen des *R. auricomus*-Komplexes aus der Sowjetunion // Ibid. N 2. P. 1–110.
8. Розанова М.А. Опыт аналитической монографии conspecies *Ranunculus auricomus* Korsh. // Тр. Петергоф. естеств.-науч. ин-та. 1932. № 8. С. 19–138.
9. Курлович Л.Е. Сравнительное изучение семян и родительских форм биотипов лютика кашубского и лютика золотистого // Бюл. Гл. ботан. сада. 1984. Вып. 132. С. 46–48.
10. Melzheimer V., Damboldt J. Schlüssel der *Ranunculus auricomus* Sippen in West Berlin // Verh. Bot. Ver. Prov. Brandenburg. 1977. Bd. 113. S. 23–26.
11. Scharlock-Graudenz K. Ein Mischling von *Ranunculus cassubicus* und *auricomus* // Schr. phys. Ges. Königsberg. 1896. Bd. 37. S. 164.
12. Marklund G., Rousi A. Outlines of evolution in the pseudogamous *Ranunculus auricomus* group in Finland // Evolution. 1961. Vol. 15, N 4. P. 510–522.

Научно-исследовательский институт охраны природы и заповедного дела, Москва

Summary

Deistfeldt L.A. Composition of *Ranunculus cassubicus* morphotypes in different plant communities

The connection of constant morphotypes of *Ranunculus cassubicus* with some plant communities is revealed. Some morphotypes may be found in all communities, the number of morphotypes in a particular phytocenosis fluctuates from 1 to 5 and depends mostly on the degree of an ecosystem disturbance. The more destructed the ecosystem is, the more morphotypes it includes. Similar morphotypes, that were found in different localities, obviously have developed independently as a result of common directions of variability in this group. In the wild there is no clear-cut borderline between *R. cassubicus*, *R. auricomus* and *R. monophyllus*. They are an indivisible complex with a wide spectrum of forms that may be united in one taxon. Only extreme forms can be assigned to separate species, but with intermediate forms great difficulties arise. So when we deal with the plants of the apomictic complex of *R. cassubicus*, ordination rather than classification would be more suitable, an ordination confirmed by successions from broad leaved to coniferous forests and from forests to meadows.

ПОЛИМОРФИЗМ ВЕГЕТАТИВНЫХ ОРГАНОВ ЖИМОЛОСТИ СИНЕЙ

А.Г. Куклина

Изучение особенностей полиморфизма у растений важно для разрешения таксономических проблем и подбора исходного материала при интродукции.

Жимолость синяя (*Lonicera caerulea* L., Caprifoliaceae) отличается исключительным полиморфизмом, вследствие чего у исследователей нет единого мнения об объеме этого вида. Мы понимаем жимолость синюю в "широком смысле", согласно взглядам К. Ледебура [1], Э. Вольфа [2] и А. Редера [3], с голарктическим циркумполярным ареалом в таежной зоне от Прибалтики до Дальнего Востока. При "узком понимании" (с ареалом в Карпатах) [4] полиморфный комплекс подсекции *Caeruleae* Rehd. раздроблен на 10 самостоятельных видов [4–10].

У жимолости синей ярко выражен полиморфизм вегетативных органов, признаки которых используются наравне с другими для диагностики вида.

Согласно "Флорам" и "Определителям", жимолости подсекции *Caeruleae* с эллиптической формой листа относятся к собственно жимолости синей и к жимолости Палласа – *L. pallasii* Ledeb. [4, 6, 10]. Продолговато-эллиптический лист характерен и для жимолости алтайской – *L. altaica* Pall., жимолости узкоцветковой – *L. stenantha* Pojark. [4, 6, 10]. Обратнойцевидная форма листа свойственна жимолости балтийской – *L. baltica* Pojark., жимолости синей [4], а также жимолости Палласа [10].

Так же, как и форму листа, степень опушения вегетативных органов некоторые авторы считают одним из признаков для различения видов в подсекции *Caeruleae*. Однако при описаниях опушения молодых (однолетних) побегов голые, либо почти голые побеги указываются не только для жимолости алтайской [4, 6, 9], но и для жимолости узкоцветковой [8], а густоопушенные побеги (с пушком и длинными волосками) считаются свойственными жимолости Турчанинова – *L. turczaninowii* Pojark. [4, 6, 10]. Всегда опушенные побеги приписываются жимолости узкоцветковой [5], жимолости съедобной – *L. edulis* Turcz. ex Freyn [7] и жимолости балтийской [4]. Но не ясно, как же различать растения по опушению, если согласно разным авторам, по этому признаку растения могут быть отнесены сразу к нескольким видам. Подобная картина наблюдается и с признаком опушения листовой пластинки.

Эта противоречивая ситуация складывается из-за большого диапазона генетической, экотипической, географической изменчивости и может быть разрешена лишь с помощью статистического анализа [11] на популяционном уровне [12].

Жимолость синюю мы изучали в 1981–1987 г.г. в 44 природных популяциях. Для выявления географических закономерностей полиморфизма были выстроены широтный (от Норильска – 69° с.ш. до Тянь-Шаня – 41° с.ш.) и долготный (от Латвии – 23° в.д. до Комсомольска-на-Амуре – 137° в.д.) профили.

Во всех популяциях случайно выбирали в среднем 25–40 плодоносящих кустов.

Для определения формы листовой пластинки (отношение длины к ширине) из среднего яруса куста с южной стороны отбирали по одной ветке и промеряли на ней 10 листовых пластинок из вторых-третьих узлов побега. Густота опушенности однолетних побегов и листовых пластинок оценивали по числу волосков на 1 см² при помощи бинокуляра Technival с объект-микрометром. Полученные данные обрабатывали согласно биометрической методике [13, 14] и рекомендациям для множественных объектов [15]. Определяли среднее значение признака (M), среднее квадратичное отклонение (σ), коэффициент изменчивости (v , %) и его ошибку при $P = 5\%$. Оценку индивидуальной изменчивости проводили для каждого куста, внутрипопуляцион-

Таблица 1
Внутрипопуляционный спектр изменчивости по форме листовой пластинки
жимолости синей в широтном профиле, %

| Местонахождение популяции | Форма и индекс листа | | | | |
|---------------------------------------|---|--|---|--|----------------------------------|
| | округло- эллиптичес- кая; 1,0—1,39 | широко- эллипти- ческая; 1,4—1,99 | продолго- вато-эллип- тическая; 2,0—2,49 | удлинен- но-эллип- тическая; 2,5—2,89 | ланцетовид- ная; более 2,9 |
| Красноярский край | | | | | |
| Игарка | — | 44 | 41 | 10 | 5 |
| Туруханск | — | 63 | 24,9 | 9,1 | 3 |
| Верхнеимбатск | 5 | 46,5 | 34 | 10 | 4,5 |
| Подкаменная Тунгуска | — | 41 | 48 | 11 | — |
| Енисейск, д. Назимово | — | 38,5 | 34,5 | 23 | 4 |
| Красноярск, ст. Лесная | — | 35 | 55 | 7,5 | 2,5 |
| Дивногорск | — | 15,2 | 69 | 13,8 | 2 |
| Алтай | | | | | |
| Телецкое озеро, Иогач | 3 | 26 | 39 | 26,5 | 5,5 |
| Семинский, хр. д. Топучай | — | 20 | 42 | 33 | 5 |
| Коргонский, хр. с. Кайсан | — | 11 | 55,6 | 30,5 | 2,9 |
| Теректинский, хр. п. Кайыр- лык | — | 9 | 59,3 | 27,2 | 4,5 |
| Чулышманский, хр. п. Усть- Улаган | — | 9 | 39,3 | 42 | 9,5 |
| Курайский хр. п. Акташ | — | 6,3 | 44,7 | 41 | 8 |
| Северо-Чуйский, хр. Ак- Туру | 3 | 37,5 | 47 | 9,5 | 3 |
| Сарымсакты, п. Чин- чистай | — | 47,5 | 42 | 10,5 | — |
| Тянь-Шань | | | | | |
| Джунгарский Алатау п. Аман- бохтер | — | 15 | 57,5 | 25 | 2,5 |
| Терский Алатау, р. Барскаун | — | 16 | 61 | 23 | 0 |
| р. Токсанбай | — | 27 | 51,5 | 14,5 | 7 |
| Киргизский, хр. р. Шамси | — | 20,9 | 54,5 | 19 | 6 |
| Сусамыртау, р. Чичкан | — | 20,5 | 56,5 | 23 | — |
| Горы Нура, р. Он-Арча | — | 18 | 41,4 | 25,6 | 15 |

ной — путем определения различий между кустами. В заключение сопоставляли данные по выборкам в популяциях, т.е. оценивали межпопуляционную и географическую изменчивость.

Полиморфизм листовой пластинки. Форма листовой пластинки жимолости синей варьирует не только в пределах ареала и популяции, но даже на одном кусте и побеге. В базальных узлах побега форма листа более округлая, в терминальных — более удлиненная, в середине же побега она относительно стабильная [16]. Поэтому именно средние листья (из 2—3 узлов побега) были взяты для изучения.

Выявленное разнообразие формы листа мы условно разбили по соотношению длины к ширине на 5 групп:

округло-эллиптическая (1,1—1,39), широкоэллиптическая (1,4—1,99), продолговато-

эллиптическая (2,0–2,49), удлинённо-эллиптическая (2,5–2,89), ланцетовидная (более 2,9).

Каждая выборка характеризуется амплитудой варьирования формы листовой пластинки и вместе с тем имеет свои индивидуальные особенности. На севере (Норильск, Игарка, Туруханск, Верхнеимбатск) в популяциях преобладают листья широкоэллиптической формы (табл. 1). В популяциях окрестностей Красноярска значительна доля продолговато-эллиптических листовых пластинок. Эта форма доминирует и на Алтае (хребты Теректинский и Северо-Чуйский), а также в Тянь-Шани (Терской Алатау, Сусамыртау). Особи с удлинённо-эллиптическими листовыми пластинками, хотя и встречаются во всех популяциях ареала, но их присутствие значительно только в алтайских популяциях: на Семинском хребте, на Теректинском и Каргонском хребтах, а к Тянь-Шаню – уменьшается.

В широтном направлении особи с ланцетовидными листовыми пластинками находим как в северных, так и в южных популяциях – от 2 до 15%.

Вдоль трансекты север – юг в диапазоне изменчивости формы листа можно отметить ряд ступенчатых сдвигов. На севере индекс листа – 2, южнее до Юго-Восточного Алтая индекс листа увеличивается до 2,48, а далее на хребтах Северо-Чуйском, Ивановском, Сарымсакты вновь приближается к 2. В южной части трансекты – значение индекса снова увеличивается: на Терской Алатау до 2,5.

В долготной трансекте (табл. 2) популяции северо-запада европейской части и Западной Сибири ограничены набором трех типов листа: округло-эллиптические, широкоэллиптические и продолговато-эллиптические. Западносибирские популяции еще сходны по этому признаку с европейскими, но восточнее предгорий Кузнецкого Алатау картина резко изменяется. В Мариинске и Томске уже не встречаются широкоэллиптические формы листа. В Хабаровском крае тенденция к удлинению формы листа проявляется еще четче. Таким образом, в макрогеографической трансекте с запада на восток наблюдается клинальная изменчивость, проявляющаяся в удлинении формы листа.

Полиморфизм опушения. Опушение жимолости синей разнообразно. Волоски различаются морфологически – по толщине, строению (одноклеточные, многоклеточные, железистые) и по окраске.

Чаще всего волоски бесцветные, либо светло-зеленые, но в отдельных местообитаниях Западной Сибири (Чаинский р-н Томской области) встречено светло-желтое опушение. Некоторые черты своеобразия строения волосков имеют многие особи жимолостей Тянь-Шаня: короткое опушение сочетается с отдельными многоклеточными и железистыми волосками.

Для характеристики густоты опушения на листе и побеге мы условно выделили 4 группы с различным числом волосков (на 1 см² листа, на 1 см длины побега):

без опушения (голые) – 0, редкоопушенные – 1–10 шт., среднеопушенные – 11–50 шт., густоопушенные – более 50 шт.

Диапазон густоты опушения широк во всех популяциях (табл. 3). В каждой локальной популяции обнаружены особи с побегами без опушения (11% в Игарке, 64% на хребте Сарымсакты) и почти в каждой – с густоопушенными побегами (7,4% в Игарке, 7% на хребте Сарымсакты).

Представляет интерес анализ соотношения форм с различной степенью опушения по трансекте север–юг. От северных районов Красноярского края к южным постепенно возрастает доля неопушенных форм. Но и южнее этого региона можно обнаружить свои особенности полиморфизма. Так, алтайские растения чаще всего с листьями без опушения (75% на Телецком озере, 70% на Северо-Чуйском хребте), а на побегах редкие волоски (соответственно там же – 52% и 38%). В тяньшанском регионе относительно стабильно доминируют редкоопушенные формы, как, например, на хребте Ат-Баши (85%).

Таблица 2
Внутрипопуляционный спектр изменчивости формы листовой пластинки
жимолости синей в долготном профиле, %

| Местонахождение популяций | Форма и индекс листа – | | | | |
|--------------------------------------|---|--|---|--|----------------------------------|
| | округло- эллиптичес- кая; менее 1,39 | широко- эллипти- ческая; 1,4–1,99 | продолго- вато-эл- липтичес- кая; 2,0– 2,49 | удлинен- но-эллип- тическая; 2,5–2,89 | ланцетовид- ная; более 2,9 |
| Европейская часть | | | | | |
| Латвия, г. Тукумс | 8 | 52,5 | 37,5 | 2 | – |
| Эстония, пос. Рампла | 5,5 | 66,5 | 28 | – | – |
| Псковская обл., Староизборск | – | 58,3 | 38,9 | 2,8 | – |
| Московская обл., Дмитровский р-н | 2,6 | 63,4 | 34 | – | – |
| Калининская обл., Калязинский р-н | – | 44,2 | 49,2 | 4,6 | 2 |
| Западная Сибирь | | | | | |
| Томская обл., пос. Подгорное | 5 | 49 | 46 | – | – |
| Томская обл., пос. Бакчар | 2,5 | 65,5 | 32 | – | – |
| Кемеровская обл., г. Мариинск | – | 12,5 | 51 | 20 | 16,5 |
| г. Томск, ст. Басандайка | – | 20,5 | 34 | 38,7 | 6,8 |
| Красноярский край, пос. Уяр | – | 40 | 48 | 12 | – |
| Дальний Восток | | | | | |
| Хабаровский край, пос. Кульдур | – | – | 13,7 | 51,8 | 34,5 |
| Хабаровский край, пос. Таланжа | – | – | 7,4 | 14,8 | 77,8 |
| Комсомольск-на-Амуре, заповедник | – | – | 17,6 | 29,5 | 52,3 |

Поскольку в северных районах растения испытывают дефицит влаги, а опушение уменьшает транспирацию [17, 18], то присутствие в популяционном спектре большой доли опушенных форм имеет адаптивное значение. Но растения с опушением привалируют и в южной части трансекты. В Тянь-Шане опушение – адаптивный признак к повышенной инсоляции.

ВЫВОДЫ

1. Выявлен широкий диапазон непрерывной внутрипопуляционной изменчивости по форме листа и густоте опушения вегетативных органов, который перекрывает различия между средними характеристиками целых популяций в различных частях ареала жимолости синей.

2. По исследованным признакам обнаруживается межпопуляционная, эколого-географическая изменчивость, которая представлена сложной ступенчатой клиной.

Таблица 3
Спектр изменчивости по степени опушенности вегетативных органов жимолости, %

| Популяция | Степень опушенности побега | | | | Степень опушенности листовой пластинки | | |
|---|----------------------------|--------------------------|---------------------------|--------------------------|--|--------------------------|---------------------------|
| | не опу- шенные | редко- опушен- ные | средне- опушен- ные | густо- опушен- ные | не опу- шенная | редко- опушен- ная | средне- опушен- ная |
| Красноярский край | | | | | | | |
| г. Игарка | 11,1 | 38,9 | 42,6 | 7,4 | 21,2 | 55,8 | 23 |
| г. Туруханск | 15,0 | 25 | 60 | — | 7,3 | 56,1 | 36,6 |
| пос. Верхнеимбатск | 22,5 | 25 | 49,8 | 2,7 | 23,8 | 66,7 | 9,5 |
| пос. Подкаменная Тунгуска | 32,5 | 22,5 | 42,5 | 2,5 | 54,4 | 36,4 | 9,1 |
| г. Енисейск, | 20,0 | 58 | 22 | — | 52 | 44 | 4 |
| д. Назимово | | | | | | | |
| г. Красноярск, | 45,0 | 35 | 17,5 | 2,5 | 80 | 17,5 | 2,5 |
| ст. Лесная | | | | | | | |
| г. Дивногорск | 60,0 | 15 | 17,5 | 7,5 | 50 | 37,5 | 12,5 |
| Алтай | | | | | | | |
| Телецкое озеро | 36 | 52,5 | 11,5 | — | 75 | 20 | 5 |
| Семинский хребет, | 41 | 33 | 23 | 3 | 66,8 | 19,9 | 13,3 |
| дер. Толучай | | | | | | | |
| Северо-Чуйский хр., | 34 | 38 | 25 | 3 | 70,6 | 22 | 7,4 |
| пос. Ак-Туру | | | | | | | |
| Сарымсакты, | 64 | 21 | 8 | 7 | 68,7 | 25 | 63 |
| пос. Катон-Карагай | | | | | | | |
| Тянь-Шань | | | | | | | |
| Джунгарский Ала- тау, пос. Аман- бохтер | 24,4 | 50,6 | 25 | — | 81 | 9 | — |
| Терский Алатау, | 11,5 | 65,5 | 23 | — | 53,8 | 46,2 | — |
| р. Чонг-Кызыл-Су | | | | | | | |
| Киргизский хр., | 26,4 | 29,7 | 28 | 5,9 | 45,7 | 51,4 | 2,9 |
| р. Шамси | | | | | | | |
| Сусамыртау, | 3,7 | 59,3 | 25,9 | 11,1 | 28,5 | 67,8 | 3,7 |
| р. Чичкан | | | | | | | |
| Горы Нура, р. Он- Арча | 18,2 | 54,5 | 27,3 | — | — | 94 | 6 |
| Ат-Баши, р. Баш- Кайнды | 10,2 | 45,9 | 37,9 | 5,4 | 13,2 | 85 | 1,8 |

3. Клинальная изменчивость степени опушенности вегетативных органов в направлении север—юг носит адаптивный характер.

4. Такие признаки, как форма листа и степень его опушения, отличаются непрерывной изменчивостью и не могут быть использованы для систематики жимолости.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Ledebour C.F. Flora Rossica. Stuttgart: Schweizerbart, 1844. Vol. 2, p. 1. 460 p.
2. Волф Э.Л. Материалы по изучению русских видов жимолости // Изв. Лесн. ин-та. 1899. № 3. С. 1—77.

3. Rehder A. Synopsis of the genus *Lonicera* // Annu. Rep. M. Bot. Gard. 1903. Vol. 14, tab. 1–20. P. 27–232.
4. Полякова А.И. *Lonicera* L. // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958. Т. 237. С. 476–573.
5. Ткаченко В.И. *Lonicera* L. // Флора Киргизской ССР. Фрунзе: Изд-во АН КиргССР, 1962. Т. 10. С. 293–315.
6. Голоскоков Э.П. *Lonicera* L. // Флора Казахстана. Алма-Ата: Наука, 1965. Т. 8. С. 222–244.
7. Воробьев Д.П. *Lonicera* L. // Определитель высших растений Приморья и Приамурья. М.; Л.: Наука, 1966. С. 380–382.
8. Малышев Л.И. *Lonicera* L. // Определитель высокогорных растений южной Сибири. Л.: Наука, 1968. С. 237–238.
9. Ролдугин И.И. *Lonicera* L. // Иллюстрированный определитель растений Казахстана. Алма-Ата: Наука, 1972. Т. 2. С. 286–290.
10. Водопьянова Н.С. *Lonicera* L. // Флора Центральной Сибири. Новосибирск: Наука, 1979. Т. 2. С. 796–798.
11. Skvortsov A.K. Blue honeysuckles (*Lonicera* subsect. *Caeruleae*) of Eurasia: distribution, taxonomy, chromosome numbers, domestication // Acta Univ. Ups. Bumb. Bot. Ups. 1988. Vol. 27, N 2. P. 95–109.
12. Куклина А.Г. Популяционная изменчивость жимолости голубой в Сибири // Бюл. Гл. ботан. сада. 1985. Вып. 136. С. 52–55.
13. Зайцев Г.Н. Методика биометрических расчетов. М.: Наука, 1973. 256 с.
14. Плохинский Н.А. Ошибка репрезентативности выборочной средней при множественной характеристике объектов // Математические методы в биологии. М.: Изд-во МГУ, 1972. С. 37–45.
15. Шемберг Е.Н. Использование признаков листа в диагностике синих жимолостей // Изменчивость и интродукция древесных растений Сибири. Красноярск: ИЛИД СО АН СССР, 1984. С. 116–124.
16. Майр Э. Принципы зоологической систематики. М.: Мир, 1971. 454 с.
17. Тихомиров Б.А. Очерки по биологии растений Арктики. М.; Л.: БИН АН СССР, 1963. 154 с.
18. Горышина Т.К. Экология растений. М.: Высш. шк., 1979. 368 с.

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

Summary

Kuklina A.G. The variation of vegetative characters
of *Lonicera coerulea* L

The paper reviews the results of the study of morphological characters such as the shape of the leaf and leaf pubescens used in comparing natural populations of *Lonicera coerulea* in the former USSR. Longitudinal and latitudinal variation of *Lonicera* was studied in transect populations (69° – 41° N; 23 – 137° E). The data obtained represent a cline of variation and can't be used for taxonomic purposes.

УДК 581.4:582.949.27

© Е.В. Байкова, 1994

ФОРМИРОВАНИЕ ПОВЕГОВОЙ СИСТЕМЫ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ШАЛФЕЯ В ХОДЕ ОНТОГЕНЕЗА

Е.В. Байкова

Род шалфей насчитывает около 700 видов [1], распространенных в тропических, субтропических и умеренных областях Старого и Нового Света. Многие его представители культивируются как ценные лекарственные, пряно-ароматические и декоративные растения [2–4].

Наряду с большой хозяйственной ценностью шалфей представляет интерес для теоретических исследований. Род *Salvia* очень древний [5, 6], отличается не только широким распространением и видовым богатством, но и биоморфологическим разнообразием. В нем представлены полудревесные и различные травянистые жизнен-

ные формы: многолетники, двулетники и однолетники. Биоморфологическому изучению шалфея посвящены многочисленные работы [7–12]. Они касаются, главным образом, видов шалфея Старого Света, большей частью принадлежащих к подроду *Sclarea* (Moench) Benth. Между тем, эволюционное соотношение жизненных форм, вероятно, неоднозначно в разных родственных группах рода и отражает различные направления экологической эволюции, что отмечает Е.С. Каламбет [13]. Выявление спектров жизненных форм в пределах того или иного таксона и возможных путей их эволюции составляет одну из актуальных проблем биоморфологии [14].

Для сравнительно-морфологического анализа были взяты несколько американских видов из секции *Calosphace* Benth. (*S. cossinea* L., *S. splendens* Sello ex Nees, *S. tiliaefolia* Vahl.) и европейско-азиатские виды древнесредиземноморского происхождения из секций *Aethiopis* Benth., *Plethiosphace* Benth., *Horminum* Benth. (*S. aethiopis* L., *S. nutans* L., *S. verbenaca* L., *S. viridis* L.). Онтогенетический метод позволил изучить структуру побеговой системы в ее возрастной динамике. Особое внимание уделяли морфологическим признакам на ранних этапах онтогенеза, позволяющим выявить наиболее глубокие различия между видами. Для сравнительно-морфологического анализа виргинильных растений наиболее существенными оказались следующие признаки: тип главного побега, местоположение и число побегов второго порядка, особенности корневой системы.

Наблюдения и сбор материала проводили на интродукционном участке и в оранжереях ЦСБС СО РАН (Новосибирск) в 1990–1992 гг., на протяжении всего вегетационного периода, во всех возрастных состояниях. Семена высевали как в открытом, так и в защищенном грунте, а также проращивали в лабораторных условиях, в чашках Петри при температуре 25°. Морфологический анализ проводили на живом и фиксированном (в 70%-ном этиловом спирте) материале. Периодизация онтогенеза проведена в соответствии с методикой Т.А. Работнова [15].

Латентный период. Семена шалфея – темно-бурые или желтовато-серые орешки, различные по размеру, форме и скульптуре поверхности. Они окружены перикарпием, ослизняющимся во влажной среде, что отмечено ранее З.М. Исаковой [8]. Эту особенность семян Л.Е. Маркова [16] рассматривает как приспособление к выживанию в аридных условиях. Орешки осыпаются по мере созревания. Самосев был отмечен весной следующего года лишь у двух интродуцированных видов – шалфея зеленого (*S. aethiopis*) и шалфея липолистного (*S. tiliaefolia*).

Виргинильный период. В лабораторных условиях и в защищенном грунте семена начинают прорастать на 2–8-е сутки после посева: шалфея эфиопского (*S. aethiopis*), шалфея зеленого и шалфея вербенового (*S. verbenaca*) – на 2–3-е сутки, шалфея липолистного и шалфея ярко-красного (*S. coccinea*) – на 3–4-е сутки, шалфея блестящего (*S. splendens*) лишь через 6–8 сут после посева. В открытом грунте этот период увеличивается: у шалфея вербенового, шалфея зеленого и шалфея эфиопского он составляет 9–11 сут, шалфея липолистного и шалфея ярко-красного – 15–18 сут, у шалфея блестящего – 22–25 сут.

Прорастание семян надземное. На следующие сутки после выноса семядолей на поверхность почвы начинается их расхождение. Через 2–3 сут после начала прорастания наблюдается рост верхушечной почки и образование боковых корней. Семядоли у проростков всех видов цельные, цельнокрайные, на верхушке тупые, часто с выемкой, в основании усеченные или почковидные. У шалфея ярко-красного, шалфея блестящего и шалфея липолистного они широкотреугольные, у шалфея эфиопского, шалфея вербенового и шалфея зеленого – широкояйцевидные. Длина гипокотилия сильно варьирует в зависимости от освещенности. Однако данные, полученные при одинаковом освещении, показывают, что средняя длина гипокотилия у американских видов больше, чем у древнесредиземноморских (шалфей эфиопский – 2.8 мм,

шалфей зеленый — 1,0 мм, шалфей вербеновый — 1,8 мм, шалфей ярко-красный — 5,3 мм, шалфей блестящий — 5,0 мм, шалфей липолистный — 14,4 мм).

Состояние проростка, завершающееся началом роста главного побега, для всех изученных шалфеев непродолжительно: в оранжерее — 4–5 сут, в открытом грунте — не более 7 сут.

При переходе растений в ювенильное возрастное состояние наиболее существенным различием между видами становится тип главного побега (рис. 1). У шалфея ярко-красного, шалфея липолистного и шалфея блестящего он безрозеточный: длина эпикотилиа и следующих междоузлий превышает 5 мм. Для ювенильных растений шалфея эфиопского, шалфея вербенового, шалфея поникающего (*S. nutans*) и шалфея зеленого характерен главный побег розеточного типа. Эпикотиль, как правило, менее 1 мм дл.; лишь в условиях сильного бокового затенения при загущенных посевах его длина может достигать 2 мм у шалфея эфиопского и 3 мм у шалфея зеленого. Для дополнительного исследования были привлечены 12 видов средиземноморского происхождения, относящихся к тем же секциям, что и модельные виды. Все они в ювенильном состоянии имели розеточный главный побег независимо от условий освещения.

Важной структурной характеристикой имматурных растений являются особенности ветвления главного побега. У шалфея ярко-красного, шалфея липолистного и шалфея блестящего наблюдается раннее заложение пазушных почек (на 14–20-е сутки после прорастания). Для большинства видов с розеточным главным побегом характерно более позднее начало ветвления, через 50 сут после прорастания и позднее. Исключение составляет лишь шалфей зеленый, образующий пазушные почки в зоне розетки на 25–30-е сутки, что, очевидно, связано с ускорением его жизненного цикла при переходе к однолетности.

Американские виды шалфея характеризуются не только более ранним началом ветвления главного побега, но и большим числом побегов второго порядка, их быстрым развитием. Шалфей ярко-красный, шалфей липолистный и шалфей блестящий образуют к концу виргинильного периода 10–14 побегов второго порядка, многие из которых уже имеют листья нормального размера и боковые побеги. На главном побеге шалфея липолистного и шалфея ярко-красного образуются сериальные почки. Таким образом, виды американского происхождения к концу виргинильного периода имеют хорошо сформированную побеговую систему, ветвящуюся до второго–третьего порядков. При этом обеспечивается потенциальная возможность быстрого перехода к массовому цветению и высокой семенной продуктивности в генеративном периоде.

У древнесредиземноморских видов шалфея эфиопского, шалфея вербенового, шалфея поникающего и шалфея зеленого главный побег остается розеточным на протяжении всего виргинильного периода. Число побегов второго порядка не превышает 4–5, они имеют несколько сближенных узлов и 2–3 пары листьев, не закончивших рост.

Характер корневой системы в обеих группах существенно различается. У представителей американских видов в имматурном состоянии главный корень замедляет рост, боковые, напротив, интенсивно развиваются. К концу виргинильного периода в нижних междоузлиях главного побега образуются придаточные корни, и корневая система становится смешанной. Опыты по укоренению побегов шалфея липолистного и шалфея блестящего в виргинильном периоде выявили их высокую корнеобразовательную способность. Укореняемость черенков составила 98% и 85% соответственно.

У розеточных шалфеев Старого Света корневая система в виргинильном периоде интенсивно развивается. Главный корень быстро нарастает и превышает по длине боковые. Придаточных корней в этом возрастном состоянии не образуется. Опыты по укоренению розеточных побегов шалфея дали отрицательные результаты.

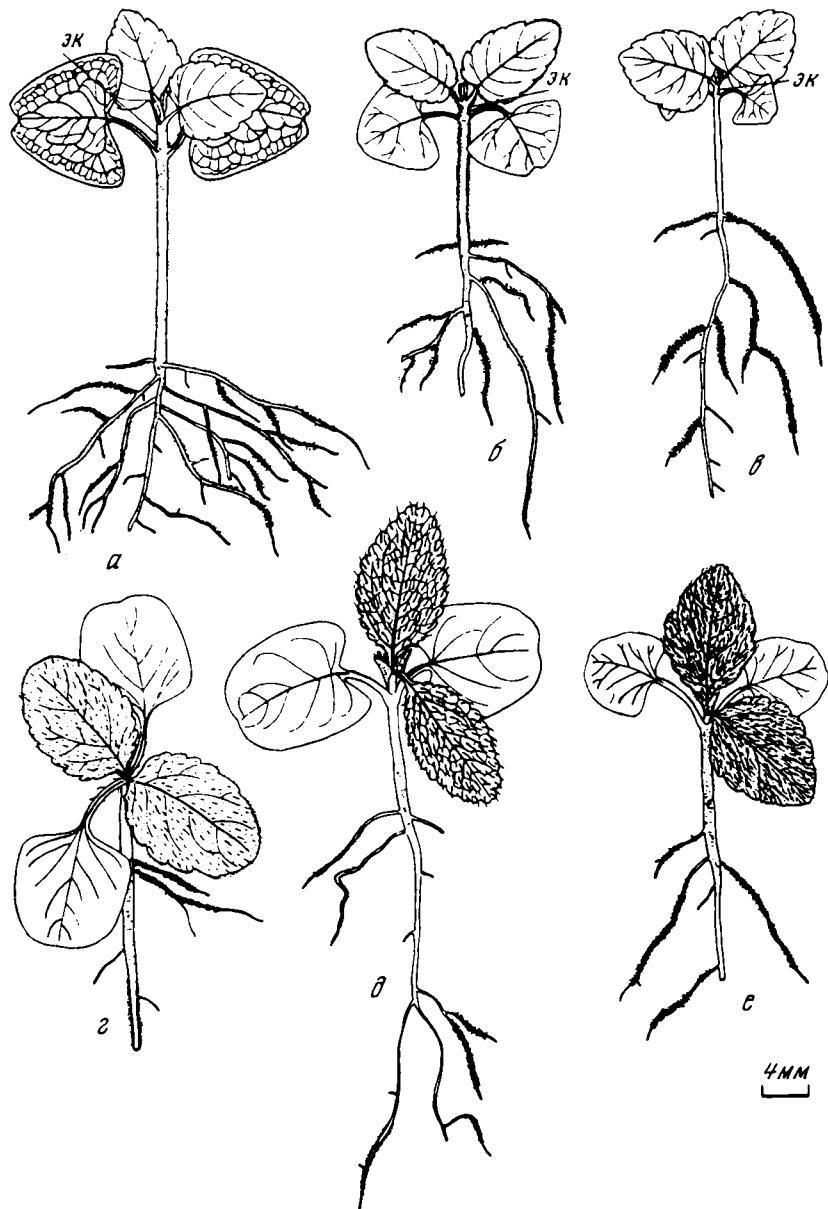


Рис. 1. Морфология видов шалфея в ювенильном возрастном состоянии

Американские виды с хорошо выраженным эпикотилем (ЭК): *Salvia splendens* (а), *S. coccinea* (б), *S. tiliaefolia* (в). Виды древнесредиземноморского происхождения с розеточным главным побегом: *S. verbenaca* (г), *S. viridis* (д), *S. aethiops* (е)

Продолжительность виргинийского периода шалфея липолистного, шалфея ярко-красного и шалфея блестящего в открытом грунте составляет 61, 62 и 41 сут соответственно. При выращивании растений в оранжерее этот период сокращается до 48, 53 и 38 сут. Это объясняется, очевидно, большим соответствием условий оранжерей экологическим требованиям тропических и субтропических американских шалфеев.

У древнесредиземноморских шалфеев продолжительность виргинийского периода сильно различается. У однолетнего шалфея зеленого она составляет 36–38 сут как в

открытом, так и в защищенном грунте. У многолетних шалфея вербенового и шалфея поникающего виргинильный период более продолжителен и при оранжерейной культуре существенно увеличивается (в открытом грунте 45 сут для шалфея вербенового и 57 сут для шалфея поникающего, в защищенном грунте — 80 и 98 сут соответственно). У других многолетних видов (*S. austriaca* Jacq., *S. forskaehlei* L., *S. pratensis* L., *S. cadmica* Boiss., *S. nemorosa* L.) виргинильный период еще более продолжителен. В природе они зацветают, как правило, на втором году жизни. В условиях интродукции отдельные экземпляры этих видов цвели в первый год, однако не ранее чем через 120 сут после посева. Двулетний шалфей эфиопский при интродукции вступает в генеративный период лишь на второй год.

Генеративный период. Отличия в структуре побеговых систем американских и средиземноморских видов продолжают углубляться (рис. 2). У шалфея липолистного, шалфея ярко-красного и шалфея блестящего главный побег, несущий соцветие, прекращает рост, а побеги второго порядка нарастают, превышая главную ось. При достаточном боковом освещении наиболее мощные боковые ветви развиваются в нижних узлах главного побега, их цветение начинается через 7–10 сут после распускания цветков на главной оси. В загущенных посадках наиболее крупные побеги второго порядка развиваются в верхней части куста, а в основании преимущество получают побеги третьего и последующего порядков, развивающиеся непосредственно под соцветиями материнских побегов и перевершинивающие их. Таким образом, оси более высокого порядка оказываются на периферии куста. Особенно ярко этот процесс выражен у шалфея липолистного, где ветвление достигает шести порядков. К концу вегетационного сезона главный побег у этого вида одревесневает в нижних междоузлиях. У шалфея ярко-красного также наблюдается одревеснение, но оно выражено слабее. Таким образом, в условиях интродукции к концу первого вегетационного периода шалфей липолистный, шалфей ярко-красный и шалфей блестящий образуют мощные, ветвящиеся, цветущие и плодоносящие растения, часто с более или менее выраженным одревеснением главного побега. С наступлением заморозков в условиях Новосибирска они погибают.

Побеговая система средиземноморских видов в генеративном периоде также претерпевает существенные изменения. "Скрытая бутонизация" (термин Е.А. Кондратьевой-Мельвил) начинается у шалфея зеленого, шалфея эфиопского, шалфея вербенового и шалфея поникающего еще в розеточной фазе главного побега. Вскоре развивается его удлинненная, генеративная часть. Зона торможения обычно не превышает 4 узлов. Ветвление в зоне обогащения у многолетних видов достигает двух, редко трех порядков. У однолетнего и двулетнего шалфея зеленого и шалфея эфиопского — оно значительнее, до пяти порядков. По окончании цветения и плодоношения растения шалфея зеленого погибают на первом году жизни. Шалфей эфиопский также погибает после цветения и плодоношения. У поликарпических видов закончившие вегетирование моноциклические побеги отмирают, а из пазушных почек розеточной части главного побега развиваются впоследствии побеги возобновления.

Заключение. На примере исследованных видов шалфея наблюдается несколько стратегий развития, проявляющихся на ранних этапах онтогенеза и связанных с определенными экологическими и историко-географическими условиями формирования видов.

Американские виды шалфея представляют особую линию морфологической адаптации. В естественных условиях они являются полукустарниками или травянистыми многолетниками, не имеющими ярко выраженного периода сезонного покоя. С этим связана безрозеточность их главного побега на ранних этапах онтогенеза, которая, по-видимому, является первичной. В условиях интродукции эти виды не выдерживают зимовки. Однако их успешно выращивают как однолетники. Этому способствует ускоренное развитие в виргинильном периоде, что позволяет в первый год жизни

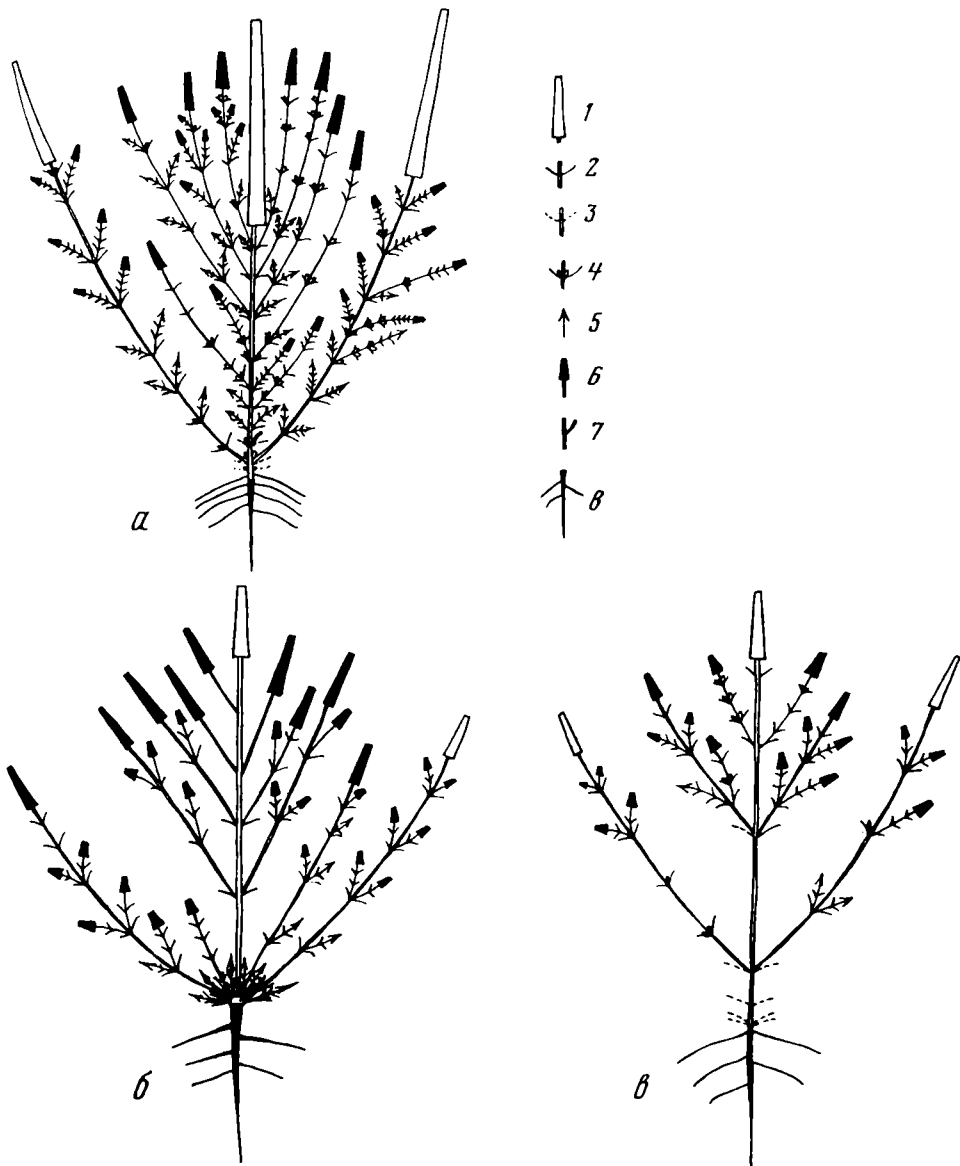


Рис. 2. Схема побеговой системы *S. coccinea* (а), *S. verbenaca* (б), *S. viridis* (в)

1 — соцветие тирс (раскрытое), 2 — листья, 3 — отмершие листья, 4 — пазушные почки, 5 — вегетативный конус нарастания, 6 — соцветие (в фазе бутонизации), 7 — отмерший побег, 8 — корневая система

получить хорошо сформированные, обильно цветущие экземпляры, дающие зрелые семена. Шалфей липолистный в условиях Новосибирска дает обильный самосев.

Формирование другой группы шалфеев — представителей Старого Света — связано с районом Древнего Средиземья [6, 13]. Оно происходило в условиях средиземноморского климата с ярко выраженной сезонностью: мягкой зимой и жарким сухим летом. С процессом ксерофитизации связано образование полурозеточных побегов, явление геофилии, ксероморфность листьев. Ритм развития и особенности формирования побеговой системы приспособлены к перенесению неблагоприятных условий сезонного климата. Продолжительный виргинильный период позволяет сформировать

мощную корневую систему с хорошо развитым главным корнем. Запас питательных веществ, сосредоточенный в нем, обеспечивает возможность зимнего покоя, быстрого отрастания весной и раннего цветения. Продолжительность цветения и семенная продуктивность отдельного моноциклического побега невелика. Однако почки возобновления, формирующиеся в розеточной зоне, обеспечивают возможность повторного цветения в следующем сезоне. Таким образом, стратегия приспособления к условиям сезонного климата с признаками ксерофитности привела к образованию стержнекорневых многолетников с полурозеточными моноциклическими побегами.

Однолетние розеточные виды, представителем которых является шалфей зеленый, возникли из многолетних в связи с дальнейшей эволюцией по пути ксерофитизации в условиях средиземноморского климата [11]. Переход к однолетности сопровождался ускорением жизненного цикла и увеличением семенной продуктивности за счет интенсивного ветвления побеговой системы. Однако этот процесс протекает не в виргинильном периоде, как у американских видов, а позже, в генеративном состоянии. Развитие в виргинильном периоде шалфея зеленого происходит по тому же типу, что и многолетних средиземноморских видов, но его продолжительность значительно меньше. Это связано с быстрым переходом к цветению, с отсутствием необходимости формирования побегов возобновления. Характер ветвления при этом смещается от базитонного к мезотонному.

Таким образом, формирование комплекса признаков однолетности у шалфея зеленого происходит на структурно-морфологической основе, свойственной многолетним шалфеям средиземноморского происхождения. Вынужденная однолетность американских видов при интродукции имеет в своей основе совершенной иной тип развития побеговой системы. Различия между этими двумя группами "однолетников" связаны с разными путями их морфологической эволюции и отчетливо проявляются в ходе онтогенеза.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Airy Shaw H.K. A dictionary of the flowering plants and ferns. 8th ed. Cambridge: Univ. press, 1980. 1245 p.
2. Махмедов А.М. Шалфеи Средней Азии и Казахстана: (Систематика, география и рациональное использование). Ташкент: Фан, 1984. 112 с.
3. Кудряшев С.Н. Эфирно-масличные растения и их культура в Средней Азии // Тр. сектора раст. ресурсов Ком. наук УзССР. 1937. Вып. 1. С. 1—42.
4. Тургинская Т.Н. Шалфей в озеленении Черноморского побережья Абхазии // Тр. Сухум. ботан. сада. 1978. Вып. 24. С. 50—60.
5. Кудряшев С.Н. Материалы к изучению шалфеев Средней Азии // Тр. сектора раст. ресурсов Ком. наук УзССР. 1937. Вып. 3. С. 1—35.
6. Попов М.Г. Опыт монографии рода *Eremostachys* Bunge // Новые мемуары МОИП. 1940. Т. 19. С. 141—150.
7. Бодруз М.В. Некоторые биологические особенности шалфея эфиопского (*Salvia aethiopis* L.) в естественных условиях произрастания // Изв. АН МССР. Сер. биол. и хим. 1971. № 3. С. 5—9.
8. Исакова З.М. Морфологические особенности некоторых видов рода *Salvia* L. — шалфей // Докл. ТСХА. 1972. Вып. 187. С. 159—163.
9. Магомедов А.А. О побегообразовании *Salvia canescens* С.А.М. // Ботан. журн. 1972. Т. 57, № 2. С. 230—233.
10. Берко И.М. Особливості великого життєвого циклу шавлі і лучно і (*Salvia pratensis* L.) // Укр. ботан. журн. 1974. Т. 31, № 1. С. 4—12.
11. Каламбет Е.С. Морфогенез и жизненный цикл шалфея зеленого (*Salvia viridis* L.) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1983. Т. 88, вып. 3. С. 76—88.
12. Каламбет Е.С. Морфогенез и жизненный цикл шалфея эфиопского // Там же. 1985. Т. 90, вып. 5. С. 90—102.
13. Каламбет Е.С. Сравнительный морфогенез видов рода шалфей: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1987. 15 с.
14. Серебряков И.Г., Серебрякова Т.И. Некоторые вопросы эволюции жизненных форм цветковых растений // Ботан. журн. 1972. Т. 57, № 5. С. 417—433.

