



ISSN 0366-502X

БЮЛЛЕТЕНЬ ГЛАВНОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА

Выпуск
186

НАУКА



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

БЮЛЛЕТЕНЬ
ГЛАВНОГО
БОТАНИЧЕСКОГО
САДА

Выпуск

186



МОСКВА «НАУКА» 2003

УДК 58
ББК 28.5л6
Б98

Ответственный редактор
академик *Л.Н. Андреев*

Редакционная коллегия:

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

Рецензенты:

доктор биологических наук М.С. Игнатов
кандидат биологических наук А.И. Макридин

Бюллетень Главного ботанического сада / Гл. ботан. сад им. Н.В. Цицина. –
М.: Наука, 1948 – . –

ISSN 0366-502X

Вып. 186 / Отв. ред. Л.Н. Андреев. – 2003. – 264 с.; ил. ISBN 5-02-033043-4

Настоящий выпуск представляет материалы научных исследований сотрудников одного из старейших ботанических садов на пространстве СНГ – Никитского ботанического сада. В минувшем, 2002 г. он отмечал 190-летний юбилей. В представленных статьях отражены основные направления исследований сада: интродукция и акклиматизация, флористика, систематика, геоботаника, анатомия и морфология, селекция и отдаленная гибридизация плодовых и декоративных растений в условиях Крымского полуострова.

Для интродукторов, флористов, морфологов, анатомов, селекционеров, специалистов по озеленению.

По сети АК

Editor-in-Chief

L.N. Andreev, Member, Russian Academy of Sciences

Editorial Board:

B.N. Golovkin, Yu.N. Gorbunov (Deputy Editor-in-Chief), *A.S. Demidov,*
Ye.B. Kirichenko, Z.Ye. Kuzmin,
L.S. Plotnikova, V.F. Semikhov, A.K. Skvortsov, O.B. Tkachenko,
N.V. Trulevich, V.G. Shatko (Executive Secretary)

Reviewed by:

M.S. Ignatov, Dr. Sc. (Biol.), A.I. Makridin, Cand. Sc. (Biol.)

Bulletin of the Main Botanical Garden / Main Botanical Garden named after N.V. Tsitsin. – M.: Nauka, 1948 – . –

ISSN 0366-502X

Issue 186 / Ed. by L.N. Andreev. – 2003. 264 p.; ill. ISBN 5-02-033043-4

This issue of "Bulletin of the Main Botanical Garden" contains the articles of our colleagues from Nikita Botanical Garden, one of the oldest botanical garden within the territory of the former USSR. It was 190 years old in 2002. Now Nikita Botanical Garden as the National Scientific Centre of the Ukrainian Academy of Agricultural Sciences (it is its official name) is one of the leading botanical gardens in Ukraine. The traditional directions of research work, unity of fundamental investigations and practice have been maintained in the Garden. The materials, presented in the issue, will aid the readers to get an idea of diverse research work, carried out in Nikita Botanical Garden at present.

ISBN 5-02-033043-4

© Издательство "Наука", 2003

© Российская академия наук и издательство "Наука",
продолжающееся издание "Бюллетень Главного
ботанического сада" (разработка, художественное
оформление), 1948 (год издания вып. 1), 2003

К 190-ЛЕТИЮ НИКИТСКОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА

Этот выпуск “Бюллетеня Главного ботанического сада” предоставлен нашим коллегам из Никитского ботанического сада – одного из старейших ботанических садов на пространстве бывшего СССР. Совсем недавно (в 2002 г.) он отметил свой 190-й юбилей. Ныне Никитский ботанический сад – Национальный научный центр Украинской академии аграрных наук (таково его официальное название) – один из ведущих ботанических садов Украины. Он сохранил традиционные направления научно-исследовательских работ, сочетая фундаментальные исследования с внедрением в производство практических разработок. Помещенные материалы помогут составить представление о спектре исследований, проводимых его сотрудниками на данном этапе.



ИНТРОДУКЦИЯ И АККЛИМАТИЗАЦИЯ

УДК 582.998.16 (477.75)

ИНТРОДУКЦИЯ ЛЕКАРСТВЕННЫХ РАСТЕНИЙ НА УКРАИНЕ

И.Е. Логвиненко, Л.А. Логвиненко

Основной целью наших исследований являются расширение ассортимента и увеличение производства сырья лекарственных растений для использования в медицине, а также разработка научных основ интродукции на популяционно-видовом уровне, накопление генофонда наиболее ценных новых видов, изучение потенциала изменчивости видов и отбор наиболее продуктивных и устойчивых форм с последующим испытанием их в разных экологических условиях, разработка и внедрение технологий размножения и возделывания их.

Объектом исследования служат новые виды для культуры, формы и сорта ароматических и лекарственных растений, дающих оригинальные эфирные масла, растительное сырье – источники получения отдельных биологически активных веществ и лекарственных препаратов.

Основным источником интродукции лекарственных и ароматических растений служит природная флора, многие виды которой характеризуются наличием большого внутривидового разнообразия хеморас, существенно отличающихся по содержанию био...гически активных веществ.

Работа проводится родовыми комплексами на популяционном уровне с привлечением исходного материала из разных эколого-географических зон, из первичных и вторичных центров их происхождения, путем выписки семян по делектусам и сбора в процессе экспедиционного обследования природной флоры Крыма и юга Украины. Все исследования проводили по методике, разработанной в отделе, а также [1, 2]. Массовую долю эфирного масла определяли методом гидродистилляции, компонентный состав – газожидкостной хроматографии.

Для того чтобы интродуцировать тот или иной вид, необходимо знать его экологию на родине, экологический фон, в котором предполагается осуществлять интродукцию, географические принципы выбора районов, в пределах которых возможны те или иные формы и пути интродукции. Прогнозирование эффекта интродукции новых культур просто невозможно без экологического анализа [3]. Экологию вида можно изучить наиболее полно на основе его популяций. Популяция – основной структурный элемент вида. Разные популяции могут иметь разные структурно-физиологические особенности, адаптированные к экологической ситуации и запрограммированные генетическим кодом, поэтому для организации интродукционно-селекционной работы необходимо иметь семена со всех участков ареала, особенно контрастных по эколого-географическим условиям. Биологический вид, особенно дислоцированный на значитель-

ной (большой) площади и встречающийся в разнообразных условиях обитания, неоднороден эколого-географически, представлен разнообразными внутривидовыми систематическими группами-расами. С точки зрения биосистематики, как и хозяйственного использования, расы и слагающие их популяции неоднородны: одни более перспективны, другие менее.

Созданная коллекция лекарственных растений представлена 139 видами, относящимися к 67 родам и 33 семействам. Наиболее удельный вес (45%) занимает семейство астровых, затем (по 8–10%) сем. цезальпиниевых, яснотковых, бурачниковых, пасленовых. Наибольший интерес представляли – полынь, мирт, эхинация, стевия, железница, кассия, люффа, эрва, пассифлора, витания, мелколепестник, копеечник, лапчатка, ваточник, галега, окопник, левзея. Дифференцированное использование известных методов и теоретических предпосылок в интродукции, многоплановость в изучении исходного материала (использование данных о специфике роста и развития, популяционной изменчивости, повышение пластичности растений за счет отбора, разработка некоторых приемов агротехники) позволили подготовить для введения в культуру 26 видов, форм, сортообразцов лекарственных растений [4]. Получены и переданы в 1999–2002 г. в Госсортиспытание 12 новых сортов вводимых в культуру лекарственных растений. Совместно с Государственным научным центром лекарственных средств Украины в Харькове разработаны и проходят клиническое испытание два медицинских препарата – эрикан и канизан.