15. Работное Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. 1950. Вып. 6. С. 7–207.
16. Маркова Л.Е. Сравнительно-экологические исследования однолетних растений-эфемеров в природе и культуре: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ташкент, 1966. 16 с.

Центральный Сибирский ботанический сад СО РАН,
Новосибирск

Summary

Baikova E.B. Growth strategy of several species of *Salvia*

Comparative studies have been conducted on the morphological and growth characteristics of 7 species of *Salvia* of American and ancient Mediterranean origin with special reference to their life history strategies. The growth strategy of American species semishrubs and herbaceous evolved in response to non-seasonal climate. When introduced in Western Siberia these species change their life forms and become annuals. The evolution of Mediterranean species was clearly influenced by the strongly seasonal climate which lead to xerophytism. Detailed descriptions of the life forms studied are presented here.

УДК 581.44:582.955.2

© И.А. Трофимова, 1994

СТРУКТУРА ПОБЕГОВОЙ СИСТЕМЫ И МОРФОГЕНЕЗ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА PSEUDERANTHEMUM

И.А. Трофимова

Виды рода *Pseuderanthemum* Radlk. принадлежит к числу наиболее декоративных в семействе Acanthaceae Juss. Многие из них выращиваются в оранжереях ботанических садов.

Название *Pseuderanthemum* было предложено Л.А.Т. Рэдлкофером (L.A.T. Radlkofer) в 1883 г. для обозначения группы видов, вошедших в состав рода *Eranthemum* T. Anders. после того, как в 1860 г. Андерсеном из рода *Eranthemum* L. был выделен род *Daedalacanthus*. Название *Daedalacanthus* позднее было отвергнуто на том основании, что типовые виды родов *Daedalacanthus* и *Eranthemum* L. были признаны синонимами [1]. В состав нового рода вошли виды, имеющие мелкие, шиловидные брактей.

Род *Pseuderanthemum* насчитывает около 60 видов, распространенных, главным образом, в тропиках обоих полушарий.

В коллекции тропических и субтропических растений, собранной в оранжерее ГБС РАН, представлено 10 видов и разновидностей этого рода. В состав коллекции входят виды, происходящие из различных областей тропиков, преобладают палеотропические:

| Вид | Родина |
|--|--|
| <i>Pseuderanthemum alatum</i> Radlk. | Мексика и Центральная Америка |
| <i>P. albiflorum</i> Radlk. | Бразилия (штат Бая) |
| <i>P. altropurpureum</i> L. H. Bailey | Полинезия |
| <i>P. carruthersii</i> Guill. var. <i>reticulatum</i> Fosberg | Новые Гебриды, Микронезия |
| <i>P. hildebrandtii</i> Lindau | Восточная Африка (Кения, Танзания) |
| <i>P. kewense</i> L. H. Bailey | Соломоновы острова |
| <i>P. laxiflorum</i> Hubb. ex L. H. Bailey | Фиджи, Новые Гебриды, Микронезия |
| <i>P. repandum</i> Guill. subsp. <i>tuberculatum</i> Heine | Новая Каледония |
| <i>P. seticalyx</i> Stapf. (= <i>Ruspolia seticalyx</i> Milne-Redhead) | Восточная и Южная Африка (Конго, Танзания, Зимбабве) |
| <i>P. sinuatum</i> Chitt. | Новая Каледония |

Виды с островов Океании нуждаются в таксономической ревизии [1].

Приведенные результаты могут быть полезными для садоводов-любителей и фитодизайнеров в том случае, если они будут применить эти растения для украшения интерьеров. Обильное и продолжительное цветение, легкость семенного и вегетативного размножения обуславливают их высокую декоративную ценность.

Структуру побеговой системы растений изучали по методике Е.С. Смирновой [2]. Рассматривали форму роста, морфологический тип и элементарную единицу структуры (ЭЕС). Применительно к акантовым методика была в незначительной степени изменена. Изменения коснулись, главным образом, ЭЕС.

Состав листовой серии однопорядковых побегов акантовых отличается от такового у орхидных отсутствием влагалищных листьев, поэтому в вегетативной сфере учитываются только два элемента (вместо трех у орхидных). Особенностью многих видов акантовых из разных родов, в том числе рода *Pseuderanthemum*, является анизофиллия. Этот признак обозначается в формуле листовой серии буквой "а". В литературе, посвященной акантовым, низовые кроющие брактей иногда называют первичными брактями. В их пазухах часто развиваются дополнительные соцветия.

У орхидей следующим элементом генеративной части побега являются брактей, в пазухах которых образуются заторможенные почки. У акантовых брактей срединной формации содержат одиночные цветки или чаще элементарные двух-, трех-, многоцветковые соцветия. В пазухах верховых брактей часто образуются заторможенные почки. Поскольку интрасположение у акантовых супротивное, цифры верхней части дробки обозначают пару листьев или брактей (табл. 1). Структуру побеговой системы шести видов, завязывающих в условиях оранжереи жизнеспособные семена, изучали в процессе их индивидуального развития из семени.

В литературе указывается, что представители этого рода являются травянистыми растениями, полукустарниками или кустарниками. В системе, предложенной Е.С. Смирновой, признаки травянистости или одревеснения у кустарников не имеют решающего значения. Основными понятиями этой системы являются форма роста, морфологический тип и элементарная единица структуры. Травянистые растения, кроме образующих розеточные побеги, рассматриваются как имеющие плагитропную форму роста. Их осевой основой является стебель. Из всех изученных видов рода *Pseuderanthemum* к плагитропным можно отнести лишь *P. alatum*. Его структуру Е.С. Смирнова не определяла. В условиях оранжереи *P. alatum* регулярно цветет, образуя клейсто- и кизмогамные цветки, собранные в колосовидные, иногда разветвленные терминальные соцветия (клейстогамные цветки у данного вида представляют собой нераскрывающиеся бутоны). Одновременно с терминальным соцветием или позднее в пазухах верхних листьев образуются боковые соцветия. Многие виды рода *Pseuderanthemum*, как и других родов семейства *Acanthaceae*, имеют сложные соцветия тирзоидного типа [3]. Их элементарной единицей является дихазальный щитковидное соцветие. У разных видов рода в состав элементарного соцветия входит от 1 до 7 цветков, редко более. Элементарное соцветие *P. alatum* состоит из 1–4–(5) сидячих цветков. В основании соцветия располагаются четырех-пятицветковые дихазии, выше – трехцветковые, а ближе к верхушке – одноцветковые. Цветение начинается в июле–августе, может продолжаться до сентября. Цветки раскрываются постепенно, в акропетальном порядке. Первыми обычно раскрываются верхушечные цветки элементарных соцветий, одновременно в тирсе может быть раскрыто не более 3–6 цветков. Плоды завязываются без всякого опыления через 2–3 нед после отмирания цветков. Плоды, образовавшиеся из клейстогамных цветков, легко узнаются по присутствию столбика на верхушке разросшейся завязи. После цветения и плодоношения в основании стебля (рис. 1) образуются почки, которые дают начало новым побегам. Таким образом, ветвление побега происходит в его основании, поэтому *P. alatum* можно отнести к кустовидным травам. Так как всякий раз в основа-

Таблица 1
Структура побеговой системы видов рода *Pseuderanthemum*

| Вид | Форма роста | Морфологический тип | Состав листовой.серии |
|---|--|--|---|
| Плагитропные формы роста | | | |
| <i>Pseuderanthemum alatum</i> | Кустовидное травянистое растение | Дихазальное кустовидное травянистое растение с длинно-, много- или малометамерными одно- или двупорядковыми побегами | I — $\frac{2}{\text{дл.}}$ $\frac{3}{\text{дл.}}$ $\frac{1}{\text{дл.}}$ $\frac{1}{\text{дл.}}$ $\frac{9-19}{\text{дл.}}$ II $\frac{13}{\text{дл.}}$ |
| Ортротропные формы роста | | | |
| <i>P. albiflorum</i> | Ортротропное олигокарпическое растение | Плейохазиальное ортротропное олигокарпическое растение с длинно-, малометамерными одно- или двупорядковыми побегами | I — $\frac{2}{\text{дл.}}$ $\frac{5-6}{\text{дл.}}$ $\frac{1}{\text{дл.}}$ $\frac{17+6}{\text{дл. кор.}}$ II $\frac{3+7}{\text{дл. кор.}}$ |
| <i>P. atropurpureum</i> | Кустарник | Плейохазиальный кустарник с длинно-, многометамерными однопорядковыми побегами | I — $\frac{2}{\text{дл.}}$ $\frac{10 \text{ и более}}{\text{дл.}}$ $\frac{5}{\text{дл.}}$ $\frac{5}{\text{кор.}}$ |
| <i>P. carruthersii</i> <i>var. reticulatum</i> | " | Плейохазиальный кустарник с длинно-, многометамерными однопорядковыми побегами | I — $\frac{2}{\text{дл.}}$ $\frac{15-21}{\text{дл.}}$ $\frac{1}{\text{дл.}}$ $\frac{4}{\text{дл.}}$ — |
| <i>P. hildebrandtii</i> | Ортротропное олигокарпическое растение | Монохазиальное ортротропное олигокарпическое растение с длинно-, многометамерными однопорядковыми побегами | Ia — $\frac{2}{\text{дл.}}$ $\frac{12+3}{\text{дл. кор.}}$ $\frac{1}{\text{дл.}}$ $\frac{3+5}{\text{дл. кор.}}$ |
| <i>P. kewense</i> | То же | Дихазальное ортротропное олигокарпическое растение с длинно-, малометамерными однопорядковыми побегами | I — $\frac{2}{\text{дл.}}$ $\frac{5+2}{\text{дл. кор.}}$ $\frac{1}{\text{дл.}}$ $\frac{6+5}{\text{дл. кор.}}$ |
| <i>P. laxiflorum</i> | Необлигатно кустовидное дерево | Плейохазиальное кустовидное дерево с длинно-, много- или малометамерными двупорядковыми побегами | I — — $\frac{25}{\text{дл.}}$ II $\frac{1-2}{\text{дл.}}$ |
| <i>P. repandum</i> <i>subsp. tuberculatum</i> | То же | То же | Ia — $\frac{2}{\text{дл.}}$ $\frac{11}{\text{дл.}}$ II $\frac{1-2}{\text{дл.}}$ |
| <i>P. seticalyx</i> | Ортротропное олигокарпическое растение | Дихазальное ортротропное олигокарпическое растение с длинно-, многометамерными однопорядковыми побегами | I — $\frac{2}{\text{дл.}}$ $\frac{9-18}{\text{дл.}}$ $\frac{1}{\text{дл.}}$ $\frac{4+5}{\text{дл. кор.}}$ |
| <i>P. sinuatum</i> | Необлигатно кустовидное дерево | Плейохазиальное кустовидное дерево с длинно-, много- или малометамерными двупорядковыми побегами | Ia — $\frac{2}{\text{дл.}}$ $\frac{3-15}{\text{дл.}}$ II $\frac{1-2}{\text{дл.}}$ |

нии стебля образуются две боковые ветви, его ветвление будет дихазальным. Морфологический тип *P. alatum* определяется следующим образом: дихазальное кустовидное травянистое растение с одно-двупорядковой, длинно-малометамерной ЭС. ЭС, однопорядковый побег (см. табл. 1), образована 2–3 парами листьев низовой формации, 3–4 парами листьев срединной формации и 13–15 парами листьев верховой формации. Листья низовой формации отличаются от листьев срединной форма-

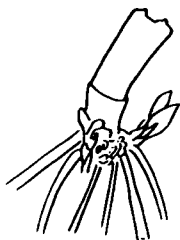


Рис. 1. Образование побегов II-го порядка у *Pseuderanthemum alatum*

ции, главным образом, размерами. Листья верховой формации неоднородны. Самые нижние из них имеют крупные листовые пластинки и тот же рисунок, что и листья срединной формации, но отличаются от последних отсутствием черешка. В их пазухах часто имеются зачаточные соцветия, которые могут развиваться в нормальные соцветия. Верховые брактеи уменьшаются в размерах по мере приближения к вершине.

В оранжеее *P. alatum* образует жизнеспособные семена и дает самосев. При посеве семян проростки образуются через 18 дней. Всходы принадлежат к типу фанерозпигментных [4] с неравнобокими семядолями (рис. 2). Эпикотиль, как и у других видов рода *Pseuderanthemum*, опушен неравномерно, только на сторонах, обращенных к черешкам семядолей.

В морфогенезе побеговой системы *P. alatum* выделяются следующие периоды.

1. Период формирования побега I порядка и отмирания соцветия.

В свою очередь его можно подразделить на 5 этапов:

образование проростков, образование всходов, отмирание семядолей, бутонизация, цветение и плодоношение, образование боковых соцветий.

2. Период формирования побегов II соцветия.

3. Период формирования побегов III порядка.

Первые три этапа соответствуют девственному (виргинильному) периоду жизни растения (по Т.А. Работнову), последующие – генеративному [5].

Обычно в оранжеее после образования побегов III порядка ветвление растения не выращивают, поэтому нам не удалось наблюдать старческий период их жизни. Растения возобновляют путем посева семян. Поскольку соцветия у *P. alatum* терминальные, цветение связано с полной остановкой роста побегов. Ветвление побегов начинается только после отмирания соцветий.

Все остальные изученные виды *Pseuderanthemum* в той или иной степени одревесневают и в литературе определяются как кустарники или полукустарники (suffrutescent, shrubs, subshrubs). В системе Е.С. Смирновой формой роста "кустарник" характеризуются растения, имеющие укороченную осевую основу – ксилоподий, сохраняющийся в течение всей жизни, и постоянно отмирающие надземные побеги [6, 7]. К плейохазальным кустарникам она относит *P. atropurpureum* и *P. carrutensis* var. *reticulatum* (= *P. reticulatum* hort., = *Eranthemum reticulatum*) [8]. Нам не удалось наблюдать цветение этих растений в оранжеее, поэтому состав листовой серии описан по изображениям в Curtis's Botanical Magazine [8] и Flora Costaricensis [9, рис. 13, с. 15]. В оранжеее ботанического сада Kew *E. reticulatum* в 1886 г. цвел осенью. Л. Дарки (L.H. Durkee) [10] сообщает, что коллекции цветущих экземпляров *P. atropurpure-*



Рис. 2. Всходы видов *Pseuderanthemum* (справа семядоли)

а — *P. sinuatum*, б — *P. repandum* ssp. *teuberculatum*, в — *P. alatum*, з — *P. albiflorum*, д — *P. hildebrandtii*, е — *P. seticalyx*

ит были собраны в январе и ноябре и называет этот вид кустарником или небольшим деревом до 4 м высотой.

4 изученных вида: *P. albiflorum*, *P. hildebrandtii*, *P. kewense*, *P. seticalyx* составляют группу ортотропных олигокарпических растений. Их побеговая система состоит из монокарпических однопорядковых много- или малометамерных побегов. Вся же

система в целом является олигокарпической, так как плодоношение осуществляется неоднократно, но всякий раз плоды образуются на побегах следующего порядка ветвления. Такие растения могут иметь одревесневшие стебли, но продолжительность их жизни невелика. По составу листовой серии эти виды похожи друг на друга, но отличаются способом ветвления и числом метамеров (см. табл. 1).

В морфогенезе ортотропных олигокарпиков выделяются те же периоды, что и в морфогенезе кустовидных травянистых растений. У этих видов, как и у *P. alatum*, очень сильно проявляется апикальное доминирование. Рост пазушных почек начинается только после (или незадолго до) отмирания соцветия. Знание этой особенности имеет большое значение для практики. Обрезка побега I порядка до цветения из-за невозможности образования пазушных побегов приводит к гибели растений. Отмеченные виды отличаются также числом цветков, входящих в состав дихазия тирзоидного соцветия. *P. seticalyx* и *P. hildebrandtii* имеют одноцветковые дихазимальные соцветия. У *P. albiflorum* в основании тирса – 13-цветковые дихазимальные соцветия, начиная с 11-го узла – 3-цветковые, с 16-го – одноцветковые. У *P. kewense* в основании 5- или 7-цветковые дихазимальные соцветия. Благодаря сильно разветвленным дихазиям с большим числом одновременно раскрытых белоснежных цветков соцветия *P. albiflorum* выглядят необыкновенно декоративно. У *P. kewense* в условиях оранжереи в августе 1990 г. наблюдалась пролификация – цветение еще продолжалось, а на верхушке соцветия уже появились листья. Пролификация у интродуцированных растений свидетельствует о замедлении процесса старения и возможном их омоложении [11]. Три вида из этой группы – *P. albiflorum*, *P. hildebrandtii* и *P. seticalyx* в условиях оранжереи плодоносят и завязывают жизнеспособные семена без искусственного опыления.

Морфогенез их побеговой системы, как и у *P. alatum*, можно разделить на периоды и этапы (табл. 2).

Формирование побегов II порядка у *P. hildebrandtii* начинается еще до цветения растения. Одновременно трогаются в рост несколько пазушных почек, но только из одной вырастает побег, достигающий фазы цветения. Стебли этих видов одревесневают в основании, особенно значительно у *P. hildebrandtii*. Побеги II и последующих порядков ветвления имеют большее число узлов и междоузлий, чем побеги I порядка. Так, у *P. seticalyx* побеги II порядка состоят из 13–18 узлов и междоузлий, тогда как побеги I порядка имеют только 9 междоузлий. После образования побегов III порядка растения утрачивают декоративность и далее возобновляются путем черенкования или размножения семенами. В 1936 г. Е. Милн-Редхед (E. Milne-Redhead) [12] переименовал *P. seticalyx* Stapf. в *Ruspolia seticalyx* Milne-Redh. на основании того, что этот вид в отличие от других видов *Pseuderanthemum* имеет одногнездные пыльники. Этим же автором были сделаны любопытные замечания в отношении распространения видов рода *Pseuderanthemum* и *Ruspolia* в Африке. Если виды рода *Pseuderanthemum* обычно связаны с влажными и тенистыми местообитаниями в лесах, то виды *Ruspolia* часто растут в сухих скалистых районах на открытых солнечных местах. Так, *Pseuderanthemum hildebrandtii* – растение лесов и вечнозеленых зарослей Восточной Африки. В местах его произрастания температура (по данным станции Морогоро) остается более или менее постоянной в течение года (21,1–26,4°), а количество осадков различается по месяцам. Самое большее количество осадков – 196 мм выпадает в апреле, в августе – только 8 мм [13]. С июня по октябрь растения переживают период засухи. По наблюдениям Е. Милн-Редхед, в природе в благоприятных условиях это растение имеет вид рыхлого куста с крупными листьями. В сухих условиях междоузлия укорачиваются, ветви располагаются густо, а листья мельчают. *Ruspolia seticalyx* растет в высокогорьях Восточной Африки, в несколько более холодных условиях. Среднегодовая температура в районе Мбея (Mbeya District), который лежит в границах ареала данного вида, равна 19,1°, самый теплый месяц года – ноябрь

Таблица 2
Морфогенез видов *Pseuderanthemum*

| Период морфогенеза | Время наступления периода (этапа) после посева семян, мес | | |
|--|--|-------------------------|---------------------|
| | <i>P. albiflorum</i> | <i>P. hildebrandtii</i> | <i>P. seticalyx</i> |
| Период формирования побега I порядка | | | |
| образование проростков | 18 дней | 5–6 дней | 10–12 дней |
| образование всходов | 27 дней | 20 дней | 21 день |
| отмирание семядолей | 3 | 3–4 | 2,5 |
| бутонизация | 7 | 12 | 6 |
| цветение | 8 | 13 | 7 |
| плодоношение | 9–10 | 14 | 8 |
| Период формирования побегов II порядка | | | |
| цветение | 15–16 | 25 | 17 |
| плодоношение | 16–17 | 26 | 18 |

(20,1°), самый холодный – июнь (14,6°). С июня по сентябрь продолжается период засухи, когда осадков выпадает только 0,5–2 мм. Самое большое количество осадков – (191 мм) – выпадает в январе [13].

Определение структуры побеговой системы у *Pseuderanthemum laxiflorum*, *P. repandum* subsp. *tuberculatum* и *P. sinuatum* вызвало большие затруднения. К сожалению, в оранжерее отсутствуют старые экземпляры, у которых можно было бы наблюдать отмирающие побеги I порядка, а литературными данными по отмиранию надземных побегов у этих видов мы не располагали. Е.С. Смирнова их структуру также не рассматривала. Они не соответствуют опоелелению "кустарник". так как их надземные побеги не отмирают, по крайней мере, в течение пяти лет. Возможно, эти растения представляют собой некоторую промежуточную форму от дерева к кустовидному дереву или кустарнику. В отличие от дерева они не всегда, но часто образуют боковые побеги в основании стебля. Но в отличие от кустовидного дерева эти боковые побеги в основании стебля не становятся равными по толщине основному стволу, который выражен четко. По нашему мнению, эти виды – плейохазиальные необлигатно кустовидные деревья с длинно- много- или малометамерными двупорядковыми побегами. В природе они распространены в Новой Каледонии и на островах Океании. *P. repandum* subsp. *tuberculatum* в Новой Каледонии растет в трещинах скал, на известняковых почвах, по берегам рек, на высоте от 0 до 70–800 м над ур. моря [14]. Примечательно, что именно в Новой Каледонии, флора которой отличается большим своеобразием и высоким процентом эндемизма, и на островах Фиджи с древнейшей и богатой эндемичными видами флорой [15] мы встречаем виды *Pseuderanthemum*, обладающие такой структурой. Просмотрев все имеющиеся в нашем распоряжении флоры и списки растений ряда регионов, в которых описан род *Pseuderanthemum*, – *Flora of Panama*, *Flora Costaricensis*, *Flora of Guatemala*, *Flora of Java*, *Flora australiensis*, *Flore de la Nouvelle-Caledonie et Dependances*, *The Acanthaceae of Colombia*, *List of Acanthaceae collected in Celebes* by Dr. W. Kaudern and Dr. Kjelberg [14, 16–20], мы пришли к выводу, что, кроме указанных областей, плейохазиальные необлигатно кустовидные деревья с двупорядковыми побегами характерны только для флоры Австралии, где имеется очень похожий, по мнению Р. Бакер, на *P. repandum* subsp. *tuberculatum*, вид – *P. tenellum* Radlk. (= *E. tenellum* Benth.). Возможно, что они будут обнаружены так же в Малазии, флора которой мало изучена, а для сем.

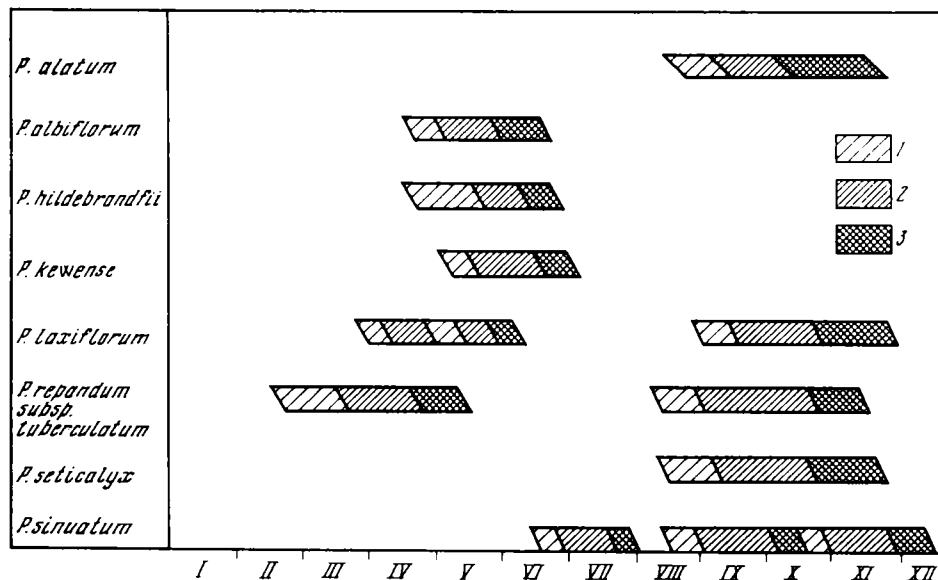


Рис. 3. Феноспектры видов рода *Pseuderanthemum* в 1990 г.

1 — бутонизация, 2 — цветение, 3 — плодоношение

Acanthaceae не написана. Судя по изображениям видов и их описаниям во флорах, большая часть видов *Pseuderanthemum* — кустовидные травянистые растения, ортотропные олигокарпические растения или кустарники. Необлигатно кустовидные деревья — встречаются реже, а область их распространения ограничена островами Океании и Австралией. В их побеговой системе выделяются вегетативные и генеративные побеги. Верхушки вегетативных побегов после образования некоторого числа узлов и междоузлий (3–25) засыхают. По мере увеличения порядка ветвления число узлов и междоузлий уменьшается. Генеративные побеги представляют собой одно-трех-многоцветковые соцветия с первичными брактеями или без них. Так как соцветия пазушные, цветение их связано только с некоторой приостановкой роста побегов. В процессе цветения рост побегов продолжается. Иногда главный побег отклоняется в сторону, а один из боковых принимает вертикальное положение. Благодаря длительному росту побегов растения этой группы цветут дважды в год (рис. 3). *P. repandum* subsp. *tuberculatum* и *P. sinuatum* в оранжерее ГБС цветут (рис. 3) и завязывают семена без искусственного опыления, *P. laxiflorum* только цветет. После искусственного опыления у этого вида плоды завязываются, но получить всходы не удавалось. При выращивании из семян проростки у *P. sinuatum* и *P. repandum* subsp. *tuberculatum* образуются через 3–4 нед после посева. Всходы принадлежат к тому же типу, что и всходы предыдущих видов — фанерозпигментные с неравнобокими или более или менее равнобокими семядолями (см. рис. 2). *P. sinuatum* зацветает в возрасте 9 мес. В это время растение имеет 13 междоузлий. В пазухах листьев 6-, 8-, 10-го узлов трогаются в рост почки. Одиночный цветок, представляющий собой редуцированное соцветие, образовался в пазухе листа 9-го узла. *P. repandum* subsp. *tuberculatum* зацветает в возрасте 11 мес. Цветки образуются на побегах II порядка в пазухах листьев. До цветения происходит активное образование боковых побегов в пазухах семядолей и листьев нижних узлов (базитонное ветвление). Таким образом, в морфогенезе этих видов не выделяются периоды последовательного формирования побегов разных порядков. Одновременно с побегом I порядка формируются побеги II порядка. Листья нижних узлов и боковые побеги, образовавшиеся в их пазухах,

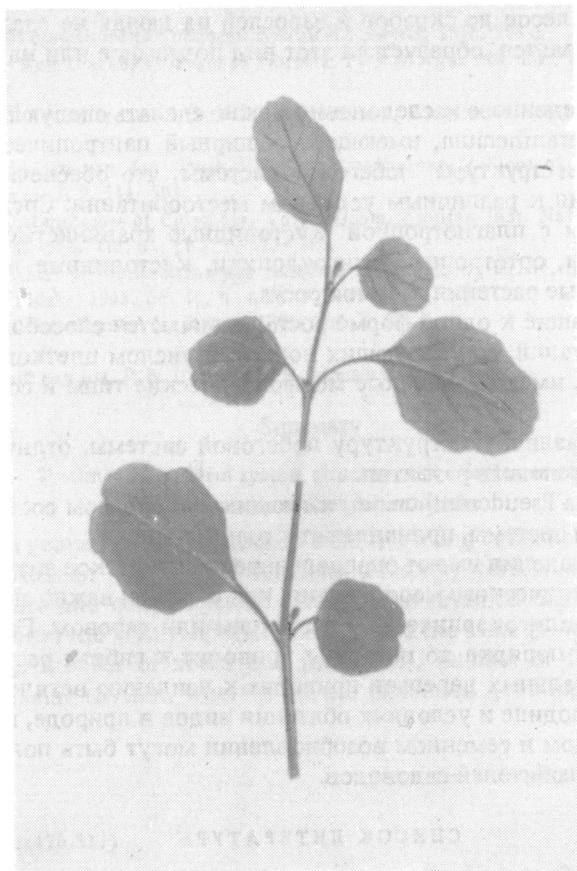


Рис. 4. Анизотиллия у *Pseuderanthemum repandum* ssp. *tuberculatum*

оппадают, а основания стеблей одревесневают. В верхних узлах побегов на месте опавших листьев активизируются сериальные почки, которые дают начало 4–6 побегам следующего порядка. Как *P. sinuatum*, так и *P. repandum* subsp. *tuberculatum* – обильно ветвящиеся растения. *P. repandum* – subsp. *tuberculatum* ветвится до 6–7-го порядка, *P. sinuatum* – до 4–5-го порядка. Обрезка растений приводит к ускорению цветения и усилению ветвления.

У *P. sinuatum* и, в особенности, у *P. repandum* subsp. *tuberculatum*, хорошо выражена анизотиллия (рис. 4). Наблюдения за индивидуальным развитием растений, выращенных из семян, позволили установить, что анизотиллия проявляется на побегах II и последующих порядков ветвления и отсутствует у побегов I порядка. Листья нижнего узла каждого побега почти всегда имеют одинаковые размеры и форму, листья всех вышележащих узлов – неравные. *P. sinuatum* и *P. repandum* subsp. *tuberculatum* легко черенкуются и образуют корни через 10–20 дней после помещения черенков в субстрат. У растений, выращенных из черенков, соцветия появляются одновременно на побегах I и II порядков ветвления в пазухах листьев.

Судя по литературным данным, в роде *Pseuderanthemum* имеется вид, обладающий гетеротропной формой роста – *P. variabile* (R. Br.) Radlk. (= *Eranthemum variabile* R. Br.). Это, по описанию Г. Бентам и Р. Бакер (G. Benth and R. Barker) [1, 21], травянистое растение с ползучим корневищем, распространено в Австралии, Новой Каледонии и на Новой Гвинее, где растет в разнообразных экологических условиях – от

влажных дождевых лесов до скрэбов и зарослей на дюнах на различных почвах. В описаниях не указывается, образует ли этот вид подземное или надземное корневище.

В результате проведенного исследования можно сделать следующие выводы.

1. Виды рода *Pseuderanthemum*, имеющего обширный пантропический ареал, отличаются разнообразием структуры побеговой системы, что обеспечивает им возможность приспособления к различным условиям местообитания. Среди его представителей имеются виды с плагиотропной (кустовидные травянистые растения), ортотропной (кустарники, ортотропные олигокарпики, кустовидные деревья) и гетеротропной (корневищные растения) формой роста.
2. Виды, принадлежащие к одной форме роста, отличаются способом ветвления, числом узлов и междоузлий, составляющих побеги, и числом цветков в дихазальных соцветиях тирса, т.е. имеют различные морфологические типы и состав листовой серии.
3. Виды, имеющие различную структуру побеговой системы, отличаются особенностями морфогенеза и ритмами развития.
4. Всходы видов рода *Pseuderanthemum*, имеющих во взрослом состоянии различную структуру побеговой системы, принадлежат к одному типу.
5. Проведенные наблюдения имеют определенное практическое значение. При выполнении такого агротехнического мероприятия, как обрезка, важно знать, имеем ли мы дело с ортотропным олигокарпическим растением или деревом. Если в первом случае обрезка побега I порядка до цветения приводит к гибели растения, то обрезка побегов у плейохазиальных деревьев приводит к усилению ветвления и ускорению цветения. Данные о родине и условиях обитания видов в природе, цветении и плодоношении, вегетативном и семенном возобновлении могут быть полезны для специалистов-практиков и любителей-садоводов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Barker R.M. A taxonomic revision of Australian Acanthaceae // J. Adelaide Bot. Gard. 1986. Vol. 9, N 1. P. 1—286.
2. Смирнова Е.С. Методика определения морфологических структур у орхидных // Бюл. Гл. бот. сада. 1984. Вып. 132. С. 71—77.
3. Sell J. Le complexes inflorescentiels de quelques Acanthaceae // Ann. Sci. Natur. 1969. Bot. Ser. 12. T. 10, fasc. 2. P. 225—300.
4. Трофимова И.А. Интродукция акантовых в оранжереи ГБС АН СССР // Интродукция тропических и субтропических растений закрытого грунта: (Тезисы докл. Всесоюз. совещ. 28—30 нояб. 1989 г.). Кишинев, 1989. С. 144.
5. Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. III (Геоботаника). 1950. Вып. 6. С. 7—204.
6. Смирнова Е.С. Биоморфологические структуры побеговой системы тропических и субтропических цветковых растений в природе и оранжерейной культуре // Интродукция тропических и субтропических растений. М.: Наука, 1980. С. 52—91.
7. Смирнова Е.С. Побеговая система тропических и субтропических покрытосемянных деревьев // Журн. общ. биологии. 1978. Т. 39, № 1. С. 86—96.
8. Сем. Acanthaceae // Тропические и субтропические растения. Фонды Гл. бот. сада АН СССР. Cactaceae—Compositae. М.: Наука, 1976. С. 117—123.
9. Curtis's Botanical Magazine. London, 1896. Vol. 122. Tab. 7480.
10. Durkee L.H. Fam. Acanthaceae in Flora Costaricensis // Fieldiana: Botany. N. Ser. 1986. N 18. P. 1—87.
11. Головкин Б.Н. Переселение травянистых многолетников на Полярный Север. Л.: Наука, 1973. 268 с.
12. Milne-Redhead E. Eranthemum of the Flora of tropical Africa // Bull. Miscell. Inform. 1936. N 4. P. 255—274.
13. Климатический справочник Африки. Ч. 1, 2. Л.: Гидрометеиздат, 1968. 738 с.
14. Heine H. Acanthaceae // Flore Nouvelle—Caledonie et Dependances. 1976. Fasc. 7. P. 52.

15. *Taxtadjian A.L.* Флористические области Земли Л.: Наука, 1978. 248 с.
16. *Durkee L.H.* Fam. Acanthaceae in Flora of Panama. Pt 9 // *Ann. Mo. Bot. Gard.* 1978. Vol. 65, N 1. P. 155–283.
17. *Gibson D.N.* Fam. Acanthaceae in Flora of Guatemala // *Fieldiana: Botany.* 1974. Vol. 24, pt 10, N 3/4. P. 328–461.
18. *Backer C.A., Bakhuizen van den Brink R.C. Jr.* Acanthaceae // *Flora of Java*, N.V.P. Noordhoff–Groningen, 1965. Vol. 2. P. 544–593.
19. *Leonard E.C.* The Acanthaceae of Colombia. Vol. 3 // *Smithsonian Inst. Nat. Mus. Contrib. from the US Nat. Herbarium.* 1958. Vol. 31, pt 3. P. 323–781.
20. *Bremekamp C.E.B.* List of the Acanthaceae collected in Celebes by Dr. W. Kaudern and Dr. G. Kjelberg // *Sven. Bot. Tidskr.* 1948. Bd. 42, h. 4. S. 372–403.
21. *Bentham G.* *Flora Australiensis.* L.: Reeve, 1869. Vol. 4. 576 p.

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

Summary

Trofimova I.A. Stem system structure and morphogenesis in some species of *Pseuderanthemum*

10 species of the genus *Pseuderanthemum* from the living collections of the Main Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences (Moscow) were studied in respect of their stem system structure and morphogenesis. The studies revealed high diversity of the stem system structure within the genus. Species belonging to the same growth form differed in the mode of branching, number of nodes and internodes, number of flowers, morphogenetic characters and seasonal rhythm, whereas all the examined seedlings are classified among one type.

УДК 581.15:582.675.1(470.311)

© А.И. Юрьев. 1994

ПОЛИМОРФИЗМ ПЕЧЕНОЧНИЦЫ БЛАГОРОДНОЙ В ПОДМОСКОВЬЕ

А.И. Юрьев

В связи с возрастающим антропогенным воздействием на природу большое значение придается охране редких и исчезающих видов растений. При составлении Красных книг и других перечней охраняемых видов используются, в частности, следующие критерии: реальное или возможное снижение численности вида; распространенность на ограниченных территориях или небольшими популяциями и др. Такие критерии, несомненно, оправданы требованиями практики, однако следует иметь в виду, что сама по себе распространенность на небольших территориях или малочисленность популяций не обязательно говорят об "угрожаемом" состоянии вида, так как такое распространение может быть следствием особенностей его биологии [1].

Если исходить из биологической концепции вида, рассматривая последний в виде взаимосвязанной системы популяций, то редким для какой-либо территории следует считать вид, популяции которого на этой территории репродуктивно изолированы друг от друга. Следствием такой изоляции должно явиться, с одной стороны, обеднение генофонда изолятов, с другой – возрастание значения отдельных редких генов вследствие увеличения степени гомозиготности популяции [2], что чаще всего неблагоприятно сказывается на жизнеспособности. В работе *Karron Jeffrey D.* [3], где обобщены данные по полиморфизму белков у редких и распространенных видов растений из 11 родов, показано, что одни редкие виды действительно генетически

"истощены", т.е. крайне мономорфны; другие – почти также полиморфны, как и обычные, что, видимо, говорит о наличии какого-либо адаптивного механизма, позволяющего существовать небольшими, далеко отстоящими друг от друга популяциями.

Мы предприняли попытку оценить полиморфизм печеночницы благородной (*Hieracium nobilis* Mill.), включенной в областной список редких и особо охраняемых растений, на территории Московской области.

Печеночница благородная – вид со средневропейским ареалом. В лесах гор и предгорий Центральной Европы данный вид является массовым; образует огромные популяции по долинам рек и оврагам, как, например, в Вильнюсском районе Литвы.

В Московской области находится восточная граница ее распространения. Печеночница встречается здесь в виде изолированных популяций (от нескольких сотен до десятков тысяч особей), главным образом в районе Клинско-Дмитровской гряды и в долине Москвы-реки; обычная ее стация – ельники с неморальными элементами, реже липняки и березняки [4]. Восточнее, в ландшафте мешерского типа есть лишь единичные находки, также связанные с поймами рек, например, в нескольких километрах от Костерева известна небольшая популяция на пойменной террасе р. Клязмы [5]. По мнению М.М. Голенкина (цит. по [4]), этот вид является реликтом атлантического времени. Отмечается длительность срока онтогенеза и продолжительная (до 30 лет) индивидуальная жизнь особи.

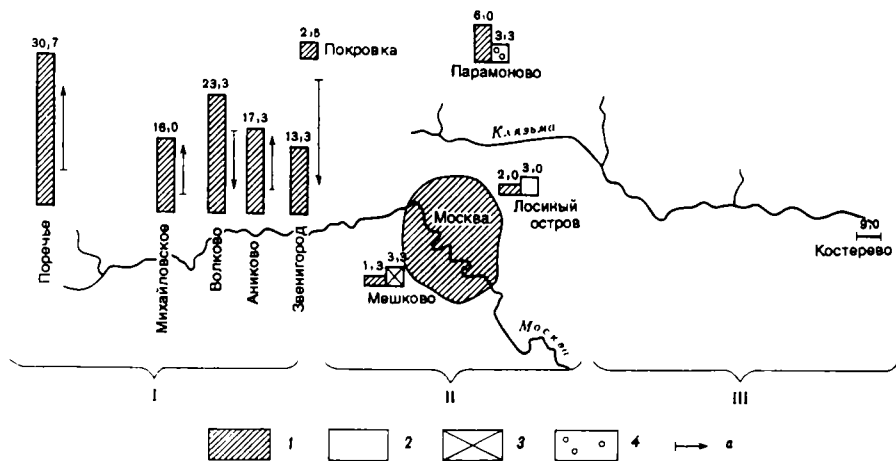
Вид отличается значительной изменчивостью. Обычно голубая окраска венчика может варьировать от белой до пурпурной. Иногда встречаются и белые лепестки с пурпурными жилками или красными или пурпурными пятнами, причем все варианты окраски наследуются [6]. Варьирует также число плодолистиков, тычинок, лепестков (от 6 до 9) и прицветников (от 3 до 5) [4]. У близкого вида *H. asiatica* Nakai на Японских островах отмечены, кроме того, гигантские полиплоидные формы, а также острый или закругленный конец листа, что связано с разным числом хромосом (14 и 16). Этот вид настолько изменчив, что в старину мастера японского паркового искусства различали 100 форм печеночницы [7].

На основании вышеизложенных сведений был сделан вывод о пригодности морфологических признаков для оценки генетического разнообразия вида в условиях Подмоскovie.

Всего было обследовано 10 локальных популяций *H. nobilis* в различных местах Подмоскovie (рисунок). У 150 особей из каждой популяции, взятых подряд в центральной ее части, определяли форму листа, число прицветников, число и цвет лепестков, число тычинок и плодолистиков в двух самых больших цветках, а также число цветков и листьев в розетках, чтобы установить физиологический возраст. При этом численные данные проверяли на дискретность с помощью критерия соответствия распределения нормальному, а достоверность – с помощью критерия Стьюдента.

H. nobilis в Подмоскovie характеризуется довольно значительной вариабельностью: найдены почти все отмеченные в литературе формы, за исключением гигантских. Во всех популяциях, кроме Костерево, обнаружены растения с белыми и пурпурными цветками, но везде в небольшом количестве (меньше 1%); в бывшем парке Мешково – особи с белыми лепестками, имеющими голубые прожилки (3,3%); в районе Парамово – растения, имеющие белые лепестки с голубыми пятнами (3,3%); в Лосином острове – 20 растений с белыми лепестками.

Аномально большое по сравнению с близлежащей лесной популяцией содержание белых и розовых форм в парке Поречье (Можайский район) мы связываем с сообщением Е.А. Тительбаха [8] о высадке в этом парке печеночницы (садовых форм?) и поэтому в рамках данной работы рассматриваем лесную, а не парковую популяцию Поречья. Числовые характеристики частей цветка не обнаружили достоверной дискретности распределения, и, видимо, являются модификациями. Достоверная дис-



Изменчивость в подмосковных популяциях *Herpetic nobilis*

Содержание особей (в %): 1 — с 4 прицветниками, 2 — с белыми лепестками, 3 — с белыми лепестками и голубыми прожилками, 4 — с белыми лепестками и голубыми пятнами; II — зона нормальных межпопуляционных связей, II — переходная зона, III — зона изолятов, а — эффективность отбора по признаку 4-го прицветника

кретность распределения обнаружена лишь по числу прицветников: промежуточные типы (с недоразвитым 4-м прицветником) встречаются в 2,5 раза реже, чем с тремя и четырьмя; следовательно, этот признак удовлетворяет критерию "фена" [2].

Четырех- и шестилепестные формы листьев встречаются крайне редко (доли процента). Различий по форме окончания листа не обнаружено. Распределение четырехприцветниковой формы обнаруживает явственную клинальную изменчивость; с запада на восток, на протяжении примерно 130 км содержание этой формы снижается от 30,75 (Поречье) до 2% (Лосинный остров); и далее к востоку (Костерево) — до нуля (см. рисунок). По образцам из гербария ГБС РАН и МГУ удалось установить, что четырехприцветниковая форма западнее встречается чаще (составляет примерно 1/4 изученных растений Беларуси и Литвы) (таблица).

Ю.П. Алтухов [9] отмечает, что клинальную изменчивость можно объяснить: последовательным обособлением популяций с последующим генетическим дрейфом; действием естественного отбора вдоль градиента какого-либо фактора; миграцией генов, интенсивность которых падает с расстоянием, или интерградацией популяций с различными аллельными частотами.

На практике, по-видимому, имеют место все три перечисленных фактора, однако их относительный вклад в создание наблюдаемой картины можно представить по-разному.

Можно предположить, что клинальная изменчивость создана генетическим дрейфом в результате обособления локальных популяций. Несомненно, в период голоценового климатического оптимума печеночницы, как и другие виды с европейским ареалом, была распространена гораздо шире, чем сейчас.

Вполне возможно, что в долине Москвы-реки тогда существовала огромная линейная популяция, распад которой сопровождался генетическим дрейфом в образовавшихся изолятах. Однако, если бы наблюдаемая клина была создана преимущественно генетическим дрейфом, содержание фена существенно зависело бы от размеров локальных популяций, чего не наблюдается. Популяция из десятков тысяч особей возле

¹ Фены — дискретные, как правило, альтернативные высоко наследственно обусловленные признаки.

| Возраст | Популяция | | | | | | | |
|--|-----------|--------------|---------|---------|------------|----------------|----------|----------|
| | Поречье | Михайловское | Волково | Аниково | Звенигород | Лосиный остров | Покровка | Парамово |
| I генеративный (2–3 листа, 1–2 цветка) | 43,1 | 16,5 | 25,0 | 81,4 | 10,0 | 0,7 | 1,5 | 1,5 |
| II генеративный (4–5 листьев, 2–3 цветка) | 49,0 | 9,4 | 35,0 | 79,8 | 25,0 | 0,7 | 1,0 | 1,0 |
| III генеративный (6–7 листьев, 4 цветка и более) | 27,6 | 7,7 | 37,2 | 70,1 | 33,3 | – | – | 1,0 |
| Эффективность отбора | 15,5 | 8,8 | –12,8 | +11,3 | –23,3 | | | 0,5 |

с. Аниково мало отличается в этом отношении от популяции из 300–400 особей в 6 км от нее. Следовательно, по-видимому, ведущим фактором в образовании существующей клины генетический дрейф не был.

Из рисунка и таблицы видно, что эффективность отбора на генеративной стадии изменяется практически беспорядочно, хотя есть некоторая тенденция к снижению ее в восточном направлении. При этом поддержка отбором четырехприцветникового фена не соответствует его содержанию в популяциях. Парадоксальный результат можно объяснить, допустив существование уравнивающего отбора по некоторому сопряженному признаку; либо на догенеративных возрастных стадиях, как это описано для *Dryas octopetala* [10], либо в форме отбора гетерозигот. В пользу этого говорит длительная стабильность наблюдаемых популяционных структур: на образце, собранном в 1960 г. (В.А. Штамм, гербарий ГБС РАН), отмечено содержание фена в популяции близ д. Волково, близкое к современному. Очевидно мы наблюдаем здесь лишь часть сложной картины взаимодействия разных форм отбора.

Пока трудно оценить количественно влияние на пространственную структуру генетических потоков между популяциями. Поскольку печеночница – мирмекофил, дальний перенос семян маловероятен; основной агент переноса – насекомые-опылители, особенно шмели и одиночные пчелы [11].

Литературные данные о возможности дальнего переноса пыльцы у энтомофильных растений неоднозначны: в одних случаях отмечен перенос на десятки километров [12, 13], в других – дальность переноса невелика и составляет лишь сотни метров [14]. Предположение о том, что перенос в данном случае осуществляется на расстояние порядка нескольких километров, позволяет объяснить представленную на рисунке картину следующим образом. Имеется зона на западе, где существуют нормальные межпопуляционные связи (расстояние между популяциями порядка нескольких километров); далее к востоку – зона полуизолатов (Лосиный остров, Мешково, Парамово), где наблюдается выход редких генов в гомозиготную форму (белые лепестки с голубыми пятнами или прожилками), и наконец, генетически обедненный изолят (Костерево), отдаленный от ближайших популяций десятками километров.

ВЫВОДЫ

Признаков обеднения генофонда в подмосковных популяциях *H. nobilis* не обнаружено, кроме популяции у Костерева.

По числу прицветников наблюдается клинальная изменчивость в широтном направлении; такая изменчивость характерна для видов не с островными, а с непрерывными популяциями.

Генетический дрейф в данном случае, по-видимому, не является ведущим фактором образования клины.

Величина и направление естественного отбора по этому признаку на генеративной стадии меняется в широтном направлении, что, хотя и не является непосредственной причиной клины, говорит о существовании сложной картины взаимодействия разнонаправленных форм отбора.

Редкие признаки в значительных количествах встречены лишь в краевых популяциях; если рассматривать их появление как результат изоляции, то генетический обмен у *H. nobilis* совершается в Подмоскowie на расстоянии порядка нескольких километров; расстояние в несколько десятков километров обеспечивает изоляцию популяций.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Вахрамеев М.Г., Денисов Л.В. Оценка критического состояния популяций редких и исчезающих видов растений (на примере семейства орхидных) // Охрана генофонда природной флоры. Новосибирск. 1983. С. 24–25.
2. Яблоков А.В. Популяционная биология. М.: Высш. шк., 1987. 303 с.
3. Karro J.D. A comparison of levels of genetic polymorphism and self – compatibility in geographically restricted and widespread plant congeners // *Evol. Ecol.* 1987. Vol. 1. P. 47–58.
4. Вахрамеев М.Г., Денисова Л.В., Никитина О.В. Печеночница благородная // Биол. флора Моск. обл. 1978. Вып. 4. С. 71–78.
5. Алексеев Е.Б., Киселев К.В. и др. Определитель растений Мещеры. М.: Изд-во МГУ, 1986. Ч. 1. 240 с.; 1987. Ч. 2. 224 с.
6. Mäkinen A. Monimuotonen sinivuokko // *Suomen Luonti.* 1978. Vol. 37, N 2. P. 78–81.
7. Hirohi H., Sachiko K. Differentiation within *Anemone Hepatica* L. of Japan // *J. Jap. Bot.* 1958. Vol. 33, N 9. P. 265–274.
8. Тителбах Е.А. Описание парка в Поречье – имени графа А.С. Уварова // Журн. Рос. о-ва любителей садоводства в Москве. 1864. Т. 4, кн. 4. С. 185–190.
9. Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях М.. Наука, 1983. 279 с.
10. McGrow J.B., Antonovica J. Experimental ecology of *Dryas octopetala* ecotypes. 1. Ecotypic differentiation and life-cycle stages of selection // *J. Ecol.* 1983. Vol. 71, N 3. P. 879–897.
11. Berhardt P. The pollination ecology of *Hepatica acutiloba* DC. (Ranunculaceae) // *Bull. Torrey Bot. Club.* 1976. Vol. 33, N 9. P. 265–274.
12. Jansen D.H. Euglossine bees as long-distance pollinators of tropical plants // *Science.* 1971. Vol. 171. P. 203–205.
13. Koptur S. Outcrossing and pollinator limitation of fruit set: Breeding systems of neotropical inga trees (Fabaceae, Mimosidae) // *Evolution.* 1984. Vol. 38, N 5. P. 121–125.
14. Малиновский К.А., Царик И.В., Жилев Г.Г. О границах природных популяций растений // Журн. общ. биологии. 1988. Т. 49, № 1. С. 46–57.

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

Summary

Yuriev A.L. Polymorphism of *Hepatica nobilis* in Moscow Region

There is description of distribution of some rear morphological forms in local populations near the border of *Hepatica nobilis* range. A. cline of 4/3 – bract forms decreasing to the east is discovered. The considerable number of plants with rear features as blue with marble white spots, blue with white nerves and white pelts, was found only in little marginal populations. Author supposed it to be the effect of isolation and outbreeding. If it is right, the distance about 10 km practically stops the gene flow, but 1–3 km does not stop.

ВЛИЯНИЕ КАЧЕСТВА ПРИВОЙНЫХ ПОЧЕК НА СРАСТАНИЕ КОМПОНЕНТОВ ПРИВИВКИ И РАЗВИТИЕ ПРИВИТЫХ РАСТЕНИЙ

М.Т. Кръстев

Многие исследователи занимались изучением процессов, происходящих при срастании компонентов прививки. В основном эти работы посвящены гистогенезу или роли отдельных тканей в регенерационном процессе. Данных о влиянии привойной почки на процессы, происходящие после прививочной операции, нами в литературе не найдено.

В настоящей работе рассмотрен вопрос о влиянии привойных почек, относящихся к различным классификационным группам, на срастание с подвоем и дальнейшее развитие привитых растений, а также влияние маточного растения на качество привойных почек. Объектом исследования были пять маточных растений садовой формы ясеня обыкновенного *Fraxinus excelsior* 'Pendula'.

После рентгенографирования и дешифрирования рентгенограмм мы разделяли почки на группы по степени их развития и для удобства учета нумеровали. Арабскими цифрами обозначали порядковый номер почки, начиная от основания до апикальной части побега, римскими – классификационную группу, к которой отнесена данная почка. При супротивном расположении почек их обозначали буквами "а" или "б". Например, а 5.IV расшифровывается как одна из супротивных почек пятого узла от основания побега, относящаяся по степени развития к четвертой группе.

Прививочные операции проводили весной в открытом грунте без дополнительных агротехнических мероприятий, которые могли бы оказать влияние на срастание прививки и развитие привитого растения. Все почки после рентгеновской съемки, независимо от того, к какой классификационной группе развития они относятся, были использованы в качестве привоя. От момента взятия побега до окончания прививочной операции, включая рентгеносъемку, требуется не более 35 мин [1].

Изучение почек материнских растений показало, что по степени развития они сильно различаются. Больше всего почек, отнесенных к IV классификационной группе, было у пятого маточного растения – 70%, а к III группе – 30%. У четвертого маточного растения 40% почек отнесено к III группе и 60% – к IV группе развития. Самое плохое соотношение почек по группам развития наблюдается на побегах, взятых с первого (25% почек II группы, 50% – III и только 25% IV группы) и третьего (10% почек I группы, 50% – III и 40% – IV группы) маточных растений.

Максимальная возможная приживаемость (100%) отмечена у пазушных почек, принадлежащих к IV группе (таблица). Привойные пазушные почки, относящиеся по степени развития к I и II группам, как правило, не срастаются с подвоем. Послепрививочный период до распускания привитой почки *Fraxinus excelsior* 'Pendula' более продолжительный у привитых прижившихся почек III группы и составляет в среднем 31,91 дня, а для почек IV группы он на 10 дней меньше.

Полученные экспериментальные данные были подвергнуты математической обработке методами сравнительного статистического анализа [2].

Оценку достоверности различий в процентах успешно прижившихся привойных почек *Fraxinus excelsior* 'Pendula', относящихся к III и IV группам развития, проводили при помощи сравнения долей по методу Фишера:

$$F = (\varphi_1 - \varphi_2)^2 \frac{N_1 N_2}{N_1 + N_2}.$$

| Группа | III | IV |
|---|-------|--------|
| Число почек, шт. | 18 | 26 |
| Срастание почек с подвоем, % | 88,33 | 100,0 |
| Среднее число дней от прививки до распускания привойной почки | 31,91 | 21,64 |
| Средняя длина привитого побега, см | 66,32 | 124,42 |

где F – критерий Фишера; φ_1 и φ_2 – числа, полученные в результате преобразования долей; N_1 и N_2 – объем сравниваемых выборок.

В результате проведенных вычислений получаем:

$$F = (3.142 - 2.434)^2 \cdot \frac{26 \cdot 18}{26 + 18} = 5,32.$$

Вычисленное значение критерия Фишера ($F = 5,32$) больше, чем табличное ($F_{\text{табл.}} = 4,08$), из чего можно заключить, что разница в результатах срастания почек III и IV групп с подвоем достоверна.

Оценку достоверности различий в продолжительности периодов срастания, выявленных при сравнительном анализе данных, полученных в результате изучения прививок из почек, относящихся к III и IV группам, проводили при помощи критерия лямбда [2]:

$$\lambda^2 = \delta_{\max}^2 \cdot \frac{N_x N_y}{N_x + N_y}.$$

где λ – критерий различия лямбда; δ_{\max} – максимальная из попарных разностей чисел; N_x и N_y – объем сравниваемых рядов.

В данном случае для различий между продолжительностью периодов срастания почек привоя III и IV групп с подвоями $N_x = 26$, $N_y = 16$, а $\delta_{\max} = 0,800$. Проводя соответствующие вычисления по формуле 2, получаем критерий лямбда, равный 6,34. Вычисленная величина больше, чем критические значения (1,84 и 2,65). Следовательно, продолжительность послепрививочного периода срастания для почек III и IV групп развития имеет достоверные различия. Также установлено, что различие в длине побегов привоя (58,10 см), развившихся из пазушных почек III и IV групп, достоверно, так как вычисленная величина критерия лямбда (9,1) больше, чем указанные критические значения (1,84 и 2,65).

Таким образом, качество привойных почек у изученной садовой формы *Fraxinus excelsior* 'Pendula' оказывает определенное влияние на успешность срастания прививок и на конечный рост побега. Причем пригодность почек III и IV групп для прививки неодинакова. Почка IV лучше развита и лучше срастается с подвоем, чем почка III группы, характеризующиеся более слабым развитием внутрипочечного зачаточного побега. Кроме того, можно сказать, что выделенные нами по рентгенограммам группы пазушных почек садовой формы *Fraxinus excelsior* 'Pendula' отражают различия во внутрипочечном развитии будущих побегов, и, по-видимому, эти различия сохраняются и в последующем развитии привойного побега.

Итак, применение рентгенографического метода для изучения пазушных почек дает объективную информацию об их внутреннем состоянии и степени сформированности. Установлено, что пазушные почки в зависимости от их расположения на

побегах различаются по степени развития зачаточного побега, но не всегда отличаются по внешним признакам (размер, форма, наличие аномалий в строении и т.д.).

Сравнительное изучение результатов прививок с использованием пазушных почек, относящихся к различным группам развития, позволяет сделать следующие выводы.

1. Пазушные почки привоя, относящиеся к различным группам, имеют неодинаковую способность к срастанию с подвоем после проведения прививочной операции. Высокая регенерационная способность прививок отмечена для почек привоя, относящихся к IV группе развития, более низкая – для почек привоя III группы. Пазушные почки, относящиеся к I и II группам развития, практически непригодны для использования в качестве привоя.

2. Продолжительность периода от прививочной операции до распускания привитых почек у различных групп неодинакова. Самый короткий период отмечен для привойных почек IV группы, а самый продолжительный – для привойных почек III группы.

3. Длина побега из пазушных почек привоя, относящихся к различным классификационным группам, различна. Наибольшей характеризуются побеги, развившиеся из пазушных почек IV группы. Эти привитые растения можно отнести к первому сорту однолетних саженцев. Из пазушных почек II группы обычно развиваются небольшие по длине побелы, и их можно отнести ко второму сорту саженцев.

4. Рентгенографический метод можно рекомендовать для проведения контроля за качеством привойного материала, а также использовать при разработке методов прогнозирования приживаемости прививки и выхода однолетних привитых саженцев различного качества.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Кръстев М.Т. Рентгенографическое изучение привойных почек // Бюл. Гл. ботан. сада. 1993. Вып. 168.
2. Зайцев Г.Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М.: Наука, 1984. 423 с.

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

Summary

Krstev M.T. The quality of the grafted buds and its influence on the grafting and the subsequent development of the scions.

This paper considers the effects of buds at different development stages on the grafting and the subsequent development of the scions. The experimental studies were carried out on axillary buds of a *Fraxinus excelsior* cultivar. It was concluded that the success of the grafting and the scions growth depend on the quality of the buds.

К БИОЛОГИИ И ИНТРОДУКЦИИ КЛЕВЕРА ТЕМНО-КАШТАНОВОГО

Е.А. Саутин

В настоящей статье даны краткая биоэкологическая характеристика и анализ опыта выращивания редкого, декоративного и кормового растения из семейства бобовых, клевера темно-каштанового (*Trifolium spadiceum* L.) из Восточной Сибири [1].

Широко распространен в Европе (в том числе и в европейской части России), за Уралом, в Западной Сибири сплошной ареал доходит до г. Табо́льска. Восточнее становится очень редким, известны только отдельные местонахождения, изолированные от основного ареала: Томской области, в Красноярском крае [2, 3]. После большого разрыва в ареале вновь встречается по юго-восточному побережью озера Байкал (близ станций Мишиха, Выдрино, Мангутай, Утулик, Байкальск, Солзан, Ключевка, Боярск, по рекам Мангылы и Паньковка) [4].

Вне пределов бассейна Байкала известно только одно местонахождение этого вида в Центральной Сибири – Черемховский район Иркутской области. Восточнее Байкала вид не встречается [5].

Клевер темно-каштановый произрастает преимущественно на влажных задерненных склонах, сырых горных лугах и осоковых болотах по опушкам леса, на лесных полянах в березовых лесах.

Это – одно–двулетнее травянистое растение (рис. 1). Стебли 10–35 см высоты, прямые, простые, слабо и маловетвистые с восходящими ветвями. Обыкновенно с 1–2 соцветиями на верхушке. Листья все стеблевые, на длинных и тонких волосистых черешках, тройчатые. Листочки 8–20 мм длиной, 5–10 мм шириной, от обратнойцевидных до продолговатых, на верхушке тупые или иногда выемчатые, сверху голые, снизу по жилкам волосистые. Цветки около 6 мм длиной, в густых цилиндрических соцветиях, 10–20 мм длиной, в начале цветения темно-желтые, позднее буреющие, темно-каштановые, блестящие. Чашечка 2–3 мм длиной, 2 верхних ее зубца ланцетовидные, голые, 3 нижних линейные, вдвое длиннее верхних, длиннореснитчатые [3, 6]. Плод – односемянный боб, яйцевидной формы, не растрескивающийся при созревании, коричнево-желтой окраски с гладкоматовой поверхностью. Наилучшего роста и развития достигает на хорошо дренированных почвах. Растение с широкой экологической амплитудой.

В онтогенезе клевера темно-каштанового можно выделить три периода: первичный покой, прегенеративный и генеративный.

Период первичного покоя (латентный) представлен покоящимися плодами (семенами). Семена сохраняют всхожесть в условиях культуры, находясь в воздушно-сухом состоянии, в течение четырех лет.

Прегенеративный (виргинильный) период представлен следующими возрастными состояниями: проростки, ювенильные, виргинильные.

Осенью, после зимнего покоя, наблюдается наземное прорастание семян клевера темно-каштанового.

Встреченные популяции и выявленные локальные местообитания вида малочисленны. В г. Байкальске, недалеко от станции, было встречено (в 1984 г.) до 30 особей на 1 м², а выше станции на разнотравном лугу несколько экземпляров, где растения ежегодно скашиваются.

Единичные экземпляры клевера были встречены по юго-восточному побережью оз. Байкал от ст. Солзан до ст. Мурно.

Численность особей на ст. Утулик постепенно сокращается в связи с антропоген-

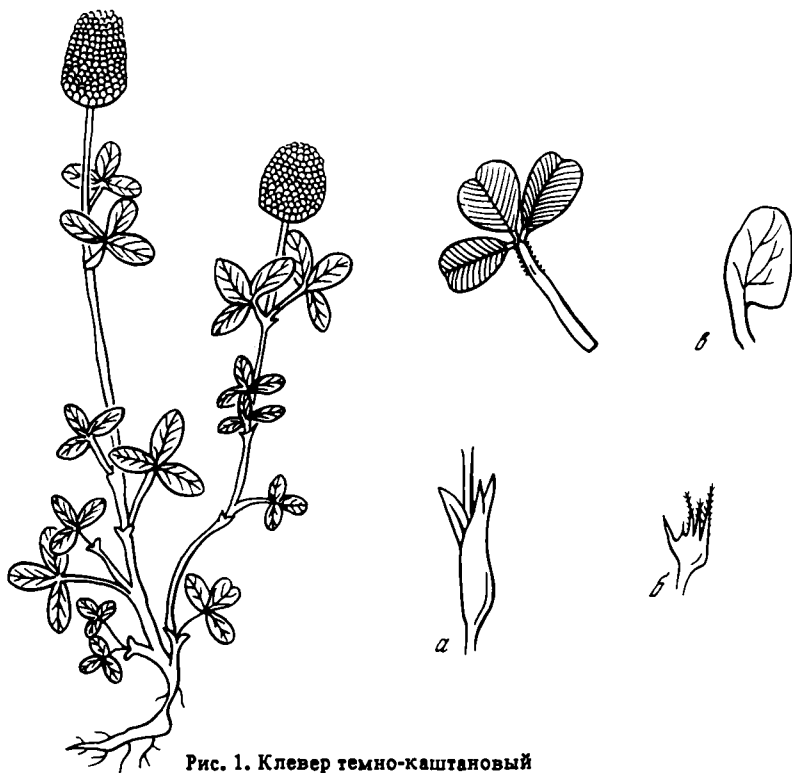


Рис. 1. Клевер темно-каштановый
а — прилистники, б — чашечка, в — весло

ным и зоогенным факторами. Здесь сохранился лишь небольшой участок, огороженный местными жителями для сенокоса. После скашивания по краю изгороди всегда остается несколько особей клевера темно-каштанового, способные завязать полноценные семена. В устье р. Утулика под тополем душистым на галечнике и задерненных участках было встречено (в 1991 г.) всего 13 угнетенных особей.

В 1984 г. единичные экземпляры отмечены вдоль пешеходной дорожки на ст. Выдрино.

Более стабильная популяция клевера сохраняется у автодороги в Байкальском заповеднике в пос. Танхой, где насчитывается до 60% особей.

Численность вышеуказанной ценопопуляции в среднем составила $4,7 \pm 2,4$ особи на 1 м^2 (рис. 2).

Некоторые исследованные биоморфологические признаки значительно не отличаются от данных, приведенных в определителях (табл. 1).

Вегетация клевера темно-каштанового начинается в конце мая и заканчивается в конце сентября (в условиях севера Иркутской области — начале августа) (табл. 2). Отрастание листьев происходит в мае и продолжается 20 дней в зависимости от метеоусловий года. Определяющим фактором является сумма положительных температур. Бутизация длится 10 дней. В начале июля начинается цветение, которое продолжается 13 дней. Первые зеленые плоды появляются в первой декаде июля, созревают через месяц. Созревшие семена остаются на стеблях долгое время. Листья полностью осыпаются в конце сентября. Сухие оставшиеся стебли прочные и перегнивают через год. В культуре клевер дает обильный самосев.

Наблюдения за ростом и развитием клевера в разных экологических условиях показали, что сроки наступления фаз из года в год колеблются в зависимости от погодных условий.

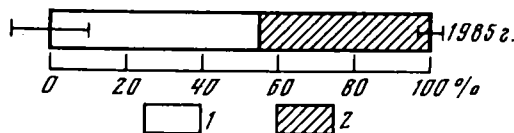


Рис. 2. Численность и возрастной состав ценопопуляций клевера темно-каштанового (р. Харлахта, 1985 г.)

1 — ювенильные, 2 — генеративные особи

У клевера темно-каштанового преобладает семенное размножение, вегетативное — затруднено. Гинецей апокарпный, мономерный, плод содержит одно семя. Число цветков в соцветии клевера темно-каштанового непостоянно: в среднем оно колеблется от 65 до 106, от этого и зависит семенная продуктивность (таблица 3).

Проводили также исследования по проращиванию семян в лабораторных условиях, взятых из двух природных мест обитания и условий культуры. Свежесобранные семена в 1990 г. проращивали на свету в чашках Петри при комнатной температуре 18–22° (рис. 3). Показатель всхожести и жизнеспособности семян высок (до 100%), а энергия прорастания низка и варьирует от 24 до 45%.

Проращивали семена клевера Усть-Илимской репродукции, собранные 7.VIII.89 г., на свету и в темноте, при комнатной температуре 18–23°, 25 дней в чашке Петри. После трех лет хранения семян в воздушно-сухом состоянии при комнатной температуре, лабораторная всхожесть довольно высокая — 98,5%, а энергия прорастания также низкая, всего до 8% (табл. 4).

Физические константы семян из природных ценопопуляций в отличие от культурной варьируют незначительно. Длина семени 1,4 мм (в культуре 1,5), ширина 1,0 мм.

Семена клевера темно-каштанового на 7–10% повреждаются семяедами рода *Arion*, а также клеверной толстоножкой — *Bruchophagus gibbus*. Для предотвращения повреждений семян и плодов прежде всего необходимо проводить обработку в период вегетации по следующей схеме: хлорофос (0,2%) — карбофос (0,2%) — метафос (0,2%). При этом уничтожаются имагинальные стадии вредителей. При закладе на хранение семена необходимо предварительно обрабатывать фентиурамом (65%) в дозе 3–6 г/кг [18].

В последние годы выявлено 32 вида фитопатогенных грибов, которые вызывают заболевания корней, стеблей, листьев и цветочных головок. Наиболее вредоносные из них — клеверный рак, корневые гнили и сухие пятнистости листьев.

Возбудитель корневой гнили — высокопатогенный вид грибов рода *Fusarium* sp., возбудитель клеверного рака — гриб *Seterotinia trifoliorum*, стеμφилиоза листьев — гриб *Stemphulium sartinaeformo*. При поражении корневыми гнилями у растений повышается восприимчивость к заболеванию листовыми пятнистостями [7].

Клевер темно-каштановый заслуживает внимания как кормовое растение, для испытания в условиях культуры. В ранних фазах развития дает мягкое сено, травянистую муку, сенаж, хорошо поедаемый всеми видами травоядных животных.

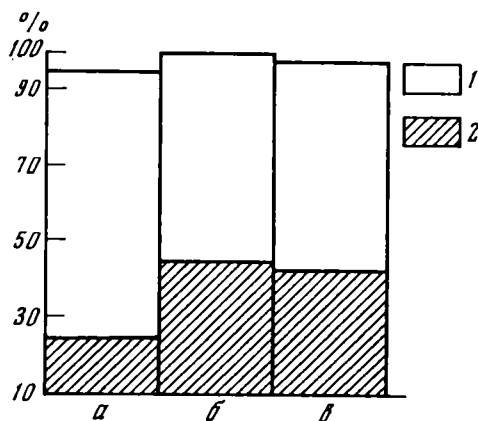
Клевер каштановый, собранный в конце цветения на Южном Урале 30.VII–1968 г. (в осиново-березовом лесу Аскинского района), содержал 13,6% протеина; 10,1 белка; 2,5 жира; 46,3% клетчатки; 32,0% БЭВ; 5,7% — золы; кальция — 0,51%; фосфора — 0,21%; магния — 0,4%. Дает небольшую кормовую массу, с одного растения можно собрать от 0,1 до 0,7 г. воздушно-сухой надземной массы (табл. 5).

За счет симбиоза с клубеньковыми бактериями клевер темно-каштановый способен частично обогатить почву азотом. Поэтому он может являться отличным предшественником для многих культур, а также иметь большое значение как восстановитель плодородия почвы.

Представляет интерес как исходный материал для селекции. Прекрасный медонос,

Рис. 3. Лабораторная всхожесть (1) и энергия прорастания (2) семян клевера темно-каштанового (1990 г.)

а — Байкальск, б — Солзан, в — Усть-Илимск (культура)



двулетнее декоративное растение. Возможно, является пищевым и обладает лекарственными свойствами, как и многие широко изученные представители рода клевер.

Для интродукционного испытания клевер темно-каштановый был привлечен из природных местообитаний (г. Байкальска в 1984 г. и ст. Танхой в 1985 г.) и посеян в ботаническом саду Иркутского государственного университета (интродуктор Е.А. Саутин). Растения в условиях культуры устойчивы, развиваются хорошо, дают обильный самосев. Проведены также испытания на севере Иркутской области (Усть-

Таблица 1
Некоторые биоморфологические признаки клевера
темно-каштанового у р. Харлахта (1985 г.)

| Признак | Lim | M | $\pm m$ | G | Cv | n |
|------------------------------|----------|------|---------|------|-------|----|
| Число побегов на 1 растение | 1÷17 | 5,2 | 1,7 | 5,4 | 103,7 | 10 |
| Высота растения, см | 7,5÷33,5 | 22,0 | 1,2 | 6,4 | 29,1 | 30 |
| Число листовых узлов | 5÷13 | 7,4 | 0,5 | 2,5 | 34,0 | 30 |
| Число элементов соцветий | 2÷43 | 13,2 | 3,1 | 16,9 | 127,8 | 10 |
| Число соцветий на 1 растение | 2÷43 | 2,5 | 0,2 | 0,5 | 21,1 | 10 |
| Число семян в соцветии | 69÷106 | 87,6 | 3,4 | 12,1 | 13,8 | 13 |
| Число выполненных семян | — | 75,0 | — | — | — | 13 |
| Число пустых семян | — | 27,0 | — | — | — | 13 |

Примечание. Lim — крайние пределы значения; M — среднее значение; $\pm m$ — ошибка среднего; G — стандартное отклонение; Cv, % — коэффициент вариации; n — число наблюдений.

Таблица 2
Сезонный ритм развития клевера темно-каштанового
в условиях культуры в г. Усть-Илимске (1989, 1990 гг.)

| | | |
|----------------------------|--------|---------|
| Весеннее отрастание | 2.VI | 21.V |
| Бутонизация | 28.VI | 28.VII |
| Цветение | | |
| начало | 7.VII | 7.VII |
| массовое | 12.VII | 18.VII |
| конец | 19.VII | 23.VII |
| Созревание семян | | |
| начало | 22.VII | 22.VIII |
| конец | 7.VIII | 13.IX |
| Конец вегетации, отмирание | 18.IX | 28.IX |

Таблица 3
*Семенная продуктивность клевера в условиях интродукции
в Усть-Илимском районе (1989 г.)*

| Признак | Lim | M ± m | G | Cv | n |
|--------------------------------|--------|----------|------|-------|----|
| Количество выполненных семян | 38÷99 | 79±2,5 | 13,8 | 17,5 | 30 |
| Количество невыполненных семян | 0÷60 | 76±2,2 | 12,0 | 158,3 | 30 |
| Количество семян в соцветии | 65±101 | 89,4±1,6 | 8,7 | 9,8 | 30 |

Таблица 4
*Лабораторная всхожесть семян клевера темно-каштанового
Усть-Илимской репродукции после трехлетнего хранения*

| Параметр | Фактор | Lim | M | ±m | G | Cv | n |
|---------------------|---------|--------|------|-----|-----|------|---|
| Всхожесть, % | Свет | 76÷84 | 81,3 | 1,8 | 3,6 | 44,0 | 4 |
| Энергия прорастания | " | 6÷10 | 7,8 | 1,1 | 2,1 | 26,6 | 4 |
| Всхожесть, % | Темнота | 97÷100 | 98,5 | 0,9 | 1,7 | 1,76 | 4 |
| Энергия прорастания | " | 6÷10 | 8,0 | 1,0 | 1,6 | 10,2 | 4 |

Примечание. n — число повторностей.

Таблица 5
*Продуктивность надземной массы клевера темно-каштанового
в Башкирии [8]*

| Место, дата, фаза | Высота, см | Масса одного стебля, г | | Число стеб- лей в кусте, шт | Масса воз- душно-су- хой надзем- ной массы с одного рас- тения, г |
|--|---------------|---------------------------|--------------------|--------------------------------|--|
| | | сырая | воздушно- сухая | | |
| Караидельский р-н, северный склон в 25 км от ст. Караидель, 13.VII 1960 г., плодоношение | 30,1 | 0,45 | 0,1 | 1 | 0,1 |
| Бурзянский р-н, кв. 118, поляна в ус- тье реки Саргая по дороге на д. Кул- гино, 29.VI 1962 г., цветение | 30,2 | 0,86 | 0,2 | 2 | 0,4 |
| Белорецкий р-н, поляна в 6 км от Тирляна, 26.VI 1963 г., начало цве- тения | 25,6 | 0,37 | 0,1 | 1 | 0,1 |
| Аскинский р-н, осиново-березовый лес в 3 км от Кубиязы на Аскино, 30.VII 1968 г., конец цветения | 46,4 | 1,2 | 0,7 | 1 | 0,7 |

Илимский район, плато Западное). Семена были взяты из природных популяций г. Байкальска в 1988 г. и высеяны на открытом участке. Растения проходят полный цикл развития, образуют жизнеспособные семена и дают семосев на обрабатываемых участках.

Нуждается в сохранении мест обитания на побережье о. Байкал, что может быть обеспечено в Байкальском государственном заповеднике и при контроле за состоянием популяций в Красноярском крае.

Вид включен в списки редких и исчезающих растений в 1979, 1980 гг.

Необходимо организовать наблюдение за состоянием популяций клевера темно-каштанового, продолжить интродуцировать его в ботанические сады, а также провести реинтродукцию в ценопопуляции, где отсутствует возобновление. Заложить семена на длительное хранение в банк на криоконсервацию, провести дальнейшие исследования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Редкие и исчезающие растения Сибири. Новосибирск: Наука, 1980. 224 с.
2. Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941. Т. 11. 189 с.
3. Флора Центральной Сибири. Новосибирск, 1979. Т. 2. 591 с.
4. Попов М.Г., Бусик В.В. Конспект флоры побережий озера Байкал. М.; Л.: Наука, 1966. 216.
5. Уникальные объекты живой природы бассейна Байкала. Новосибирск: Наука, 1990. 224 с.
6. Малышев Л.И., Пешкова Г.А. Нуждаются в охране // Редкие и исчезающие растения Центральной Сибири. Новосибирск: Наука, 1979. С. 89–90.
7. Трейкале О.И. Методы оценки грунтовой устойчивости селекционного материала клевера к важнейшим болезням // Экспресс-информация. Рига. 1990. № 9 (1076). С. 1–4.
8. Кучеров Е.В., Байков Г.К., Гуфранова И.Б. Полезные растения Южного Урала. М.: Наука, 1976. 264 с.

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

Summary

Sautin E.A. The bioecology and introduction
of *Trifolium spadiceum* L.

A brief bioecological account of *Trifolium spadiceum* (Fabaceae), a rare, ornamental and forage plant, is given. The results of its cultivation in East Siberia are summarized. Special attention is given to the propagation and cultivation methods. Other issues considered in this paper include the economic potential, origin and conservation needs of *Trifolium spadiceum*.

МОРФОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ В ЛУКОВИЧНЫХ ЧЕШУЯХ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ЛИЛИЙ В УСЛОВИЯХ МАСС-КЛОНАЛЬНОГО РАЗМНОЖЕНИЯ *IN VITRO*

О.А. Чурикова, В.А. Румынин, Р.П. Барыкина, А.Г. Слюсаренко

В настоящее время метод массового клонального размножения растений *in vitro* получил широкое развитие и применение в практике [1]. Используя его, можно тиражировать ценные и редкие сорта, получать огромное количество однородного и здорового посадочного материала, а также новые перспективные формы. Однако, как уже неоднократно указывалось в литературе, морфогенетические процессы, происходящие при культивировании клеток, тканей и органов растений *in vitro*, остаются недостаточно изученными. Приводимые сведения весьма фрагментарны и часто поверхностны. Необходимость же теоретических обоснований масс-клональной технологии с точки зрения фундаментальных областей ботанических дисциплин очевидна.

Ранее нами были начаты исследования морфогенеза в процессе масс-клонального размножения луковичных растений, отличающихся высокими декоративными качествами и представляющих, в некоторых случаях, определенную ценность как лекарственное и пищевое сырье. Более подробно процессы индукции морфогенеза и ранней дифференциации были изучены у *Lilium regale* Wils. и азиатского гибрида 'Bianca' [2]. В предлагаемом сообщении основное внимание уделено анализу результатов сравнительного морфолого-анатомического изучения процесса регенерации в тканях разных видов лилий, выявлению некоторых общих закономерностей и различий в ходе морфогенеза *in vitro*. Для индукции культуры использовали чешуи луковиц шести видов лилий – *L. longiflorum* Thunb., *L. formosanum* Wallace, *L. candidum* L., *L. martagon* L., *L. pardalinum* Kellogg, *L. speciosum* Thunb., относящихся соответственно к секциям *Regalia*, *Lilium*, *Martagon*, *Pseudomartagon*, *Archelirion* [3]. Методика постановки и проведения экспериментов, а также микроскопических исследований описана ранее [2, 4].

Наиболее ярко выраженными меристематическими потенциями у всех исследованных видов отличаются богатые питательными веществами активно фотосинтезирующие клетки одного–двух субэпидермальных слоев мезофилла преимущественно адаксиальной стороны экспланта. Первые периклинальные деления отмечаются на 10–12-й день культивирования эксплантов (рис. 1, а–в). Обычно на стадии тетрад, образующихся в результате двух последовательных делений каждой инициальной клетки, ориентация клеточных перегородок изменяется. Они возникают в разных плоскостях, что приводит к образованию под общей оболочкой инициальной клетки группы мелких клеток с густым цитоплазматическим содержимым и четко различимыми ядрами [2]. Многие исследователи предпринимали попытки проследить ход развития эмбрионидов из инициальной соматической клетки и сопоставить его с эмбриогенезом *in vivo* [5–7]. Однако, как показывают многочисленные эксперименты, это два разных явления – эмбриоидогенез и эмбриогенез. Эмбрионид в отличие от зародыша имеет соматическое происхождение и развивается в иных морфологических условиях [8]. При некотором морфологическом сходстве с зародышами эмбриониды отличаются внутренней организацией и отсутствием четко выраженной полярности [9], что обусловлено специфическими условиями, создаваемыми *in vitro*.

Дальнейшая судьба клеточных агрегатов, образовавшихся в результате нескольких делений инициальных клеток, сохраняющих целостной общую оболочку ("сег-

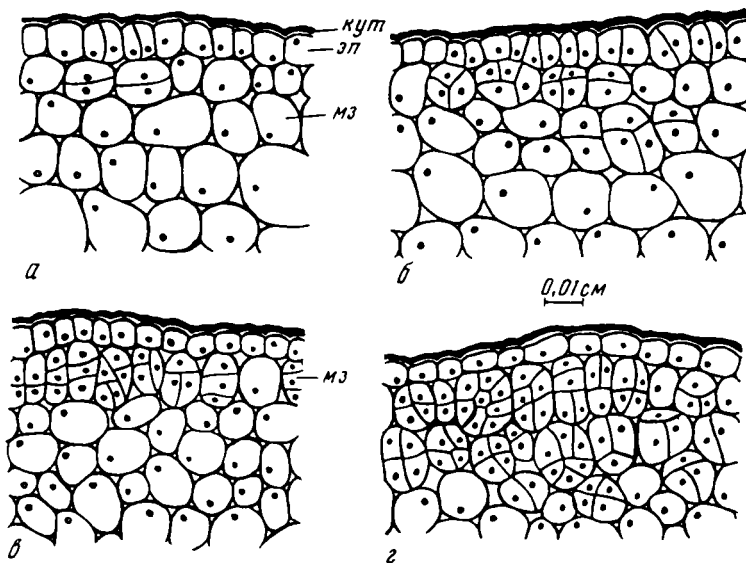


Рис. 1. Первые деления в субэпидермальных слоях мезофилла и формирование клеточных агрегатов в эксплантах луковичных чешуй *Lilium speciosum* (а, б) и *L. formosanum* (в, г)
кут — кутикула, эп — эпидерма, мз — мезофилл

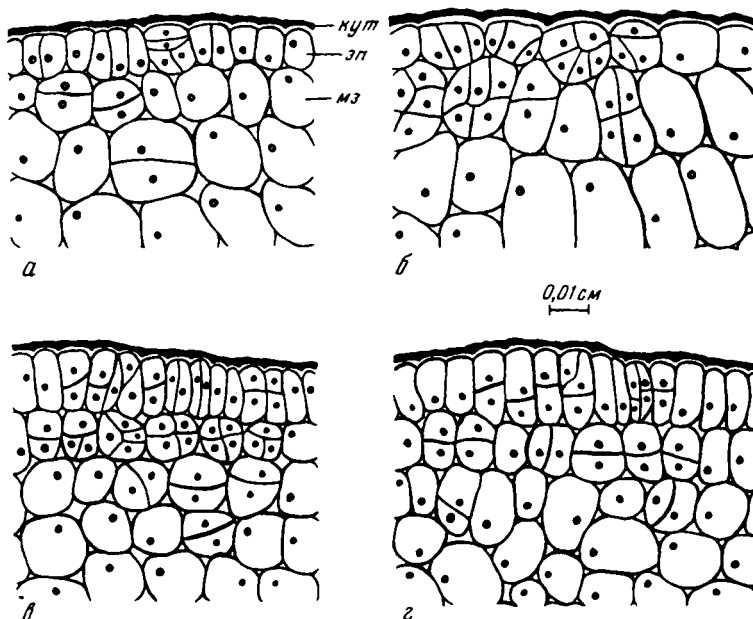


Рис. 2. Анти- и периклинальные деления в чешуях *L. longiflorum* (а, б) и *L. pardalinum* (в, г)
Условные обозначения см. рис. 1

ментированных" клеток) (рис. 1, в, г; 2, б, в) может быть различной: а) каждая из них целиком дифференцируется в побеговый конус; б) лишь часть "сегментированных" клеток участвует в формировании побегового апекса; в) разрушение и, видимо, лизис общих оболочек приводит к образованию единого массива меристематических клеток ("проэмбрионального" клеточного комплекса), из которого впоследствии локально дифференцируются побеги и корни. Активность клеточных делений у всех вышеуказанных видов ограничивается несколькими субэпидермальными слоями мезофилла, лишь у *L. regale*, по нашим наблюдениям, волна делений распространяется с периферии вглубь чешуи.

Эпидермальные клетки в образовании меристематических очагов у большинства из названных видов непосредственного участия не принимают. Они претерпевают под воздействием интенсивного увеличения в объеме клеток субэпидермальных слоев мезофилла растяжение в тангентальном направлении и антиклинальные деления. Исключение составляют *L. longiflorum* и *L. pardalinum*, клетки эпидермы луковичных чешуй которых проявляют относительно высокую меристематическую активность, делятся как анти-, так и периклинально (рис. 2, а-г; 3), непосредственно участвуя наряду с мезофиллом в формировании меристематического бугорка. В отдельных случаях можно было наблюдать образование небольших очагов меристемы эпидермального происхождения. Но они, как правило, оказываются нежизнеспособными, что, видимо, связано с недостатком необходимых для дальнейшего развития питательных веществ, а также с более ранней и более глубокой специализацией эпидермальных клеток по сравнению с клетками мезофилла. Анализ морфогенетических процессов, протекающих *in vitro* в луковичных чешуях *L. regale* показал, что регенерация происходит как с образованием раневой пробки, так и без нее. В соответствии с этим можно выделить пять вариантов регенерации; в первых трех случаях раневая поверхность экспланта затягивается пленкой из остатков разрушенных клеток и вытекающего из них клеточного сока, защищающей живые ткани от внешней инфекции, в двух других — образуется раневая пробка.

1. Первыми меристематизируются клетки субэпидермального слоя мезофилла (замечено увеличивается объем цитоплазматического содержимого, размер ядер, утончаются оболочки). Волна делений постепенно охватывает все более глубокие участки мезофилла. В центре сформировавшегося массива меристематических клеток дифференцируются гидроцитные узлы, снаружи от которых впоследствии развиваются побеговые апексы. От гидроцитного узла образование васкулярных элементов идет в двух противоположных направлениях — как акро, так и базипетально, в результате чего устанавливается непрерывная связь проводящих систем развивающейся придаточной почки и чешуи (рис. 4, а; 5).

2. Деления локализуются в глубоколежащих слоях мезофилла, оказавшихся вблизи поврежденной поверхности экспланта, в условиях достаточно хорошей аэрации. Как и в первом случае, дифференциации побеговых конусов из агрегатов клеток предшествует образование в их центре гидроцитных узлов, которые соединяются с проводящей системой материнской чешуи, тем самым обеспечивая формирующиеся побеги содержащимися в ней питательными веществами (рис. 4, б).

3. В первую очередь делятся клетки паренхимной обкладки проводящих пучков близ раневой поверхности (рис. 4, в). От них клеточные деления распространяются и на прилегающие участки мезофилла. Отсутствие раневой пробки облегчает появление зачатков побегов на поверхности экспланта.

4. Многочисленные гидроцитные узлы, дифференцирующиеся с обеих сторон экспланта вблизи пробки, становятся центрами меристематической активности мезофилла (рис. 4, г).

5. Наряду с делением клеток мезофилла, примыкающих к ранее заложившимся под пробкой гидроцитным узлам, отмечаются клеточные деления в субэпидермальном слое преимущественно адаксиальной стороны экспланта (рис. 4, д).