Род Полынь (*Artemisia L.*) включает более 400 видов, на территории СНГ – 180. В изучении находилось 88 видов, привлеченных с различных регионов мировой флоры, в том числе 23 вида, произрастающих на Украине, 14 видов в Крыму. Широкий спектр терапевтического действия полыней и их использование в народной и официальной медицине обусловлены многообразием содержащихся в них биологически активных веществ – эфирных масел, кумаринов, лактонов, флавоноидов, органических кислот и др. Впервые вводятся в культуру на Украине перспективные виды лекарственных растений рода *Artemisia L.*: полынь таврическая (*A. taurica Willd*) [5], п. веничная (*A. scoparia Wald. et Kit*), п. однолетняя (*A. annua L.*), п. лимонная (*A. balchanorum Krasch.*), п. лечебная (*A. abrotanum L.*), п. сантонинная (*A. santonica L.*), п. понтийская (*A. pontica L.*) и другие. Изучена биология при интродукции на юге Украины, разработаны некоторые приемы первичной агротехники, выделены высокопродуктивные сортообразцы и сорта. Разработаны методические рекомендации по возделыванию и переработке сырья.

Получены и переданы в Госсортиспытание сорта: полыни веничной – “Ветвистый”, п. эстрагон – “Изумруд”, п. однолетней – “Новичок”. Размножены и переданы на конкурсное испытание два сорта п. таврической и п. лечебной.

Полынь лимонная (*A. balchanorum Krasch.*) обладает приятным цитрусовым запахом, а также поливитаминными свойствами, максимальное количество которых обнаружено в цветущих растениях. Это обильный источник витаминов С (150 мг%), В (143 мг%), В₁ (52 мг%). В экстрактах идентифицировано 14 свободных аминокислот (общее содержание их 530 мг/л). Доминирующей аминокислотой является пролин. Экстракти полыни лимонной обладают антифункциональной активностью и прекрасными ароматическими свойствами. Урожай сырья в производственных посадках – 40–120 ц/га. В природных условиях содержание эфирного масла и его химический состав сильно колеблются, в нем мало терпеновых углеводородов (пинена и лимонена), а основную часть составляют кислородные производные (цитраль, линалоол, линалилацетат). Содержание эфирного масла – 0,4–1,5%, цитрала в масле – 1,8–38%, линалоола – 16–40%.

При возделывании в культуре на Украине это разнообразие сохраняется: содержание масла – 0,6–2,4%, цитрала – 4–7%. Сбор эфирного масла – 40–80 кг/га.

Надземная часть **полыни метельчатой** имеет приятный пряный запах, выделены формы с запахом гвоздики, мускатного ореха, кардамона, нашедшие применение как пряность в виноделии и ликеро-водочной промышленности. Полынь метельчатая широко используется в нетрадиционной медицине. Проведено сравнительное изучение компонентного состава масла п. метельчатой в процессе цветения трех сортообразцов: двух раннеспелых и одного позднеспелого. Разница в наступлении массового цветения – 1–1,5 мес. По составу масла идентичны и представлены углеводородами, альдегидами (анисовый и коричный) и метилированными фенолами (тимол и транс-метил-изоэвгенол). Доминирующим компонентом всех масел является транс-метил-изоэвгенол), содержание которого колеблется от 37,2 до 89,2%. Масло полыни раннеспелой формы содержит 44,7% углеводородов, из которых 22,0% составляет пинен, 1,1–6,4% – альдегиды. Наблюдается индивидуальный характер изменчивости содержания компонентов в процессе созревания. В культуре растения достигают высоты 1,0–1,5 м, в диаметре 0,8–1,0 м. Выход эфирного масла в фазе массового цветения у сортообразца 82883 составил 0,73% от сырой массы, урожай сырья – 86,3–122,5 ц/га. Масло и трава полыни метельчатой используются в качестве антисептика, а также при разработке фитопрепаратов лечебно-профилактического и санитарно-гигиенического направления.

Полынь таврическая (*A. taurica* Willd) впервые нами вводится в культуру как ценное лекарственное и эфирномасличное растение. Надземная часть содержит 0,5–2,5% эфирного масла, выделен сесквитерпеновый лактон – тауремизин и таурецин [6]. Растительное сырье используется в комплексной терапии респираторных аллергозов в виде чаев, ароматического массажа и акупунктуры [7]. Выявлена фототоксичная и антифунгальная активность суммы лактонов [8]. Вид представлен большим разнообразием хеморас, отличающихся по запаху, содержанию и качеству эфирного масла. Особенно сильно проявляется это многообразие в Присивашье, Черноморском и Судакском районах Крыма. Выделенные индивидуальным отбором перспективные образцы изучались в культуре в различных почвенно-климатических условиях Крыма и Херсонской области. Производственное испытание сортообразца 47973 в условиях юга Украины дало хорошие результаты, урожай сырья – 130 ц/га, сбор эфирного масла – 80 кг/га. Урожай сырья дикорастущей п. таврической в этих же условиях был 4–8 ц/га, содержание эфирного масла – 0,16%.

Проведенное изучение химического состава эфирного масла ияти сортообразцов полыни таврической показало, что четыре из них являются идентичными и состоят из сабинена, мирцена, 1,8-цинеола, туйонов и борнеола. Преобладающим является туйон, сумма изомеров которого составляет 82,8–95,8%. Эфирное масло полыни таврической сортообразца 34383 по химическому составу принципиально отличается от описанных. В нем идентифицировано 9 компонентов, кроме упомянутых выше, а именно: нерол + нераль, гераниол и гераниаль. На фоне относительно низкого содержания туйона (50,7%) масло характеризуется значительным количеством (39,4%) компонентов, сообщающих ему цветочные тона, в том числе 31,2% – гераниола.

Полынь эстрагон (*A. dracunculus* L.) находит широкое применение как каротиносодержащее и антицинготное средство в диетическом питании. Эфирное масло эстрагона используется при разработке фитопрепаратов лечебно-профилактического и гигиенического назначения. В изучении находилось 78 образцов, привлеченных из различных участков ареала, представленных различными

хемотипами; из них выделены 11, как перспективные по урожаю сырья и выходу эфирного масла. У наиболее продуктивных образцов урожай сырья составил 110–166 ц/га, массовая доля эфирного масла – 0,22–0,61% от сырой массы, сбор эфирного масла – 24,2–57,2 кг/га. В основе каждой разновидности лежит базовая формула метилхавикола. Наибольшее количество его содержится у сортообразца 98086 – 91%. Другие сортообразцы наряду с метилхавиколом содержат различные его производные. У сортообразцов 131187 и 45992 присутствует метилэвгенол – 70,5 и 57,5%.

Надземная часть *полыни однолетней* (*A. annua L.*) используется как ароматическая добавка к кулинарным изделиям, в ней содержится эфирное масло 0,12–1% от сырой массы. В нем идентифицировано 7 компонентов, основным является артемизия-кетон, составляющий 50,5–54,3%, вторым – камфора – 11,2–14,8%. Надземная часть растения и его эфирное масло проявляют fungicidную и фунгистатическую активность в отношении плесневых грибов. В эксперименте показано угнетающее действие фитонцидов растения на развитие сибирской язвы. Путем индивидуального отбора исходного материала в природных популяциях разных экологического зон (Закавказье, Северный Кавказ, Крым и др.) и его дальнейшего изучения в условиях культуры на Южном берегу Крыма были выделены высокопродуктивные формы п. однолетней. Формы эти имеют разные сроки прохождения основных фенофаз, а следовательно, и разные сроки уборки сырья, что для производства имеет немаловажное значение. Установлено, что максимальное количество эфирного масла содержится в сырье, собранном в фазу массового цветения растений, в этот период урожайность сырья также максимальная – до 200 ц/га.

Особенно интересной является популяция *полыни сантонинной* (*A. sanctonica L.*), представленной в Крымском Присивашье хемоформой f. *citralifera* N. Rubtz. В состав эфирного масла входит значительное количество цитраля. Полынь сантонинная – полукустарник высотой 60–80 см. В Крыму встречается на солончаках, влажных солонцеватых лугах и солонцах по берегам озер и морей. Хорошо растет и развивается в условиях культуры. Выход эфирного масла – 0,3–0,6% от сырой массы, сбор эфирного масла – 39–113 кг/га. Масло подвижное, бесцветное с приятным запахом. Наибольший интерес представляют образцы п. сантонинной, выделенные в районе Ишуни, цитральные формы 75485, 83885, 84185. У полыни сантонинной 68891 с фруктово-конфетным запахом масло аналогично таковому п. лимонной, т.е. присутствует много цитралей (нераль и гераниаль). Эфирное масло п. лечебной сортообразца 21487 отличается большим количеством 1,8-цинеола и его изомера камфоры – 53,0%. Урожай сырья – 65,5 ц/га, сбор эфирного масла – 23,6 кг/га. Эфирное масло п. понтийской представлено бициклическими терпеноидами группы туйона, содержание которых 74,9%, урожай сырья – 78,9 ц/га.

При изучении популяции перспективных видов полыни в разных эколого-географических условиях было установлено, что они представлены большим многообразием хеморас, с содержанием эфирного масла до 1,8% и конкрета до 3,5%, сбор эфирного масла – свыше 100 кг/га. Эфирное масло полыни лимонной, п. таврической, п. понтийской, п. сантонинной, п. метельчатой может служить источником линалоола, цитраля, эвгенола, азулена и прочих ценных компонентов. Выделены с лекарственными свойствами 19 видов полыни, у которых надземная часть, эфирное масло могут использоваться в медицине.

Род *Cassia* изучается с 1994 г., представлен 9 видами. Выделены перспективные виды и сорта для введения в культуру. С давних времен используют листья, цветки, плоды, стебли, содержащие биологически активные вещества. В китай-

ской медицине врачи назначают ее при отеках, глаукоме, конъюнктивите и некоторых наружных заболеваниях кожи. **Кассия остролистная** (*Cassia acutifolia* Del.) – раскидистый полукустарник, культивируется в Африке и Южной Аравии. Сортообразец 29799. Семена получены по делектусу из Франции. На юге Украины в открытом грунте можно выращивать только как однолетнюю культуру. Размножается семенами, высевать необходимо скарифицированными семенами в конце апреля на глубину 1–2 см. При выращивании через рассаду – посев в теплице в марте–апреле, высадка сеянцев – во второй–третьей декадах мая. Растение хорошо развивается на легких супесчаных незасоленных почвах с глубоким залеганием грунтовых вод. В теплую погоду 25–35° быстро растет и дает обильный прирост листьев и плодов. Цветет с конца июня до поздней осени. Соцветия – пазушные кисти. Венчик цветка состоит из пяти лепестков золотисто–желтой окраски. Семена созревают в сентябре–октябре. Семенная продуктивность 5–8 г. При температуре 8–10° прекращает рост, а при $-4 \div -5^{\circ}$ погибает. Вегетационный период 100–120 дней. При прохладной и влажной погоде период вегетации увеличивается до 130–140 дней. Урожай сырья – 2,1 кг/м².

Кассия узколистная (*Cassia angustifolia* Vahl.) – полукустарник, культивируется в Индии, в СНГ (Туркмения и Южный Казахстан). Сортообразец 54096. Биология развития и агротехника сходны с кассией остролистной. Семена получены из Узбекистана (Ташкент). На юге Украины лучше растет и развивается, отличается от кассии остролистной большим габитусом куста – высота – 1–1,8 м, семенная продуктивность – 7–10 г, урожай сырья – 2,8 кг/м².

Кассия туполистная (*Cassia obovata* Hayn.). Сортообразец 13199, семена получены из Венгрии. Кассия туполистная, или итальянская, родом из Абиссинии. В СНГ культивируется в Краснодарском крае. Биология развития сходна с к. узколистной и к. остролистной. Выделенный сортообразец более выносливый и менее требовательный к почве и климату. Отличается листочками обратной–цевидной формы. Вегетационный период – 100 дней, урожай сырья – 3,2 кг/м², семенная продуктивность – 12–13 г. Сбор листьев производится вручную в 2–3 приема и продолжается до наступления осенних дождей и заморозков. К сбору плодов (бобов) приступают, когда первые плоды приобретают желтоватый оттенок и начинают буреть.

Важными лекарственными растениями являются многие виды рода *Cassia* L. Заслуживает привлечения и испытания *Cassia mimosoides* L., которая используется в Китае при лечении нефрита, эпилепсии, дизентерии и др. В качестве эффективного средства при лечении гипертонии в Китае используются семена *Cassia tora* L. (листья – заменитель сennы). Этот вид широко культивируется как однолетнее растение. Из других культивируемых видов заслуживают испытания *Cassia nomame* (Siebold) Kitag и *Cassia surattensis* Burm. f. = *Cassia glauca* Lam.

Род эхинация включает 9 видов, изучается с 1988 г., коллекция представлена 39 формами. Исходный материал привлечен из различных эколого–географических условий 16 стран. Препараты, содержащие виды эхинации, имеют довольно широкие показания: наружно – лечение ран, экземы, язвы голени, фистул, ожогов, псориаза; внутрь – при гриппе, хронической инфекции верхних дыхательных путей, простате, половом бессилии, полиартрите, злокачественных новообразованиях, предупреждает преждевременное старение, т.е. лечение тех болезней, причиной или следствием которых были иммунодефект или временная слабость иммунной системы.

Эхинация пурпурная (*Echinacea purpurea* (L.) Moench) – многолетнее травянистое растение. Родина – Северная Америка, культивируется в Европе и на

других континентах. В качестве лекарственного сырья используется как надземная, так и подземная часть растения (корневища с корнями). Уборку травы нужно проводить в фазе массового цветения, урожай – 1,8–3,0 кг/м², сырых корневищ и корней – 100–300 г/м². Сорт образец 10095. Семена получены по делектусу из Румынии. Размножается семенами и вегетативным способом. Оптимальный срок посева в открытый грунт для юга Украины – это I декада апреля на глубину 2,0–2,5 см. В первый год вегетации растения образуют хорошо сформированную прикорневую розетку высотой до 30 см. Вегетационный период – 190–200 дней. На втором году вегетации – начало генеративного периода. Формирование центральных корзинок – I декада мая, массовое цветение – II декада июля, продолжительность цветения – 50–60 дней в зависимости от погодных условий, на протяжении всего периода формируются многочисленные боковые корзинки. Семянки созревают неравномерно, массовое созревание в II–III декадах сентября, к этому времени растения достигают в высоту 60–70 см. Семенная продуктивность – 0,5 до 2,0 г, в третий год жизни высота растений – 80–90 см, семенная продуктивность – до 5,0 г плодов с массой 1000 тыс. шт. 3,0–4,0 г. Эхинаяция пурпурная за рубежом входит в состав более 40 комплексных препаратов, на Украине разработано 2, которые проходят клиническое испытание.

Эхинаяция бледная (*Echinacea pallida* (Nutt) Nutt). Сорт образец 41595, семена получены по делектусу из Германии. Долгое время эхинаяция бледная и эхинаяция узколистная считались одним видом, по последней классификации – 2 новых вида. Биология развития и первичная агротехника сходны с эхинацией пурпурной. На юге Украины хорошо растет и развивается, отличается высокой адаптивностью и более высокой урожайностью, нетребовательна к условиям произрастания. К концу вегетации растения достигали в высоту 90–100 см. Семенная продуктивность – 1,5–2,5 г с массой 1 тыс. семянок 4–6 г, урожай сырья (надземной части) – 2,5–4,0 кг/м², корневищ – до 1,0 кг/м².