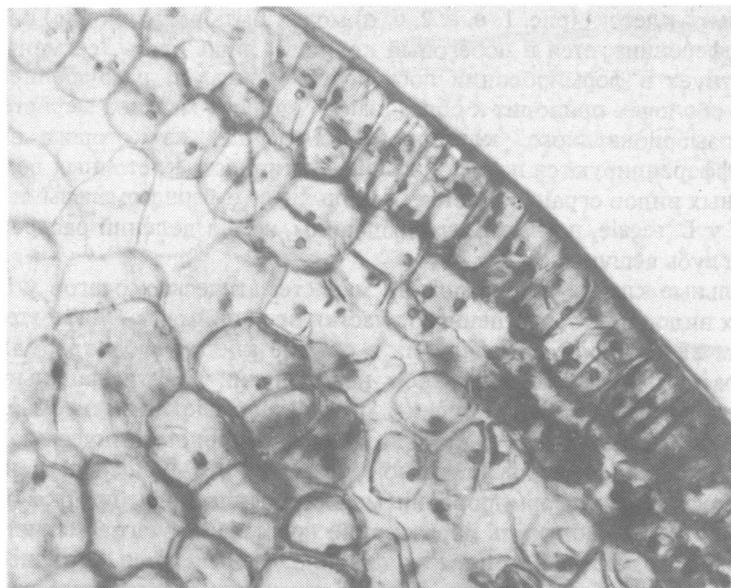


Рис. 3. Деления эпидермальных клеток в эксплантах луковичных чешуй *L. pardalinum*

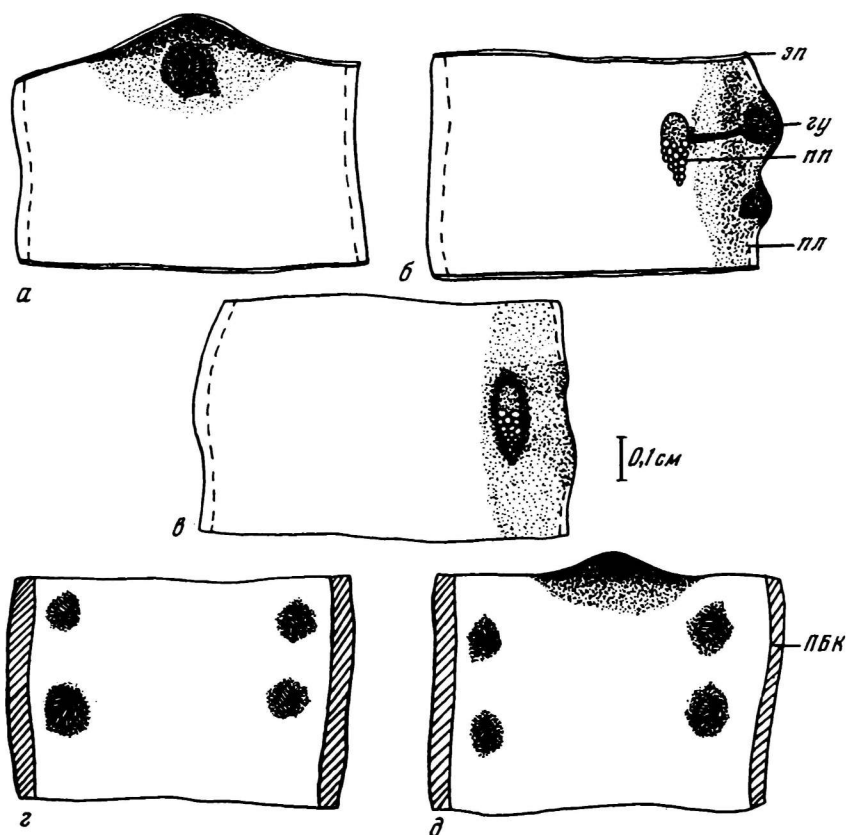


Рис. 4. Разные варианты регенерации в чешуях *L. regale* (а-д) (схема)

эп — эпидерма, гу — гидроцитный узел, пп — проводящий пучок, пл — пленка, ЛБК — пробка

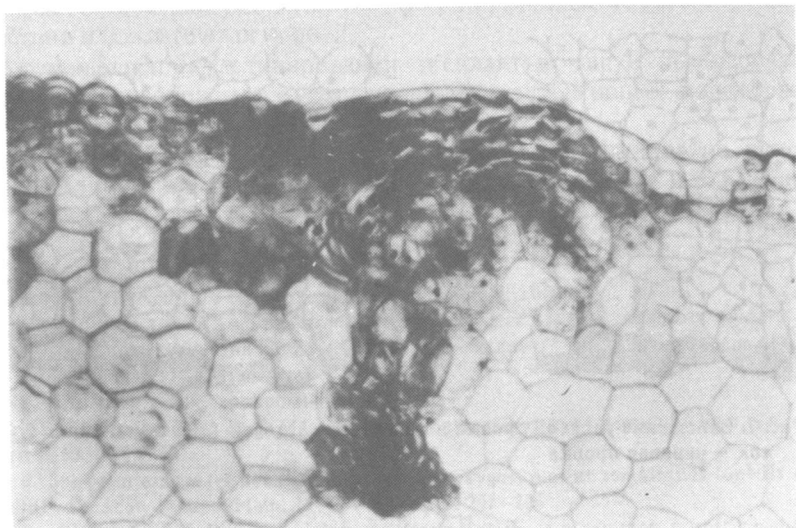


Рис. 5. Васкулярная связь зачатка почки и чешуи у *L. formosanum* ($\times 100$)

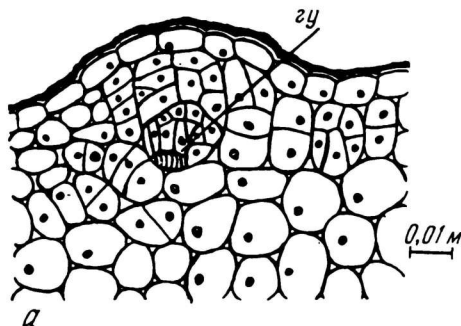


Рис. 6. Дифференциация гидроцитов в меристематическом очаге экспланта чешуи ($\times 160$)

Процессы индукции морфогенеза и ранней дифференциации в чешуях шести других исследованных видов лилий протекают сходным образом. В частности, при формировании *de novo* меристематических очагов, а впоследствии и побеговых конусов, посредством гидроцитов устанавливается связь их проводящей системы с таковой луковичной чешуи, в тканях которой содержится большой запас питательных веществ (см. рис. 5). Отмечены лишь некоторые различия. Так, у *L. longiflorum* и *L. pardalinum* в формировании меристематических зачатков, кроме субэпидермальных клеток мезофилла, непосредственно участвуют и эпидермальные, в результате чего они имеют смешанное происхождение. У *L. formosanum* и *L. pardalinum* установлена сравнительно ранняя дифференциация гидроцитов – на стадии агрегатов клеток (рис. 6). Раневая пробка была отмечена наряду с *L. regale* (рис. 7 а) и у *L. candidum* (рис. 7, б). При этом на срезах хорошо видна полоса периклинально делящихся клеток, пересекающая все ткани чешуи и несколько удаленная от края экспланта. Оболочки образующихся при этом клеток, отчленяющихся кнаружи от нее, суберинизируются, изолируя тем самым наружные претерпевающие некроз ткани. Функцию защиты живых тканей эксплантов от внешней инфекции у других видов выполняет ранее описанная пленка. Однако, не исключено, что процесс образования раневой пробки здесь лишь несколько замедлен или же он не успевает проявиться из-за высокой активности морфогенетических процессов.

При длительном культивировании эксплантов на среде для индукции морфогенеза на осевой части относительно хорошо развитых почек появляются как эндогенные образования зачатки придаточных корней (рис. 8, а, б). При своем развитии они

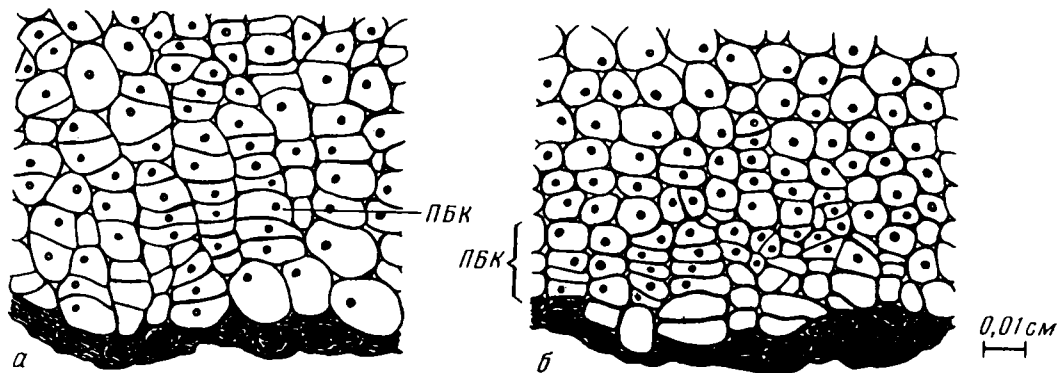


Рис. 7. Заложение раневой пробки в эксплантах *L. regale* (а) и *L. candidum* (б)
пбк — раневая пробка

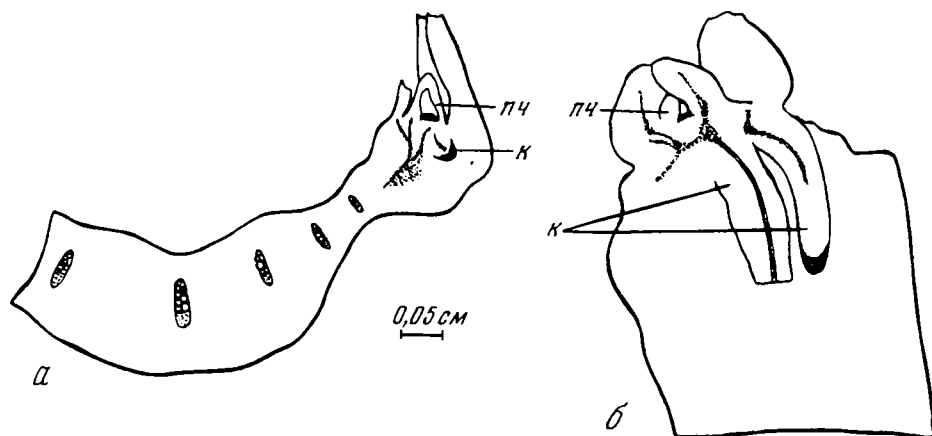


Рис. 8. Зачатки придаточных корней в луковичных чешуях *L. formosanum* (а) и *L. pardalinum* (б)
пч — почка, к — придаточный корень

прорастают через толщу луковичной чешуи. Как было отмечено ранее [2], изъятие из среды гормонов роста и добавление активированного угля способствует более интенсивному корнеобразованию.

Проведенный анализ сравнительного морфолого-анатомического исследования процесса регенерации *in vitro* в тканях семи исследованных видов лилий позволил сделать следующие выводы.

1. Процессы индукции морфогенеза и ранней дифференциации в чешуях лилий протекают, в целом, сходным образом. Наиболее высокими меристематическими потенциями отличаются богатые питательными веществами клетки мезофилла. У *L. longiflorum* и *L. pardalinum* в формировании меристематических очагов могут принимать участие и эпидермальные клетки чешуй. Относительно низкая меристематическая активность последних, видимо, определяется их более глубокой специализацией.

2. Регенерация сопровождается образованием защитной пленки (у *L. longiflorum*, *L. formosanum*, *L. martagon*, *L. speciosum*) или раневой пробки (*L. regale*, *L. candidum*).

3. Относительно ранняя дифференциация в процессе морфогенеза гидроцитов, гидроцитных узлов и гидроцитных тяжей в эксплантах *L. formosanum* и *L. pardalinum*

обуславливает более быстрое развитие формирующихся de novo апексов побегов, а впоследствии и придаточных корней.

4. Регенерация при культивировании эксплантов чешуй исследованных видов лилий *in vitro* сопровождается формированием адвентивных новообразований по типу геммо- и гемморизогенеза [10, 11].

Авторы выражают искреннюю благодарность за предоставление луковиц *Lilium pardalinum* и *Lilium martagon* М.В. Барановой, О.В. Алексеевой и Е.В. Ключкову.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Pierik R.L.M. In vitro culture of higher plants. Dordrecht: Nijhoff, 1987. 344 p.
2. Чурикова О.А., Румынин В.А., Барыкина Р.П., Слюсаренко А.Г. Некоторые особенности морфогенеза *in vitro* при масс-клональном размножении лилий // Бюл. Гл. ботан. сада. 1991. Вып. 159. С. 43–49.
3. Баранова М.В. Лилии. Л.: Агропромиздат, 1990. 384 с.
4. Румынин В.А., Слюсаренко А.Г. Масс-клональное размножение лилий // Бюл. Гл. ботан. сада. 1989. Вып. 153. С. 62–69.
5. Haccius B. Les premiers stades des embryons vegetaux zygotiques et somatiques sont-ils differents ou non? // Bull. Soc. bot. France. Mem. 1973. Vol. 120. P. 201–206.
6. Haccius B., Bhandari N.N. Delayed histogen differentiation as a common primitive character in all types of non-zygotic embryos // Phytomorphology. 1975. Vol. 25, N 1. P. 91–94.
7. Steward F.C., Shantz E.M. Biochemistry and morphogenesis: Knowledge derived from plant tissue cultures // Forth Intern. congr. of biochem. L.: Pergamon press. Vol. 6. P. 223–236.
8. Vasil I.K., Hildebrandt A.C. Variations of morphogenetic behavior in plant tissue cultures. 1. Cichorium endivia // Amer. J. Bot. 1966. Vol. 53, N 9. P. 860–869.
9. Danilina A.N. Morphogenesis in tissue cultures of *Daucus carota* L. // Phytomorphology. 1972. Vol. 22, N 2. P. 160–164.
10. Батыгина Т.Б. О некоторых закономерностях морфогенеза при регенерации растений *in vitro* // Теоретические вопросы регенерации растений. Махачкала: Даг. гос. ун-т, 1978. С. 13–14.
11. Batygina T.B. The place of embryoidogeny phenomenon in system of flowering plants reproduction // XI Intern. symp. "Embryology and seed reproduction": Abstracts. Leningrad, 1990. P. 17.

Summary

Churikova O.A., Rumynin V.A., Barykina R.P., Sliusarenko A.G.
Morphogenetic processes in bulb scales of some species
of lilies during the mass-clonal propagation *in vitro*

The results of the comparative morphoanatomical study of regeneration in bulb scale explants of 6. species of *Lilium* are given. The early stages of morphogenesis, peculiarities of initial cell divisions different types of regeneration in bulb scales are discribed in detail, the features of similarity and difference being revealed. The highest meristematic potential is characteristic of the cells of 1–3 subepidermal layers of mesophyll. The first cell divisions give rise to meristematic clumps. In most cases epidermis doesn't take immediate part in this process. Early stage of hydrocytes differentiation and cork tissue formation are revealed.

ЦИТОЭМБРИОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ *HALESIA CAROLINA L.*

Л.К. Горб, Я.А. Федоровская

Род галезия (*Halesia Allis*), принадлежащий к семейству *Styracaceae*, включает несколько видов, из которых в культуре встречается только один – галезия каролинская (*H. carolina L.*). Она естественно произрастает на юго-востоке Северной Америки и Китая [1]. На западе Украины галезию каролинскую практически не используют в озеленении. В ботаническом саду Львовского госуниверситета им. И. Франко культивируют только два ее экземпляра.

Данные о биологии развития галезии каролинской скудны и фрагментарны. Описана морфология побеговой системы [2, 3], имеются сведения о культивировании каллуса *in vitro* [4] и влиянии стратификации семян на всхожесть в местах естественного произрастания [5]. Стратификация семян галезии каролинской местной репродукции не дала положительного результата. Недостаток информации о развитии репродуктивных органов галезии каролинской в условиях культуры послужил основанием для более глубокого их изучения, так как от нормального формирования генеративной сферы зависят продуцирование семян и их качество.

Фенологические наблюдения за растениями проводили по методике ГБС РАН [6], укоренение черенков – по методике Р.Х. Турецкой [7].

Материал для цитоэмбриологических исследований был собран в ботаническом саду ЛГУ. Бутоны разного возраста фиксировали смесью Карнуа (6:3:1) и "уксусным алкоголем" (3:1). Постоянные препараты поперечных и продольных срезов толщиной 10–20 мкм изготавливали по общепринятой цитологической методике [8, 9]. Срезы препаратов окрашивали гематоксилином по Гейденгайну и Равицу. Жизнеспособность пыльцы определяли по Л.А. Транковскому [8]. Препараты исследовали с помощью микроскопа МБИ-3, микрофотографии выполнены фотоаппаратом "Киев С" с микронасадкой к микроскопу НФ.

Галезия каролинская относится к раннецветущим видам. Набухание цветочных почек происходит в начале марта (рис. 1). При ранней и затяжной весне данная фенофаза наступала значительно раньше – в конце февраля. Цветочные почки распускаются в конце марта или начале апреля, вегетативные – в начале мая, в период массового цветения. Облиствение начинается в конце апреля и завершается в середине июля. Рост побегов происходит параллельно с облиствением растений. Фаза цветения приходится на конец апреля и вторую декаду мая.

Белые колокольчатые цветки, собранные по 1–3 шт. в полузонтики, расположены в пазухах листьев по всей длине побега, сформировавшегося в предшествующий сезон. Среднее число полузонтиков на побеге равно 9, общее число цветков варьирует от 19 до 31. Начало созревания плодов приходится на конец второй декады августа и продолжается до осенних заморозков.

Андроцей галезии каролинской включает от 12 до 17 тычинок. Формирование археспориальной ткани в микроспорангиях происходит в начале марта, задолго до раскрытия цветка. В третьей декаде того же месяца археспориальные клетки становятся материнскими клетками микроспор.

От благоприятного хода формирования микроспор зависит в дальнейшем нормальное развитие мужских половых клеток.

В условиях Львова мейоз, происходящий в материнских клетках микроспор, сопровождается отклонениями от нормы, которые проявляются в образовании "мостов" в анафазе I, слипании хромосом. Данные нарушения необратимы и приво-

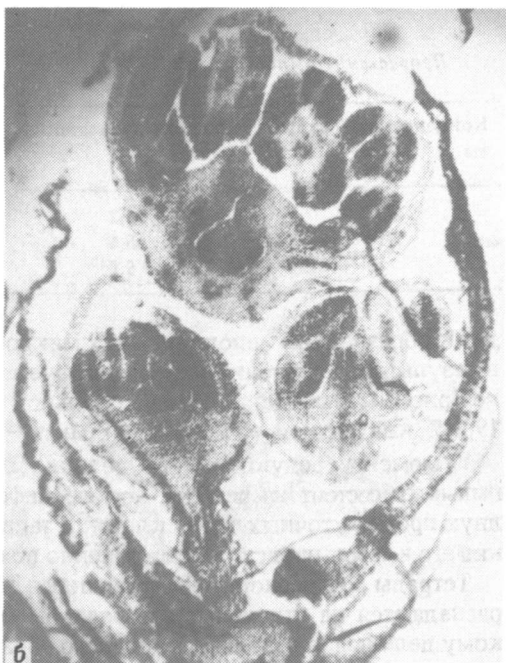
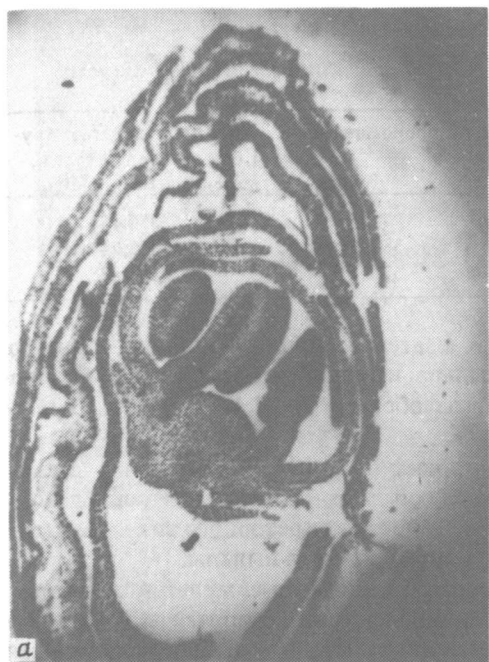


Рис. 1. Цветочная почка *Halesia carolina*
а — с одним цветком, б — с тремя цветками

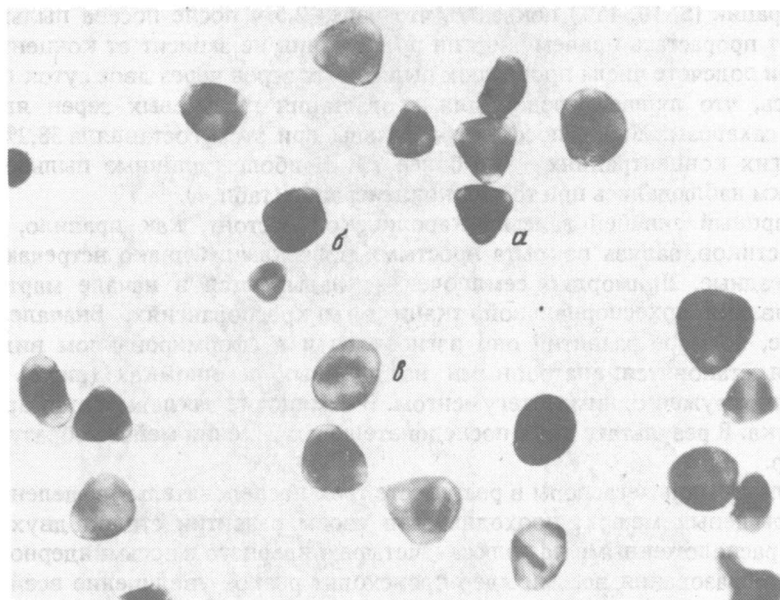


Рис. 2. Пыльца *H. carolina* разной формы
а — треугольной, б — квадратной, в — овальной

Таблица 1

Прорастание пыльцы галезии каролинской на средах с различным содержанием сахарозы

| Концентрация сахарозы, % | Энергия прорастания пыльцы, % | Доля проросшей пыльцы, % | Длина пыльцевых трубок на вторые сутки, мкм |
|--------------------------|-------------------------------|--------------------------|---|
| 5 | 6,2 | 6,8 | 256,15 |
| 10 | 5,6 | 38,2 | 412,24 |
| 15 | 5,0 | 7,0 | 262,38 |

дят к образованию неполноценных микроспор, а затем и пыльцы. В микроспорангиях в результате нарушений мейоза образуется пыльца, неоднородная по форме и величине (рис. 2). Пыльцевых зерен овальной формы образуется 77,42%, треугольной – 19,36%, квадратной – 1,48%, стерильных – 1,56%.

К моменту редукционного деления в материнских клетках микроспор стенка пыльника состоит из четырех хорошо дифференцированных слоев: эндотезия, одного-двух промежуточных слоев клеток и тапетума. Тапетум секреторного типа. Разрушение его клеток происходит постепенно по мере формирования пыльцы.

Тетрады микроспор, образовавшиеся в процессе мейоза по симультанному типу, распадаются на отдельные микроспоры. Увеличиваясь, они готовятся к митотическому делению, в результате которого образуется двухклеточная пыльца, содержащая вегетативную и генеративную клетки.

Развитие спермиев у галезии каролинской происходит в пыльцевой трубке.

Проращивание в период массового цветения в растворах сахарозы различной концентрации (5, 10, 15%) показало, что через 2,5 ч после посева пыльцевые зерна начинают прорастать причем энергия прорастания не зависит от концентрации сахарозы. При подсчете числа проросших пыльцевых зерен через двое суток после посева оказалось, что лучшей средой для прорастания пыльцевых зерен является 10% раствор сахарозы. Жизнеспособность пыльцы при этом составляла 38,2%, тогда как при других концентрациях – не более 7%. Наиболее длинные пыльцевые трубки 412,24 мкм наблюдались при той же концентрации (табл. 1).

Синкарпный гинецей галезии каролинской состоит, как правило, из четырех плодолистиков, завязь покрыта простыми волосками. Однако встречаются пяти- и шестигнездные. Примордии семяпочек закладываются в начале марта во время формирования археспориальной ткани в микроспорангиях. Вначале семяпочки атропные, по мере развития они изгибаются и в сформированном виде к началу цветения становятся анатропными на длинных семяножках (рис.3). Массивный нуцеллус окружен одним интегументом. В семяпочке закладывается археспориальная клетка. В результате двух последовательных делений мейоза образуется тетрада мегаспор.

Из халазальной мегаспоры в результате трех последовательных делений образуется зародышевый мешок, проходящий в своем развитии стадии двухъядерного с ядрами, расположенными на полюсах, четырехъядерного и восьмиядерного.

После образования восьми ядер происходит резкое увеличение всей семяпочки, зародышевого мешка, внутренняя дифференциация последнего.

Сформированный женский гаметофит (рис. 4) включает яйцевой аппарат, состоящий из удлинненных яйцеклетки и синергид, функции последних в процессе оплодотворения по отношению к пыльцевым трубкам, связаны с синтезом хемотропно активных веществ липоидного происхождения [10]. Полярные ядра располагаются вблизи яйцевого аппарата. Халазальную часть зародышевого мешка занимают три клетки антиподального комплекса. Четко выраженный интегументальный тапетум



Рис. 3. Завязь *N. carolina*
 а — семязпочка, б — плацента

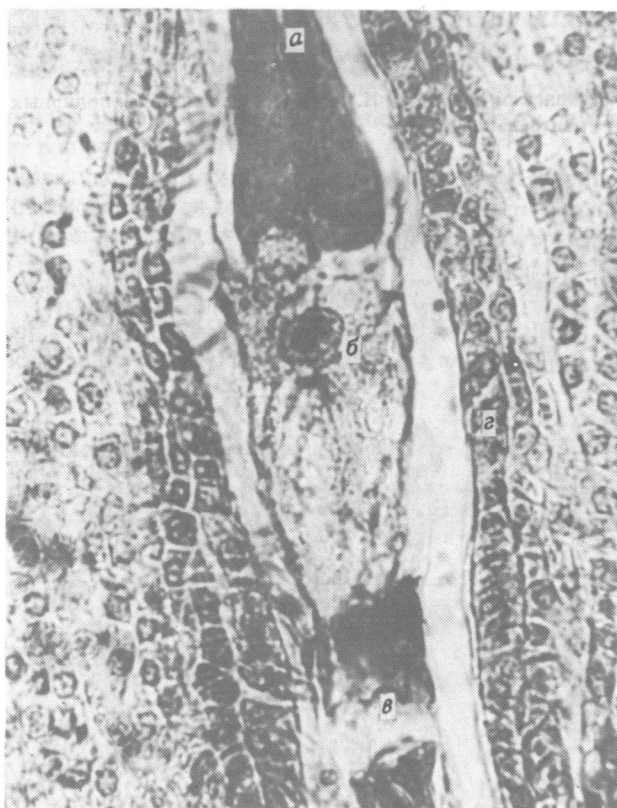


Рис. 4. Женский гаметофит *N. carolina*
 а — яйцевой аппарат, б — полярные ядра, в — антиподальный комплекс, г — интегументальный тапетум

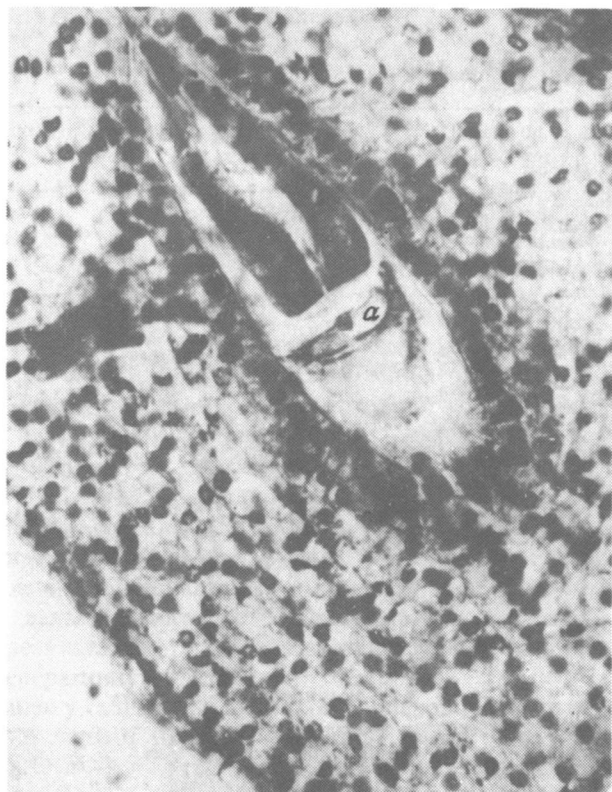


Рис. 5. Женский гаметофит *N. carolina* после слияния полярных ядер
а — центральное ядро

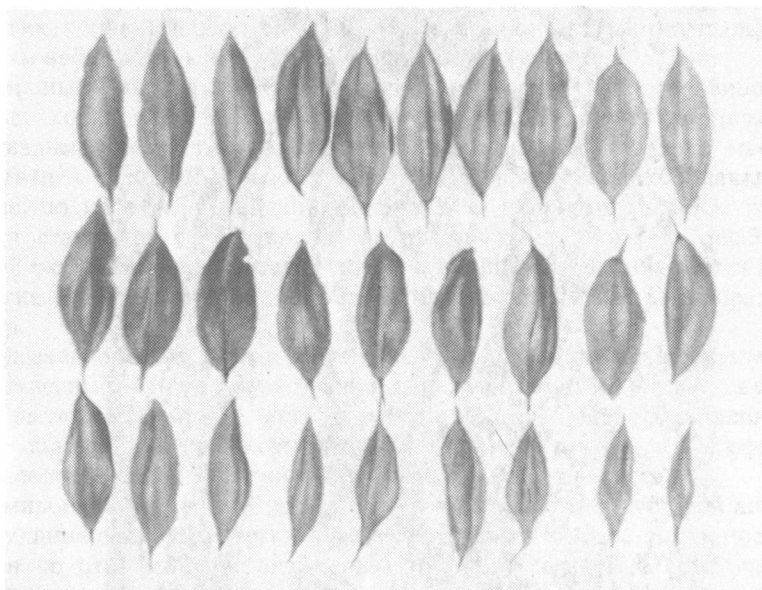


Рис. 6. Плоды *N. carolina*

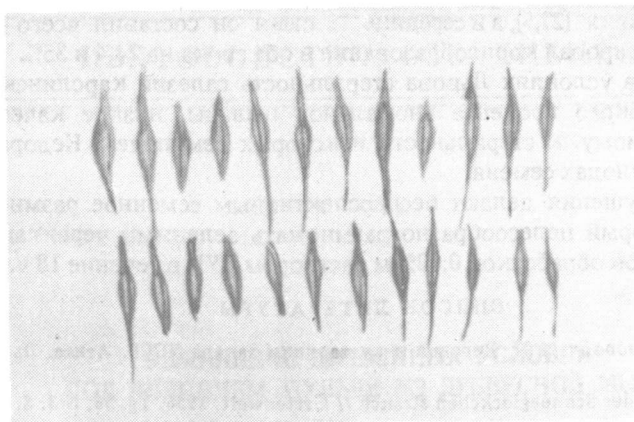


Рис. 7. Плоды *N. carolina* без плодовой оболочки

выполняет питающую функцию в начальный период формирования зародыша. От заложения археспориальной клетки до образования зрелого зародышевого мешка проходит около месяца. Эндоспермальное ядро образуется в результате оплодотворенного полярного ядра с неоплодотворенным (рис. 5). Через 9 дней после оплодотворения происходит первое деление триплоидного ядра зародышевого мешка, с которого начинается формирование эндосперма нуклеарного типа. Деление зиготы происходит через 14 дней после оплодотворения.

По мере роста и развития зародыша семяпочка превращается в семя. Образование плода сопровождается разрастанием завязи (рис. 6). С наступлением зимнего периода семена погибают. Околоплодник (рис. 7) у галезии каролинской одревесневший, он лишь некоторое время защищает семена от влияния низких температур. Опадание плодов происходит в апреле–мае.

В условиях Львова у галезии каролинской наблюдается стерильность отдельных семяпочек, часть образовавшихся семян внешне недоразвиты, но даже семена типичного строения, извлеченные из плодов, набухают, но не прорастают. Не дала положительного результата и стратификация семян.

Галезию каролинскую можно размножить черенками. Мы изучали влияние на их укоренение растворов ИУК при экспозиции 18 ч. Наилучший срок для укоренения черенков – середина июля (табл.2). Высокий процент укоренения наблюдался даже в

Таблица 2
Влияние ИУК на укоренение черенков галезии каролинской

| Вариант опыта | Общее число черенков, шт | Число укоренившихся черенков, шт | Процент укоренения, % |
|-------------------------------|--------------------------|----------------------------------|-----------------------|
| Опыт с 15.06 по 4.08 1989 г. | | | |
| Дистиллированная вода | 45 | 2 | 4,4 |
| 0,01% ИУК | 45 | 7 | 15,5 |
| 0,02% ИУК | 45 | 11 | 24,4 |
| Опыт с 12.07 по 27.10 1989 г. | | | |
| Дистиллированная вода | 40 | 11 | 27,5 |
| 0,02% ИУК | 40 | 15 | 37,5 |

контрольных условиях (27,5), а в середине июня он составил всего 4,4%; 0,02%-й раствор ИУК стимулировал корнеобразование в оба срока на 24,4 и 35%.

Таким образом, в условиях Львова стерильность галезии кароливской связана с образованием высокого процента аномальной пыльцы, низкое качество которой приводит, по-видимому, к стерильности некоторых семян. Недоразвиваются и формирующиеся в плодах семена.

Отмеченные нарушения делают бесперспективным семенное размножение этого интродукта, который целесообразно размножать зелеными черенками, укореняя их с предварительной обработкой 0,02%-м раствором ИУК в течение 18 ч.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бродович Т.М., Бродович М.М. Деревья и кустарники запада УССР. Атлас. Львов: Вища шк., 1979. 251 с.
2. Eliselt M. Halesia — der Schneeglockchen stranch // Gartenwelt. 1956. Tg. 56, N 3. S. 40.
3. Bartels A. Halesia dis Sildergloke // Gartenpraxis. 1978. N 4. S. 206—207.
4. Brand M.N., Lineberg R.D. In vitro propegation of Halesia carolina L. and the influence of explantation timing on initial shoot, proliferation // Plant Cell Tissus Organ Cult. 1986. Vol. 7, N 2. P. 103—113.
5. Seeds of woody plants in the United States. Wash. (D.C), 1974. 183 p.
6. Методика фенологических наблюдений в ботанических садах СССР. М.: ГБС АН СССР, 1975. 27 с.
7. Турецкая Р.Х. Приемы ускоренного размножения путем черенкования. М.: Изд-во АН СССР, 1962. 21 с.
8. Паушева Э.П. Практикум по цитологии растений. М.: Колос, 1989. 247 с.
9. Пролина М.Н. Ботаническая микротехника. М.: Высш. шк., 1960. 197 с.
10. Александров В.Г., Александрова О.Г. Об антиподах и зародышевом мешке // Ботан. журн. 1946. Т. 31, № 6. С. 13—24.

Ботанический сад Львовского госуниверситета

Summary

Gorb L.K., Fedorovskaya J.A. Cytoembryologic study
of *Halesia carolina* L.

The reproductive organs of *Halesia carolina* cultivated in the Western Ukraine were studied. The paper reports the details of the male and female gamete development and the deviations affecting the pollen grain quality.

ИЗМЕНЕНИЕ ПОЧВЕННЫХ УСЛОВИЙ ПОД ВЛИЯНИЕМ МУЛЬЧИ ИЗ ДРЕВЕСНОЙ ЩЕПЫ

М.П. Мерзликина

В мировой практике озеленения древесная щепа используется как материал, способствующий улучшению состояния почвы [1–3]. Опыт использования щепы на цветниках, приствольных кругах, в контейнерных посадках показал, что мульча препятствует размыву и распылению почвы. При этом значительно снижается запыленность воздуха и загрязненность его вредными для человека веществами, содержащимися в городской почве.

Мульча изменяет физико-химические свойства почвы, с ее помощью можно улучшать почвенные условия для последующего создания экспозиций из многолетников. За рубежом мульчирование с этой целью считается одной из доступных и дешевых технологий в растениеводстве [4–6]. Древесная щепа затрудняет рост сорняков (особенно однолетних), и ее применение снижает трудозатраты на прополку [1, 3, 7].

Для проверки влияния мульчи из древесной щепы на физико-химические свойства почвы и рост растений (из экологически различных местообитаний) в условиях средней полосы в ГБС РАН был заложен опыт. При этом ставились две основные задачи. Во-первых, оценить направление и степень влияния мульчи на состояние почвенных факторов. Во-вторых, выяснить реакцию модельных растений разных жизненных форм на мульчирование почвы в данных климатических условиях.

Весной 1990 г. участок площадью 35 м² был засыпан слоем (7–10 см) древесной щепы (3 × 7 см²), полученной из древесины дуба [1, 2]. Контролем служил соседний (чистый) участок площадью также 35 м². На опытном и контрольном участках были высажены 10 видов многолетних травянистых растений. Выбранные для эксперимента гиетро-, мезо- и ксерофиты были представлены корневищными многолетниками (*Iris pseudacorus* L., *I. sogdiana* Bunge, *I. pumila* L.), кистекорневыми [*Filipendula almaria* (L.) Maxim., *F. rubra* (Hill) Robins., *Filipendula vulgaris* Moench.], луковичными (*Allium schoaenoprasum* L., *Tulipa* × *hybrida* Hort.), а также клубнелуковичным (гибриды *Gladiolus* × *hybridus* hort. × *Acidanthera bicolor* Hochst.) и клубневым (*Dahlia* sp.) многолетниками.

На экспериментальных участках в 1990–1991 гг. во время вегетационного периода измеряли температуру и влажность почвы, определяли pH, NPR и плотность сложения почвы, брали пробы почвенного воздуха, оценивали биологическую активность и токсичность почвы. Все измерения проводили по схеме "опыт–контроль". Достоверность различий средних показателей оценивали по критерию Стьюдента [8].

Температуру почвы измеряли почвенными термометрами Савинкова в трехкратной повторности через 3–5 дней. В течение вегетационного периода в полдень снимали показания температуры на поверхности почвы и мульчи, а в почве на глубине 8 см и 15 см.

Абсолютную влажность почвы определяли термовесовым методом в периоды с разными погодными условиями. Образцы отбирали почвенным буром в пятикратной повторности с глубин 0–5 см, 5–15 см и 15–20 см и обрабатывали согласно общепринятой методике [9]. Оценивалась достоверность различий влажности в опыте и контроле по критерию Стьюдента. Достоверные показатели сопоставляли с суммой осадков и средней температурой воздуха за 10-дневный период перед забором проб (данные метеостанции ВДНХ).

Летом–осенью 1991 г. проводили анализ почвенного воздуха. Для этого стеклянные воронки с резиновыми трубками на конце зарывали в почву так, что широкие края воронок оказывались на глубине 15 см, а резиновые отводные трубки – на поверхности земли. Свободный конец трубки закрывали плотнопригнутой резиновой пробкой. Пробы воздуха набирали медицинским шприцем 20 мл, прокалывая трубку иглой, переносили в пенициллиновый пузырек с затворной жидкостью (перенасыщенный раствор NaCl). Пробы обрабатывались на газовом хроматографе [10, 11] в лаборатории кафедры физики почв МГУ при содействии Степанова А.Л.

В конце сезона 1991 г. была определена плотность почвы в образцах с ненарушенным сложением (пятикратная повторность) и плотность твердой фазы почвы пикнометрическим способом (трехкратная повторность), рассчитана общая порозность [12].

Полученные данные показали, что температура почвы на опытном и контрольном участках почти одинакова (рис. 1). Амплитуда температурных колебаний зависит от глубины измеряемого горизонта, сезона и погодных условий. Так, на поверхности мульчированной и свободной от мульчи почвы она незначительна (1–2°) и, согласно результатам статистической обработки, случайна, что в немалой степени вызвано неровностью поверхности как мульчи, так и почвы, и как следствие большой вариабельностью термических условий. Тем не менее график свидетельствует о некоторых закономерностях в динамике температуры в течение сезона. В ясную погоду поверхность мульчи нагревается быстрее, чем поверхность почвы, а в дождливую и пасмурную – картина меняется в обратную сторону. Обладая большей теплоемкостью, чем почва, древесная щепка быстрее охлаждается.

На глубине 8 см разность температур в опыте и контроле максимальна (до 5°). Летом в ясную и теплую погоду температура почвы на контрольном участке выше, чем на замульчированном. Осенью, в холодную и влажную погоду, значение температуры почвы под мульчей выше, чем в контроле, так как ее теплоизоляционные свойства не способствуют охлаждению почвы. Аномалии в этой закономерности вызваны резкими сменами погоды, во время которых изменение температуры почвы под мульчей происходит с запаздыванием по отношению к контролю, так что термические условия корнеобитаемого слоя мульчированной почвы стабильнее.

На глубине 15 см динамика температуры соответствует закономерности изменения температуры на уровне 8 см, а различия между опытом и контролем с глубиной уменьшаются (до 1–2°).

Наши наблюдения согласуются с выводами зарубежных авторов и их представлениями о свойствах мульчирующих материалов [1, 3, 5]. Действительно, способность мульчи стабилизировать температуру почвы в корнеобитаемом слое может быть полезна на открытых солнцу, хорошо прогреваемых и перегреваемых участках газонов и цветниках, в контейнерах, где мульча создает комфортные условия для корней и микробиоты.

Более высокая температура почвы под мульчей в осенние дни, когда ощущается недостаток тепла, вероятно, положительно влияет на растения, способствуя осеннему росту корней и формированию побега будущего года, что важно для видов с поздним формированием почек возобновления.

Можно также предположить, что мульча (древесная щепка) будет успешно использоваться для интродукционных опытов с растениями из влажных и прохладных место-

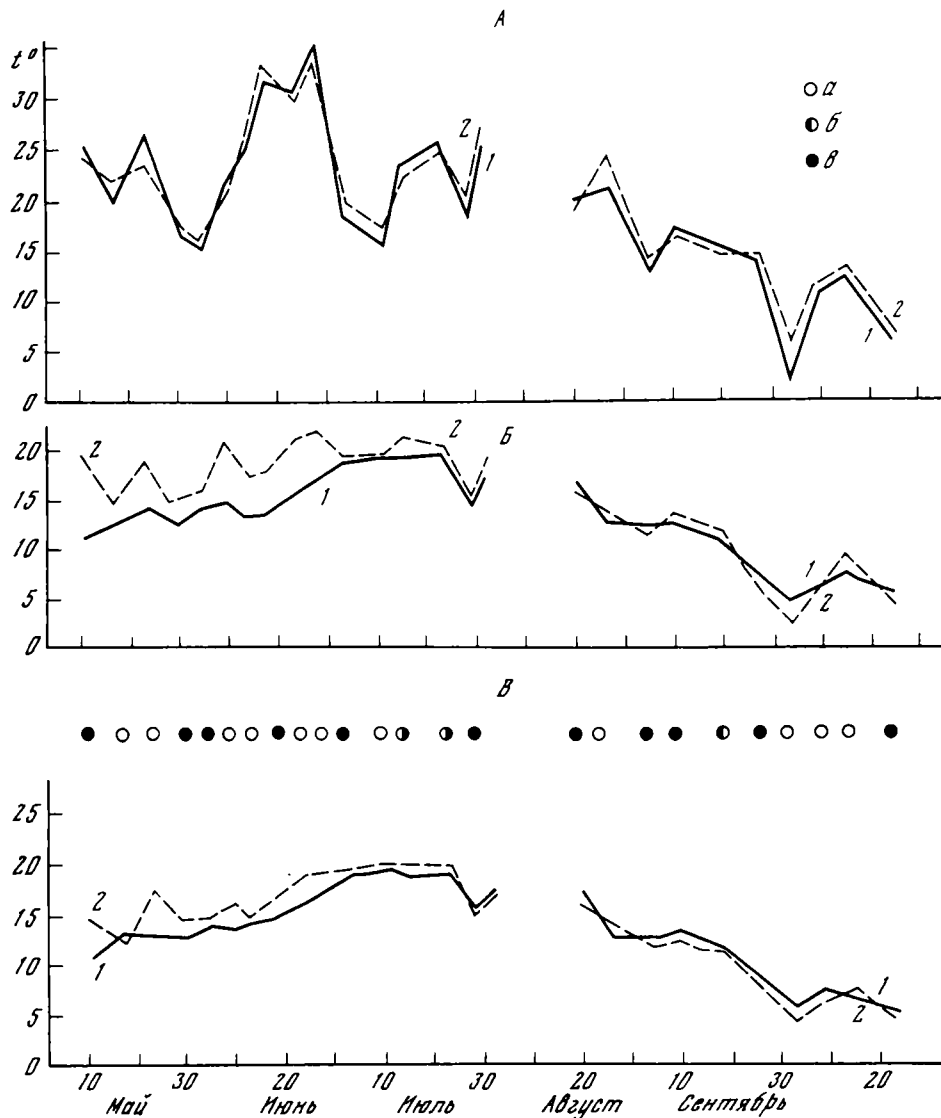


Рис. 1. Температура почвы замульчированного (1) и контрольного (2) участков

А — на поверхности, Б — на глубине 8 см, В — на глубине 15 см; а — солнечно, б — облачно, в — пасмурно

обитаний (болота, горные леса) либо для снижения температуры почвы с целью сдерживания процесса весеннего развития растений, страдающих от поздних заморозков.

Погодные условия 1990–1991 гг. из-за частых дождей не предоставили возможности в полной мере оценить влагосберегающие свойства мульчи. Однако полученные данные по абсолютной влажности почвы позволили проследить зависимость влажности верхнего горизонта почвы (0–15 см) от погодных условий в опыте и контроле (рис. 2). В условиях высоких температур и небольшого количества осадков влажность замульчированной почвы на 10–25% выше, чем контрольной, что согласуется с данными зарубежных авторов [1, 3, 4, 6], которые фиксировали различия от 10–15 до

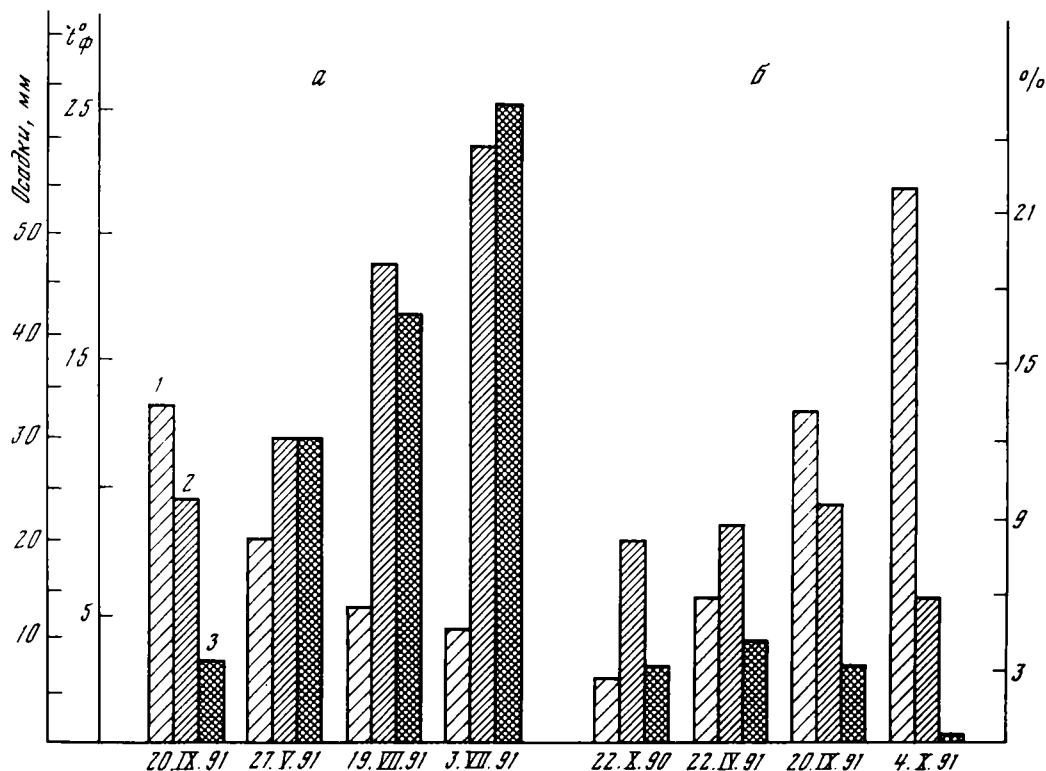


Рис. 2. Влагообеспечивающие свойства мульчи в зависимости от погодных условий

а — при понижении суммы осадков и повышении температуры воздуха, *б* — при повышении суммы осадков и стабильных низких температурах воздуха; 1 — сумма осадков, 2 — средняя температура воздуха, 3 — разность значений абсолютной влажности мульчированной и контрольной почв на глубине 0–5 см (в %)

50%. Во влажные и теплые, а также холодные периоды, когда испарение с поверхности почвы незначительное, различия в 0–5-сантиметровом слое на опытном и контрольном участках небольшие (3–5%) и не зависят от количества осадков. На глубине 5–15 см в такие периоды различия оказались недостоверны.

Таким образом, мульча в засушливый период лета препятствует иссушению верхнего почвенного слоя, а в остальное время не способствует его переувлажнению. Она стабилизирует гидротермический режим почвы, что влияет на интенсивность жизни почвенной биоты.

Исследование проб почвенного воздуха выявило повышенное содержание CO_2 в мульчированной почве (табл. 1); N_2O не было обнаружено ни в опыте, ни в контроле, т.е. отсутствует переувлажнение и анаэробноз. Наблюдалась прямая зависимость количества CO_2 от температуры и влажности почвы (подтвержденная коэффициентом ранговой корреляции Спирмена $t = 1,64$; $p > 0,05$), что соответствует общим представлениям о поведении газов в почве [11, 13–16]. Согласно литературным данным, содержание CO_2 в почве зависит от многих факторов. Большое значение имеют количество и качественный состав органического вещества, которое при разложении его микроорганизмами служит источником углекислого газа. Интенсивность и результат работы микроорганизмов зависит от газообмена между почвой и приземным слоем атмосферы и регулируется гидротермическим режимом, плотностью и порозностью почвы. Несоответствие оптимуму одного из факторов может ухудшить

Таблица 1
Интенсивность дыхания мульчированной и контрольной почвы (1991 г.)

| Показатель | Дата взятия проб почвенного воздуха | | | | |
|---|-------------------------------------|----------------------------|----------------------------|----------------------------|----------------------------|
| | 22.VIII | 28.VIII | 4.IX | 17.IX | 16.X |
| Интенсивность* дыхания почвы, мг CO ₂ | 0,40 ± 0,03 0,26 ± 0,06 | 0,56 ± 0,08 0,15 ± 0,05 | 0,39 ± 0,01 0,21 ± 0,03 | 0,30 ± 0,03 0,20 ± 0,02 | 0,28 ± 0,02 0,14 ± 0,01 |
| дм ³ почвенного воздуха | | | | | |
| Уровень значимости различий | P 0,10 | P 0,05 | P 0,05 | P 0,05 | P 0,01 |
| Температура** почвы, °C | 17,0 | 16,0 | 14,0 | 10,5 | 8,6 |
| Сумма осадков** | 73 | 60 | 42 | 18 | 7,0 |

*В числителе — на опытном, в знаменателе — на контрольном участке; **среднее за 10 дней перед взятием проб воздуха; данные метеостанции ВВЦ (бывшая ВДНХ).

Таблица 2
Плотность сложения, плотность твердой фазы и порозность почвы

| Показатель | Мульча | Контроль |
|---|-------------|-------------|
| Плотность почвы, г/см ³ | 1,20 ± 0,06 | 1,25 ± 0,04 |
| Коэффициент вариации, % | 6,7 | 3,6 |
| Плотность твердой фазы, г/см ³ | 2,37 ± 0,02 | 2,37 ± 0,01 |
| Коэффициент вариации, % | 3,6 | 0,7 |
| Общая порозность, % | 50,0 | 47,3 |

газообмен в почве. Так, длительное иссушение, низкая (менее 1,1 г/см³) и высокая (выше 1,3 г/см³) плотность почвы, экстремальные температуры угнетают жизнь почвенных микроорганизмов, возникает газовый режим, неблагоприятный для растений. Мульча, стабилизируя комплекс почвенных факторов, создает благоприятные для жизни почвенных бактерий условия. Кроме того, она является субстратом для размножения микроорганизмов.

Количество CO₂ в почве на экспериментальных участках (по результатам суммарной за несколько дней пробы) характеризует процессы микробного синтеза в ней как недостаточно интенсивные; это объясняется тем, что пробы почвенного воздуха брали в августе—октябре, когда начинается затухание этих процессов.

Анализ плотности сложения контрольных и опытных образцов почвы не выявил достоверных различий, а лишь тенденцию в снижении плотности мульчированной почвы. Коэффициенты вариации показателей несколько выше в опыте, что может быть связано с происходящими изменениями в ней (табл. 2).

ВЫВОДЫ

1. Мульча препятствует перегреву поверхности почвы в жаркое время лета. В прохладные и пасмурные дни она несколько повышает температуру корнеобитаемо-

го слоя почвы. Мульча как экран принимает на себя контрасты погоды и стабилизирует температуру верхнего горизонта почвы.

2. Уменьшая испарение с поверхности почвы, мульча регулирует ее влажность, стабилизируя ее.

Биологическая активность почвы под мульчей возрастает, о чем свидетельствует более высокое, чем в контроле, содержание CO_2 в почвенном воздухе.

4. Плотность почвы под мульчей в конце второго года эксперимента практически не изменилась.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Gartner I.B. Using bark and wood chips as a mulch for shrubs and evergreens // Amer. Nurseryman. 1978. Vol. 147 (10), N 9. P. 53–55.
2. Campbell-Lloyd R. Mulching-doing it right // Landscape Design. 1986. Vol. 163. P. 75.
3. Robinson D.W. Mulching and herbicides in ornamental planting // Hortscience. 1988. Vol. 23, N 3, pt. 1. P. 547–552.
4. Bredell G.A., Bernard C.I. Soil moisture conservation through mulching // Citrus L. Sub-Trop. fruit J. 1975. Vol. 497. P. 13–16.
5. Paterson D.R., Fuqua M.C., Earhart D.R., Walker D.W. Mulching effect on soil temperature, weed control, growth and survival of rose varieties // Progr. Rep. Tex. Agr. Exp. Station. 1979. NPR–3558. P. 1–6.
6. Kolb W., Schwarz T., Trunk R. Auswirkung von Mulchabdeckungen auf Anwachsergebnisse: Pflgekosten und Wachstum von niedrigen Sclauden und Gchölzen // Rasen – Turf – Gazon. 1985. Bd. 16, N 4. S. 120–126.
7. Wright T. Mulches and weed control // Landscape Design. 1982. Vol. 140. P. 27–29.
8. Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высш. шк., 1980. 293 с.
9. Роде А.А. Основы учения о почвенной влаге. Т. 2. Л.: Гидрометеониздат, 1969. 287 с.
10. Карпачевский Л.О. и др. Почвенно-биологические исследования в лесных биогеоценозах. М.: Изд-во МГУ, 1980. 160 с.
11. Ландина М.М. Применение газовой хроматографии к оценке физических свойств почв // Методологические и методические аспекты почвоведения. Новосибирск: Наука, 1988. С. 132–137.
12. Практикум по почвоведению. М.: Колос, 1980. 272 с.
13. Соловьев Е.В. Исследование CO_2 -режима корнеобитаемых сред: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Л., 1978. 22 с.
14. Гроздинский А.М., Головкин Э.А. Биологическое значение почвенных газов: Почва как адсорбент и катализатор // Почвенно-агрохимические исследования в ботанических садах СССР. Апатиты: Кол. фил. АН СССР, 1984. С. 24–36.
15. Ландина М.М., Клевенская И.Л. Влияние плотности сложения и влажности почвы на ее биологическую активность, процесс азотификации и состав почвенного воздуха // Почвоведение. 1984. № 5. С. 75–83.
16. Ландина М.М. Почвенный воздух: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск, 1990. 31 с.

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

Summary

Merzlikina M.P. Changes of soil conditions under wood chips mulch.

Mulching has already been proved to be useful and essential in designing landscape, urban horticulture and general planting. It was confirmed that under the Moscow district climate conditions wood chips mulch (ground tree trimmings) acted as an undersoil screen decreasing weather variations of soil temperature and moisture. The level of temperature change varied with the time of the year, with mulched plot having a lag in reaching the temperature of the check plot. The mulch had a stabilisation effect on the soil temperature. It was shown that wood chips not only conserved soil moisture, moderated the soil temperature, but also had a tendency to increase the content of carbon dioxide in plants root zone of the mulched soil. That increase was determined by the higher level of biological activity of the mulched soil.

ТЕХНОЛОГИЯ СОЗДАНИЯ НАСАЖДЕНИЙ ХВОЙНЫХ В СТЕПНОЙ ЗОНЕ РОССИИ

В.М. Горбок

Ботаническим садом Ростовского государственного университета в период 1967–92 гг. впервые в условиях степной зоны создана коллекция хвойных растений (в ландшафтном стиле), насчитывающая 118 видов и форм, возраст растений от 3 до 26 лет:

| Семейство | Род | Вид | Форма |
|--------------|-----|-----|-------|
| Taxaceae | 1 | 3 | 2 |
| Taxodiaceae | 2 | 2 | — |
| Pinaceae | 6 | 58 | 8 |
| Cupressaceae | 5 | 24 | 20 |
| Всего | 14 | 78 | 30 |

В коллекции представлены виды из 6 флористических областей: Североамериканской (37,2%), Европейской (21,2%), Китайско-Японской (19,5%), Сибирско-Дальневосточной (12,7%), Крымско-Кавказской (6%) и Центральноазиатской (3,4%).

Коллекция хвойных растений расположена на высоком плато (81 м над ур. моря – самое высокое место города), юго-восточной экспозиции, на северо-приазовском тяжело-суглинистом черноземе, с залеганием грунтовых вод на глубине более 10 м [1].

Экологические условия степной зоны неблагоприятны для произрастания многих хвойных растений. Основными факторами, ограничивающими интродукцию хвойных в степи, являются сухость воздуха и почвы, резкие колебания температуры воздуха и почвы в холодное время года, засуха – в летнее время, а также физико-механические свойства почвы.

Абсолютный минимум температуры воздуха – 40°, максимум – 38°. Относительная влажность воздуха в отдельные дни снижается до 25%. Осадков в среднем за год выпадает 360–380 мм. Малое количество осадков в сочетании с высокими температурами воздуха и почвы определяет сухость воздуха, почвы и большую повторяемость засух и суховеев. Число дней с пыльными бурями – до 50 дней в год. Эти факторы оказывают негативное воздействие на большинство интродуцентов хвойных, особенно в первые годы жизни. Всходы хвойных пород в большинстве случаев погибают от ожога корневой шейки, поэтому в исследованиях было уделено внимание их защите от неблагоприятных погодных условий.

Одним из основных условий для успешной интродукции хвойных растений в степной зоне является подготовка почвы под посадку. В ботаническом саду она проводится по системе черного пара. Вснаханное осенью поле оставляется в пластах для лучшего задержания влаги. Ранней весной почва боронуется и культивируется. В течение лета систематически проводится сплошная культивация пара. В результате такой обработки почва приобретает рыхлую мелкозатую структуру, что способствует созданию благоприятных условий для развития хвойных.

Исследования показали, что в степных условиях сеянцы лиственницы целесообразнее выращивать в теплице с полиэтиленовым покрытием [2]. Сеянцы сосны, ели, пихты, псевдотсуги, отдельных видов можжевельников, туи, плосковetchника – под тенью навесом [3, 5], можжевельники стелющихся форм – путем черенкования в теплицах с полиэтиленовым покрытием [4]. В теплице с полиэтиленовым покрытием повышаются температура и относительная влажность воздуха, увеличивается концентрация углекислого газа, что способствует повышению грунтовой всхожести и

| Показатель | Японская | Сибирская | Сукачева | Даурская |
|---------------------------------------|----------------------------------|------------------------------------|--------------------------|------------------------------------|
| Первый год | | | | |
| Сохранность к 15.X | $\frac{88,8}{-}$ | $\frac{77,7}{-}$ | $\frac{75,0}{-}$ | $\frac{43,4}{-}$ |
| Выход сеянцев с 1 м ² , шт | $\frac{655}{-}$ | $\frac{392}{-}$ | $\frac{76}{-}$ | $\frac{620}{-}$ |
| Высота сеянцев, см | $\frac{14,1 \pm 0,6}{-}$ | $\frac{2,82 \pm 0,3}{-}$ | $\frac{2,5 \pm 0,2}{-}$ | $\frac{2,3 \pm 0,1}{-}$ |
| Длина основного корня, см | $\frac{28,1 \pm 0,8}{-}$ | $\frac{21,3 \pm 0,3}{-}$ | $\frac{18,7 \pm 0,3}{-}$ | $\frac{19,4 \pm 0,4}{-}$ |
| Второй год | | | | |
| Сохранность к 15.X | $\frac{92,4}{10,3}$ | $\frac{99,3}{53,0}$ | — | $\frac{75}{19,3}$ |
| Выход сеянцев с 1 м ² шт. | $\frac{620}{-}$ | $\frac{320}{120}$ | — | $\frac{430}{30}$ |
| Высота сеянцев, см | $\frac{11,9 \pm 0,1}{1 \pm 0,1}$ | $\frac{2,3 \pm 0,1}{-}$ | — | $\frac{2,85 \pm 0,1}{1,7 \pm 0,1}$ |
| Длина основного корня, см | $\frac{17,9 \pm 0,2}{5 \pm 0,5}$ | $\frac{29,4 \pm 0,3}{6,5 \pm 0,1}$ | — | $\frac{21,1 \pm 0,5}{6,5 \pm 0,1}$ |

*В числителе — под полиэтиленовой пленкой, в знаменателе — в открытом грунте (контроль).

интенсивному росту сеянцев [5]. Под тeneвым навесом повышается относительная влажность воздуха, в жаркое время понижается температура, ограничивается действие прямых солнечных лучей на растение, что также способствует лучшей сохранности сеянцев (таблица).

Перед посевом семян хвойных в теплице и под тeneвым навесом необходимо проводить фумигацию почвы формалином, что способствует высокой сохранности растений. Лучшим способом предпосевной обработки семян хвойных является их замачивание в 0,004%-м растворе марганцево-кислого калия при комнатной температуре в течение 3 сут с последующим подсушиванием. Это способствует интенсивному прорастанию семян, предотвращает появление грибных заболеваний и повышает сохранность проростков.

Посев следует производить ленточным способом по схеме: 15–10–20–10–20–10–15 см, где 10 см ширина посевной ленты. При такой схеме посева достигается равномерное размещение сеянцев, что создает условия для их лучшего роста и максимального выхода качественного посадочного материала с единицы площади. Заделка семян производится древесными опилками, обильно увлажненными 0,004%-м раствором марганцево-кислого калия. Опилки должны быть увлажнены так, чтобы при легком сжатии их в руке стекала вода. Глубина заделки семян — 1,5 см.

Оптимальный режим выращивания сеянцев в теплице с полиэтиленовым покрытием и под тeneвым навесом предусматривает тщательное выполнение следующих мероприятий: посев производить в хорошо подготовленную почву, до появления всходов не допускать подсыхания опилок; полив "дождеком" производить один раз в сутки (вечером) с добавлением в отстоянную в течение суток воду марганцево-кислого калия для дезинфекции и стимулирования роста сеянцев. При появлении

всходов регулярно производить удаление сорняков и рыхление почвы, не допуская образования почвенной корки.

Лучшим сроком посева семян хвойных является первая декада апреля, когда в степных условиях почва прогревается не менее, чем на 49° (на глубине 10 см).

Оптимальными сроками посадки сеянцев хвойных (в возрасте 1–3 лет) на постоянное место являются: середина октября и конец марта – начало апреля, когда у надземной части растения еще период относительного покоя, а корни находятся в состоянии замедленного роста. Температура, влажность воздуха и почвы в это время обычно благоприятны для посадки. Однако, в зависимости от погодных условий эти сроки могут быть сдвинуты.

Важным условием для выращивания хвойных в условиях степи является своевременный и качественный уход за растениями. Полив должен производиться обильно во время посадки и при необходимости в первые два–три года после посадки (три–четыре раза за вегетационный период). Частые поливы уплотняют почву. Рыхление почвы и удаление сорняков следует производить в течение всего вегетационного периода один раз в декаду. Рыхление почвы – это "сухой полив" в степи, способствующий выращиванию наиболее устойчивых хвойных насаждений.

ВЫВОДЫ

В условиях степи юга России сеянцы хвойных лучше выращивать в теплице с полиэтиленовым покрытием или под теньевым навесом.

Применяемые методы предпосевной обработки семян, фумигации почвы, схемы посевов и заделки семян в сочетании с благоприятными микроклиматическими условиями под навесом и пленочным покрытием способствуют увеличению выхода сеянцев с единицы площади по сравнению с нормой.

Многолетние исследования показали, что при выращивании хвойных в степи основная подготовка почвы должна осуществляться по системе черного пара, а посадка растений производится в период относительного покоя надземной части.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Садименко Л.А. Почвы Ростовского ботанического сада // Сб. тр. Ботан. сада РГУ. 1956. Т. 35, вып. 2. С. 13–28.
2. Горбок В.М. Сеянцы лиственницы – в один год // Лесн. хоз-во. 1974. № 4. С. 87–89.
3. Горбок В.М. Хвойные породы в условиях Ростовской области. Ростов: Изд-во Рост. ун-та, 1987. 112 с.
4. Горбок В.М. Опыт вегетативного размножения видов можжевельника // Информ. листок / ЦБНТИ. Ростов в/Д, 1989. N229–89. 25 с.
5. Горбок В.М. Итоги и перспективы интродукции хвойных в условиях Ростовской области: Дис. ... канд. с.-х. наук. Воронеж, 1979. 345 с.

Ботанический сад Ростовского государственного университета, Ростов-на-Дону

Summary

Gorbok V.M. Establishing coniferous plantings
in the steppe zone of Russia

The results of the study and cultivations of the coniferous plants grown in the Botanical Garden of the Rostov University are reviewed. The collection consist of 118 species and varieties of different geographic origins. Recommendations are given for the cultivation of conifers in the steppe zone.

УДК 632.7:632.4:633.88:582.962 (477) © А.П. Богарада, В.П. Кривуненко, Н.М. Мартыновская, 1994

ВРЕДИТЕЛИ И БОЛЕЗНИ ПОДОРОЖНИКА БЛОШНОГО НА УКРАИНЕ

А.П. Богарада, В.П. Кривуненко, Н.М. Мартыновская

Подорожник блошный – *Plantago psyllium* L. (Сем. Подорожниковые) – однолетнее растение серовато-зеленого цвета со стержневым корнем. Листья супротивные, линейные, цветки мелкие, собраны в плотные головки. Плод – овальная коробочка с двумя семенами. Семена этого растения используются как слабительное средство, применяются они при язвенных поражениях слизистых оболочек желудочно-кишечного тракта и хронических воспалениях. Сок из травы входит в состав препарата "Сок подорожника", который эффективен при лечении анацидных гастритов, язвенной болезни желудка и двенадцатиперстной кишки [1].

В природных условиях встречается в небольшом количестве, главным образом в Южном Закарпатье, что вызвало необходимость его культивирования.

Возделывается подорожник блошный в основном на Украине в нескольких совхозах в Полтавской, Сумской областях. Введение его в культуру сопровождалось систематическим изучением видового состава вредных организмов. Наблюдения за их развитием и размножением проводили на протяжении 30 лет, вначале при его интродукции, а затем при возделывании. В первое десятилетие культура практически не повреждалась вредителями и болезнями. В дальнейшем на подорожнике блошном начали появляться многоядные виды насекомых и отмечались единичные поражения корневыми гнилями. В последние годы стал заметен ощутимый вред, наносимый отдельными вредителями и болезнями. Данное обстоятельство повлекло за собой более детальное изучение видового состава вредных организмов и выбора методов борьбы с ними.

Литературные сведения о вредителях и болезнях, повреждающих подорожник блошный в условиях культуры, отсутствуют. Нет в доступной нам литературе и данных о растениях как кормовом источнике для насекомых и как хозяине для возбудителей заболеваний.

В связи с изложенным первоначальным этапом работы было установление круга насекомых и заболеваний, развитие и размножение которых отрицательно сказалось на урожайности подорожника.

Методика работы – общепринятая в энтомологии и защите растений [2]. Исследования показали, что вредная энтомофауна и патогенная микрофлора на данной культуре формировалась за счет многоядных видов насекомых и возбудителей заболеваний, распространенных в данном регионе на сельскохозяйственных и лекарственных культурах, в окружающих биоценозах. Данные о видовом составе вредителей и повреждаемых органах представлены в таблице, а также отражены в некоторых работах [3, 4].

Повреждения культуры отмечаются с фазы всходов. В этот период чаще всего

| Вид | Вредящая стадия | Повреждаемые органы | Фаза развития растения | Встречаемость | Распространение |
|---|-----------------|-------------------------------|---|---------------|-----------------|
| Цикада пестрая — <i>Eupteryx atropunctata</i> Goeze | Имаго, личинки | Листья, стебли | <u>Стеблевание</u> <u>Бутонизация</u> | Ежегодно | Сплошное |
| Цикада желтоватая — <i>Empoasca flavescens</i> Fab. | То же | То же | То же | " | " |
| Тля (вид не установлен) | " | Листья, репродуктивные органы | <u>Стеблевание</u> <u>Цветение</u> | Спорадически | " |
| Клоп травяной — <i>Lygus rugulipennis</i> Popr. | " | То же | То же | Ежегодно | " |
| Клоп ягодный — <i>Dolycoris baccarum</i> L. | " | Репродуктивные органы | <u>Цветение</u> <u>Плодоношение</u> | " | " |
| Щелкун посевной — <i>Agriotes sputator</i> L. | Личинки | Корни | <u>Стеблевание</u> <u>Цветение</u> | Спорадически | Очагами |
| Щелкун степной — <i>Selatosomus latus</i> L. | " | " | То же | " | " |
| Щелкун широкий — <i>Agriotes gurgistanus</i> Fald. | " | " | " | " | " |
| Щелкун буроногий — <i>Melanotus brunnipes</i> Germ. | " | " | " | " | " |
| Песчаный медляк — <i>Opatrum sabulosum</i> L. | Имаго, личинки | " | <u>Всходы</u> <u>Стеблевание</u> | " | " |
| Июньский жук — <i>Amphimallon solstitialis</i> L. | Личинки | " | То же | " | " |
| Майский жук — <i>Melolontha melolontha</i> L. | " | " | <u>Всходы</u> <u>Цветение</u> , <u>плодоношение</u> | " | " |
| Совка-гамма — <i>Phytometra gamma</i> L. | Гусеницы | Листья | <u>Стеблевание</u> <u>Цветение</u> | Ежегодно | Сплошное |
| Совка озимая — <i>Agrotis segetum</i> Schiff. | " | Корневая шейка | <u>Всходы</u> <u>Стеблевание</u> | Спорадически | Очагами |
| Восклицательная совка — <i>Scotia exclamations</i> L. | " | Листья | <u>Стеблевание</u> <u>Цветение</u> | " | Сплошное |
| Луговой мотылек — <i>Pyrausta sticticalis</i> L. | " | " | То же | " | " |

*В числителе — в момент появления вредителя, в знаменателе — его массового размножения

вредят личинки щелкунов, чернотелок, майского и июньского жуков, гусеницы озимой совки. Подгрызая корни молодых растений, они вызывают их гибель. Травостой подорожника в таких случаях изреживается до 20%. Из этой группы вредителей наиболее опасны озимая совка и майский жук. Вредоносная деятельность их заметна до фазы бутонизации. При численности гусениц озимой совки 7 экз./п.м., личинок майского жука 6 экз./п.м. наблюдалась полная гибель растений в очагах площадью более 2 м² (Полтавская область, 1986).

С фазы стеблевания до фазы бутонизации существенно вредят гусеницы листогрызущих совков, лугового мотылька, которые объедают листья, верхушки стеблей. В

видовом соотношении на их долю приходится до 25%, в численном – до 70%. Обычная их плотность на посевах 0,1–0,4 экз./п.м, при таком размножении существенных повреждений они не наносят. В отдельные годы их численность резко возрастает – гусениц совок до 3,0 экз./п.м, лугового мотылька до 25 экз./п.м. (1987 г.), и чтобы избежать недобора урожая, приходится применять истребительные мероприятия.

В этот же период появляются на посевах клопы – травяной, ягодный, остроплечий, луговой. В фазе стеблевания насчитывается до 1,0 экз./п.м (травяного), 0,1–0,3 (ягодного), в видовом отношении они составляют около 10%. В дальнейшем их численность возрастает и максимум достигает в фазе цветения-плодоношения (до 5–6 экз./п.), составляя более 55% от всех выловленных в этот период насекомых. Высыхается сок из листьев, верхушек стеблей, соцветий, клопы вызывают сначала увядание, а затем и засыхание поврежденных органов. Специальных исследований по влиянию повреждений этими насекомыми на урожайность семян не проводили ввиду того, что культура возделывается в основном для производства "Сока подорожника".

В этот же период в отдельные годы встречается тля, видовая принадлежность которой устанавливается. Имаго и личинки питаются на листьях, верхушках стеблей, соцветиях, вызывая их деформацию. При сильном заселении этих органов отмечается их гибель. Размножение тли сдерживают энтомофаги: жуки и личинки коровок – семиточечной (*Coccinella septempunctata* L.), пятиточечной (*C. gueneepunctata* L.), двухточечной (*Adalia bipunctata* L.), личинки сирфа каемчатого (*Epistrophe balteatus* De Geer.), сирфа полулунного (*Syrphus corollae* F.), сирфа перевязанного (*S. ribesii* L.), сирфа лобастого (*Scaeva pyrastri* L.). Численность их довольно высокая, в период массового размножения тли мы насчитали 3–5 экз./п.м особей коровок и до 7 экз./п.м личинок сирфид. Наряду с ними отмечали и других полезных насекомых, таких как хищные клопы – ориус маленький (*Orius minutus* L.) и набис серый (*Nabis ferus* L.), златоглазка обыкновенная (*Chrysopa carnea* L.), хищный трипс (*Aeolotrips intermedius* Boh.). Однако численность их значительно ниже, клопов в пределах 1,0 экз./п.м, остальных 0,1–0,2 экз./п.м. Такое наличие энтомофагов сводит к нулю вредоносную деятельность тли. Формирование вредной энтомофауны на культуре продолжается.

Из заболеваний отмечена белая гниль. Проявляется образованием белого войлочного налета гриба у основания стебля. Такой же налет обнаруживается на поверхности корней и между частицами почвы. Стебель растения в местах налета имеет буровато-коричневый цвет, в местах поражения надламывается. Корни мягкие и мокрые, бурого цвета.

На поверхности пораженных органов позже появляются темные образования плотной консистенции – склеротии патогена. Склеротии округлой формы, от 2 до 4 мм в диаметре. Заболевание носит очаговый характер, число пораженных растений на площади не превышает 5%.

Кроме того, на посевах подорожника блошного отмечается пятнистость стеблей. Пятна бурого цвета с более светлой серединой, от округлой до удлинненно-овальной формы. Размер пятен от 1 мм при округлой форме и до 2 см при удлинненной. Поражается до 100% растений. Видовая принадлежность возбудителя устанавливается.

В последнее время проявляются и корневые гнили. Заболевшие растения видны с фазы всходов. Вначале растения увядают, затем засыхают. Развитие заболевания продолжается до фазы цветения. На поперечном и продольном срезах корней хорошо заметны побуревшие проводящие пучки. Выпады растений от поражений корневыми гнилями составляют 10–30%.

Ввиду того, что от момента появления всходов до уборки урожая период невелик (60–70 дней) и сырье на сок перерабатывается в свежем виде, основное место в борьбе с вредителями и болезнями должно отводиться агротехническим и биологическим мероприятием.

Химические средства защиты растений допустимы лишь в качестве протравливания семян. Применяется ТМТД, 80% с.п. из расчета 2–4 г/кг семян. Протравливание семян обеспечивает появление дружных равномерно развитых всходов.

В предупреждении размножения многих вредных организмов заметную роль играет правильный выбор участка и предшественника. Следует избегать площадей, заселенных многоядными почвенными вредителями – проволочниками, личинками пластинчатоусых, гусениц совок. Таковыми являются поля многолетних трав. Наш опыт показывает, что подорожник блошный, высеянный по обороту пласта многолетних трав, был на 17–19% изрежен в результате повреждений всходов проволочниками и ложнопроволочниками. Лучшими предшественниками для культуры из сельскохозяйственных растений оказались озимая пшеница, зернобобовые и ранозубиравые пропашные (кукуруза на зеленый корм, силос).

Специально проведенными исследованиями доказано, что лекарственные культуры (мята, календула, девясил, валериана), как предшественники, не оказывают заметного влияния на размножение вредных организмов и являются для него равноценными. Не отмечено заметного накопления их по предшественнику подорожник блошный, по-видимому, в силу того, что культура убирается рано и проводится полупаровая обработка почвы.

Важное звено в снижении численности вредителей, главным образом совок и лугового мотылька – борьба с сорной растительностью как на посевах, так и на обочинах полей. Как, например, в 1988 г. численность гусениц лугового мотылька на посевах подорожника блошного, засоренных ромашкой аптечной, на экспериментальной базе Украинской ЗОС (Полтавская обл.), составляла 25 экз./п.м, в то же время на чистых от сорняков площадях их насчитывалось 7–8 экз./п.м. Также значительно выше численность совок на полях, засоренных марью белой, чем на чистых. Применение разрешенного к использованию гербицида которана в некоторой степени снижает численность вредителей, уничтожая сорняки и тем самым лишая дополнительный питания совок и лугового мотылька.

Как истребительные мероприятия применяют биологические средства защиты растений. В борьбе с совками и луговым мотыльком проводится выпуск триграммы в начале яйцекладки и во время массовой яйцекладки из расчета 20–50 тыс. особей на 1 га в каждый прием. Перспективно применение в борьбе с чешуекрылыми биологических препаратов, созданных на базе бактерии *Бациллюс турпишенис*. Биологическая эффективность битоксибациллина (3,0 кг/га) в борьбе с гусеницами лугового мотылька составила 78% (1988 г.). Необходимо продолжить исследование в этом направлении, а также изучать возможность применения феромонов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Соколов С.Я., Замотаев И.П. Справочник по лекарственным растениям. М.: Металлургия, 1989. С. 146–147.
2. Учет вредителей и болезней сельскохозяйственных культур. Киев: Урожай, 1986. 296 с.
3. Спиридонова В.П., Носырев В.И. Вредители основных лекарственных культур в Полтавской области // Энтомол. обозрение. 1981. Т. 60, вып. 3. С. 570–575.
4. Богарада А.П., Спиридонова В.П., Мартыновская Н.М. Защита лекарственных растений от вредителей и болезней // Лекарственное растениеводство в условиях Украины. М., 1985. С. 115–137.

Украинская ЗОС НПО "ВИЛР",
п/о Березоточа Лубенского района Полтавской области

Summary

Bogarada A.P., Krivunenko V.P., Martunovskaya N.M.
Pests and diseases of *Plantago psyllium* L. in the Ukraine

The paper reports the list of pests and diseases of *Plantago psyllium* cultivated in plantations of APK Sojuzlekarsprom State farms. The data on the advantageous and disadvantageous entomofauna are based on many years of observations. Plant protection recommendations are given.

УДК 576.858:632.3:632.7

© М.А. Келдыш, 1994

ОСОБЕННОСТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ НЕПОВИРУСОВ В АНТРОПОГЕННЫХ ЭКОСИСТЕМАХ

М.А. Келдыш

В последнее десятилетие наблюдается усиление вредоносности и распространения неспецифических для различных культур вредных организмов. Активизируются новые виды патогенов и повышается плотность локальных популяций. В условиях стрессовых воздействий указанные факты носят массовый характер и отмечаются для вирусов различных систематических групп.

Популяции фитовирусов обитают в тесной взаимосвязи с другими сочленами биологических сообществ. Поэтому очевидно, что механизмы их трансмиссии, изменчивости, циркуляции и коррелятивные связи в пределах этих процессов варьируют в различных экологических системах.

В результате ретроспективного и периодического скрининга вирусов, включая неспецифические виды возбудителей и несвойственные растения, показано изменение эпифитотиологической ситуации [1–4]. Неповирусы следует отнести к числу доминирующих в последние годы на сельскохозяйственных, декоративных и лесных культурах, однолетних и многолетних сорных видах. В соответствии с существующей классификацией в настоящее время группа включает 23 действительных и 5 возможных членов. Такие вирусы, как *arabis mosaic*, *tobacco ringspot*, *tomato ringspot*, являются полигостальными и поражают растения в пределах более 20 порядков покрытосеменных растений.

Анализ информации по распространению вирусов, а также данные наших исследований свидетельствуют о том, что развитая для афидофильных вирусов схема взаимоотношений в биоценозе может быть справедлива, в целом, для трансмиссивных, в том числе нематодопереносимых, возбудителей. Так, выявление переносчиков *Longidorus elongatus*, *L. leptocephalus*, *Xiphinema brevicolle*, *X. spp.* [5, 6] в прогнозируемых нами ассоциациях, в том числе и несвойственных для указанных видов нематод *Lonicera*, *Sorbus*, отражает конкретную ситуацию и потенциальную возможность их участия в переносе вирусов. Выявленная нами устойчивая тенденция прогрессирующего распространения неповирусов на различных культурах также свидетельствует о возможном процессе адаптации нематод-переносчиков к новым кормовым видам и индуцирования на этой основе патологических связей. Тем более, что в искусственных экосистемах, где наблюдается активизация адаптивных функций в ответ на стрессовые антропогенные воздействия, возможно появление измененных популяций, в том числе и по трофическому показателю.

Серологический мониторинг распространения неповирусов за период с 1981–1991 гг. на представителях *Rosaceae*, *Caprifoliaceae*, *Asteraceae*, *Elaeagnaceae*, *Ericaceae*,

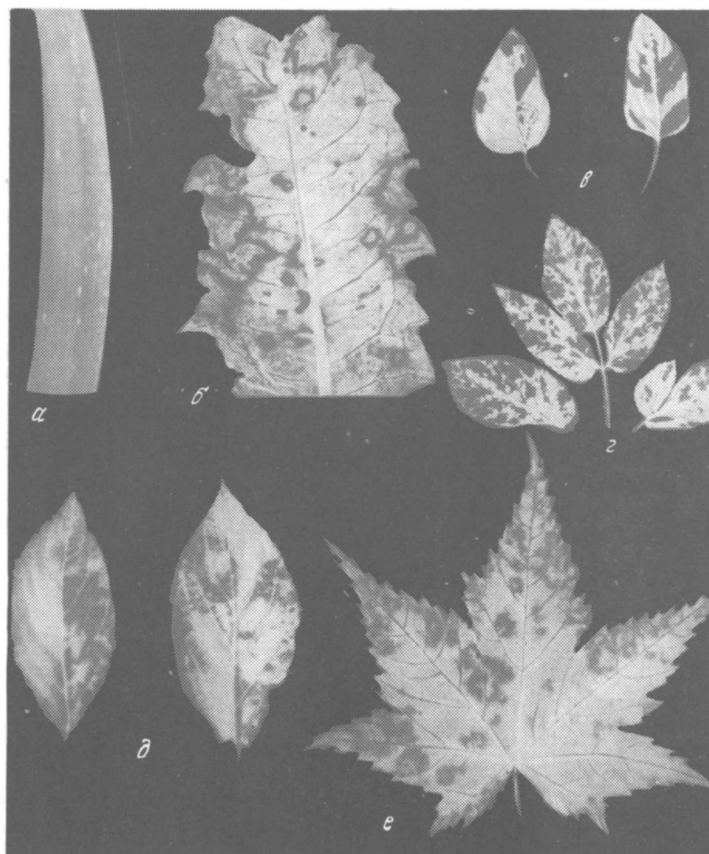


Рис. 1. Проявление вируса мозаики резухи (*Arabis mosaic virus*)

а — *Iris*, б — *Taraxacum officinale*, в — *Origanum vulgare*, г — *Aegopodium podagraria* (в смеси с TobRSV), д — *Corydalis intermedia*, е — *Sida hermaphrodita* (в смеси с TobRSV)

Росaceae, Fabaceae, Saxifragaceae, Vitaceae свидетельствует о расширении круга растений, восприимчивых к AMV, RRSV, SLRSV, TomRSV, TobRSV, например, *Gladrastis*, *Gleditsia*, *Sorbus*, *Lonicera*, *Gladiolus*, *Narciss*, *Chrysanthemum*, *Dahlia*, *Amorpha* (рис. 1). Наряду с этим серозеифитологические обследования более 10 тыс. образцов наиболее поражаемых неповирусами представителей сем. Rosaceae показали в динамике значительное возрастание числа серопозитивных результатов. Так, на основании сравнительных данных, полученных для земляники, можно сделать вывод о возрастании уровня инфицирования AMV, SLRSV и RRSV до 40–85% во времени в популяциях 10 районированных в нечерноземной зоне России и некоторых перспективных сортов. Полученные результаты согласуются с имеющимися на сегодня данными реального распространения нематодопереносимых вирусов в экосистемах ГБС РАН [7, 8].

При скринировании на содержание отдельных вирусов различных популяций растений в ценозах выявлен различный уровень их превалирования (от 5 до 70%) и число спонтанно инфицированных видов. Так, например, частота встречаемости RRSV, AMV и SLRSV на различных сортах *Dahlia* составляет 50–100% [9]. Новые патологические связи неповирусов зарегистрированы нами в экосистемах бобовых и злаковых культур, уровень инфицирования составляет соответственно 65 и 30%. Причем, согласно данным сравнительных серозеифитотитологических исследований

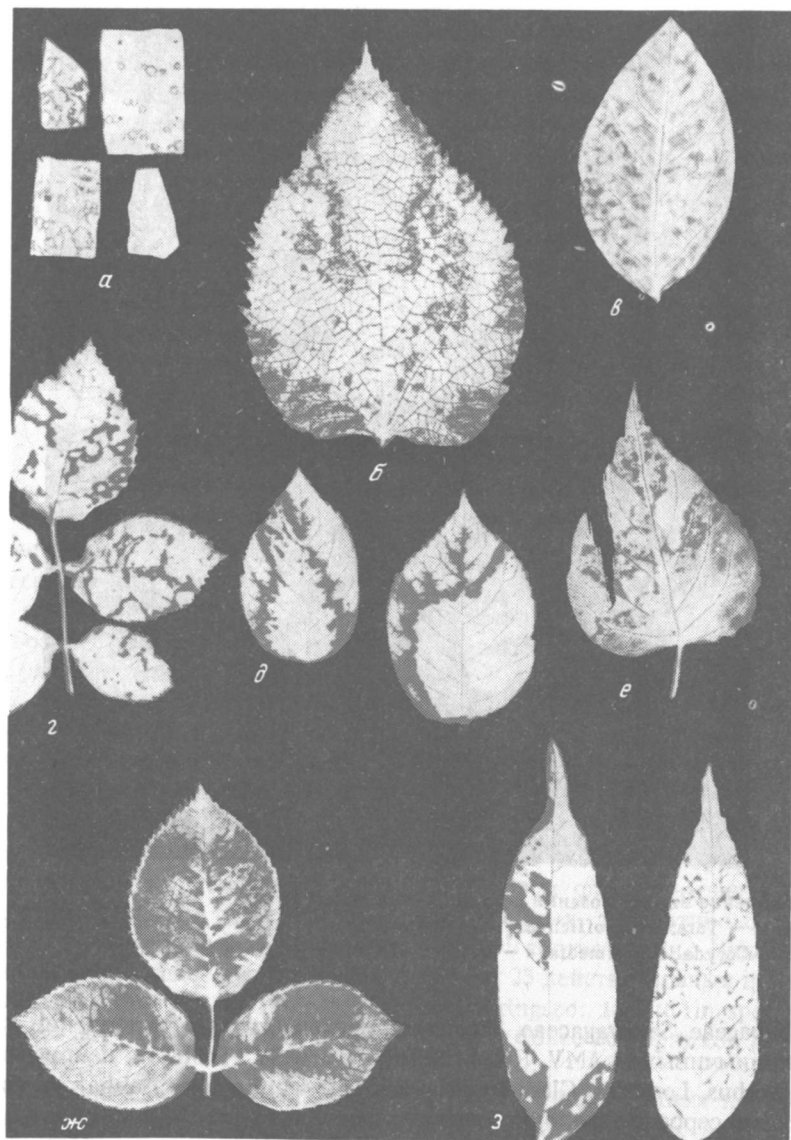


Рис. 2. Проявление вируса кольцевой пятнистости табака (Tobacco ringspot virus)
 а — *Plantago major*, б — *Salvia glutinosa*, в — *Vaccinium corymbosum*, г — *Rosa* (в смеси с PNRSV),
 д — *Rosa* (в смеси с PNRSV), е — *Syringa vulgaris*, ж — *Rosa*, з — *Acer platanoides* (в смеси с BYMV)

1984–1991 гг., для древесных представителей сем. Fabaceae характерно именно преимущественное инфицирование представителями непогруппы (SLRSV, TomRSV, AMV, RRSV) на фоне сокращения специфичных вирусов; на представителях же эволюционно наиболее молодого сем. Роасеae вирусы указанной группы обнаружены лишь в 1991 г., в том числе и на группе пшенично-пырейных гибридов (ППГ-1901, ППГ-60, ППГ-875, ППГ-961, ППГ-15, ППГ-2731). Такие возбудители, как AMV, TobRSV и TomRSV, выявлены также на представителях различных семейств тропических и субтропических растений в условиях естественных и изолированных систем.

Многочисленные факты обнаружения неговриусов на ранее неизвестных хозяевах

Таблица 1
Уровень зараженности древесных растений неовирусами

| Тестируемый объект | Частота встречаемости, % | | Тестируемый объект | Частота встречаемости, % | |
|--------------------|--------------------------|---------------|--------------------|--------------------------|---------------|
| | 1981—1985 гг. | 1986—1991 гг. | | 1981—1985 гг. | 1986—1991 гг. |
| Rubus | 45 | 72 | Sambucus | 25 | 43 |
| Malus | 18 | 56 | Syringa | 12 | 26 |
| Cerasus | 37 | 64 | Cladrastis | 15 | 30 |
| Rosa | 56 | 81 | Amorpha | 15 | 15 |
| Sorbus | 70 | 95 | Laburnum | 25 | 43 |
| Prunus | 34 | 55 | Cytisus | — | 10 |
| Betula | 15 | 25 | Acacia | 23 | 30 |
| Populus | 10 | 17 | Viburnum | 20 | 25 |

Таблица 2
Неовирусы в составе комплексных инфекций

| Тестируемый объект | Вирус | Метод анализа* |
|--------------------|----------------------------|----------------|
| Rubus | SLRSV, AMV, PVX | ИФА, БТ* |
| Cerasus | TomRSV, CLRV, BYMV, TobMV | ИФА, БТ |
| Ribes | GFLV, TomRSV, TomBRV, AIMV | ИФА, ДДА |
| Rosa | SLRSV, RRSV, AMV, PNRSV | ИФА, ДДА |
| Laburnum | RRSV, CMV | ИФА |
| Cladrastis | CNVB, AMV | ИФА |
| ППГ-60 | TomRSV, RRSV, BYMV, PVY | ИФА, БТ |
| Azalia | TobRSV, CMV, TobMV | ИФА, ЭМ |
| Viola | TobRSV, BVMV, PVY | ИФА, ДДА |
| Orchidium | TomRSV, RRSV, TobMV | ИФА, ДДА |
| Artemisia | SLRSV, AMV, AIMV | ИФА, ДДА |

*ИФА — иммуноферментный анализ; ДДА — двойная диффузия в агаре; ЭМ — электронная микроскопия; БТ — биологический тест.