Эхинаяция узколистная (*Echinacea angustifolia* D.C.). Сорт образец 9295, семена получены по делектусу из Германии. Биология развития и первичная агротехника сходны с эхинацией пурпурной. На юге Украины отличается от эхинации пурпурной и эхинации бледной по габитусу растения, высота к концу вегетации 55–65 см, период цветения более укороченный – 40–50 дней. Семенная продуктивность – ниже 2 г с массой 1 тыс. семянок 3 г, урожай травы – 1,5 кг/м², корневищ с корнями – 600 г/м².

Созданный генофонд ароматических и лекарственных растений позволяет расширить ассортимент эфирных масел, пряностей, лекарственного сырья. Изученные новые виды для культуры, сорта, сортобразцы внедряются в специализированных хозяйствах Украины, переданы технологии возделывания и переработки их сырья. Получены и запущены в производство новые лекарственные препараты на основе созданной сырьевой базы.

ЛИТЕРАТУРА

1. Рабинович А.М., Шретер Г.К. Изучение охраняемых видов лекарственных растений в условиях культур. М., 1986. 15 с.
2. Работягов В.Д., Машанов В.И., Андреева Н.Ф. Интродукция эфирномасличных и пряноароматических растений. Ялта, 1999. 32 с.
3. Хржановский В.Г. и др. Ботаническая география с основами экологии растений. М.: Агропромиздат, 1986. 255 с.
4. Машанов В.И., Логвиненко И.Е. и др. Новые эфирномасличные культуры. Симферополь. Таврия, 1988. 159 с.
5. Ивашин Д.С., Катина З.Ф., Рыбачук И.З. Справочник по заготовкам лекарственных растений. Киев, 1989. 288 с.

6. Кечатова Н.А., Рыбалко К.С., Шейченко В.И. и др. О сесквитерпеновых лактонах из *Artemisia taurica* // Химия природ. соединений. 1968. № 4. С. 205–207.
7. Безрученко О.А., Яковлев А.П., Хорошило И.Я. и др. Гипосенсибилизирующая активность растительных ароматических веществ и нутрицевтиков у больных аллергозами // Научные и практические аспекты курортно-рекреационной деятельности: Материалы конф. Ялта, 1999. С. 3–5.
8. Коновалов Д.А., Старых В.В., Шхануков Ю.Ж. Фитотоксичная и антифунгальная активности суммы лактонов *Artemisia taurica* Willd. // Раst. ресурсы. 2002. Т. 38. С. 77–81.

SUMMARY

Logvinenko I.E., Logvinenko L.A. Introduction of medicinal plants in the Ukraine

The data on introduction of the most promising species of *Artemisia*, *Cassia*, *Echinacea*, *Aerva*, *Erigeron*, *Withania* are presented. Highly productive forms of various *Artemisia* species have been revealed. These plant forms are suitable for application in medicine, perfumery-cosmetic industry, food industry and as a source of linalool, citral, geraniol, eugenol etc. *Artemisia balchanorum* has been successfully cultivated as a commercial stuff in the South Ukraine; *A. taurica* and some other species have been tested at commercial plantations.

УДК 633.8: 631.529: 631.527

ИНТРОДУКЦИЯ И СЕЛЕКЦИЯ ЭФИРНОМАСЛИЧНЫХ РАСТЕНИЙ В НИКИТСКОМ БОТАНИЧЕСКОМ САДУ

В.Д. Работягов, Л.А. Хлытенко, В.И. Машанов, Т.И. Орел, С.А. Дроботов

Интродукцией эфирномасличных растений Никитский ботанический сад занимается с первых дней своей организации. В результате всестороннего изучения видового и географического разнообразия эфирномасличных растений была дана характеристика ряду важнейших культур в отношении их хозяйственной ценности и установлено варьирование основных для производства признаков. Успеху в работе с эфирномасличными растениями способствовали всесторонние исследования, проводившиеся в области биологии, биохимии, анатомии эфироносов, а также изучение изменчивости важнейших признаков в зависимости от условий произрастания растений и наследования признаков при гибридизации [1–4].

В 1940 г. под руководством П.А. Нестеренко были созданы сорта лаванды Рекорд и Прима. Сорт лаванды Рекорд является национальным стандартом Украины. Выход масла из соцветий сорта Рекорд составляет 2,0% от сырой массы при содержании сложных эфиров около 50%, Прима – около 1,5% от сырой массы при содержании сложных эфиров выше 70%. В настоящее время сортами лаванды селекции Никитского ботанического сада занято выше 60% площадей этой культуры в Крыму.

Отделом эфирномасличных и лекарственных растений проводится работа по интродукции, созданию коллекционного генофонда, селекции эфирномасличных, лекарственных, пряно-ароматических растений. Основная цель исследований заключается в расширении ассортимента возделываемых эфирномасличных растений путем введения в культуру новых видов, а также создание высокопродуктивных сортов, устойчивых к факторам внешней среды, поражению болезнями и повреждению вредителями, пригодных к механизированной уборке.

На Украине в настоящее время вырабатывается незначительное количество эфирных масел, которые получают в основном из 10–15 эфиромасличных культур (лаванда, кориандр, фенхель, шалфей мускатный, лавандин и др.). В мировой практике для производства парфюмерно-косметических изделий, в пищевой и фармацевтической промышленности используется более 200 натуральных эфирных масел. Создание новых сортов эфиромасличных культур с цветочным, цитрусовым, бальзамическим направлениями запаха эфирного масла, а также разработка технологий переработки сырья и агротехники выращивания перспективных культур в условиях юга Украины позволят удовлетворить потребности парфюмерно-косметической, пищевой и фармацевтической промышленности в отечественном сырье.

Интродукция эфиромасличных растений проводится на популяционном уровне с привлечением исходного материала из разных эколого-географических зон стран Средиземноморья, Южной Европы, Малой Азии, Китая, США и др. стран путем выписки семян по делектусам. Изучение исходного материала проводится по методике, принятой в отделе [5]. Образцы оцениваются по биоморфологическим признакам, урожайности сырья, массовой доле эфирного масла. Фенологические наблюдения проводятся по методике И.Н. Байдемана [6], определение массовой доли эфирного масла – методом Гинзберга, компонентный состав масел – методом ГЖХ на кварцевой колонке с жидкими фазами Carbowax-20 и SE-30.

Базовая коллекция эфиромасличных растений включает около 1500 образцов, относящихся к 30 семействам, 250 видам. 40% коллекции – представители семейства яснотковых, 16% – астровых, 10% – сельдерейных и 34% – др. Наиболее ценными и перспективными очагами привлечения исходного материала для расширения коллекции эфиромасличных растений являются Средиземноморский, Европейско-Сибирский, Среднеазиатский. В результате изучения большого количества различных видов и образцов эфиромасличных растений по биоморфологическим и хозяйственно ценным признакам методом индивидуального отбора выделено около 40 сортообразцов, на основе которых созданы новые сорта.

Бессмертник итальянский (*Helichrysum italicum* (Roth) G. Don) [7] сорт Кристалл – полукустарник высотой до 60 см, диаметром 90 см. Листья серо-зеленые, сидячие, узколинейные, 2–3 см длиной и 0,15–0,20 см шириной. Соцветия щитковидные, рыхлые. В соцветии 10–11 мелких корзинок диаметром 3 мм, яйцевидной формы в фазе бутонизации и цилиндрической – в фазе цветения. Цветки светло-желтые. Массовая доля эфирного масла в начале цветения (I декада июля) составляет 0,17% от сырой массы (0,40% от абс. сухой массы), урожайность сырья – 73,4 ц/га, сбор эфирного масла – 12,5 кг/га. Основной компонент эфирного масла – нерилацетат (30%). Эфирное масло бессмертника итальянского обладает бактерицидным действием в отношении золотистого стафилококка, кишечной и туберкулезной палочек, грибков кандида, имеет также противовирусную активность. Используется в парфюмерно-косметической промышленности и медицине.