согласуются с нашими представлениями об изменении видового состава вирусов и трансформации их свойств. В пределах тестируемых образцов выделены экземпляры с относительно стабильным и прогрессирующим вирусоносительством, различной, в том числе и нетипичной, реакции на инфицирование (рис. 2). Из различающихся по составу компонентов инфекции донорных растений выделены варианты вирусов, отличающиеся по биологическим и физическим параметрам. Разнообразие экологических ниш, контактов различных в филогенетическом плане растений-хозяев вирусов и кормовых для переносчиков, передача посредством семян являются дополнительными факторами сохранения очагов возбудителей этой группы и изменения их адаптивного потенциала.

В ходе систематического анализа потенциальных источников инфекции и состояния популяций ряда вирусов в различных растительных ассоциациях показано, что в целом возрастает уровень зараженности древесных видов растений (табл. 1).

Полученные результаты согласуются с нашими выводами о роли древесных растений в циркуляции вирусов [3]. Отмечена высокая частота сопряженности нематодопереносимых вирусов с представителями других таксономических групп, в частности, афидофильными, причем одни и те же возбудители ассоциированы с широким спектром заболеваний на разных культурах. Преимущественно латентный и комплекс-

сний характер поражения свидетельствует о вовлечении различных кофакторов в контролирование инфекционного процесса (табл. 2).

Новые патосвязи представляют уже типичное явление в антропогенных системах не только для древесных видов [1–3], но и травянистых, в том числе однолетних культур. При этом выявляемые вирусы, по-видимому, не отражают их потенциально-го спектра, следовательно в условиях сложных экосистемах возможно его насыщение.

Различия в восприимчивости генотипов к компонентам (вирусам) в условиях смешанных инфекций, одновременное присутствие различных (сходных) антигенов увеличивают вероятность процессов изменчивости, синергизма, интерференции. Фактор передачи, его вариабельность на фоне стрессовых воздействий имеют большое эпифитотиологическое значение и для вирусов, передаваемых нематодами.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Келдыш М.А. Некоторые закономерности формирования видового состава вирусов в искусственных экосистемах // Всесоюз. конф. по теорет. основам интродукции растений. М., 1983. С. 377.
2. Келдыш М.А., Помазков Ю.И. Вирусные и микоплазменные болезни древесных растений. М.: Наука, 1985. 132 с.
3. Келдыш М.А., Помазков Ю.И. Особенности формирования видового состава вирусов в искусственных экосистемах // Бюл. Гл. ботан. сада. 1986. Вып. 139. С. 71–76.
4. Келдыш М.А. Изменение устойчивости на уровне экосистемы // Индуцированная устойчивость сельскохозяйственных культур к фитопатогенам. Ростов н/Д, 1989. С. 69.
5. Томилини А.А. Нероовирусы и их переносчики нематоды-лонгидориды на ягодных культурах в европейской части СССР и меры борьбы с ними: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. М., 1991. 23 с.
6. Червякова О.Н. Вирусы TLAR и NEPO групп на розе и рябине и обоснование мер борьбы с ними: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1992. 23 с.
7. Червякова О.Н. Распространение возбудителей вирусной этиологии в пределах рода *Rosa* в условиях интродукции // Адаптационная изменчивость растений при их интродукции. Рига: Зинатне, 1990. С. 53–57.
8. Шатило В.И., Келдыш М.А. Видовой состав возбудителей вирусных болезней георгиин в коллекциях ботанических садов // Вопросы теории и практики защиты интродуцированных растений от вредителей и сорняков. Киев, 1991. С. 52.
9. Шатило В.И. Вирусные болезни георгиин и оздоровление от них методом культуры ткани: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1991. 21 с.

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

Summary

Keldish M.A. The distribution of NEPO-viruses in anthropogenic ecological systems

In the recent years NEPO-viruses have become dominant on agricultural and artificial crops, ornamental plants and new pathological links of Nepoviruses were recorded for ecological systems containing Fabaceae and Graminea crops, the levels infection being 65 und 30% respectively. Potential sources of infection were analyzed. The viruses were studied in different plant associations. It was shown that there is an increase in the infection level of woody plants.

СЕМЕННАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ КОЗУЛЬНИКА ВОДОПАДНОГО В УСЛОВИЯХ ХИБИН

Л.Л. Виравева

Одной из важных задач ботанических садов является сохранение редких и исчезающих видов растений. Интересный опыт по переселению и сохранению таких растений накоплен Полярно-альпийским ботаническим садом. С 1938 г. выращивается и успешно внедряется в культуру козульник водопадный (*Doronicum catactarum* Widd.) из сем. сложноцветных (Asteraceae), область распространения которого ограничена небольшой площадью в юго-западной части Граца (Коральпы) и две трети этой территории находятся под охраной [1].

Крупные, красивые, золотисто-желтые венчики цветков в корзинке козульника водопадного и легкая культура способствует широкому распространению его в практике зеленого строительства.

Предпосылкой для введения в культуру является изучение возможностей семенного размножения растений – семенной продуктивности и качества семян.

При изучении семенной продуктивности были использованы общепринятые методики Т.А. Работнова [2], И.В. Вайнагия [3, 4, 5], а также рекомендации "Методических указаний по семеноведению интродуцентов" [6]. Основное внимание было уделено потенциальной и реальной семенной продуктивности, а также проценту семенификации. В качестве элементарной единицы для подсчета семенной продуктивности было взято соцветие – корзинка. На генеративном побеге формируется 3–16 соцветий. Для изучения репродуктивной способности этого вида на 100 или меньшем числе генеративных побегов подсчитывали число соцветий, на 100 или меньшем числе соцветий – число цветков и семян. На основании полученных данных устанавливали среднее число цветков¹ (потенциальную семенную продуктивность) и семян (реальную семенную продуктивность) в соцветии и на генеративном побеге. По соотношению числа цветков и семян в соцветии определяли процент семенификации.

Весь полученный цифровой материал обрабатывали методом вариационной статистики с помощью ЭВМ "Электроника Д 3-28". Определяли среднее число семезачатков и семян на одну элементарную единицу; их средние ошибки; коэффициент вариации средних арифметических.

Одновременно проводили фенологические наблюдения за ростом и развитием изучаемых растений; отмечали основные фазы развития: начало вегетации, начало бутонизации, начало цветения, начало завязывания и созревания семян.

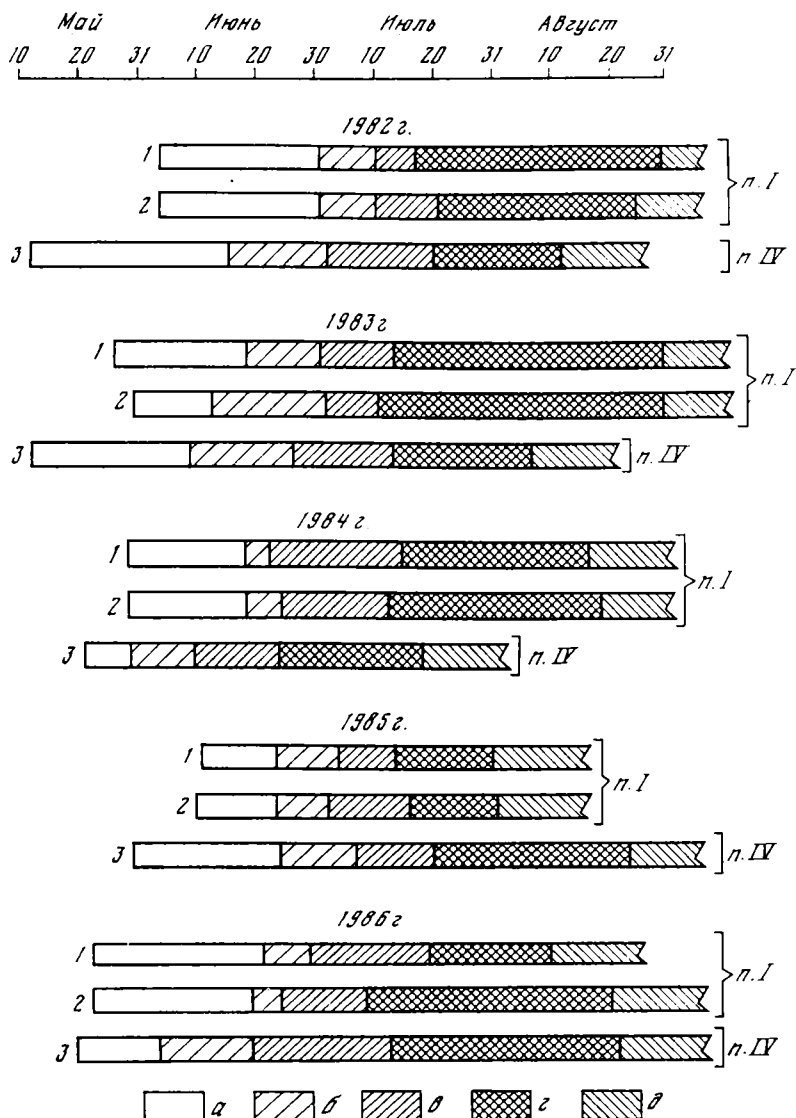
Изучены были следующие образцы козульника водопадного: материнские растения из Австрии (Грац, с.д., 1938 г.), а также растения первой (1949 г.) и второй (1959 г.) репродукций.

¹Завязь содержит одну семяпочку.

Коллекционные питомники травянистых интродуцированных растений, на которых проводили наблюдения, расположены в лесном поясе, а прилегающих к горе Вудъяврчорр (Хибинские горы) второй и третьей озерных террасах: питомник 4, на высоте 316 м и питомник 1 на высоте 340 м над ур. моря. Температурные условия и условия увлажнения на обоих питомниках сходны. По данным ежегодных отчетов группы метеорологии разница среднемесячных температур составляет 0,1–0,7°. Однако вегетационный период на питомниках начинается в разные сроки – на питомнике 1 всегда позже, чем на питомнике 4, что определяется в основном датой освобождения поверхности почвы от снега [7]. Срок стаивания снега зависит не только от температуры воздуха, но и от количества снега. На питомнике 1, находящемся в более защищенном месте, снега скапливается больше и стаивает он медленнее. При общей краткости вегетационного периода это имеет существенное значение. Вегетацию всех растений прекращает или установившийся снежный покров, или первый мороз, если он продержится более суток. Окончание вегетации наступает более равномерно на разных участках, чем начало.

Фенологические наблюдения (рисунок) показали, что в отличие от всех остальных видов данного рода козульник водопадный имеет устойчивый ритм сезонного развития; все фазы сезонного развития проходят ежегодно в одни и те же сроки. Исключение составляют растения 2-й репродукции; вегетация которых ежегодно начинается раньше, чем у остальных растений. Это связано с тем, что питомник 4, на котором произрастают эти растения, освобождается от снега ежегодно раньше, чем питомник 1. В результате этого и наступление последующих фаз сезонного развития отмечается в отдельные годы в более ранние сроки.

Козульник водопадный цветет и плодоносит в условиях Хибин ежегодно. На генеративном побеге материнских растений (образец из Греча, 1938 г.) формируется от 3 до 16 соцветий (6,4 в среднем); у растений 1-й и 2-й репродукций – от 1 до 6 соцветий (в среднем соответственно 2,5 до 2,1 шт.) (таблица). Показатель этот изменяется по годам не очень значительно (коэффициент вариации менее 30%). Причем вариация этого показателя снижается от 20,3% у материнских растений до 10,5% у растений 2-й репродукции. Каждое соцветие козульника водопадного содержит в среднем от 230 до 320 цветков (от 90 до 530): у материнских растений – 252, 8 цветков, у растений 1-й репродукции – 279,9, у растений 2-й репродукции – 242,9. Изменчивость этого показателя по годам очень незначительная (менее 10%), а у материнских растений – менее 5%. Это свидетельствует о том, что переселение данного вида, являющегося узким эндемом Коральп (провинция Грац, Австрия), не оказывает большого значения на генотип этого растения. Число получаемых с каждого соцветия семян сильно отличается от числа цветков, поскольку не все семяпочки развиваются в семена и составляет в среднем: у материнских растений – 132,9, у растений 1-й репродукции – 39,7, у растений 2-й репродукции – 39,0 шт. Этот показатель очень сильно варьирует по годам, поскольку завязывание семян находится в прямой зависимости от ряда факторов, в первую очередь, от изменяющихся погодных условий вегетационного периода. При этом величина коэффициента вариации у материнских растений 23,9%, а у растений – 1-й и 2-й репродукций соответственно 53,9 и 49%, что свидетельствует о большей устойчивости материнских растений к изменяющимся факторам среды. Показателем зависимости реальной продуктивности от погодных условий является процент семенификации, который у материнских растений достаточно высок (в среднем 52,5%) и в отдельные годы даже немного превышает 60%. Но в отдельные годы (1984 г.) отмечалось резкое снижение этого показателя до 31,6%, что было связано с выпадением большого количества осадков в июле, когда проходило цветение растений. Дождливая погода сдерживала активность насекомых-опылителей. Кроме того, август того же года (период созревания семян) отличался аномально низкими для этого месяца температурами. У растений 1-й и 2-й репродукций в семена



Фенология козульника водопадного в 1982—1986 гг.

1 — материнские растения, 2 — первая репродукция, 3 — вторая репродукция; а — вегетация, б — бутонизация, в — цветение, г — завязывание семян, д — плодоношение

развивается более низкий процент семян (соответственно 14,3 и 15,8% в среднем). Этот показатель, как и предыдущий, сильно варьирует по годам у растений 1-й и 2-й репродукций и незначительно у материнских растений. Потенциальная семенная продуктивность побега составляет в среднем 1608,4 цветков у материнских растений, 696,9 у растений 1-й репродукции и 504,2 у растений 2-й репродукции. Поскольку этот показатель связан с числом цветков в соцветии, мало изменяющемся по годам, то изменчивость по годам этого показателя незначительна (менее 20%). Реальная семенная продуктивность составляет у материнских растений 836,9, у растений 1-й репродукции — 102,9, у растений 2-й репродукции — 79,7 семян с

| Год | Число | | | | Процент семенифи- кации, % | Число цветков на 1 гене- ративном побеге | Число се- мянков на 1 генера- тивном побеге |
|-----|--------------------------------|--|------------------------------|--------------------------|----------------------------------|--|---|
| | генератив- ных побе- гов | соцветий на 1 гене- ративном побеге | цветков в 1 соц- ветии | семянков в 1 соцветии | | | |

| | | | | | | | |
|-----------------------------------|----|------|-------|-------|------|---------|--------|
| Материнские растения | | | | | | | |
| 1982 | 21 | 6,6 | 265,7 | 151,5 | 57,0 | 17753,6 | 999,9 |
| 1983 | 19 | 5,3 | 240,6 | 138,2 | 57,4 | 1275,2 | 732,5 |
| 1984 | 10 | 6,6 | 254,3 | 80,3 | 31,6 | 1678,4 | 530,0 |
| 1985 | 38 | 5,1 | 263,8 | 164,0 | 61,8 | 1345,4 | 831,3 |
| 1986 | 3 | 8,3 | 239,7 | 131,4 | 54,8 | 1989,5 | 1090,6 |
| Среднее | | 6,4 | 252,8 | 132,9 | 52,5 | 1608,4 | 836,9 |
| Коефици- иент ва- риации, % | | 20,3 | 4,9 | 23,9 | 22,8 | 18,4 | 24,0 |

| | | | | | | | |
|---------------------------|-----|------|-------|------|------|-------|-------|
| Растения 1-й репродукции | | | | | | | |
| 1982 | 46 | 2,5 | 250,3 | 38,8 | 15,5 | 625,8 | 97,0 |
| 1983 | 30 | 2,4 | 276,7 | 34,0 | 12,3 | 664,1 | 81,6 |
| 1984 | 100 | 2,1 | 261,7 | 38,0 | 14,5 | 549,4 | 79,8 |
| 1985 | 69 | 3,0 | 298,4 | 77,0 | 25,8 | 895,2 | 231,0 |
| 1986 | 25 | 2,4 | 312,6 | 10,5 | 3,4 | 750,2 | 25,2 |
| Среднее | | 2,5 | 279,9 | 39,7 | 14,3 | 696,9 | 102,9 |
| Коефициент вариации, % | | 13,2 | 9,1 | 53,9 | 55,9 | 19,0 | 74,4 |

| | | | | | | | |
|---------------------------|-----|------|-------|------|------|-------|-------|
| Растения 2-й репродукции | | | | | | | |
| 1982 | 100 | 2,0 | 272,8 | 62,0 | 22,7 | 545,6 | 124,0 |
| 1983 | 100 | 2,1 | 252,8 | 49,7 | 19,7 | 530,9 | 104,4 |
| 1984 | 97 | 2,1 | 234,5 | 10,9 | 4,6 | 492,4 | 23,0 |
| 1985 | 68 | 1,8 | 231,1 | 38,8 | 16,8 | 416,0 | 69,8 |
| 1986 | 96 | 2,4 | 223,4 | 33,5 | 15,0 | 536,2 | 80,4 |
| Среднее | | 2,1 | 242,9 | 39,0 | 15,8 | 504,2 | 97,7 |
| Коефициент вариации, % | | 10,5 | 8,2 | 49,0 | 43,7 | 10,6 | 49,6 |

генеративного побега. Величина реальной продуктивности зависит и от погодных условий и от числа соцветий на побеге, поэтому она очень значительно варьирует по годам (от 24% у материнских растений до 74,4% у растений 1-й репродукции).

ВЫВОДЫ

Показатели семенной продуктивности козультника водопадного зависят от погодных условий вегетационного периода.

Влияние кратности репродукции выражается в снижении процента семенификации и в большей подверженности влиянию погодных условий, на что указывают возрастающие величины коефициентов вариации отдельных показателей.

1. Белоусова Л.С., Денисова Л.В. Редкие растения мира. М.: Лесн. пром-сть, 1983.
2. Работнов Т.А. Методика изучения семенного размножения травянистых растений в сообществах // Полевая геоботаника. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. Т. 2. С. 20–40.
3. Вайнагий И.В. Методика статистической обработки материала по семенной продуктивности растений на примере *Potentilla aurea* L. // Раст. ресурсы. 1973. Т. 9, № 2. С. 287–296.
4. Вайнагий И.В. О методике изучения семенной продуктивности // Ботан. журн. 1974. Т. 59, № 6. С. 826–831.
5. Вайнагий И.В. Продуктивность цветков и семян *Arnica montana* L. в Украинских Карпатах // Раст. ресурсы. 1985. Т. 21, № 3. С. 266–277.
6. Методические указания по семеноведению интродуцентов. М.: Наука, 1990. 64 с.
7. Медведев П.М. Роль тепла и влаги для жизни растений в трудных климатических условиях (на примере Хибинских гор). М.; Л.: Наука, 1964. 103 с.

Полярно-альпийский ботанический сад-институт РАН, Кировск, Мурманская обл.

Summary

Virachjova L.L. Seed production by *Doronicum cataractarum* Wild.,
in the Hibiny mountains

Seed production by *Doronicum cataractarum*, a rare endangered plant listed in European Red Data Books, was studied in the Polar-Alpine Botanical Garden during 1982–1986. The relationship between seed production and weather conditions is presented in this paper. It was found out that the reproductive characteristics of *Doronicum cataractarum* varied significantly from year to year depending on the weather conditions.

УДК 582.477:581.48:581.8

© В.М. Тарбаева, 1994

СТРОЕНИЕ СЕМЯН И СЕМЕННОЙ КОЖУРЫ У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА КИПАРИСОВЫХ

В.М. Тарбаева

Кипарисовые насчитывают по различным данным 130–150 видов, объединенных в 11–23 рода, широко распространенных как в северном, так и в южном полушариях, причем виды, приуроченные к одному полушарию, как правило, в другом не встречаются [1–4]. Во флоре бывшего СССР в природных условиях всего 5 родов кипарисовых. Однако практически во всех отечественных ботанических садах широко культивируются многие виды кипарисовых.

Семейство Cupressaceae подразделяется на 2 подсемейства: Callitroideae, в которое, в основном, входят роды, произрастающие в южном полушарии, и подсемейство Cupressoideae, объединяющее роды из северного и южного полушарий [3, 5]. В каждом подсемействе имеется по 3 трибы: Callitroideae с трибами Callitreae (Actinostrobeae), Libocedreae и Tetraclineae; Cupressoideae – трибы Cupresseae, Thujopsidae и Junipereae. Последние две трибы иногда выделяются в отдельные подсемейства и даже семейства. Вообще систематика кипарисовых весьма затруднена из-за большой полиморфности входящих в него таксонов и до сих пор однозначно не установлена.

К настоящему времени в отечественной литературе имеется ряд работ по анатомии

ческому строению семян отдельных видов можжевельника [8–10] и семенной кожуре кипарисовых Дальнего Востока [11]. В монографической сводке К. Шнарфа [12] приведены сведения по строению семени у 5 таксонов кипарисовых: *Actinostrobus*, *Calitris*, *Thujopsis*, *Libocedrus*, *Juniperus*.

В связи с этим нами были проведены морфолого-анатомические исследования семян и семенной кожуры у 10 представителей сем. Cupressaceae (*Calocedrus deccurens* (Torr.) Florin (триба *Libocedreae*), *Cupressus sempervirens* L., *C. lusitanica* Mill., *C. arizonica* Greene, *Chamaecyparis pisifera* Endl., *Chamaecyparis lawsoniana* Parl. (триба *Cupresseae*), *Biota orientalis* Endl., *Thujopsis dolobrata* Sieb. et Zucc. (триба *Thujopsidae*), *Juniperus communis* L., *J. sibirica* Burkd. (триба *Junipereae*) с целью выявления новых признаков и возможностей их применения для уточнения систематики этого семейства. Материал был собран в естественных лесах Республики Коми, Сухумском ботаническом саду и любезно прислан Р.В. Кармазиным (из Львовского ботанического сада). Семена фиксировали в фиксаторе Навашина. Постоянные препараты готовили по обычной гистологической методике [13]. Для детального исследования семенной кожуры была модифицирована методика приготовления шлифов. Фотографии поверхности семян получены с помощью сканирующего электронного микроскопа MiniSEM-5 и Tesla BS-300.

Морфологические признаки семян кипарисовых (длина, ширина, форма, цвет, консистенция, характер поверхности, форма и размеры омфалодия и микропиле) варьируют значительно. Самые мелкие семена – у *Chamaecyparis pisifera* ($3 \times 1,5$ мм) и наиболее крупные – у *Calocedrus deccurens* ($7-15 \times 3-5$ мм). Как правило, семена тетраэдрические, однако у *Biota* и *Calocedrus* они треугольно-продолговатые, у последнего очень вытянут микропилярный конец. Семена у большинства видов четырехгранные, выпуклые с одной стороны, шероховатые, с вынуклыми смоляными полостями, коричневые или светло-коричневые, твердые, с двумя узкими или широкими прожилками по внешним сторонам, омфалодий представлен в виде белой продольной полосы или светлой овальной возвышенности. *Chamaecyparis pisifera* и *Calocedrus deccurens* имеют перепончатые, желто-коричневые семена. Семенные крылышки у *Calocedrus* своеобразного типа: с наружной стороны семени крылышко узкое, а с внутренней – широкое и более длинное, причем верхушка узкого крыла заходит на сторону широкого. У *Biota orientalis* и *Juniperus* крылья отсутствуют, и семена очень твердые. Семена у можжевельника заключены в мясистую шишкоягоду, тогда как у остальных кипарисовых они лежат на семенных чешуях в шишках.

Сравнительно-анатомическое исследование зародыша и эндосперма показало большое сходство этих структур у изученных кипарисовых. В эндосперме выделяются периферический слой, состоящий из мелких округлых (20×20 мкм) или прямоугольных (25×10 мкм) клеток, и запасаящая ткань, сложенная относительно более крупными клетками (60×40 мкм), заполненными жировыми каплями и алейроновыми зернами. Зародыш занимает более $2/3$ объема семени, что говорит об эволюционной продвинутойности этого семейства. Степень дифференциации зародыша более или менее одинакова у всех видов. Однако его размеры варьируют от $1 \times 0,5$ мм у *Chamaecyparis pisifera* до 7×2 мм у *Libocedrus deccurens*, *Biota orientalis*. Зародыш кипарисовых имеет две семядоли.

Детальное исследование семенной кожуры кипарисовых показало большое сходство в ее строении. Она состоит из экзо-, мезо- и эндотесты, различающихся по степени выраженности. Экзотеста (толщиной 30–70 мкм) представлена одним-двумя слоями светлых изодиаметрических клеток, стенки которых пронизаны поровыми каналами. Мезотеста у большинства изученных кипарисовых развита слабо: она имеет толщину до 40 мкм и включает в себя четыре ряда (у *Thujopsis* их только два) вытянутых в тангентальном направлении толстостенных клеток (30×10 мкм). Стенки их пронизаны слабо ветвящимися поровыми каналами, диаметром 1 мкм. Мезотеста

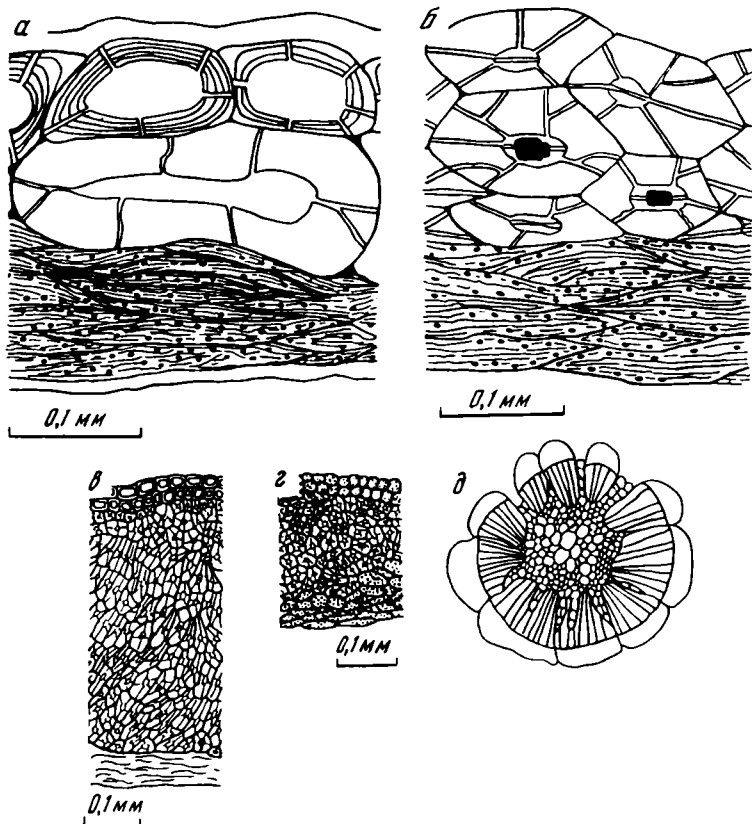


Рис. 1. Продольные срезы оболочек семян кипарисовых

а, в, з — через среднюю часть семени, б — через халазальную часть семени, д — через проводящий пучок шишкоягоды (а — *Cupressus sempervirens*, б, в, д — *Juniperus communis*, з — *Biota orientalis*)

биоты, можжевельника [14] и микробиоты [11] гораздо толще (до 350 мкм) и состоит из 10–12 рядов толстостенных клеток (до 70×30 мкм), округло-многоугольной формы, вытянутых в радиальном направлении. В полостях этих каменистых клеток лежат округлые меланиновые тела, диаметром 5 мкм (рис. 1).

Кроме того, у можжевельника халазальная область склеротесты гораздо тоньше ее остальной части и сложена тремя-пятью слоями клеток в отличие от других голо-семенных, у которых халазальный участок значительно утолщен [14] (рис. 1, б, в).

Эндотеста у большинства кипарисовых представлена двумя-тремя слоями тонкостенных сдавленных клеток, заполненных гидрофильным содержимым. У можжевельника она гораздо более развита: имеет толщину 70 мкм и включает в себя семь слоев клеток.

Детальное исследование ультраскульптуры поверхностей семенной оболочки показало, что наружная поверхность экзотесты семян с крыловидными выростами — удлинено-ячеистая сглаженная, у биоты и можжевельника — удлинено-бороздчатая. Она сложена узкими вытянутыми клетками (до 110×15 мкм), антиклинальные стенки которых сильно утолщены и приподняты над поверхностью в виде валиков, а полость клетки выглядит как борозда (рис. 2, а–в).

Ультраскульптура поверхности мезотесты у кипарисовых различается по структуре клеток-ячеек: например, у кипарисовых — удлинено-глубокоячеистая, у биоты — удлинено-ячеистая, у можжевельника — сбежистая. Внутренняя поверхность мезо-

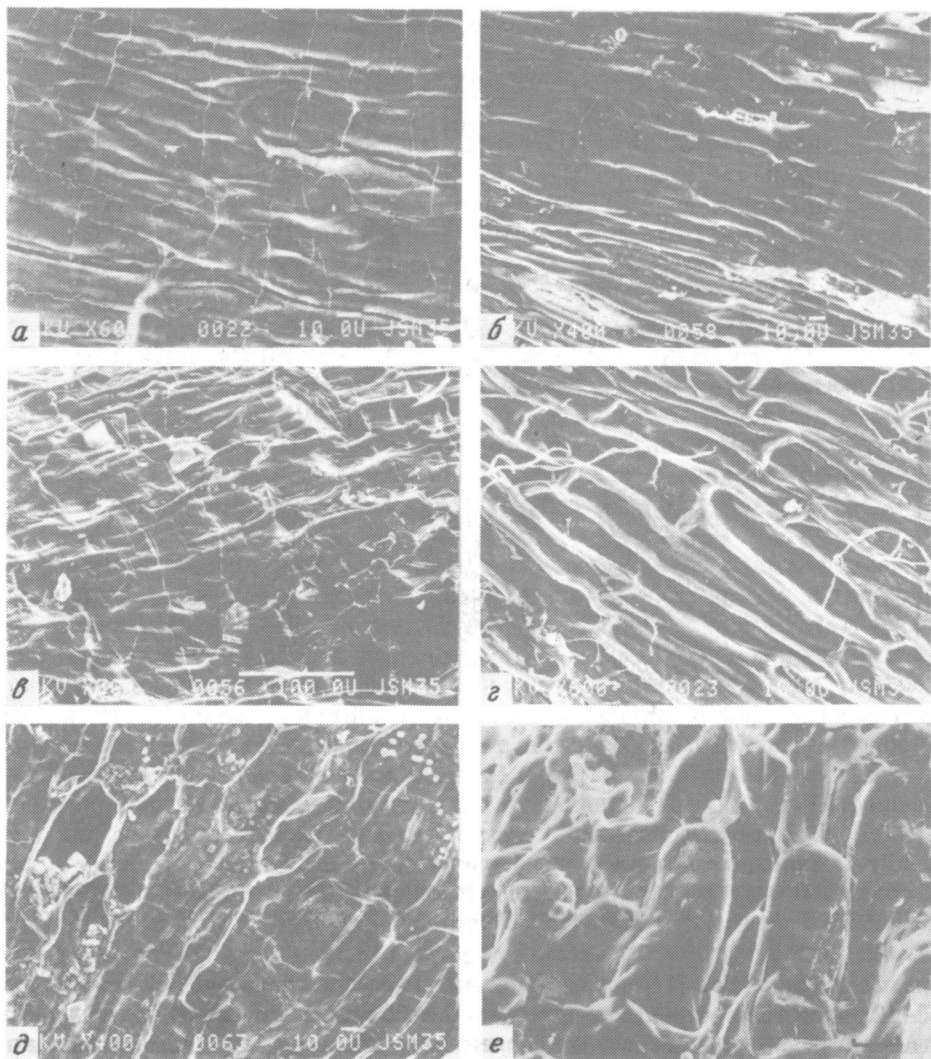


Рис. 2. Ультраскульптура экзотесты семян таксодиевых

а, б — *Cunninghamia lanceolata*, в — *Cryptomeria japonica*, г — *Metasequoia glyptostroboides*, д, е — *Taxodium mucronatum*

тесты у них сложена четырехугольными удлинёнными клетками (до 140×30 мкм), антиклинальные стенки которых утолщены и образуют валики (рис. 2, г–е). Скульптура поверхности эндотесты у изученных кипарисовых удлинённо-ячеистая и сложена мелкими клетками (до 70×8 мкм) (рис. 3, а).

Семена можжевельника окружены мясистой шишкоягодой, имеющей в зрелом состоянии толщину до 2,5–3 мм на поперечном срезе и состоящей из трех слоев. Наружный слой кожистый и сложен эпидермальными (один ряд) и гиподермальными (один-два ряда) клетками. Клетки эпидермиса прямоугольные и заполнены темно-окрашенными пигментами. По всей поверхности эпидермиса располагаются довольно крупные устьица, глубоко погруженные в толстую кутикулу. Вблизи клеток гиподермы локализуются эфиромасличные вместилища. Средний слой шишкоягоды сложен большим числом слоев рыхлых паренхимных тонкостенных клеток, заполненных клеточным соком и каплями жира. Некоторые из них содержат большое количество

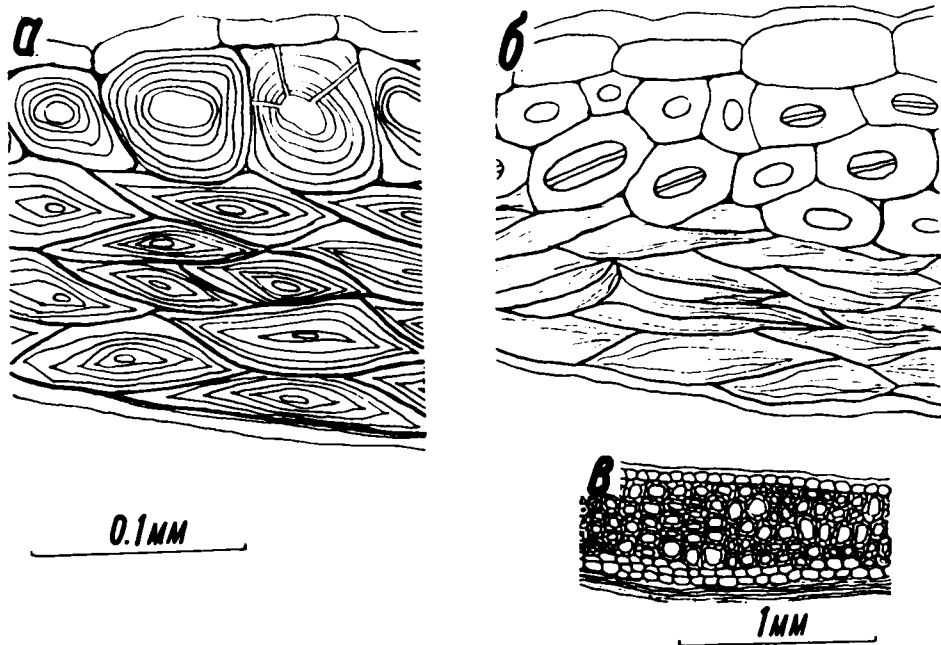


Рис. 3. Ультраскульптура эндотесты семян таксодиевых
 а — *Taxodium mucronatum*, б — *Metasequoia glyptostroboides*, в — *Cryptometia japonica*, г — *Cunninghamia lanceolata*

крахмальных зерен. В паренхиме располагается разветвленная сосудистая система (рис. 1, д), а также в ней встречаются склереиды и группы каменных клеток с толстыми стенками, пронизанными щелевидными порами.

Ультраструктура наружной поверхности шишкоягоды нечеткая из-за толстой кутикулы, покрывающей шишкоягоду, и представлена округлыми выпуклыми бугорками, диаметром до 20 мкм (рис. 3, б).

Таким образом, данные исследования макро- и микроструктур семян и семенных оболочек у кипарисовых показали, что по анатомическому и морфологическому строению семени виды внутри триб сходны в значительной степени, за исключением *Biota* и *Thujaopsis* из трибы *Thujaopsidae*. Виды из разных триб различаются по размерам, форме, окраске, консистенции, характеру поверхности семян, форме и размеру омфалодия, а также по толщине семенной оболочки и степени выраженности ее слоев. Ультраскульптура поверхности экзо-, мезо- и эндотесты сходна у видов, имеющих семена с крыловидными выростами, и отличается у видов, имеющих бескрылые семена.

Среди изученных кипарисовых наибольшие отличия по строению семени и семенной оболочки (наличие шишкоягоды, значительная толщина семенной оболочки, неравномерный характер поверхности семени, ультраскульптура мезотесты) имеют виды можжевельника.

Данные К. Квина [15] по анатомии листа и древесины у большого числа видов кипарисовых показали, что существующее деление на трибы [5] во многом искусственно и условно. К сожалению, мы не можем сопоставить в полной мере полученные нами результаты с данными К. Квина [15] в филогенетическом и систематическом аспекте, так как мы не имели возможности получить из-за границы семени кипарисовых, не растущих в отечественных ботанических садах.

В целом, сопоставляя полученные нами результаты можно заключить, что по ана-

томии семян и ультразвукутпуре их оболочек представители Cupressaceae и Taxodiaceae обнаруживают значительное сходство, отличаясь по морфологии семян и ультраструктуре экзотесты. Данные по строению коры, древесины, числу хромосом и структуре кариотипов также подтверждают сходство и родство между этими семействами. Однако детальные биохимические исследования состава бифлавоноидов в листьях и коре кипарисовых и таксодиевых [16] показывают принципиальные различия между ними и доказывают нецелесообразность объединения этих семейств в одно [17].

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Pilger R. Gymnospermae // Die naturlichen Pflanzenfamilien. 2. Aufl. Leipzig, 1926. Bd. 13. S. 1—447.
2. Тахтаджян А.Л. Высшие растения. М.; Л. Изд-во АН СССР, 1956. Т. 1. 488 с.
3. Gaussen H. Les gymnospermes actuelles et fossiles. Fasc. 10, chap. 13. Les cupressacé. Toulouse, 1968. 326 p. (Trav. Lab. forest. Toulouse).
4. Dittmer H.J. Phylogeny and forms in the plant kingdom. N.Y., 1974. 642 p.
5. Li H.L. A reclassification of Libocedrus and Cupressaceae // J. Arnold Arboretum. 1953. Vol. 34, N 1. P. 17—34.
6. Рожановский С.Ю. Анатомическое строение плодов и семян арчи: Можжевельника туркестанского, м. зеравшанского, м. семиглобоза // Узб. биол. журн. 1964. № 5. С. 51—58.
7. Каррыев М.О., Желтова Т.Д. Анатомическое строение плодов и хвои можжевельника туркменского // Изв. АН ТуркмССР. Сер. биол. 1967. № 3. С. 87—90.
8. Жеронкина Т.А. Строение кожуры семян можжевельника и ее роль в прорастании // Бюл. Гл. ботан. сада. 1974. Вып. 91. С. 67—72.
9. Кожевникова Э.П. Анатомия и некоторые особенности прорастания семян видов можжевельника советского Дальнего Востока // Там же. 1986. Вып. 141. С. 99—107.
10. Тарбаева В.М. Строение семян можжевельника обыкновенного // Тез. докл. XI Коми респ. науч. конф. Сыктывкар, 1990. С. 113.
11. Ворошилова Г.И. Строение семенной кожуры кипарисовых Дальнего Востока // Биология семян интродуцированных растений. М.: Наука, 1985. С. 135—137.
12. Schnarf K. Anatomie der Gymnospermen-Samen. B., 1937. 156 S. (Handbuch der Pflanzenanatomie; Abt. II, B. X/1).
13. Прозина М.Н. Ботаническая микротехника. М.: Высш. шк., 1960. 205 с.
14. Тарбаева В.М. Анатомо-морфологические особенности семян голосеменных растений в филогенетическом аспекте: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Воронеж, 1987. 19 с.
15. Quinn C.J. Leaf and wood anatomy as data sources in the Cupressaceae // Amer. J. Bot. 1989. Vol. 76, suppl. P. 222.
16. Gadek P.A. Biflavonoids and the taxonomy of the Cupressaceae // Ibid. P. 220.
17. Lebreton P. Les Cupressales: Une définition chimiosystematique: 51^{me} communication dans la serie: "Recherches chimiotaxinomiques sur les plantes vasculaires" // Candollea. 1982. Vol. 37. P. 243—256.

Институт биологии Коми научного центра УО РАН, Сыктывкар

Summary

Tarbayeva V.M. The seed and seed coat structure in species of Cupressaceae

Anatomical and morphological characteristics of seeds and seed coats in 10 species from 4 tribes of Cupressaceae were examined. The species within each tribe are similar in seed anatomy and morphology, with the following exceptions: Biota of the Thujopsidae tribe differs significantly from Thujopsis of the same tribe; and within Cupressaceae, the species of Juniperus are considerably different from the rest of the Cupressads in the seed structure and seed coat ultrasculpture. The data obtained show a significant affinity of the Taxodiaceae and Cupressaceae families which differ only in several anatomical and ultrasculptural features of the seed coat.

СТРОЕНИЕ СЕМЕНИ И СЕМЕННОЙ ОБОЛОЧКИ У ТАКСОДИЕВЫХ

В.М. Тарбаева

К сем. *Taxodiaceae* относятся 10 современных родов с 14–15 видами [1, 2]. Таксодиевые – реликтовая группа хвойных, широко распространенная в северном полушарии в меловом и третичном периодах. В настоящее время на территории бывшего СССР ни один из представителей этого семейства не произрастает в естественных условиях, однако во многих отечественных ботанических садах широко интродуцированы практически все таксодиевые, за исключением *Taiwania*, *Sciadopitys* и *Athrotaxis*, имеющих только в дендропарках Адлера и Сочи.

В семейства *Taxodiaceae* обычно выделяют 4 трибы, которые иногда возводятся в ранг подсемейства [3, 4]: *Sequoieae*, *Taxodieae*, *Cunninghamieae* и *Sciadopityeae*.

Систематика семейства *Taxodiaceae* в настоящее время до конца еще не разработана [2, 5–8]. Изучение семян и семенных оболочек таксодиевых предпринято нами с целью выявления новых признаков и возможностей их применения для уточнения систематики этого семейства.

Сравнительные морфолого-анатомические исследования семян и семенной кожуры таксодиевых ранее не проводили. К настоящему времени имеются работы, содержащие сведения о семенах лишь отдельных видов [9, 10].

В данной работе исследовано 7 видов таксодиевых: *Sequoia sempervirens* (Lamb.) Endl., *Sequoiadendron giganteum* (Lindl.) Buch., *Metasequoia glyptostroboides* Hu et cheng, *Taxodium distichum* (L.) Rich., *T. mucronatum* Tenore, *Cryptomeria japonica* D. Don, *Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook. Материал был собран в октябре 1984–1985 гг. в Сухумском ботаническом саду. Семена фиксировали в фиксаторе Навашина. Постоянные препараты готовили по обычной гистологической методике [11]. Для детального исследования семенной кожуры нами была модифицирована методика приготовления шлифов. Фотографии семян получены с помощью сканирующего электронного микроскопа MiniSEM-5.

При сравнительном морфологическом исследовании семян учитывали их размеры (длина, ширина), форму, цвет, консистенцию, характер поверхности, а также форму и размеры омфалодия. Самые мелкие семена у *Sequoia sempervirens* (3 × 2 мм) и *Metasequoia glyptostroboides* (4 × 2 мм), а самые крупные у *Taxodium distichum* (до 15 × 10 мм). Форма варьирует от продолговато-овальной (*Cryptomeria*, *Sequoia*) до пирамидальной (*Taxodium*). У *Cunninghamia lanceolata*, *Sequoiadendron giganteum* и *Metasequoia glyptostroboides* семя сплюснуто дорзовентрально. Окраска семени, как правило, красно-коричневая, у *Metasequoia* – желтоватая с красными железками, у *Taxodium* – две стороны семени темно-коричневые, блестящие, одна сторона – светло-коричневая, матовая. Семена блестящие, сухие, твердые (перепончатые – у *Cunninghamia*, *Sequoia*), гладкие с выпуклыми смоляными иолостями, у *Cryptomeria* – с ребрами. Форма омфалодия варьирует от овального углубления (разного диаметра) до продолговатой шероховатой полосы (*Cryptomeria*) или шероховатой возвышенности (*Taxodium*). Микропиле имеет вид выступа или острия. Наличие крыла является также важным систематическим признаком. Семена представителей *Taxodium* не имеют крыльев, а у *Cryptomeria* – два очень узких крылышка, идущих по двум противоположным ребрам семени. Хорошо развитые два крыла представлены у семян *Metasequoia* и *Sequoiadendron*. Крылья у семян интегументального происхождения.