Иссоп лекарственный (*Hyssopus officinalis* L.) сорт Никитский Белый – полукустарник высотой 55 см, диаметром 65 см. Листья светло-зеленые, сидячие, линейно-ланцетные, супротивные, цельнокрайние, 0,8 см шириной. Цветки мелкие, венчик 0,8–1,0 см длиной, белой окраски, собраны в пазухах листьев ложными полумутовками и образуют в верхней части стебля соцветие типа тирс длиной 15 см. Массовая доля эфирного масла в начале цветения (конец июня–начало июля) составляет 0,45% от сырой массы (1,20% от абс. сухой массы),

урожайность сырья – 120 ц/га, сбор эфирного масла – 54 кг/га. Основной его компонент – изопинокамфора (70%). Эфирное масло обладает антимикробным действием, используется при производстве туалетного мыла.

Котовник лимонный (*Nepeta cataria* var. *citriodora* Dum.) [8] сорт Победитель – многолетнее травянистое растение высотой до 100 см. Листья темно-зеленые, треугольно-яйцевидные, опущенные, крупнозубчатые с сердцевидным основанием, длиной 5–6 см, шириной 3–4 см, в многоцветковых густых ложных мутовках, расположенных на концах стеблей в виде кисти. Венчик белый. Длина соцветий от 3,7 до 8 см, диаметр 1,6–2,6 см, массовая доля эфирного масла в фазе массового цветения (I половина июля) составляет 0,4% от сырой массы (1,4% от абс. сухой массы), урожайность сырья – 120 ц/га, сбор эфирного масла – 48 кг/га. Основные компоненты эфирного масла – нераль и гераниаль, в сумме составляющие 30–40%. Эфирное масло представляет интерес для пищевой, парфюмерно-косметической промышленности и медицины.

Лофант анисовый (*Lophanthus anisatus* Benth) [8] сорт Памяти Капелева – многолетнее травянистое растение высотой до 115 см, диаметром 55–60 см. Листья светло-зеленые, черешковые, сердцевидно-ланцетные, редкозубчатые, длиной 6,5 см, шириной 4,5 см. Цветки мелкие, собраны в прерывистые колосовидные соцветия длиной до 50 см. Венчик цветка белый. Массовая доля эфирного масла в фазе массового цветения (I половина июля) 0,41% от сырой массы (1,32% от абс. сухой массы), урожайность сырья 35 ц/га, сбор эфирного масла – 14,5 кг/га. Основной компонент эфирного масла – метилхавикол (60%). Эфирное масло представляет интерес для пищевой и фармацевтической промышленности.

Монарда дудчатая (*Monarda fistulosa* L.) [8] сорт Никита – многолетнее травянистое растение высотой 100–110 см, диаметром до 50 см. Листья черешковые, темно-зеленые, гофрированные, узкояйцевидные, длиной 7 см, шириной 2,8 см, простые, пильчатые. Длина главной оси соцветия 20 см. На цветоносном стебле насчитывается 5–9 шаровидных головок диаметром 5–7 см, каждая из которых содержит 190–260 цветков. Цветки мелкие, 2,5 см длиной, венчик с длинной трубкой, глубоко двугубый, розово-сиреневый. Массовая доля эфирного масла в фазе цветения (июль) – 0,6% от сырой массы (1,9% от абс. сухой массы), сбор эфирного масла – 12 кг/га. Основной компонент эфирного масла – тимол (60%). Масло монарды обладает бактерицидной и антигельминтной активностью, иммуномодулирующим эффектом. Может служить источником получения тимола, представляет интерес для использования в медицине [9].

Чабер садовый (*Satureja hortensis* L.) сорт Мартьян – однолетнее травянистое растение высотой 30–35 см, диаметром 20–25 см. Листья темно-зеленые, сидячие, супротивные, линейно-ланцетные, длиной 2,5 см, шириной 0,25 см. Цветки мелкие, розовые, по 3–5 в ложных мутовках, расположенных в пазухах листьев, образуют на концах ветвей соцветия длиной 12 см. Массовая доля эфирного масла в фазе массового цветения (I декада августа) – 0,40–0,53% от сырой массы (1,1–1,2% от абс. сухой массы), урожайность сырья – 75,9 ц/га, сбор эфирного масла – 30,5–38,0 кг/га. Основной компонент эфирного масла – карвакрол (53%). Эфирное масло обладает антимикробным и фунгицидным действием. Может быть использовано в пищевой промышленности и медицине.

Чабрец камфорный (*Thymus camphoratus* Hoffm. et Link) [7] сорт Светлячок – полукустарник высотой 40–55 см, диаметром до 60 см. Листья черешковые, сизо-серые, слегка овальные, длиной 5–10 мм, шириной 2–4 мм, густоупущенные. Прицветники сильно расширенные и плотно охватывают соцветие. Цветки мелкие. Венчик длиной 4–6 мм, белого цвета. Лепестки сросшиеся поч-

ти до краев венчика, поэтому нижняя и верхняя губы выражены нерезко. Цветки собраны в сложное цимоидное соцветие – укороченный тирс, сильно разветвленное, мутовчатое. Верхушечное соцветие состоит из 5–7 мутовок, в каждой из которых 30–35 цветков. Массовое цветение наблюдается в середине июня. Массовая доля эфирного масла – 1,12% от сырой массы (3,2% от абс. сухой массы), урожайность сырья – 63,3 ц/га, сбор эфирного масла – 71 кг/га. Основной компонент эфирного масла – 1,8-цинеол (71%). Следует отметить, что по компонентному составу эфирное масло чабреца камфорного аналогично таковому цинеольных видов эвкалипта, использующихся в медицине. Эфирное масло чабреца камфорного обладает такими же свойствами, как и масло эвкалипта: противовоспалительными, антисептическими [10].

Проведены исследования по изучению характера изменчивости и наследования терпеноидов в родах лаванда, чабрец при массовой гибридизации. Путем комбинирования геномов чабреца камфорного (*Thymus camphoratus*), чабреца обыкновенного (*Thymus vulgaris*) и чабреца ползучего (*Thymus serpyllum*) созданы межвидовые гибриды в следующих комбинациях: *Thymus serpyllum* × *Thymus camphoratus* и *Thymus camphoratus* × *Thymus vulgaris*. Обнаружены растения чабреца, обладающие высокой fertильностью и с ЦМС для использования в селекционной работе, а также уникальные биотипы, образующие несбалансированные гаметы. При изучении межвидовых гибридов чабреца выявлено, что они имеют промежуточный состав эфирного масла и наследуют терпеновые соединения по промежуточному типу наследования. В результате исследований установлена следующая закономерность. Гибриды, полученные от межвидовых скрещиваний, синтезируют терпеновые соединения обоих родительских видов с преобладанием основных компонентов вида, взятого в качестве материнской формы. Так, при скрещивании чабреца камфорного с чабрецом обыкновенным все гибриды по содержанию 1,8-цинеола приближались к материнской форме и синтезировали его до 75% с содержанием тимола до 15%, γ -терпинена – 10% и карвакрола – 11%. В обратной комбинации скрещивания преобладал тимол с содержанием до 55% и биосинтезом 1,8-цинеола до 28%, γ -терпинена – 11% и карвакрола до 30%. Созданы межвидовые гибриды тимолально-цинеольного типа, цинеольно-линалоольного (с биосинтезом линалоола – 27%), линалоольно-цинеольного (линалоол до 40%), терпинеольно-борнеольного (с биосинтезом α -терпинеола до 30%), цитрально-линалоольного (цитрат до 38%).

Межвидовые гибриды чабреца по морфологическим признакам также наследуются по промежуточному типу с уклонением в сторону материнской линии. Отличительной особенностью межвидовых гибридов является установленная нами закономерность. Показано, что массовая доля эфирного масла наследуется по промежуточному типу с уклонением в сторону отцовской формы. Выделены высокопродуктивные гибриды с высоким содержанием эфирного масла и отдельных компонентов в нем. Установлены закономерности изменчивости и наследования хозяйствственно ценных признаков у синтезированных гибридов лаванды и их родительских форм. Выявлено, что массовая доля эфирного масла наследуется по промежуточному типу наследования при межвидовых скрещиваниях. Однако при скрещивании двух высокомасличных форм наблюдается сверхдоминирование. Установлены структурные генетические формулы гибридов лаванды и их родителей по генам, контролирующими синтез терпеновых соединений: линалоол, цинеол, борнеол, камфора и линалилацетат, что позволяет контролировать синтез терпеноидов у растений и создавать гибриды с заданным компонентным составом масла.

ВЫВОДЫ

В результате интродукции и селекции эфирномасличных растений, изучения их биоморфологических особенностей и хозяйственно ценных признаков созданы новые высокопродуктивные сорта эфирномасличных культур с высоким содержанием терпеноидов. Семь сортов внесены в Реестр сортов растений Украины на 2002-й год: иссоп Никитский Белый, лофант Памяти Капелева, лавандин Темп, ладанник Зенит, розмарин Горизонт, чабер садовый Мартьян, эльсгольция Розовое Облако. Эфирное масло новых сортов имеет высокую парфюмерную оценку, обладает антимикробным, фунгицидным, иммуномодулирующим действием и представляет интерес для использования в парфюмерно-косметической и пищевой промышленности, а также в медицине.

На основе сырья новых сортов разработаны 8 композиций фиточаев, предназначенных для приготовления горячих и холодных напитков, обладающих широким спектром действия. Совместно с Украинским НИИ детской курортологии и физиотерапии (Евпатория) проведена апробация этих фиточаев для лечения детей из Чернобыльской зоны. Получены положительные результаты при лечении заболеваний верхних дыхательных путей, желудочно-кишечного тракта, сердечно-сосудистой системы.

ЛИТЕРАТУРА

1. Нестеренко П.А. Лаванда и лавандины // Тр. ГНБС. 1939. Т. 18, вып. 2. С. 3–76.
2. Нилов В.И. Влияние климатических факторов на синтез и превращения эфирных масел в растениях // Тр. ВИЭМП. 1936. Вып. 5. С. 3–4.
3. Краткие итоги интродукции и селекции эфирномасличных растений в Государственном Никитском ботаническом саду / Сост. В.И. Машанов. Ялта, 1968. 40 с.
4. Андреева Н.Ф., Капелев И.Г. Результаты интродукции эфирномасличных растений // Бюл. Никит. ботан. сада. 1987. Вып. 63. С. 67–74.
5. Работягов В.Д., Машанов В.И., Андреева Н.Ф. Интродукция эфирномасличных и пряноароматических растений. Ялта, 1999. 32 с.
6. Байдеман И.Н. Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ. Новосибирск, 1974. 155 с.
7. Интродукция лекарственных, ароматических и технических растений. М.; Л.: Наука, 1965. 425 с.
8. Flora Europeae. Cambridge: Univ. press, 1972. Vol. 3. P. 176; Vol. 4. P. 130.
9. Серкова А.А., Тютюнник В.И., Халявина С.В. и др. Изучение монарды как источника БАВ // Второй Междунар. симпоз. "Новые нетрадиционные растения и перспективы их практического использования". Пущино, 1997. Т. 2. С. 88–90.
10. Методические рекомендации по возделыванию и переработке чабреца камфорного / Сост. В.Д. Работягов, Д.И. Фурса, С.П. Корсакова. Ялта, 1997. 16 с.

SUMMARY

Rabotyagov V.D., Khlypenko L.A., Mashanov B.I., Oryel T.I., Drobotov S.A. Introduction and selection of volatile-oil-bearing plants in Nikita Botanical Garden

New cultivars of volatile-oil-bearing plants have been raised as a result of longterm investigation of biomorphological and economic-valuable characteristics in great number of plant species and specimens of various ecological-geographical origin. The cultivars have been recommended to apply in perfumery-cosmetic industry, food industry and also in medicine.

ПЕРСПЕКТИВЫ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ГЕНОФОНДА ПЛОДОВЫХ КУЛЬТУР НИКИТСКОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА

В.К. Смыков, А.В. Смыков

Коллекция плодовых культур начала формироваться со времени основания сада в 1812 г. Но особенно заметно она расширилась с приходом в Никитский ботанический сад его второго директора Н.А. Гартвиса, который перебазировал из Прибалтики собранный им генофонд, достигавший 500 сортообразцов. Весь этот материал был широко использован для развития садоводства Крыма и южных регионов России.

Однако интенсивное развитие исследований по плодоводству обеспечили работы И.Н. Рябова, К.Ф. Костиной, А.А. Рихтера, Н.К. Арендт и целой плеяды энтузиастов-плодоводов. Вдохновленные идеями Н.И. Вавилова они организовали многочисленные экспедиции в геноцентры, многократно обследовав всю Среднюю Азию, Закавказье и многие другие природные регионы России.

Многочисленные научные контакты и обмен видовым и сортовым материалом также обеспечивали формирование обширного генофонда плодовых, субтропических и орехоплодных культур.

К настоящему времени он насчитывает 7376 видов, сортов и форм, среди них 1284 – персика и нектарина, 783 – абрикоса, 220 – алычи, 273 – сливы, 409 – черешни, 132 – вишни, 760 – яблони, 341 – груши, 210 – айвы, 3 – хеномелеса, 1103 – миндаля, 173 – греческого ореха, 95 – зизифуса, 370 – граната, 334 – инжира, 190 – хурмы, 230 – маслины, 11 – актинидии, 3 – фейхоа, 55 – фундука, 16 – азиатины, 10 – азиатской груши, 10 – лимона.

Собранный генофонд проходит комплексное изучение, поскольку в НБС в творческом содружестве с плодоводами работают высококвалифицированные научные коллективы ботаников, физиологов, биохимиков, биофизиков, агробиологов, эмбриологов, энтомологов, биотехнологов. Такие же исследования ведутся с селекционным материалом.

Генофонд сосредоточен в двух природных зонах Крыма – в южнобережной, где размещены теплолюбивые растения, и в степной, где морозы в отдельные годы достигают -30° . Это позволяет вести реальную оценку степени адаптивности к природным факторам изучаемых растительных образцов.

Южный берег Крыма оказался идеальным местом для мобилизации исходного материала и проведения селекционных работ с плодовыми и субтропическими культурами. С одной стороны, постепенное нарастание положительных температур “растягивает” здесь сроки цветения, что создает огромные возможности для больших масштабов гибридизации. С другой – почти в 10 раз увеличивает выход селекционного материала. В итоге существенно повышается эффективность селекционного процесса, что крайне важно при работе с многолетними растениями.

Лучшие сорта и формы, выделенные из интродуцированного и селекционного материала, проходят опытно-производственную проверку в четырех хозяйствах НБС, расположенных в разных природных зонах. Наиболее перспективные сорта размножаются в двух питомниках: опытном хозяйстве “Примор-

ское" на Южном берегу Крыма и в Степном отделении НБС, расположенному в степной зоне.

Основным объектом исследований в НБС всегда был персик. Основоположником работы с этой ценной культурой является И.Н. Рябов, посвятивший ей более полувека своей жизни. В итоге персик "двинулся" в новые степные районы, на промышленные массивы Крыма, юг Украины, в Молдавию, на Северный Кавказ.

И.Н. Рябов объездил многие районы Средней Азии и Закавказья и собрал огромный исходный материал для селекции. Его детальное изучение привело к разработке классификации сортов персика.

Культурные сорта относятся к видам *Persica vulgaris* Mill. и *Persica ferganensis* Kostina et Rjab. Наиболее близок к культурному персiku персик Ганьсу. Персики мира и Давида могут быть использованы в селекционных целях. Культурные сорта, по классификации И.Н. Рябова, относятся к двум разновидностям – с розовидными и колокольчатыми цветками. В каждой из них выделяются группы с общими морфологическими и биологическими особенностями.