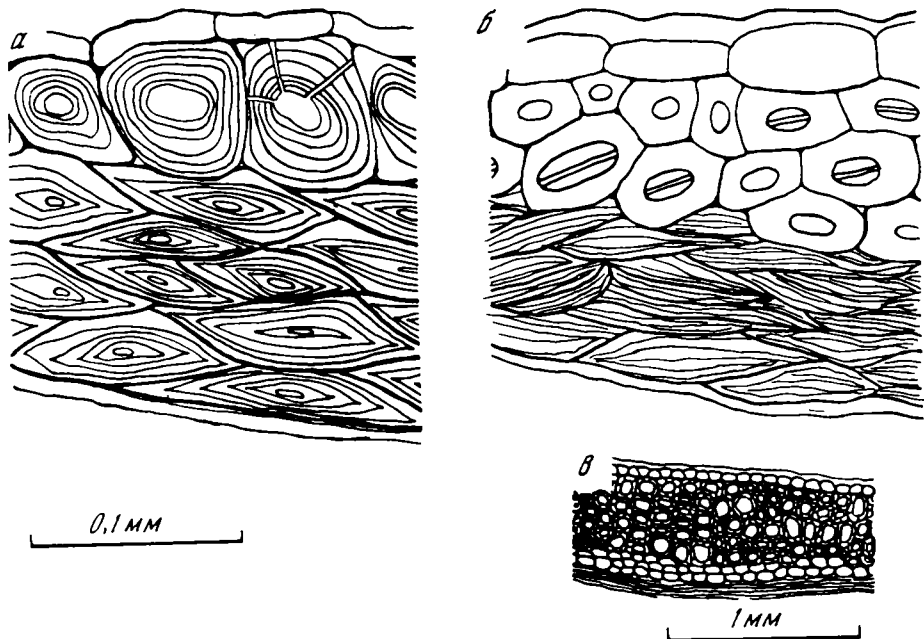


Рис. 1. Продольные срезы оболочек семян таксодиевых
 а — *Cryptomeria japonica*, б — *Cunninghamia lanceolata*, в — *Taxodium mucronatum*

Сравнительно-анатомическое исследование зародыша и эндосперма показало большое сходство этих структур у семян разных таксодиевых. У большинства из них периферический слой эндосперма сложен четырехугольными клетками, размером $(20 \times 20 \text{ мкм})$, у *Cryptomeria* овально-треугольными клетками, размером $40 \times 20 \text{ мкм}$. Клетки внутренних слоев эндосперма имеют в среднем размеры $60 \times 40 \text{ мкм}$, у *Cryptomeria* — $40 \times 40 \text{ мкм}$. Зародыш занимает более $2/3$ объема семени, что говорит об эволюционной продвинутойности этого семейства. Степень дифференциации зародыша более или менее одинакова у всех видов. Однако размеры зародыша варьируют от $0,3 \times 0,5 \text{ мм}$ у *Cryptomeria* до $1,5 \times 0,5 \text{ мм}$ у остальных. Зародыш таксодиевых имеет две семядоли, у *Cryptomeria* их три, а апекс побега очень сглаженный. *Taxodium mucronatum* и особенно *T. distichum* характеризуются более крупными размерами эндосперма и зародыша.

Детальное исследование семенной кожуры таксодиевых, включающее в себя также изучение ультраскульптуры ее поверхности, показало большое сходство. Семенная кожура состоит из экзо-, мезо- и эндотесты, различающихся по степени выраженности этих слоев. Экзотеста развита слабо и представлена двумя слоями светлых изодиаметрических каменистых клеток ($30 \times 20 \text{ мкм}$), покрытых толстой кутикулой. Стенки клеток сильно утолщены и имеют четкую слоистость. В полостях клеток внутреннего слоя экзотесты встречаются четырехугольные включения, являющиеся, по мнению К. Шнарфа [9], друзами оксалата кальция.

Мезотеста до 30 мкм в толщину сложена 2–4 рядами вытянутых в тангентальном направлении склеренхимных толстостенных темно-коричневых клеток, длиной до 50 мкм и шириной до 20 мкм (рис. 1, а, б). У *Taxodium mucronatum* мезотеста имеет толщину 160 мкм и состоит из пяти рядов изодиаметрических подковообразно утолщенных клеток, и двух рядов тонкостенных клеток, вытянутых в продольном направлении (рис. 1, в).

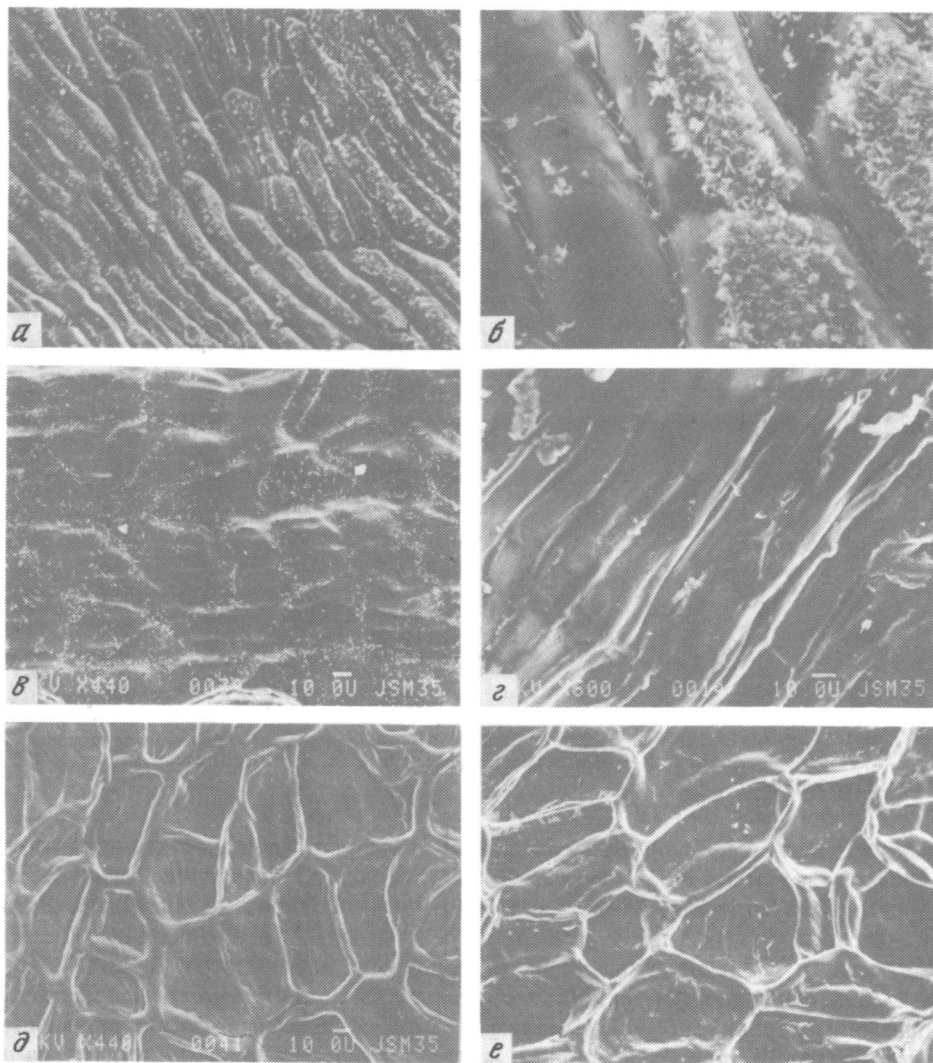


Рис. 2. Ультраскульптура экзотесты семян таксодиевых

а, б – *Cunninghamia lanceolata*, в – *Cryptomeria japonica*, г – *Metasequoia glyptostroboides*, д, е – *Taxodium mucronatum*

В полостях склеренхимных клеток встречаются округлые включения, диаметром 10 мкм, являющиеся, как и в экзотесте, друзами оксалата кальция [9]. Толстые стенки клеток мезотесты пронизаны неветвящимися поровыми каналами, диаметром 1–2 мкм. В районе крылышек мезотеста более тонкая, чем в дорзовентальной части.

Эндотеста у изученных *Taxodiaceae* варьирует по толщине: очень тонкая (4 мкм) у *Cryptomeria* и *Cunninghamia*, средняя (15–20 мкм) – у *Sequoia* и *Metasequoia* и более развитая (40 мкм) – у *Taxodium*.

Детальное исследование ультраскульптуры поверхности семенной оболочки показало, что наружная поверхность экзотесты семян с крыловидными выростами сложена прямоугольными удлинёнными клетками, покрытыми многочисленными восковыми иголочками. У *Cunninghamia* поверхность экзотесты – складчато-сбежистая (рис. 2, а, б), у *Cryptomeria* – мелкочаеистая (рис. 2, в), у *Metasequoia* – удли-

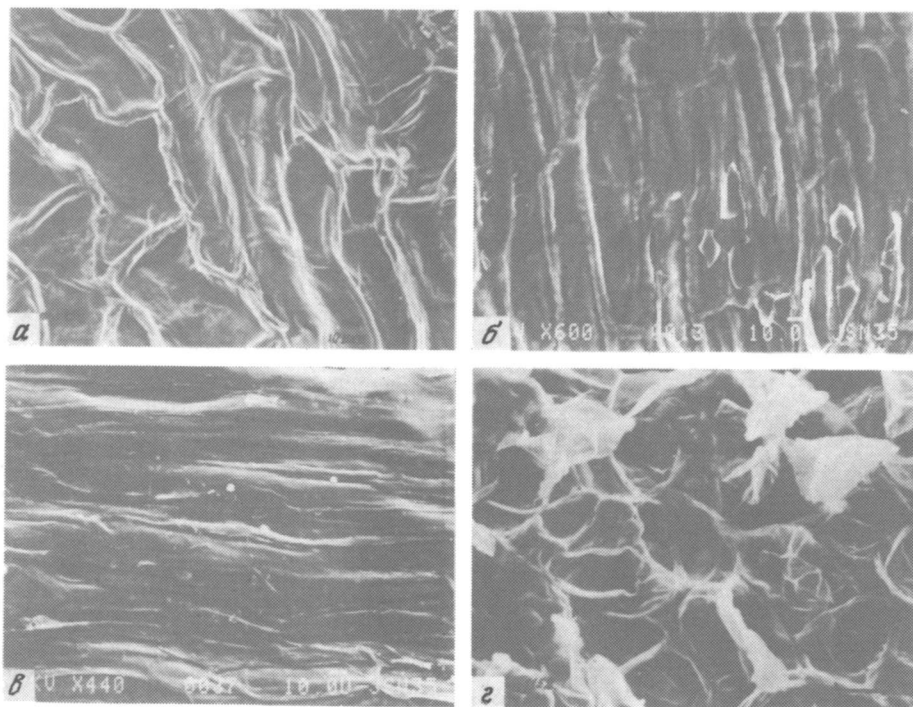


Рис. 3. Ультраскульптура эндотесты семян таксодиевых

а — *Taxodium mucronatum*, б — *Metasequoia glyptostroboides*, в — *Cryptomeria japonica*, г — *Cunninghamia lanceolata*

ненно-ячеистая (рис. 2, г). Размеры клеток экзотесты таксодиевых достигают до 70×30 мкм, за исключением *Cryptomeria* (50×20 мкм). У бескрылых семян *Taxodium mucronatum* наружная поверхность экзотесты — крупноячеистая, состоящая из трапецевидных и округлых клеток размерами 70×45 мкм. Антиклинальные стенки их также, как и у выше указанных таксодиевых, приподняты в виде валиков (рис. 2, б, в). Наружная поверхность мезотесты у таксодиума — крупноячеистая, сложенная прямоугольными клетками, размерами 80×25 мкм, антиклинальные стенки которых утолщены и образуют валики на поверхности (см. рис. 2). Скульптура внутренней поверхности мезотесты *Metasequoia*, *Cunninghamia* и *Cryptomeria* сходна в значительной степени: она сложена узкими длинными клетками, размерами до 160×15 мкм. Антиклинальные стенки их утолщены и приподняты в виде валиков. Наружная поверхность эндотесты у изученных таксодиевых сложена четырехугольными сильно вытянутыми в продольном направлении клетками, размером до 130×30 мкм. Ультраскульптура поверхности у *Taxodium* крупноячеистая, у *Metasequoia* удлинненно-ячеистая, у *Cryptomeria* удлинненно-ячеистая, сглаженная (рис. 3, а–в).

Наружная поверхность омфалодия у *Cunninghamia* и *Metasequoia* состоит из округлых клеток, диаметром до 20 мкм, с толстыми стенками, пронизанными многочисленными перфорациями (рис. 3, г). Кроме того, на поверхности его имеются овальные отверстия, около 15–20 мкм в диаметре, которые, по-видимому, соответствуют входящим в оболочку семени проводящим пучкам.

Таким образом, данные исследования макро- и микроструктур семян у таксодиевых показали, что по морфологическому и анатомическому строению семени *Metasequoia*, *Sequoiadendron*, *Sequoia* и *Cunninghamia* сходны в значительной степени, в то время как *Taxodium* и *Cryptomeria* отличаются от них по многим признакам. У таксо-

диума такими признаками являются отсутствие крыла, форма, размеры и окраска семени, значительная толщина семенной оболочки, крупночешуйчатая ультраскульптура экзотесты (трапецевидные клетки), своеобразная форма поперечного среза клеток мезотесты (подковообразно утолщенные), более развитая эндотеста. Для криптомерии характерны слабо развитые крылья, меньшие размеры клеток эндосперма и зародыша, наличие трех семядолей. Причем следует заметить, что *Cryptomeria* и *Cunninghamia* отнесены к одной трибе *Cunninghamieae*, однако эти роды отличаются и по строению кариотипа. Исследования Ли Линху [12] показали, что по этому признаку они относятся к разным эволюционным линиям: линия А — *Cryptomeria*—*Glyptostrobus*—*Taiwania* и линия L — *Metasequoia*—*Cunninghamia*. По данным Дж. Бухгольца [5], *Cunninghamia* отличается от *Cryptomeria* по продолжительности развития семенной чешуи, доминированию кроющей чешуи, числу семяпочек, инвертированными семенами, а также строением листьев и архегонияльных комплексов.

Спорное систематическое положение также занимает *Metasequoia* [13–16].

Ли Линху [4], основываясь на кариологических данных и строении семенных чешуй и бракт, предлагает 5 подсемейств таксодиевых: *Cryptomerioideae* (*Cryptomeria*), *Taxodioideae* (*Glyptostrobus*, *Taxodium*), *Sequoideae* (*Metasequoia*, *Sequoia*, *Sequoiadendron*), *Cunninghamioideae* (*Cunninghamia*, *Athrotaxis*), *Taiwanioidae* (*Taiwania*). Предложенная Ли Линху система таксодиевых представляется нам весьма достоверной, хотя мы считаем, что можно ограничиться на уровне 5 триб, а не подсемейств.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Pilger R. *Gymnospermae* // Die natürlichen Pflanzenfamilien. 2. Aufl. Leipzig, 1926. Bd. 13. S. 1–447.
2. Тахтаджян А.Л. Филогенетические основы системы высших растений // Ботан. журн. 1950. Т. 35, № 2. С. 113–135.
3. Buchholz J.T. Generic and subgeneric distribution of the Coniferales // Bot. Gaz. 1948. Vol. 110, N 1. P. 80–91.
4. Li Linchu. Cytotaxonomical study and evolutionary systematics of Taxodiaceae Warming // Acta bot. Yunnan. 1989. Vol. 11, N 2. P. 113–130.
5. Buchholz J.T. The embryogeny of Cunninghamia // Amer. J. Bot. 1940. Vol. 27, N 10. P. 877–883.
6. Тахтаджян А.Л. Высшие таксоны сосудистых растений, исключая цветковые // Проблемы палеоботаники. Л.: Наука, 1986. С. 135–142.
7. Johansen D. Plant embryology. Waltham: Chronica Botanica, 1950.
8. Ueno J. Studies on pollen grains of Gymnospermae: Concluding remarks to the relationship between Coniferae // J. Inst. Polytech. Osaka City Univ. 1960. Vol. 11D. P. 109–136.
9. Schnarf K. Anatomie der Gymnospermen Samen. B., 1937. 156 S. (Handbuch der Pflanzenanatomie; Abt. II, B X/1).
10. Brennan M., Doyle S. The gametophytes and embryogeny of Athrotaxis // Sci. Proc. Roy. Dublin Soc. 1956. Vol. 27. (N.S.), N 7. P. 193–252.
11. Прошина М.Н. Ботаническая микротехника. М.: Высш. шк. 1960. 205 с.
12. Li Linchu. A preliminary study on the karyotypes and their evolutionary levels of Taxodiaceae's endemic plants to China and neighbouring area // Acta Bot. Yunnan. 1987. Vol. 9, N 3. P. 325–331.
13. Кегадзе Э. Пыльца таксодиевых и ее особенности. Тбилиси: Мецниереба, 1988. 82 с.
14. Hu H., Cheng W. About pollen eksine ultrastructure in Metasequoia // Acta Bot. Sin. 1988. Vol. 30, N 6. P. 644–648.
15. Dogra P. Embryogeny of the Taxodiaceae // Phytomorphology. 1966. Vol. 16, N 2. P. 125–141.
16. Hu H., Cheng W. On the new family Metasequoiaceae and on Metasequoia glyptostroboides, a living species of genus Metasequoia found in Szechuan and Hupen // Bull. Fan. Me Inst. Biol. N.S. 1948. Vol. 1, N 2. P. 153–161.

Институт биологии Коми научного центра УС РАН, Сыктывкар

Summary

Tarbayeva V.M. The structure of seeds and seed coats in Taxodiaceae

This study was conducted to compare the anatomy and morphology of seed and the ultra-sculpture of seed coats in species of 7 genera from 4 tribes of Taxodiaceae. Metasequoia, Sequoiadendron, Sequoia and Cunninghamia are shown to be similar in seed morphology and anatomy, while Taxodium and Cryptomeria differ from them in seed structure. On the basis of the original data on seed structure and seed coat ultrasculpture and also literature data on embryogenesis, immunology, biochemistry and caryology the systematic revision of Taxodiaceae is proposed. Genera Cryptomeria, Taiwania are regarded as distinct tribes, while genera Sciadopitys is considered as a distinct family Sciadopityaceae.

УДК 65.012.63

© А.С. Демидов, В.Н. Иванов,
М.П. Мерзликина, 1994

КОНФЕРЕНЦИЯ "ПРОМЫШЛЕННАЯ БОТАНИКА: СОСТОЯНИЕ И ПЕРСПЕКТИВЫ РАЗВИТИЯ"

А.С. Демидов, В.Н. Иванов, М.П. Мерзликина

С 12 по 14 мая 1993 г. в Кривом Роге проходила международная научная конференция "Промышленная ботаника: состояние и перспективы развития", посвященная памяти члена-корреспондента АН Украины Е.Н. Кондратюка и организованная Донецким ботаническим садом АН Украины и Криворожским ботаническим садом АН Украины.

На конференции были рассмотрены вопросы антропогенных изменений растительного покрова, экологии, интродукции, озеленения территорий, растительных группировок и ценозов, рекультивации техногенных ландшафтов; уделено внимание физиолого-биохимическим аспектам устойчивости растений в техногенной среде, борьбе с вредителями декоративных культур.

В конференции приняли участие более 60 специалистов из ботанических садов (ГБС РАН, ЦБС АН Украины, ЦБС Беларуси, Донецкого ботанического сада АН Украины, Криворожского ботанического сада АН Украины и др.), ботанических институтов, университетов и других научно-исследовательских и растениеводческих учреждений. С вступительным словом к участникам конференции обратился заместитель председателя исполкома г. Кривой Рог В.М. Артюх. Им также было сделано сообщение на тему: "Состояние экологической обстановки в Кривбассе".

Директор Донецкого ботанического сада АН Украины А.З. Глухов в докладе "Е.Н. Кондратюк и развитие промышленной ботаники" дал высокую оценку научной и научно-организационной деятельности члена-корреспондента АН Украины, профессора Евгения Николаевича Кондратюка. Было отмечено, что свою творческую жизнь ученый посвятил развитию ботаники, решению проблем теории и практики интродукции растений. Его фундаментальные труды по изучению растительных ресурсов, биологии, экологии, районированию интродуцентов явились основой для хозяйственного освоения и широкого внедрения в производство новых ценных видов и сортов растений. Организационный талант Е.Н. Кондратюка ярко проявился при создании и строительстве Центрального ботанического сада АН Украины, Донецкого и Криворожского ботанических садов АН Украины, в осуществлении ряда мероприятий по охране и улучшению окружающей среды, рекультивации земель, нарушенных горнодобывающей промышленностью, в создании нового направления в науке — промышленной ботаники.

С воспоминаниями о Е.Н. Кондратюке на конференции выступили Д.Н. Доброхаева, Н.А. Кохно, Т.М. Черевченко, А.И. Кузьмичев и др.

Значительный интерес участников конференции вызвали секционные доклады и

среди них доклады А.Е. Мазур (Криворожский ботанический сад АН Украины) "Роль Криворожского ботанического сада АН Украины в развитии промышленной ботаники", С.П. Швиндлермана (Донецкий ботанический сад АН Украины) "Теоретические предпосылки фитооптимизации породных отвалов", Р.И. Бурда (Донецкий ботанический сад АН Украины) "Флоросоциологические аспекты промышленной ботаники", И.И. Коршикова (Донецкий ботанический сад АН Украины) "Адаптация растений к условиям техногенно загрязненной среды", Т.М. Черевченко (Центральный ботанический сад АН Украины) "Интродукция тропических и субтропических растений на Украине" и др.

По программе конференции работали четыре секции: 1) антропогенные изменения растительного покрова (мониторинг, оценка, прогнозирование); 2) научные основы биологической рекультивации нарушенных земель; 3) генетические и физиолого-биохимические аспекты устойчивости растений в техногенной среде; 4) научные основы интродукции растений в условиях промышленной среды.

По материалам конференции издан информационный сборник, в который вошли 233 тезиса 397 авторов.

Участники совещания ознакомились с коллекциями и экспозициями открытого и закрытого грунта Криворожского ботанического сада АН Украины и совершили ботанические экскурсии по заповедным территориям в г. Кривой Рог (заказники "Скалы МОПРа", "Балка Северная Червоная"), ознакомились с растительностью известняков и фиторекультивацией нарушенных земель (шлакохранилища, отвалы, карьеры).

Участники конференции выразили глубокую благодарность оргкомитету, коллективу и администрации Криворожского ботанического сада АН Украины за четкую организацию и проведение этого совещания.

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

Summary

Demidov A.S., Ivanov V.N., Merzlikina M.P.

A conference "Industrial botany:

The current state and options for future development"

From 12 to 14 May, 1993 an international conference was held in Krivoy Rog to discuss various issues of plant ecology, physiology and introduction, urban landscaping, man-made changes of vegetative cover, recultivation of landscape and pest control. The conference was organized by botanical gardens of Dnepropetrovsk and Krivoy Rog, the Ukraine.

СОВЕЩАНИЕ "ЭКОЛОГО-БОТАНИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ИНТРОДУКЦИИ РАСТЕНИЙ В УСЛОВИЯХ СЕВЕРНОГО КAVКАЗА"

Д.С. Дзыбов, А.К. Чикалина

Кубанский государственный аграрный университет (г. Краснодар) совместно с региональным Советом ботанических садов Северного Кавказа на базе университетского дендрария им. И.С. Косенко, провели 28–30 сентября 1992 г. научное совещание "Эколого-ботанические аспекты интродукции растений в условиях Северного Кавказа". В работе совещания приняли участие 47 ученых и специалистов из различных ботанических садов и других научных учреждений Российской Федерации. Было заслушано 34 доклада и сообщения.

Совещание открыл проректор по учебной работе КГАУ Ю.Д. Северин, подробно рассказавший о месте и роли дендрария в научной и учебной работе, высоко оценил результаты НИР сотрудников дендрария и преподавателей кафедры ботаники.

С докладами "Экологические аспекты интродукции деревьев и кустарников на Кубани" и "Уровень экологической адаптивности интродуцентов к антропогенному прессу в условиях города" выступил проф. И.С. Белюченко (КГАУ). На основе системного подхода к оценке хвойных и листопадных интродуцентов, он обобщил результаты многолетних наблюдений по таким показателям, как габитус, феноритмика, жизненность, количество поколений, засухоустойчивость, зимостойкость, способы размножения. Не менее интересным был фактический материал по содержанию тяжелых металлов в различных растениях и их отдельных частях.

М.Р. Дюваль-Строев посвятил свой доклад истории формирования озеленительного ассортимента г. Краснодара, начиная с 1945 г. – времени окончания войны. Он отметил, что и к 1990 г. Краснодарский совхоз декоративно-цветочных культур отстает от требований времени, имея для реализации лишь 51 вид и форму деревьев и кустарников.

Д.С. Дзыбов в докладе "Актуальные задачи экологического нормирования" отметил важность учета многих показателей экосистемы и воздействующих на нее факторов: типа фитоценоза, ее флористического состава и сложения, биопродуктивности, дигрессивных или демутиационных стадий и др., времени и периодичности влияния, вида деятельности (сенокосение, выпас, химическая субсидия, палы, аригация и т.д.). Обращено внимание на возможности региона (флористические и геоботанические), что может служить основой для разработки широкомасштабной государственной программы ускоренного воспроизводства естественных растительных ресурсов.

С.С. Чукуриди, Е.А. Адаменко и Т.Б. Загорулько (КГАУ) представили доклад "О редких видах древесных растений в дендрарии КГАУ", основанный на результатах изучения 29 видов, принадлежащих 14 семействам, 21 роду.

Интродукции австралийских протейных на Черноморском побережье Северного Кавказа посвятил свой доклад Ю.Н. Карпун (г. Сочи, ботанический сад "Белые ночи"). Испытано 58 видов из 12 родов, охарактеризованы гравиллея мощная, ломатия падуболистная и ряд других интродуцентов данного семейства.

С.А. Литвинская (Кубанский госуниверситет) сделала доклад "Фитозокологический анализ дендрофлоры Западного Кавказа". Региональная дендрофлора включает 230 видов, относящихся к 42 семействам и 84 родам. В ее составе отмечено 39 эндемов (17% от флоры), 59 видов являются реликтами. В роли эдификатора выступает 41 вид,

ассектатора и эдикатора 25 видов, ассектатора и доминанта – 17 видов. Деревья и кустарники выполняют роль ассектатора второго яруса и подлеска – 147 видов.

В естественной дендрофлоре Северной Осетии около 100 видов, среди которых 30 дикорастущих плодовых, 7 голосеменных. В ней много видов диких сороричей культурных растений – исходный материал для создания высокопродуктивных сортов, устойчивых к экологическим условиям урбанизированных территорий. Сохранению редких генотипов, созданию генетических резервов и коллекционных фондов Северной Осетии посвящен доклад К.П. Попова (Владикавказ).

Перспективы использования древовидных пионов были показаны в докладе М.С. Успенской (Ботанический сад МГУ), отметившей, что древовидные пионы незаменимы в солитерных посадках и в ландшафтных парковых композициях.

Доклад М.А. Кольцовой и А.Ф. Кольцова (Ставропольский ботсад) был посвящен персикетивным сортам облепихи крушиновой. Проведенный в 1992 г. учет плодоношения показал, что при средней урожайности 3 кг с особи, с 1 га можно собрать 1,2 тонны плодов. Авторы отмечают возможность разнужения сортов облепихи одревесневшими черенками для получения посадочного материала.

О проекте реконструкции лесных массивов с использованием таких ценных пород, как каштан посевной, орех грецкий, дуб красный, выступили М.Д. Алтухов, Л.Г. Горчаков, Л.М. Горчаков (Кавказский заповедник, Адыгейский пединститут).

Интродукции дуба в предгорную зону Адыгеи посвящен доклад К.Н. Бочкаревой (Майкоп, Адыгейский институт). Проведена оценка перспективности видов дуба с учетом засухоустойчивости.

Об особенностях подбора родительских пар при селекции карликовых ирисов сообщила Г.Т. Шевченко (Ставропольский ботсад) в докладе "Полихромность ириса карликового и результаты селекционной работы". Изучена внутривидовая изменчивость ириса карликового. 11 гибридных семян прошли конкурсное испытание.

На заключительном этапе совещания к его участникам обратился Ю.Д. Северин с предложением поделить опытом работы садов и дендрариев в новых, непростых для науки экономических условиях. Дискуссия по данной проблеме оказалась весьма плодотворной – ученые из ГЭС, Краснодарского, Ставропольского и других ботанических садов приводили конкретные примеры эффективного сотрудничества с учреждениями, работающими в области зеленого строительства, охраны природы и комплексного улучшения фитоландшафтной обстановки в своих регионах. Интерес вызвали новые формы работы, такие как участие садов в проектировании зеленых зон, а также выращивание для них посадочного материала и внедрение своей технологии, заключение договоров с комитетами охраны природы по выделению ботанических заказников, сотрудничество с земледельцами по восстановлению разрушенных степных экосистем и работы с опустыненными землями и т.д. Средства от указанной деятельности являются существенным источником для продолжения НИР, фонда оплаты труда, приобретения оборудования.

Совещание завершилось принятием решения и двумя экскурсиями – на зональную опытную станцию ВИЛР и дендропарк "Гиагинский" близ г. Майкопа.

Ставропольский ботанический сад

Summary

Dzibov D.S., Chikalina A.P. A workshop on "Ecological and botanical aspects of plant introduction in the North Caucasus"

From 28–30 September, 1992 the Kubansky State University, Krasnodar, hosted a workshop on various aspects of plant introduction, landscape design and floristics. 47 participants from botanic gardens and research centres of Russia took part in the workshop.

АРБОРЕТУМ МУСТИЛА (Финляндия)

В.И. Некрасов

В августе 1992 г. научной общественностью европейских стран и Америки был отмечен 90-летний юбилей известного научного учреждения – Арборетума Мустила.

Арборетум Мустила расположен в южной части Финляндии. Насаждения Арборетума занимают площадь 120 га на возвышенности со средней высотой 40 м над ур. моря (наивысшая точка 70 м над ур. моря). Почвы моренно-глинистые. Климат местности может быть определен как полуприморский, занимающий среднее положение между континентальным и океаническим типами. Средняя годовая температура 3,5°, среднегодовое количество осадков 600 мм. Минимальная температура воздуха –43° (февраль 1940 г.).

В центральной части Арборетума сохранены естественные насаждения *Pinus sylvestris* L. X класса возраста, а в северной части – лесной участок столетних деревьев *Picea abies*.

Арборетум имеет лесохозяйственное и ландшафтно-декоративное направление. Деревья-интродуценты представлены, как правило, группами в виде лесных культур, под полог которых вводились местные и интродуцированные кустарники.

Научные принципы создания коллекции заключаются в интродукционном испытании древесных растений нескольких географических образцов из близких по климатическим и фитоценотическим условиям районов Евразии и Америки. Большое внимание при подборе образцов уделяется учету высоты над уровнем моря, географической долготы и широты местности.

В насаждениях Арборетума насчитывается около 60 видов хвойных и 150 видов листопадных лиственных деревьев и около 700–800 видов кустарников, лиан и травянистых многолетников. За период существования Арборетума было испытано более 2000 видов интродуцентов.

Основу коллекции составляют хвойные деревья первой величины, представители *Pinaceae* (*Abies*, *Larix*, *Picea*, *Pinus*, *Pseudotsuga*, *Tsuga*) и *Cupressaceae* (*Thuja*), а также лиственные (*Betula*, *Fraxinus*, *Quercus*, *Ulmus* и др.).

Первые посадки были заложены в начале века и сейчас некоторые виды представлены образцами уже 2-й и 3-й генераций.

В Арборетуме ведется строгая документация происхождения материала, фенологии деревьев и кустарников; расположение растений фиксировано на планах насаждений. Ведется учет самосева и определяется его таксономическая принадлежность, вплоть до определения родительских видов у растений гибридного происхождения. Особое место в работе Арборетума занимает селекционная работа с родом *Rhododendron*. На специальном участке, называемом "Поляна рододендрона", под пологом сосны выращиваются растения 30 видов, представляющих этот огромный (более 1000 видов) род декоративных вечнозеленых и листопадных красивоцветущих растений.

Одному из южнокорейских образцов *R. brachycarpum* D. Don, учитывая его морфологические отличия, присвоен статус подвида *R. brachycarpum* subsp. *tigersfiedtii* Nitz., названного в честь доктора С.Г. Тигерштедта, который интродуцировал эти растения в 1935 г. Высота растений достигает 4 м, иногда они принимают форму дерева, цветки его более 8 см ширины чисто-белого цвета с желто-зелеными точками у основания. В январе 1985 г. растения перенесли без видимых повреждений температуру – 39,8°. Считается, что этот вид рододендрона является самым устойчивым в мире.

Арборетум активно участвует в селекционной программе по рододендрону, имеет растения от 100 комбинаций скрещивания. Всего в стране получено более 20000 гибридных растений рододендрона. В гибридизации большое место занимают *R. caucasicum* Pall. и *R. smirnovii* Trautv. Получены перспективные гибриды по устойчивости и окраске цветков.

Интродукционная работа с древесными растениями в Финляндии насчитывает более чем 200-летнюю историю, когда на ее территории начали создавать "корабельные роши" из семян *Larix sibirica* Ledeb., архангельской репродукции. Потомство этих деревьев (в частности из Ранвола) имеется в Арборетуме Мустила.

Весьма перспективными являются образцы *Abies sibirica* Ledeb., *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. с Курильских островов, соответственно 80- и 60-летнего возраста, 85-летнее насаждение *Picea omorica* (Pant.) Purk. с идеальными стройными стволами (семена в свое время были получены из Боснии). Запас древесины 60-летних растений на 1 га составил 426 м³. Вполне устойчивыми, но медленнорастущими показали себя растения *Picea jezoensis* (Siebold et Zucc.) Carr., посаженные в 1918 г., *Picea obovata* Ledeb. (из Томской области).

Из американских видов наиболее перспективны для лесного хозяйства *Pseudotsuga menziesii* (Mirh.) Franco (из Британской Колумбии, Канады), *Tsuga heterophylla* (Raf.) Sarg., того же происхождения, *Abies balsamea* (L.) Mill., *A. amabilis* (Dougl.) Forbes с северо-западного побережья Канады, *Picea engelmannii* (Parry) Eng. из штата Колорадо (США), *Tsuga mertensiana* (Bong.) Carr. и др. Эти виды также широко рекомендуются для использования в садово-парковом строительстве.

Весьма интересны и перспективны растения гибридного происхождения *Thuja occidentalis* L. × *T. koraiensis* Nak., *Larix kaempferi* Sarg. × *L. sibirica*, *Larix kurilensis* Mayr × *L. decidua* Mill. и др.

Очень устойчивы и высоко продуктивны как материнские насаждения *Pinus peuce* Gris. (из Рильских гор в Болгарии), *Picea glauca* var. *albertiana* (S. Brown) Sargent Gris [в 1934 г. посажены растения, выращенные из семян, собранных в Кроуснест-парке в провинции Альберта (Канада) на высоте 1200 м над ур. моря].

Особую научную ценность представляют растения-интродуценты, полученные из семян местной репродукции. Как показали наблюдения, созданная в 1934 г. из местных семян популяция *Pseudotsuga menziesii* более адаптирована к климату Южной Финляндии, чем материнские насаждения, выращенные из канадских семян (провинция Британская Колумбия). Также оценивается и местное потомство *Abies concolor* (Gord et Glend.) Lindl. (материнские особи предположительно из штата Колорадо, США).

Из представителей семейства кипарисовых наиболее устойчивы насаждения *Chamaecyparis pisifera* (Siebold et Zucc.) Endl. японского происхождения.

Широко представлены в Арборетуме Мустила и лиственные деревья и кустарники. Многие из них посажены в начале столетия. Североамериканские *Betula papyrifera* Marsh., *B. alleghaniensis* Britton, *Fraxinus pensylvanica* Marsh., *Quercus rubra* L. по габитусу не уступают родственным европейским видам. В Арборетуме весьма устойчивы *Cladrastis kentuckea* (Dum.-Cours.) Rudd, *Prunus serotina* Ehrh., *Elaeagnus commutata* Bernh., *Hamamelis virginiana* L., начинающий цвести с начала декабря. Сравнительно хорошо растут *Forsythia ovata* Nakai, *Acer rubrum* L., *A. mandshuricum* Maxim., *Syringa josikaea* Jacq., *S. amurensis* Rupr. и др. виды.

В Арборетуме выращиваются садовые формы лиственных растений – *Malus prunifolia* (Willd.) Borkh. 'Pendula', *Alnus incana* (L.) Moench 'Laciniata', *Betula pendula* Roth 'Bicalensis', *Caragana arborescens* Lam. 'Pendula', *Acer laetum* C.A. Mey. 'Rubrum' и др. и хвойных – *Chamaecyparis lawsoniana* (A. Murr.) Pall. 'Alumii', *Thuja plicata* Donn 'Excelsa' и др.

Знакомство с коллекциями древесных растений Арборетума Мустила еще раз

позволило убедиться как важен при интродукции популяционный подход к оценке адаптивных возможностей видов, при котором строго учитывается происхождение семенного материала и число особей в каждом поколении.

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

Summary

Nekrasov V.I. Mustila Arboretum (Finland)

The paper describes the well-known Mustila Arboretum in Finland which marked its ninetyeth anniversary in 1992. The arboretum's collections include 60 conifers, 150 deciduous species and about 800 shrubs. A brief account is given on the history of these collections, the most interesting plants being described in more detail.

УДК 910.4:58(497.2)

© А.П. Хохряков, М.Т. Мазуренко, 1994

БОТАНИЧЕСКАЯ ЭКСКУРСИЯ ПО ЮГО-ЗАПАДНОЙ БОЛГАРИИ

А.П. Хохряков, М.Т. Мазуренко

В отечественной литературе сведения о флоре и растительности сопредельных стран крайне скудны. Даже о флоре такого близкого государства, как Болгария, мы ничего не знаем, кроме тех сведений, которые содержатся в руководствах самого общего плана [1–4]. А между тем такие знания были бы крайне полезными для сравнительной флористики, ботанической географии, изучения закономерностей распределения растительности и т.п.

Мы были в Болгарии, точнее в ее юго-западной части, с 20 сентября по 4 октября 1991 г. Главной целью было проследить изменение флоры этой страны при движении с севера на юг, от Софии до границы с Грецией (г. Петрич).

Хотя наша поездка в Болгарию носила частный характер, мы посетили отдел ботаники Биологического института АН Болгарии, где встречались с проф. И. Кожухаровым и проф. Д. Пеевым, специалистом по флоре и растительности Странжи (юго-восточная, причерноморская часть Болгарии). Мы очень признательны проф. Д. Пееву, посоветовавшему нам осуществить маршруты в Мальовицы, Петрич и Гара-Пирин.

В отделе ботаники при биологическом музее, находящемся в центре Софии, мы имели продолжительные контакты с В. Бутовым, сопровождавшем нас в экскурсии на г. Витошу (к югу от Софии) и указавшего нам на возможность посещения Лозенской планины.

В г. Петрич мы остановились в лесничестве и пользовались гостеприимством его руководителей – С. и А. Ивановых, которые организовали поездку на хребет Бела-сицы с его каштановым лесом, на каштановый питомник близ г. Петрич и на предгорья хребта Пирин (ст. Плиски, Гара-Пирин, Кресна). Им мы особенно признательны за оказанный прием и содействие в работе.

Приводим результаты своих ботанических наблюдений как бы при движении с севера на юг (от Софии до г. Петрич), хотя они далеко не всегда совпадают с хронологией событий.

1. Почти в центре Софии находится большой лесопарк с обширными пустырями на окраинах.

Лесопарк в своей "дикой" части представляет собой чисто лиственный лес с древо-

стоим из дуба (*Quercus robur* L.), граба (*Carpinus betulus* L.), вяза (*Ulmus minor* Mill.), ясеня (*Fraxinus excelsior* L.) с густым подлеском из листопадных кустарников, прежде всего лещины (*Corylus avellana* L.), боярышника, бирючины (*Ligustrum vulgare* L.) и черной бузины (*Sambucus nigra* L.). Здесь также много ежевики типа кавказских *Rubus caucasicus* Focke и *R. hirtus* Walds. et Kit., т.е. с длинными плетевидными побегами, но все же меньшей величины, чем на Кавказе. В конце сентября ежевики в основном плодоносили, но были ветви и с цветками. Есть и плющ (*Hedera helix* L.), но в незначительном количестве и в основном стелющийся по почве. Если он и взбирается по стволам, то невысоко (метров на 6).

В травяном покрове, кроме злаков (ежа, мятлик луговой, овсяницы), звездчатка (*Stellaria holostea* L.), будра (*Glechoma hederacea* L.), живучка (*Ajuga reptans* L.), черной головка (*Prunella vulgaris* L.), и в целом создается картина типичного широколиственного леса, в котором не совсем обычно лишь присутствие полувечнозеленых ежевик и вечнозеленого плюща.

Пустыри в пределах Софии и на ее окраине заняты, конечно, сорно-рудеральной флорой и растительностью классов *Chenopodietea*, *Artemisietea* и *Plantaginetea*, т.е. весьма распространенных в Европе и на Кавказе. Но характерно присутствие высокорослых трав, достигающих 1,5–2 м высоты, из которых бросаются в глаза благодаря своим "шишкам" ворсянка (*Dipsacus laciniata* L.) и головчатка (*Cephalaria laevigata* Schrad.) с более мелкими беловатыми головками, которые мы наблюдали вдоль железной дороги на территории всей Румынии. Интересно, что такие же и еще более высокие заросли рудералов, но несколько иного флористического состава, характерны и для средней Италии [5].

2. Гора Витоша высотой свыше 2000 м над ур. моря находится на южной окраине Софии, обрамляя Софийскую котловину. Своей вершиной выходит в альпийский пояс, так как верхняя граница леса проходит здесь на высоте около 1900 м. При подъеме на гору ясно прослеживается высотная поясность: нижний пояс (до высоты 800–1000 м над ур. моря) дубовых и широколиственных лесов (отчасти описанный нами выше), далее довольно узкий пояс (900–1500 м над ур. моря) буковых лесов [6] и верхний – хвойных (1400–1900 м над ур. моря), главным образом из ели (*Picea abies* Karst.).

Верхняя граница лесного пояса обрамлена зарослями из хвойных стлаников – облигатного *Pinus mugo* Turta и факультативного *P. peuce* Griseb. Рядом встречаются и деревья того же вида. Из других кустарников в этих зарослях мы отметили можжевельники: *Juniperus communis* L.), можжепельник стланиковый (*J. sibirica* Vir.) и ивы (вероятно, *Salix cinerea*). Здесь же наиболее обильны черника и брусника, а также своеобразный кустарничек, похожий на вереск – *Bruckentalia spiculifolia* Rchb., а по более сухим каменистым местам среди моренового курумника – ракитник (*Cytisus hirsutus* L.) и очень своеобразный карликовый дрок (*Chamaespartium sagittata* (L.) Gibbs) – безлистный, но с крылатыми стеблями. Эти два кустарничка, очевидно, в противоположность бореальным чернике и бруснике, следует причислить к средиземноморскому элементу флоры Витоши.

На Кавказе, как известно, между лесным и альпийским поясом находится достаточно широкий пояс субальпийского высокоотравья, глубоко проникающий и в лесной пояс. На Витоше же высокоотравье практически отсутствует и "субальпный" можно охарактеризовать лишь вышеописанными зарослями кустарников. Низкотравные альпийские луга и болота прямо следуют за верхней границей леса, перемежаясь с зарослями стлаников.

Основные пространства на планинах (так называются высокогорья в Болгарии) заняты болотами, в основном из *Carex bigelovii* Torr. с большой примесью шароголового ситника (*Juncus alpigenus* Koch), щучки (*Deschampsia caespitosa* L.), белоуса (*Nardus stricta* L.). Обращают на себя внимание также отцветающие (не смотря на позднее для

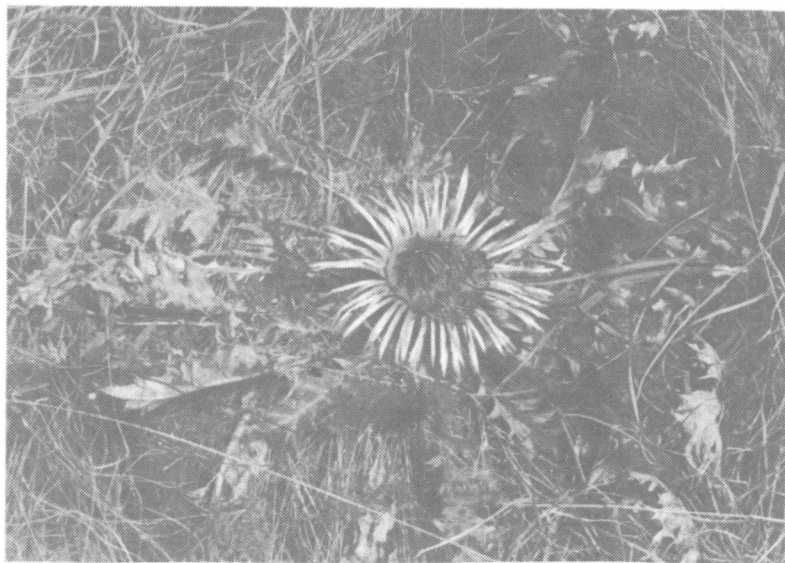


Рис. 1. *Carlina acanthifolia*

высокогорий время года): гвоздика пышная (*Dianthus superbus* L.), сивец луговой (*Succisa pratensis* Moench.), однолетняя горечавка, эндемичная для Балкан – *Gentianella bulgarica* (Vel.) Holub.