Сорта с розовидной формой цветка делятся на четыре сортотипа

1. Американские скороспелки, характеризующиеся поздним цветением и ранним созреванием плодов. Они довольно устойчивы к морозам. У многих из них белая мякоть и плохая отделяемость ее от косточки, например Майфловер.

2. Северокитайские (типа Чайнез Клинг) сорта в основном позднего созревания с довольно высокой морозостойкостью. Мякоть хрящеватая, не отделяется от косточки. К этому сортотипу относятся китайские, иранские, закавказские и частично среднеазиатские сорта. Типичные представители – Наринджи, Зафраны.

3. Туркестано-Закавказские сорта среднего и позднего сроков созревания. Мякоть у них белая, суховатая, хорошо отделяется от косточки. Эти сухофруктовые персики распространены в Средней Азии, Иране, Закавказье. Типичный представитель – Ак Шефтали.

4. Южнокитайские (типа Хоней – медовые персики), начинающие рано вегетировать и имеющие короткий период покоя. Они более приспособлены к теплому субтропическому климату. Среди них встречаются сорта с плодами плоской формы. Мякоть у них пресная с характерным медовым привкусом.

Сорта с колокольчатыми цветками делятся на два типа

1. Иранские типа Филлипс Клинг, характеризующиеся хрящеватой мякотью, не отделяющейся от косточки. Представитель – Хидиставский Поздний.

2. Иранские типа Эльберта с нежной, хорошо отделяющейся от косточки мякотью. Типичный представитель – Чемпион.

Исходный материал послужил основой для обширных селекционных работ, в результате которых создано несколько десятков новых сортов, которые вошли во все промышленные сортименты юга Советского Союза [1]. Методы работ И.Н. Рябова и их результаты опубликованы позднее [2].

С 1978 г. отдел плодовых культур возглавил В.К. Смыков, перешедший на работу в Никитский ботанический сад из Молдавского института садоводства, виноградарства и виноделия. Во время работы в Молдавии (1956–1978 гг.) им был сформирован обширный генофонд яблони, абрикоса, персика, груши, создано около 50 новых сортов. Позже весь этот материал был перебазирован в НБС и его Степное отделение [3].

За 20-летний период создано 30 новых сортов, три из которых районированы по степной зоне Украины, остальные проходят Государственное и производственное сортотипирование. Практически создан конвейер раннеспелых персиков (табл. 1), которые могут обеспечивать промышленные урожаи даже в условиях

Таблица 1
Сроки созревания новых сортов персика

Сорт	Дата созревания
Фаворит Мореттини (контроль)	07.07
Гранатовый	09.07
Юбилейный Ранний	10.07
Лакомый	11.07
Памятный	12.07
Подарок Невесте	13.07
Понтийский	14.07
Демерджинский	15.07
Крымский Фейерверк	17.07
Любимый	18.07
Украинский	19.07
Сагдиец	21.07
Пушистый Ранний (контроль)	22.07
Стартовый	23.07
Мечта	24.07
Ореховый	25.07
Темисовский	26.07
Достойный	26.07
Кандидатский	27.07
Нарядный Никитский	28.07
Вавиловский	29.07
Отличник	30.07
Никитский Подарок	31.07
Гармония	01.08
Докторский	02.08
Посол Мира	03.08
Ред Хейвен (контроль)	05.08
Сочный (контроль)	06.08
Румяный Никитский	08.08
Освежающий	15.08
Крымский Юннат	17.08
Кремлевский (контроль)	18.08

ограниченного орошения, так как успевают эффективно использовать зимне-весенние запасы влаги для формирования урожая и закладки генеративных почек.

Персиковый сезон открывают наряду с Фаворитом Мореттини Гранатовый и Юбилейный Ранний. Они созревают на 2–3 дня позже, но превосходят его по величине (110–120 г), нарядности (румянец на 75% поверхности) и вкусовым качествам плодов (4,5–4,7 балла). Немного позднее поспевают Лакомый и Памятный, Подарок Невесте. Они также очень привлекательны, ярко окрашены, десертного вкуса. Понтийский и Демерджинский созревают на неделю позднее Фаворита Мореттини, но выделяются крупными, яркими плодами десертного вкуса (до 4,8 балла). Последний имеет повышенную зимостойкость цветковых почек и меньше других подмерзает во время весенних заморозков.

За последние годы высокие производственные результаты показал Крымский Фейерверк. Он имеет очень высокий потенциал плодоношения и требует нормирующей обрезки. Отлично переносит крымские зимы, принося нарядные десертного вкуса плоды (4,5 балла). Первую декаду июля завершают очень нарядные, десертного вкуса (4,8 балла) персики Любимый и Украинский.

Высокую морозостойкость к зимним и весенным понижениям температур имеет Сагдиец, который также выделяется толерантностью к мучнистой росе. Плоды его высокой товарности, крупные, отличного вкуса (4,9 балла).

Выдающиеся производственные результаты показал Стартовый, характеризующийся стабильностью плодоношения в условиях контрастных по температуре крымских природных зон. Плоды его крупные (150 г) с плотной мякотью, десертного вкуса (4,9 балла). В середине III декады июля созревают Мечта, Ореховый, Темисовский, выделяющиеся плодами высокой товарности. Ореховый отличается также обильной закладкой цветковых почек. Сорта крупноплодные (150 г), десертного вкуса (4,7 балла).

Интересен высококачественный сорт универсального использования – Достойный. Его плоды имеют нарядный вид, хрящеватую мякоть, хорошо переносят транспортировку, используются на десерт и переработку.

Июльский период завершают 5 сортов (табл. 1), созревающие друг за другом. Все они нарядные, крупноплодные (150 г). Обильной закладкой цветковых почек выделяется Отличник.

Августовский сезон открывают очень нарядные персики Гармония и Докторский, но особенно выдающиеся производственные результаты показал Посол Мира. Он обеспечивает высокую устойчивость к морозам, заморозкам, обильную закладку цветковых почек, отличные (до 5 баллов) вкусовые качества, плоды нарядные, крупные (160 г) с довольно плотной мякотью.

После созревания Ред Хейвена в производстве выращивают очень много сортов селекции Никитского ботанического сада. Они получили распространение во многих южных районах республик бывшего Советского Союза.

Поэтому большего внимания заслуживают сорта сентябрьского срока созревания. Среди них желтоплодные Муза и Крымская Осань и белоплодный Турист. Они прошли многолетнюю производственную проверку, показали высокую адаптивность к природным условиям, отличную товарность и хорошие качества плодов.

Созданный за последние годы большой селекционный фонд позволит уже в ближайшие годы выделить новые, еще более перспективные формы.

Комплексный подход обеспечил базу для дальнейших исследований созданного генофонда и его эффективного использования.

Выявлено значительное количество (более 50) доноров различных признаков, использование которых заметно увеличивает выход сеянцев с заданными свойствами. Отработана технология ускорения плодоношения гибридов: посев в парник и доведение там сеянцев до плодоношения, прививка глазков с однолетних растений в кроны взрослых плодоносящих деревьев и, наконец, гнездовой посев проросших семян на постоянное место в селекционный сад. Наиболее перспективен посев в парники, так как там может быть проведена оценка селекционного материала на искусственном инфекционном фоне. При интенсивном уходе гибриды могут заплодоносить на третий год, что дает возможность провести отбор по плодоношению.

Особое место занимают вопросы клоновой селекции с использованием гамма-облучения. Эти приемы детально разработаны применительно к персику. Особенно интересные результаты получены по сорту Советский, у которого

отобраны слаборослые формы, стабильно сохраняющие свой генотип в нескольких вегетативных поколениях.

Изучение цитогенетических особенностей исходного и селекционного материала позволило разработать методику дифференциальной окраски хромосом. Она позволяет выявить черты сходства и различий в кариотипах видов и сортов персика, установить связи фенотипических особенностей с генотипическими, с определенными хромосомами кариотипов.