Вершина Витоши называется Черной горой (высота 2286 м над ур. моря) и представляет собой огромный зарастающий курум, по которому стелется карликовый можжевельник (*Juniperus nana* Koch.). Между камнями пробиваются веточки малины *Rubus idaeus* L., высокие уже засохшие стебли лекарственной желтой горечавки (*Gentiana lutea* L.), похожей на нее горечавки пятнистой (*G. punctata* L.). Здесь же – пониклые стебли еще цветущей крупными синими цветками горечавки ластовневой – *G. asclepiadea* L. – вида лесного, но заходящего в альпы. Камни местами плотно покрыты кустиками голубики – *Vaccinium uliginosum* L. В отличие от черники и брусники этот вид представлен здесь только стланичковой формой – *subsp. alpinum* (Bigel.) Hult.

Вдоль ручейков есть небольшие моховинки, на которых видны уже давно отцветшие звездчатка (*Stellaria stellaris* L.), похожая на альпийскую нарциссию (*Homogyne alpina* (L.) Cass.), и округлые листочки сольданелл (*Soldanella montana* Willd, *S. pusilla* Baumg.).

Вдоль дороги с Витоши, на обширных луговинах мы наблюдали цветущие стланик (*Ononis arvensis* L.), гвоздику (*Dianthus gracilis* S.), солнцегляд (*Helianthemum nummularium* L.), анютины глазки (*Viola dactica* Borb.) и огромные розетки (до полутора метров в диаметре) с крупными корзинками (до 10 см в диаметре) своеобразного бесстебельного ключника, распространенного и в Альпах [7] – *Carlina acanthifolia* All. (рис. 1). По краю леса встречаются заросли отцветающего иван-чая, а в самих лесах (хвойных, замоховелых) – еще цветущая герань (*Geranium macrorrhizum* L.).

Желающие познакомиться с флорой Витоши более подробно могут обратиться к соответствующей "Флоре" [8]. Для нас же важно отметить преобладание в этой флоре средневропейского элемента с большим влиянием местного, балканско-болгарского, к каковому относятся *Gentianella bulgarica*, *Viola dactica*, *Jasione bulgarica* Stoj.

3. Панчарева, Лозенская планина. Так называется местность к юго-востоку от Софии в ее пригородной зоне по течению р. Искыр и горная гряда, идущая отсюда на юго-восток, достигающая в своей средней части высоты 1300 м над ур. моря. Мы поднялись на эту гряду до высоты 900 м, т.е. до пояса буковых лесов.

В поясе дубовых и широколиственных лесов главной породой является *Quercus conferta* Kit., *Q. pubescens* Willd., *Q. petraea* (Matt.) Liebl., *Q. cerris* L. Из других древесных пород здесь представлены граб, липа (*Tilia parviflora* Ehrh.), ясень (*Fraxinus ornus* L.), несколько видов клена (*Acer campestre* L., *A. platanoides* L., *A. tataricum* L.), глоговина (*Sorbus torminalis* L.), плодовые – *Malus sylvestris*, *Pyrus communis* L. Изредка встречается сосна (*Pinus nigricans* Host.) [9]. Очень богат подлесок, состоящий главным образом из лещины и боярышника с примесью гороховины (*Viburnum lantana* L.), бересклета (*Euonymus verrucosa* L.), кизила (*Cornus mas* L.), дерена (*C. sanguineus* L.). По опушкам лесов и рощ, а также каменистым склонам очень типична скумбрия (*Cotinus coggygia* Scop.).

В травяном покрове, кроме обычных ежи сборной, мятлика, овсяниц, коротконожек, наше внимание привлекли экзотичный перловник одноцветковый (*Melica uniflora* Retz.), крупные кожистые причудливо разрезные листья зимовника (*Helleborus odorus* Waldst. et Kit.) (рис. 2), знакомые нам по южным дубравам *Lithospermum purpureo-coeruleum* L., *Coronilla varia* L., *Lathyrus niger* (L.) Bernh., *Galium verum* L., *Alysum murale* Waldst. et Kit., *Euphorbia amygdaloides* L.

На более крутых каменистых склонах преобладают средиземноморский дуб *Quercus cerris* (рис. 3) и открытые каменистые пространства, занятые в основном полукустарничками (*Genista tinctoria* L., *Teucrium polium* L., *Thymus* sp.). Здесь и наибольшее число цветущих растений – *Echinops* sp., *Centaurea triumphetii* All., *Cephalaria graeca* R.S., *Scabiosa ochroleuca* L.

Особо среди них выделяется безвременник – *Colchicum autumnale* L., осенне-цветущий эфемероид, отсутствующий в наших южных дубравах и свойственный лишь лесам Кавказа и Крыма.

Буковые леса Лозенской планины гораздо более сомкнутые, чем нижележащие дубово-широколиственные, с более знакомым для нас набором трав, наибольшую роль среди которых играет медуница – *Pulmonaria officinalis* L. Также здесь мы заметили *Ajuga reptans* L., *Galeobdolon luteum* L., *Mercurialis perennis* L. Под пологом леса цветущих растений нет вовсе, встречаются они лишь вдоль дороги (незабудка, черноголовка, ястребинки).

В целом растительность Лозенской планины носит более южный характер, чем в окрестностях Софии и на Витоше. Средиземноморский элемент здесь представлен более широко в виде дубрав из *Quercus cerris*, больших и цветущих растений, тем не менее общий средневропейский облик вполне сохраняется.

4. Мальовицы. Эта местность находится в 100–150 км к юго-востоку от Софии, в горах Рила, на высоте около 1500 м над ур. моря в поясе темнохвойных лесов, состоящих главным образом из ели и македонской сосны (*Pinus peuce*). Кустарниковый ярус разреженный и мозаичный (можжевельник, ивы, рябины), по более сырым местам – смородина (*Ribes alpinum* L.), а также волчье лыко (*Daphne mezereum* L.).

Вдоль реки Мальовицы, где доминируют кустарниковые ивовые заросли, идет подъем на планину (высшая точка – гора Мальовица – 2729 м над ур. моря. Однако есть и густые заросли соснового стланика (*P. mugo*). В травяном покрове обычны *Deschampsia flexuosa* L., черника и брусника, а также брюкенталия, *Dryopteris willarii* (Bell.) Woynar, встречаются и другие папоротники (*Polystichum lonchitis* (L.) Roth, *Asplenium trichomanes* L.). Много узколистной *Festuca valida* (Uechtr.) Penzes, а *Gentiana asclepiadea*, *Doronicum austriacum* Jacq., *Senecio nemorensis* очень редки и обнаруживаются лишь среди просветов.

В долине речки мы встречали отцветающие или вторично цветущие *Viola dasyca*, *Chamaespartium sagittale*, *Solidago virgaurea*, *Leucanthemum subalpinum* (Schur) Tzvel., *Centaurea nervosa* Willd. Но, из-за наступившего тумана и последующего дождя попасть в высокогорья нам так и не удалось. Однако, пользуясь сводкой О. Полунина [10], можно перечислить несколько аркто-альпийских видов, свойственных горам



Рис. 2. *Helleborus odoratus*



Рис. 3 *Quercus cerris*

Рила (к системе которых и относится вершина Мальовицы): *Salix lapponum* L., *S. reticulata* L., *S. herbacea* L., *Silene acaulis* L., *Rhodiola rosea* L., *Sibbaldia procumbens* L., *Lloydia serotina* (L.) Rchb., *Oxyria digyna* L., *Dryas octopetala* L., а также альпийских – *Geum reptans* L., *Astragalus australis* Lam., *Cerastium alpinum* L., *Campanula alpina* Jacq., *Gentianella bulgarica*, *Homogyne alpina*, *Veronica bellidioides* L., *Arabis alpina* L., *Saxifraga juniperifolia* Adam – вид, общий с высокогорьями Кавказа и описанный оттуда.

В целом, несмотря на присутствие ряда экзотических для нас видов (*Chamaespertium sagittale*, *Knautia integrifolia* Bert.), флора и растительность в окрестностях Мальовиц имеет, как нам кажется, гораздо более "северный", бореальный характер, чем даже флора более северной Витоши.

5. Гора Пирин, Кресна. Местность в 180–200 км к югу от Софии и в 50 км к югу от г. Благоевграда. Долина текущей на юг, в Эгейское море, Струмы и прилегающие отроги хребта Пирин, вершины которого достигают высоты почти 3000 м над ур. моря. Местность сильно пересеченная, с крутыми и пологими горными склонами и глубокими долинами речек и ручьев. Более крутые склоны заросли лесом и кустарниками, более пологие представляют собой открытые пространства – пастбища.

Разреженный сосняк здесь представлен *Pinus silvestris* L., а заросли кустарников состоят из *Juniperus oxycedrus* L., *Pistacia terebintinus* Scop., *Phillyrea media* L., *Pygacantha coccinea* (L.) M. Roem., *Paliurus spina-christi* L., *Rhamnus catharticus* L., *Crataegus monogyna* Jacq., *Pyrus amygdaliformis* Vill. Первый из них – остроигольчатый можжевельник встречается и на Кавказе. Второй вид можжевельника, но уже древовидный (*J. excelsa* MB), распространенный и на Южном берегу Крыма, растет здесь в виде одиночных деревьев или очень разреженных рощ. Три последующие вида вечнозеленые кустарники, типично средиземноморские, образующие в странах Средиземноморья маквис [5], и, наконец, остальные – листопадные кустарники, достаточно широко распространенные строители шибляка, за исключением груши, невысокого деревца.

Между куртинами крупных кустарников располагаются более мелкие, часть из которых вечнозеленые (*Cistus salvifolius* L. – средиземноморский вид, встречающийся и в Закавказье), а часть – листопадные (это в основном более широко распространенный жасмин – *Jasminum fruticans* L.). И, наконец, заросли кустарников обрамляют полукустарнички – *Teucrium polium* L., *Thymus* sp., *Helianthemum canum* (L.) Baumg., *Minuartia recurva* (All.) Schinz et Thell.

Открытые пространства покрыты теми же полукустарничками, многочисленными дерновинными злаками [*Stipa bromoides* (L.) Dorf., *Diplachne bulgarica* (Bornm.) Rosh., *Achnantherum bromoides* (L.) PB., *Melica ciliata* L.] и еще более многочисленными однолетниками, многие из которых, как ни странно, еще цвели (*Delphinium balcanicum* Paul., *Consolida regalis* Gray, *Nigella damascena* L., *Syderitis montana* L., *Trifolium angustifolium* L.), хотя основная их масса находилась уже в отмершем состоянии: (*Setaria* sp., *Cynosurus echinatus* L., *Hordeum* sp., *Crucianella graeca* Boiss., *Medicago* sp., *Trifolium* sp., *Scandix pecten-veneris* L., *Ziziphora capitata* L.). Из многолетников бросались в глаза шапки белоцветущего перекасти-поле (*Seseli rigidum* W.), прутьевидные торчащие во все стороны ветви цветущей темно-лиловыми цветками европейской свинчатки (*Plumbago europaea* L.) (главным образом в долинах) и сизые стелющиеся побеги *Euphorbia myrsinites* L. Дубовые рощицы из *Quercus petraea* и *Q. pubescens* характеризуются здесь очень разреженным травяным покровом, среди которого тем контрастнее выделяются осеннецветущие эфемероиды: *Colchicum bivonae* Guss. с очень крупными лиловыми цветками, гораздо более мелкоцветковый цикламен и пролеска (*Scilla autumnalis* L.), встречающаяся в отличие от двух первых видов и в кустарниковых зарослях.

На дне одного из неглубоких оврагов мы встретили рощицу платанов (*Platanus orientalis* L.), который здесь является дикорастущим [11], а на дне ущелья с небольшим ручейком – заросли своеобразной ивы с супротивными листьями (*Salix amplexicaulis* Bory et Chant.), вместе с шиповниками, боярышниками и ежевиками, а также ароматическими губоцветными – *Melissa officinalis* L., *Ballota nigra* L., *Calamintha nepeta* Savi, *Stachys iva* Gris.

Не приходится сомневаться, что флора и растительность в описанном районе носят субсредиземноморский характер. Это подтверждает присутствие средиземноморских можжевельников, большое число вечнозеленых кустарников и кустарничков, осеннецветущих эфемероидов и однолетников, осеннецветущих видов, большинство из которых имеет средиземноморский ареал.

6. Плиски. Эта местность находится в 20 км южнее вышеописанной, в долине той

же р. Струмы. Однако ни лесов, ни деревьев здесь уже нет, рельеф более ровный и основной тип растительности – заросли кустарников упомянутых ранее видов, но с прибавлением вечнозеленого кустарникового *Quercus coccifera* L. Низкие кустарники и кустарнички здесь завиты жесткими как колючая проволока побегами спаржи (*Asparagus acutifolius* L.). К полукустарникам прибавляется – *Artemisia campestris* L., к многолетникам – *Goniolimon tataricum* L. Увеличивается число колючих растений, как многолетников (*Cirsium* sp., *Carduus* sp., *Marrubium peregrinum* L.), так и однолетних (*Centaurea solstitialis* L.). Много еще цветущего бессмертника (*Xeranthemum annuum* L.). Кое-где торчат разлапистые толстые ветви инжира (*Ficus carica* L.).

Флора и растительность Плиски носят еще более субтропический характер, а заросли кустарников от маквиса-шибляка переходят к фригане.

7. Беласица. Так называется хребет, простирающийся с запада на восток и служащий границей между Болгарией и Грецией. Мы посетили его северный склон близ г. Петрич 25–27 сентября 1991 г. Близ самого города он покрыт вторичным лесом из белой акации (*Robinia pseudacacia*) с примесью местных лиственных пород (*Quercus pubescens*, *Tilia platyphyllos* Scop., *Fraxinus ornus* L.). Кустарниковый ярус очень разреженный, главным образом из боярышников, с каприфолью (*Lonicera caprifolium* L.). Но зато имеется густой, почти сплошной напочвенный ярус из иглицы (*Ruscus aculeatus* L.) высотой в 20–40 см. Под куртинами иглицы повсюду были видны цветки цикламена (*Cyclamen hederifolium* Ait.), а на камнях – жесткие кожистые листья костенца (*Asplenium nigrum* L.).

Более крутые безлесные склоны заняты кустарниками и кустарничками, главным образом ежевикой (*Rubus thyranthus* Focke, *R. sanguineus* Fr., *Genista rumelica* Vel.) и ракитником (*Cytisus supinus* Link.). Из трав – цветущие букашник (*Jasione heldreichii* Orph.) и шалфей (*Stachys iva* Gris.).

В основном, до высоты 600–700 м над ур. моря, северные склоны хр. Беласицы покрыты хорошо сохранившимися каштановыми лесами, как нам сообщили болгарские коллеги – это единственный массив каштанового леса в Болгарии. Как примесь к каштану встречаются бук (*Fagus sylvatica* L., пояс господства которого находится выше пояса каштановых лесов) и древесные породы, перечисленные выше. Кустарниковый ярус достаточно густой и разнообразный, в основном из лещины (*Corylus avellan* L.) с примесью боярышников, шиповников, городовины, кизила.

В травяном покрове – сочетание хорошо известных спутников широколиственных лесов, таких как *Sanicula europaea*, *Ajuga reptans*, *Lamium maculatum* L., *Brachypodium silvaticum* L., *Carex sylvatica* Huds., с встречающимися у нас лишь на Кавказе *Primula sibthorpii* Hoffm., *Lathyrus laxiflorus* (Desf.) Kunze, *Veronica urticifolia* Jacq., *Euphorbia amygdaloides* L., *Calamintha Moenh.*, *Galium verum* L. и с не встречающимися в пределах бывшего СССР: *Melica minuta* L., *Agrimonia agrimonioides* DC., *Scutellaria columnae* Ait., *Comandra elegans* (Roch.) Rchb. f. Здесь же, по более освещенным местам видны цветки цикламена, а по опушкам – безвременника (*Colchicum autumnale* L.).

Если сравнивать данный каштановый лес с лесами Кавказа и Закавказья, то удивляет отсутствие здесь вечнозеленого подлеска и вечнозеленых кустарников, которые на Кавказе поднимаются до верхней границы леса. С другой же стороны, ярус иглицы в нижнем поясе, наличие осеннецветущих эфемероидов, лиан (каприфоль) – явные свидетельства субтропичности его флоры.

8. Город Петрич и окрестности. Озеленение в Петриче типично субтропическое, сходное с таковым севера Черноморского побережья Кавказа. Это прежде всего пальмы (*Chamerops humilis* L., *Trachycarpus* sp.) и многочисленные, в основном листопадные деревья и кустарники (*Liriodendron tulipifera* L., *Liquidambar* sp., *Catalpa bignonioides* Walt., *Cercis siliquastrum* L.), вечнозеленых мало – это кипарисовики (*Chamaecyparis* sp.), иасания (*Pasania* sp.), бирючина блестящая (*Ligustrum lucidum* Ait. f.).

В городе и его окрестностях возделываются хурма (*Diospyrus kaki* L.), виноград,

инжир, арахис и даже киви (*Actinidia chinensis* Planch.). Кроме того, недалеко от города находится специализированный питомник по выращиванию саженцев каштана, которые уже на второй год достигают 1,5–2 м высоты и начинают цвести и плодоносить, правда, будучи привиты на более взрослый корневой подвой. Тем не менее уже в 5–7 лет растение выглядит как нормальное деревцо и дает обильный урожай плодов. В качестве сорняка на питомнике растет гелиотроп (*Heliotropium suaveolens* Bieb.), находившийся в полном цвету.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Stojanoff N.* Die Verbreitung der mediterranen Vegetation in Sudbulgarien // *Engler's Bot. Jb.* 1926. Bd. 60. S. 5–55.
2. *Oberdorfer E.* Gliederung und Umgrenzung der Mittelmeervegetation auf der Balkanhalbinsel // *Ber. Geobot. Inst. Rubel (Zurich)*. 1947. S. 84–111.
3. *Markgraf F.* Die Südgrenze mitteleuropäischen Vegetation auf der Balkanhalbinsel // *Ber. Dt. bot. Ges.* 1942. Bd. 60. S. 118–127.
4. *Horvat I.* Die Grenze der mediterranen und mitteleuropäischen Vegetation in Südosteuropa in Lichte neuer pflanzensoziologischer Forschungen // *Ibid.* 1962. Bd. 75. S. 91–104.
5. Головкин Б.Н., Хохряков А.П., Новиков В.С. Ботаническая экскурсия по средней Италии // Бюл. Гл. ботан. сада. 1991. Вып. 160. С. 90–98.
6. Кочев Х., Горунова Д. Первичная продукция травянистого покрова и растительный опад в Fagetum silvaticae asperulosum на горном массиве Витоша // В честьна академик Даки Йорданов. София: Изд-во на Бълг. АН, 1975. С. 161–174.
7. *Kohlhaup P.* Kleine Alpenflora. Bozen: Athesia-Verl. 1977. 130 S.
8. Кутанов Б., Пенев И. Флора на Витоша. София: Изд-во на Бълг. АН, 1963.
9. Ганчев И. Растителност на Лозенската планина. София: Изд-во на Бълг. АН, 1961. 195 с.
10. *Polunin O.* Flores of Greece and the Balkans. Oxford; N.Y.: Oxford Univ. press, 1980. 592 p.
11. Кутанов Б., Кутанов Г. Флора на Пирин. София: Наука и изкуство, 1990. 480 с.

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

Summary

**Khokhrjakov A.P., Mazurenko M.T. The botanical excursion
in South-West Bulgaria**

Authors describe their journey in South-West Bulgaria in September–October 1991. The authors were in Sofia, mountains Witosha (near Sofia), Losenska–Planina (near Sofia), Malovitsy, Gara–Pirin (mountains Pirin), Belasitsa, a town called Petrich near the Greek frontier. There is a description of flora and vegetation in those places. The quantity of mediterranean floristic elements increase towards the south.

І КОНФЕРЕНЦИЯ ЦЕНТРА ПО ОХРАНЕ И ИЗУЧЕНИЮ РАСТЕНИЙ

И.А. Шанцер, К.П. Савов

17–18 мая 1993 г. в Москве в Главном ботаническом саду РАН прошла I Конференция Центра по охране и изучению растений (ЦОИР). ЦОИР создан как общественная организация по инициативе ботаников Москвы и Санкт-Петербурга для организационной и финансовой поддержки научных и научно-практических проектов в области охраны растений и растительного покрова на территории бывшего СССР. Официальная регистрация ЦОИР была проведена в январе 1993 г. в Министерстве юстиции РФ.

В конференции участвовало более 60 ботаников из России (европейской ее части, Урала, Сибири, Дальнего Востока), Украины и Белоруссии. Число участников могло бы быть больше, но, к сожалению, многие приглашения, направленные оргкомитетом конференции специалистам за пределы России, не были получены адресатами вовремя из-за плохой работы почтовой связи.

I Конференция являлась, по существу, учредительной. В результате ее проведения существенно увеличилось число членов ЦОИР (в настоящее время членами организации являются 60 человек из всех государств и регионов, представленных на ней), подтверждены решения состоявшейся в декабре Учредительной конференции, принявшей устав ЦОИР и избравшей правление и ревизионную комиссию, а также приняты положения о членстве в ЦОИР, о ревизионной комиссии, о попечительском совете, об экспертном совете, избраны вышеупомянутые советы. В состав правления ЦОИР вошли И.А. Шанцер (председатель), И.Р. Волковская, К.П. Савов (все – ГБС РАН), А.Н. Кузнецов (ИЭМЭЖ РАН), в состав ревизионной комиссии – В.Г. Шатко (председатель комиссии, ГБС РАН), И.А. Губанов (МГУ им. М.В. Ломоносова) и А.К. Сытин (БИН РАН). В состав попечительского совета избраны А.С. Аболиц (президент частного благотворительного фонда Actual Biology Fund – ABR, г. Москва), Л.Н. Андреев (ГБС РАН, Москва), М.М. Серебряный (ГБС РАН, Москва), А.К. Скворцов (ГБС РАН, Москва), В.Н. Тихомиров (МГУ, Москва), С.С. Харкевич (БПИ ДВО РАН, Владивосток), Н.Н. Певлев (БИН РАН, Санкт-Петербург), Б.А. Юрцев (БИН РАН, Санкт-Петербург), экспертного совета – Ю.Е. Алексеев (МГУ, Москва), М.В. Баранова (БИН РАН, Санкт-Петербург), Д.В. Гельтман (БИН РАН, Санкт-Петербург), М.С. Игнатов (ГБС РАН, Москва), Р.А. Карписонова (ГБС РАН, Москва), А.Е. Кожевников (БПИ ДВО РАН, Владивосток), Д.А. Петелин (МГУ, Москва), М.Г. Пименов (МГУ, Москва), А.К. Сытин (БИН РАН, Санкт-Петербург), В.П. Тихонова (ВНИИприрода, Москва). Кроме того, конференция проголосовала за кандидатуры ряда известных и уважаемых ученых, по разным причинам не присутствовавших ни на Учредительной, ни на I Конференции ЦОИР и поручила правлению ЦОИР обратиться к ним с просьбой войти в состав советов.

Основу деятельности ЦОИР будут составлять проекты, предлагаемые и выполняемые его членами. Большинство участников конференции привезли с собой проекты научного и практического характера, для которых, после их доработки и экспертизы в экспертном совете ЦОИР, правление начнет поиск источников финансирования. На настоящий момент в ЦОИР имеется 24 проекта. Поиск финансирования может осуществляться как для каждого отдельного проекта, так и для их пакетов или программ, составленных из ряда близких по тематике проектов. В частности, участники конференции выступали с инициативой создания программы по редким растениям России, которая включала бы в себя проекты, связанные с флористическими исследованиями в различных регионах, и правление уже начало работу по созданию такой программы. Для координации и информационного обеспечения работы

ЦОИР правлением разработаны проекты, предусматривающие издание Информационного бюллетеня Центра, создание базы данных по редким растениям и развитие информационной инфраструктуры с использованием современных компьютерных технологий. Для этих проектов уже начат поиск финансирования.

ЦОИР ориентируется на финансирование из негосударственных источников, считая создание системы негосударственного финансирования научных исследований, аналогичной существующей в развитых странах, единственным выходом из тяжелой ситуации, в которой оказалась наука в России и других странах бывшего СССР.

I Конференция была подготовлена и проведена на средства, предоставленные The John & Catherine McArthur Foundation, которому ее организаторы глубоко благодарны, так же как и директору The Missouri Botanical Garden Dr. Peter. H. Raven, в значительной мере способствовавшему как созданию ЦОИР, так и получению гранта на проведение конференции. Мы благодарим также администрацию Главного ботанического сада РАН и его директора Л.Н. Андреева, всемерно способствовавших как проведению конференции, так и созданию центра.

Центр по охране и изучению растений

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

**I. Shanzer, K. Savov. The First Conference
of the Plant Conservation and Research Centre (PCRC)**

First PCRC Conference was held at the Main Botanical Garden, Moscow (17–18 May, 1993). PCRC was established as independent public organization to promote coordination and support for scientific and practical projects concerning conservation of plants and their communities over the former USSR area. More than 60 boranists from Russia, Byelorussia and Ukraine took part in the Conference and 60 boranists are the members of the PCRC now. The Conference adopted the internal PCRC regulations and elected Board of Trustees and Advisory Board. PCRC thanks sincerely The John and Catherine McArthur Foundation for the grant provided to hold the Conference, and Dr. Peter H. Raven for support in establishing PCRC and receiving the grant.

УДК 58:061.75

ПАМЯТИ Н.А. ДУБРОВИЦКОЙ

Надежда Ивановна Дубровицкая (2 июля 1897 – 6 июня 1992 г.) прожила долгую и трудную жизнь, испытала тяжести гражданской и отечественной войн, горе потери сына на войне и "прелести" московских коммуналок. Родилась она в селе Окшово Владимирской губернии, окончила Елатомскую женскую гимназию (1915 г.) и естественное отделение физико-математического факультета МГУ по специальности "ботаника" (1923 г.). До поступления в МГУ преподавала в школе, а также на рабфаке Университета им. Я.М. Свердлова.

Научной работой стала заниматься в ботаническом отделе биологического музея им. К.А. Тимирязева (1922 г.) под руководством Н.П. Кренке. С 1931 г. на его базе создается лаборатория морфологии растений Биологического института им. К.А. Тимирязева при Ученом Комитете ЦИК СССР. С переходом института в Академию наук СССР лаборатория была преобразована в лабораторию фитоморфогенеза, затем она потеряла постоянную прописку: переходила в состав Института генетики (1938–1941 гг.) и Института Физиологии растений (1944 г.), позже была переведена в ГБС АН СССР. Здесь, просуществовав недолго как лаборатория онтогенеза растений, вскоре была закрыта.

С 1927 г. Н.И. начала заниматься темой "Экспериментальное изменение исторических функций органа" на примере укорененных листьев бегонии. Первые ее серьезные обобщения на эту тему публикуются в сборнике "Феногенетическая изменчивость" (1933–1935 гг.). В последующие годы интересы Н.И. расширяются, они касаются вопросов трансплантации, регенерации и возрастной изменчивости, экспериментального получения придаточных побегов у картофеля заражением *Bacterium tumefaciens*, генезиса каллуса и особенностей развития каллусных побегов. Через все ее исследования проходят мысли о значении возрастности растений для регенерации и корреляции между морфологическими признаками и скороспелостью растений. Полученные ею материалы были обобщены в кандидатской (1935 г.) и докторской (1953 г.) диссертациях. Докторская диссертация "Возраст и регенерация у растений" защищена в Ботаническом институте им. В.Л. Комарова АН СССР и впоследствии была издана в виде монографии "Регенерация и возрастная изменчивость растений" (1961 г.).

Перу Н.И. Дубровицкой принадлежит 55 публикаций. В них развиваются традиции школы Н.П. Кренке, которая в свое время была одной из оригинальных и ведущих в области экспериментальной ботаники. Представители указанной школы много сделали в разработке таких проблем, как возрастность, регенерация, хирургия и трансплантация растений. Признанием этого служило издание трудов Н.П. Кренке в Германии. Его обобщения, касающиеся морфологических особенностей листьев в зависимости от возраста растений и местоположения их на побеге, остались, к сожалению, мало известны для англоязычного читателя. По этой причине заслуга в их изучении приписывается Э. Эшби (Ashby, 1948–1951 гг.) – советнику посольства Великобрита-

нии в Москве в годы войны, что вызывает законное удивление. Забвению приоритета Н.П. Кренке в значительной мере способствовала незаслуженная критика его идеи с "материалистических" позиций в нашей печати в те годы, особенно его теории циклического старения и омоложения растений. Она была признана несоответствующей "передовой биологии" – взглядам Т.Д. Лысенко и его сторонников. В этой обстановке Н.И. совместно с А.Н. Кренке публикует статью "О критике теории возрастной цикличности Н.П. Кренке" (Успехи соврем. биологии, 1953. Т. 36. Вып. 1 [4]), где отстаивает своего учителя о роли возрастных изменений в онтогенезе растений. Эта мысль проходит и в дальнейших публикациях Н.И. Тем не менее ее голос остался гласом вопиющего в пустыне в общем хоре борцов за "материалистическую биологию". Основные положения теории возрастной цикличности растений получили серьезное подтверждение в экспериментах П.И. Гупало (1969 г.) и высоко оценены физиологами (Максимов Н.А., Курсанов А.Л., Чайлахян М.Х.).

Для школы Н.П. Кренке был характерен динамический подход к изучению морфологических особенностей растений. Эта же тенденция присуща и работам Н.И., посвященным анализу структурных изменений черешков укорененных листьев. Заметим, что структурные изменения листьев после укоренения были предметом серьезных публикаций некоторых немецких и французских исследований. Н.П. Кренке этому вопросу также отводил большое место при обосновании роли и значения феногенетической изменчивости растений. Поэтому Н.И. выполнила обстоятельную работу по их характеристике на примере черешков листьев бегонии, культивируемых в укорененном виде в течение 9 лет. Эта работа по праву считается одной из классических в этой области.

Много внимания уделяла Н.И. изучению активности процессов регенерации у листовых и стеблевых черешков в связи с общим возрастом растения и собственным возрастом органа, изучению особенностей развития потомства черенков, продолжительности жизни укорененных листьев, а также анатомии каллусообразования и каллуса как очага новообразований растений при вегетативном размножении.

Работы Н.И. способствовали теоретическому углублению и экспериментальному развитию таких проблем, как возрастность и регенерация растений. О них не так часто вспоминают в эпоху триумфа методов культуры изолированных клеток и тканей растений. Но это нисколько не умаляет значения исследований Н.М. Дубровицкой для развития классического направления проблемы регенерации, многие достижения которого вошли в учебную литературу. Интерес к работам Н.И. не ослабевает и ныне при обсуждении вопросов возрастности и вегетативного размножения растений черенками.

Ушел из жизни прекрасный и культурный человек, скромный и вдумчивый исследователь, который оставил яркий след в изучении экспериментального ризогенеза и новообразования растений. Ее труды – пример научного поиска и добросовестности.

Дагестанский государственный университет, Махачкала

А.Г. Юсуфов

Summary

Obituary N.I. Dubrovitskaya, 1897–1992 (by Yusufov A.G.).

Doctor of biological sciences N.I. Dubrovitskaya is known for her research in plant aging and regeneration.

СОДЕРЖАНИЕ

ИНТРОДУКЦИЯ И АККЛИМАТИЗАЦИЯ

| | |
|---|----|
| Плотникова Л.С. Некоторые аспекты интродукции растений дендрофлоры России | 3 |
| Виноградова Ю.К. История интродукции смородины золотистой и результаты ее культивирования в Главном ботаническом саду РАН | 10 |
| Федина Л.А. Ритм сезонного развития некоторых древесных растений южного Приморья | 17 |

ФЛОРИСТИКА И СИСТЕМАТИКА

| | |
|---|----|
| Хохряков А.П. Новые изменения и дополнения к флоре Аджарии | 22 |
| Шатко В.Г., Волковская И.Р., Миронова Л.П. О находке <i>Nectaroscordum meliophilum</i> Juz. на Карадаге | 29 |
| Игнатьева М.Е. Флора озелененных территорий Санкт-Петербурга | 31 |

ФИЗИОЛОГИЯ, БИОХИМИЯ

| | |
|--|----|
| Новожилова О.А., Арефьева Л.П., Кириченко Е.Б., Прусаков А.Н., Семихов В.Ф. Изменение полипептидного состава белков узла кущения пшеницы в процессе зимовки | 36 |
| Миргайские М. О влиянии ультрафиолета на продуктивность подземных органов растений | 41 |
| Овсянникова О.М., Шапкин С.А., Семкина Л.А. Феноменология первичных процессов фотосинтеза форзиции яйцевидной. | 44 |
| Кириченко Е.Б., Руденко С.С., Баглай Б.М., Масикевич Ю.Г. Культура изолированных листьев родиолы розовой <i>in vitro</i> | 50 |
| Лебедев Г.В., Сабина Е.Д., Егоров В.Г., Грачева Н.Ю., Аксенова Н.П., Баерина Т.В., Константинова Т.Н., Сергеева Л.И., Голяновская С.А., Зальцман О.О., Иванов М.Я., Востров И.С., Демидов А.С., Иванов В.Н., Хржановский Я.В., Кахнович З.Н., Епифанова Л.М. Накопление стронция и цезия некоторыми растениями | 55 |

МОРФОЛОГИЯ, АНАТОМИЯ, ЭМБРИОЛОГИЯ

| | |
|--|-----|
| Дейстфельдт Л.А. Дифференциация морфотипов у лютика кашубского в зависимости от местообитания | 59 |
| Куклина А.Г. Полиморфизм вегетативных органов жимолости синей. | 69 |
| Байкова Е.В. Формирование побеговой системы некоторых видов шалфея в ходе онтогенеза. | 74 |
| Трофимова И.А. Структура побеговой системы и морфогенез некоторых видов рода <i>Pseudanthemum</i> | 81 |
| Юрьев А.И. Полиморфизм печеночницы благородной в Подмоскowie. | 91 |
| Крысьев М.Т. Влияние качества привойных почек на срастание компонентов прививки и развитие привитых растений | 96 |
| Саутин Б.А. К биологии и интродукции клевера темно-каштанового | 99 |
| Чурикова О.А., Румынин В.А., Барыкина Р.Г., Слюсаренко А.Г. Морфогенетические процессы в луковичных чешуях некоторых видов лилий в условиях масс-клонального размножения <i>in vitro</i> | 105 |
| Горб Л.К., Федоровская Я.А. Цитозмбриологические исследования <i>Halesia carolina</i> L. | 112 |

ЦВЕТОВОДСТВО, ОЗЕЛЕНЕНИЕ

| | |
|---|-----|
| Мерзликина М.П. Изменение почвенных условий под влиянием мульчи из древесной щепы | 119 |
|---|-----|

ЗАЩИТА РАСТЕНИЙ

| | |
|--|-----|
| Богарада А.П., Кривушенко В.П., Мартыновская Н.М. Вредители и болезни подорожника блешного на Украине | 128 |
| Келдыш М.А. Особенности распространения неповирусов в антропогенных экосистемах | 132 |

СЕМЕНОВЕДЕНИЕ

| | |
|--|-----|
| Виравча Л.Л. Семенная продуктивность козульника водопадного в условиях Хибия | 137 |
| Тарбаева В.М. Строение семян и семенной кожуры у представителей сем. кипарисовых | 141 |
| Тарбаева В.М. Строение семени и семенной оболочки у таксодиевых | 147 |

ИНФОРМАЦИЯ

| | |
|--|-----|
| Демидов А.С., Иванов В.Н., Мерзликина М.П. Конференция "Промышленная ботаника: состояние и перспективы развития" | 153 |
| Дзыбов Д.С., Чикалина А.К. Совещание "Эколого-ботанические аспекты интродукции рас- тений в условиях северного Кавказа" | 155 |
| Некрасов В.И. Арборетум Мустила (Финляндия) | 157 |
| Хохряков А.П., Мазуренко М.Т. Ботаническая экскурсия по юго-западной Болгарии | 159 |
| Шанцер И.А., Савов К.П. I Конференция Центра по охране и изучению растений | 167 |

ПОТЕРИ НАУКИ

| | |
|-------------------------------|-----|
| Памяти Н.А. Дубровицкой | 169 |
|-------------------------------|-----|

CONTENTS

INTRODUCTION AND ACCLIMATISATION

| | |
|---|----|
| <i>Plotnikova L.S.</i> Some aspects of introduction of woody plants in Russia | 3 |
| <i>Vinogradova J.K.</i> The history of introduction of <i>Ribes aureum</i> Pursh and cultivation of this species in the Main Botanical Garden | 10 |
| <i>Fedina L.A.</i> Seasonal development rhythm of some woody plants from Southern Primorye | 17 |

FLORISTICS AND TAXONOMY

| | |
|--|----|
| <i>Khokhrjakov A.P.</i> The new modifications and additions to the flora of Adzaria | 22 |
| <i>Shatko V.G., Volkovskaya I.R., Mironova L.P.</i> <i>Nectaroscordum meliophilum</i> — a new record for the Karadag State Reserve. | 29 |
| <i>Ignatjeva M.E.</i> Flora of Green Areas of Saint-Petersburg | 31 |

PHYSIOLOGY AND BIOCHEMISTRY

| | |
|---|----|
| <i>Novozhilova O.A., Arefyeva L.P., Kirichenko E.B., Prusakov A.N., Semikhov V.F.</i> Polipeptide composition change of wheat bushing out knot protein during the wintering. | 36 |
| <i>Mirgaysiev M.</i> The effect of ultra-violet radiation on the productivity of plant underground organs. | 41 |
| <i>Orsyannikova O.M., Shavnin A.S., Semkina L.A.</i> Phenomenology of primery processes of photosynthesis of <i>Forsythia ovata</i> | 44 |
| <i>Kirichenko E.B., Rudenko S.S., Baglai N.V., Masikevich Y.G.</i> In vitro micropropagation of isolated leaves of <i>Rhodiola rosea</i> | 50 |
| <i>Lebedev G.V., Sabinina E.D., Egorov V.G., Grachjova N.Y., Aksjenova N.P., Bavrina T.V., Konstantinova T.N., Sergeev L.I., Goljanovskaya S.A., Zaltsman O.O., Ivanov M.J., Vostrov I.S., Demidov A.S., Ivanov V.N., Khraganovskiy J.V., Kakhnovich Z.N., Epifanova L.M.</i> The accumulation of Cs and Sr by plants | 55 |

ANATOMY, MORPHOLOGY

| | |
|--|-----|
| <i>Deistfeldt L.A.</i> Composition of <i>Ranunculus cassubicus</i> morphotypes in different plant communities. | 59 |
| <i>Kuklina A.G.</i> The variation of vegetative characters of <i>Lonicera coerulea</i> L. | 69 |
| <i>Bajkova E.B.</i> Growth strategy of several species of <i>Salvia</i> | 74 |
| <i>Trofimova I.A.</i> Stem system structure and morphogenesis in some species of <i>Pseuderanthemum</i> ... | 81 |
| <i>Yuriev A.I.</i> Polymorphism of <i>Hepatica nobilis</i> in Moscow Region. | 91 |
| <i>Krstev M.T.</i> The quality of the grafted buds its influence on the grafting and the subsequent development of the scions | 96 |
| <i>Sautin E.A.</i> The bioecology and introduction of <i>Trifolium spadiceum</i> L. | 99 |
| <i>Churikova O.A., Rumunin V.A., Barukina R.P., Sljusarenko A.G.</i> Morphogenetic processes in bulb scale of some species of lilies during the mass-clonal propagation in vitro | 105 |
| <i>Gorb L.K., Fedorovskaya J.A.</i> Cytoembryologic study of <i>Halesia carolina</i> L. | 112 |

LANDSCAPE AND SHADE GARDENING

| | |
|--|-----|
| <i>Merzlikina M.P.</i> Changes of soil conditions under wood chips mulch. | 119 |
| <i>Gorbok V.M.</i> Establishing coniferous planting in the steppe zone of Russia. | 125 |

PLANT PROTECTION

| | |
|--|-----|
| <i>Bogarada A.P., Krivunenko V.P. Martunovskaya N.M. Pests and diseases of Plantago psyllium L. in the Ukraine</i> | 128 |
| <i>Keldish M.A. The distribution of NEPO-viruses in anthropogenic ecological systems</i> | 132 |

SEED PROBLEMS

| | |
|---|-----|
| <i>Virachjova L.L. Seed production by Doronicum cataractarum Willd. in the Hibiny mountains</i> | 137 |
| <i>Tarbayeva V.M. The seed and seed coat structure in species of Cupressaceae</i> | 141 |
| <i>Tarbayeva V.M. The structure of seeds and seed coats in Taxodiaceae</i> | 147 |

INFORMATION

| | |
|--|-----|
| <i>Demidov A.S., Ivanov V.N., Merzlikina M.P. A conference "Industrial Botany: The current state and options for future development"</i> | 153 |
| <i>Dzibov D.S., Chikalina A.P. A workshop on "Ecological and botanical aspects of plant introduction in the North Caucasus"</i> | 155 |
| <i>Nekrasov V.I. Mustila Arboretum (Finland)</i> | 157 |
| <i>Khokhrjakov A.P., Mazurenko M.T. The botanical excursion in South-West Bulgaria</i> | 159 |
| <i>Shanzer I.A., Savov K.P. The First Conference of the Plant Conservation and Research Centre (PCRC)</i> | 167 |

OBITUARY

| | |
|--|-----|
| <i>Obituary N.I. Dubrovitskaya (by A.G. Yusufov)</i> | 169 |
|--|-----|

Научное издание
Бюллетень Главного ботанического сада
Выпуск 169

Утверждено к печати
Главным ботаническим садом им. Н.В. Цицина
Российской академии наук

Руководитель фирмы "Наука-Биология"
И.Б. Ветрова
Редактор Г.П. Панова
Художественный редактор Н.И. Михайлова
Технический редактор Н.М. Бурова
Корректор Г.В. Дубовицкая

Набор выполнен в издательстве
на наборно-печатающих автоматах

ЛР № 020297 от 27.XI 91 г.
ИБ № 962

Подписано к печати 26.01.94
Формат 70 × 100 1/16. Гарнитура Пресс-Роман
Печать офсетная. Усл.печ.л. 14,3
Усл.кр.-отт. 14,4. Уч.-изд.л. 17,6
Тираж 430 экз. Тип. зак.63.

Ордена Трудового Красного Знамени
издательство "Наука" 117864 ГСП-7,
Москва В-486, Профсоюзная ул., 90
Санкт-Петербургская типография № 1
ВО "Наука"
199034, Санкт-Петербург, В-34
9-я линия, 12

**АДРЕСА КНИГОТОРГОВЫХ ПРЕДПРИЯТИЙ
РОССИЙСКОЙ ТОРГОВОЙ ФИРМЫ "АКАДЕМКНИГА"**

Магазины "Книга-почтой"

117393 *Москва*, ул. Академика Пилюгина, 14, корп. 2; 197345 *Санкт-Петербург*, ул. Петрозаводская, 7

Магазины "Академкнига" с указанием отделов "Книга-почтой":

690088 *Владивосток*, Океанский пр-т, 140 ("Книга-почтой"); 620151 *Екатеринбург*, ул. Мамина-Сибиряка, 137 ("Книга-почтой"); 664003 *Иркутск*, ул. Лермонтова, 289 ("Книга-почтой"); 660049 *Красноярск*, пр-т Мира, 84; 103009 *Москва*, ул. Тверская, 19-а; 117312 *Москва*, ул. Вавилова, 55/7; 117383 *Москва*, Мичуринский проспект, 12; 630076 *Новосибирск*, Красный пр-т, 51; 630090 *Новосибирск*, Морской пр-т, 22 ("Книга-почтой"); 142284 *Протвино* Московской обл., ул. Победы, 8; 142292 *Пушино* Московской обл., МР "В", 1 ("Книга-почтой"); 443002 *Самара*, пр-т Ленина, 2 ("Книга-почтой"); 191104 *Санкт-Петербург*, Литейный пр-т, 57; 199164 *Санкт-Петербург*, Таможенный пер., 2; 194064 *Санкт-Петербург*, Тихорецкий пр-т, 4; 634050 *Томск*, наб. реки Ушайки, 18; 450059 *Уфа*, ул. Р. Зорге, 10 ("Книга-почтой"); 450025 *Уфа*, ул. Коммунистическая, 49

Магазин "Академкнига" в Татарстане:

420043 *Казань*, ул. Достоевского, 53