В связи с задачами повышения зимостойкости новых сортов персика разработана модель определения физиологического состояния генеративных почек исходного и селекционного материала. Более 100 сортов получили оценку потребности в эффективных температурах, выраженную в единицах охлаждения Рачардсона, и были разделены соответственно на 7 групп. Применительно к персику отработан метод ступенчатого прямого промораживания и определена потенциальная морозостойкость генеративных почек. Эти разработки позволили оценить селекционное потомство и выявить доноры зимостойкости.

Детально применительно к персику отработана диагностика устойчивости к мучнистой росе с использованием инфекционного фона.

Для изучения механизма формирования продуктивности может быть использован метод морфофизиологического анализа, модифицированный применительно к персику с учетом особенностей биологии его плодоношения. Оперативное определение потенциальной продуктивности возможно также по изменению флуоресценции.

В условиях недостаточного увлажнения и высоких температур необходимы оценки исходного и селекционного материала на засухоустойчивость и жаростойкость, для этого предложены полевой метод – определение засухоустойчивости и жаростойкости по фотоиндуцированному свечению.

Итоги комплексных исследований по генофонду и селекционным материалам и разработанным методикам создают широкие перспективы дальнейшего совершенствования растительного материала. Они сведены в коллективном монографическом издании “Интенсификация селекции плодовых культур” [3].

Никитский ботанический сад располагает самым большим в СНГ генофондом нектарина, который дает возможность создавать принципиально новые генотипы в отношении крупноплодности, повышенной засухоустойчивости и зимостойкости, высоких вкусовых и товарных качеств, толерантности к болезням.

Генофонд насчитывает более 260 образцов. В их числе 5 – из первичного Китайско-Японского геноцентра, 28 – из Среднеазиатского (Казахстан, Таджикистан, Туркменистан, Узбекистан), 11 – из Переднеазиатского (Армения, Азербайджан, Грузия, Россия, Сирия), 9 – из Средиземноморского (Болгария, Испания, Италия), 24 – из Европейско-Сибирского (Венгрия, Великобритания, Молдова, Украина, Франция, Югославия), 43 – из Североамериканского (США), 141 – селекции Никитского ботанического сада.

На этой базе выведены оригинальные крупноплодные сорта: Рубиновый 8 (включен в Госреестр Украины), 11 проходят Государственное и производственное сортоиспытание.

Значителен генофонд декоративных плодовых культур. Он представлен 50 сортами (селекции НБС, интродукциями из Франции, Ирана, Кореи, Китая), 20 элитными формами, относящимися к четырем видам персика. Эта коллекция является крупнейшей в странах СНГ.

Сорта декоративных персиков разнообразны по окраске и форме цветков, числу лепестков, форме кроны, срокам цветения, зимостойкости, устойчивости

к болезням. Особый интерес среди них представляют новые сорта, толерантные к заболеваниям, – Сольвейг и Жизель, включенные в Госреестр Украины, и Рутения, Лель, Флер Помпон, находящиеся в испытании.

Основоположником работ по абрикосу в Никитском ботаническом саду была К.Ф. Костина [4]. Во время многочисленных экспедиций по Средней Азии, Закавказью, Украине ею собран обширнейший генофонд. В связи с большой полиморфностью абрикоса обыкновенного ею предложена ботанико-географическая классификация, в которой выделены четыре группы: среднеазиатская, джунгарско-заилийская, ирано-кавказская и европейская.

Среднеазиатская группа наиболее многообразна по морфологическим и биологическим признакам. Это объясняется разнообразием природных условий произрастания и многовековым семенным размножением абрикоса. Среднеазиатские сорта отличаются выдающейся жаростойкостью растений, длительным периодом покоя цветковых почек. Большинство из них самобесплодно и слабоустойчиво к болезням. Плоды мелкие, без специфического аромата и мучнистой мякоти, с очень высокой сахаристостью, низкой кислотностью и преобладанием сладких ядер. Велик диапазон сроков созревания – с мая по сентябрь. Встречаются голоплодные формы. Окраска самая различная, от белой до ярко-оранжевой. Джунгарско-заилийская группа находится в стадии окультуривания. Плоды имеют повышенную кислотность и горькие семена. Деревья отличаются повышенной зимостойкостью, так как сформировались в условиях довольно сурового климата.

Ирано-кавказская группа по морфологическим признакам приближается к европейской. Плоды характеризуются пониженной кислотностью, сочностью, отсутствием специфического аромата. Преобладают светлоокрашенные крупноплодные и среднеплодные формы столового типа со сладким ядром. Типичный представитель – Шалах (Еревани).

Европейская группа самая молодая. Деревья их более скороплодны, более устойчивы к болезням, преобладают крупноплодные формы с яркоокрашенной мякотью и специфическим абрикосовым ароматом. Представителем является Краснощекий.

На базе обширного генофонда были развернуты интенсивные селекционные работы, основным методом которых было использование скрещивания географически отдаленных сортов. В итоге были созданы сорта, пополнившие все промышленные сортименты юга Советского Союза.

С 1978 г. сортознечение и селекцию абрикоса возглавил В.К. Смыков, перебазировавший из Молдавии большой генофонд этой культуры и созданные там новые селекционные сорта. К исследованиям были подключены научные коллективы физиологов, биохимиков, биофизиков, защитников, эмбриологов, агрономов. В итоге были созданы сорта с повышенной зимостойкостью цветковых почек, это позволило продвинуть культуру в новые природные регионы. Методические подходы были обобщены в коллективной монографии [5]. Новые сорта были районированы на Украине, в Молдавии, Болгарии, Румынии. Они создают новые интересные перспективы в селекции абрикоса, в том числе в клоновой селекции.

Обширные многолетние работы проведены К.Ф. Костиной по созданию новой садовой культуры – крупноплодной алычи. Используя местные крымские формы и отдаленную гибридизацию со сливы, в первую очередь с сортами китайской сливы, она создала новый сортимент гибридной алычи, который быстро распространился по всему югу Советского Союза. Эта культура привлекает своей скороплодностью, урожайностью, раннеспелостью, универсальностью

использования продукции. Созданы компактные формы некоторых промышленных сортов.

Широкая интродукция и селекция яблони начались с 1978 г., когда из Молдавского НИИ садоводства, виноградарства и виноделия в Степное отделение НБС был перебазирован большой генофонд, собранный из всех регионов Советского Союза и многих зарубежных стран. Одновременно получили продолжение и селекционные творческие контакты с Дрезденским НИИ плодоводства, новые немецкие клонны были включены в селекционный процесс.

Итогами 25-летних работ явилось районирование 10 новых сортов в Молдове. В Крыму многие новые сорта показали отличные результаты. Создан конвейер яблони от самых ранних до самых поздних сроков созревания (табл. 2). Для многих из них характерны скороплодность, повышенная зимостойкость, толерантность к болезням, отличный товарный вид и высокие качества плодов. Достаточно сказать, что сорт Румянный Альпинист в обычных подвальных условиях лежит до мая–июня, сохраняя плотность мякоти и отличный вкус плодов. По продуктивности он не уступает известному украинскому лидеру – Ренету Симиренко.

Ряд сортов отличается повышенной засухоустойчивостью и способностью даже в условиях водного дефицита не только формировать урожай, но и обеспечивать закладку генеративных почек.

Лидером скороплодности из них можно считать Наследницу Юга, которая формирует цветковые почки даже на однолетках в питомнике. Более того, в связи с ее способностью к растянутым срокам формирования бутонов и длительным цветением она часто может “ходить” от заморозков.

Детальное изучение генофонда яблони в Прибалтике, Казахстане и на юге Украины позволило внести ясность в историю Ренета Бурхардта. Выявлено идентичность его образцов в Прибалтике, где он издавна культивируется под названием Liivi Kuldrenet – Ренет Золотой Лифляндский, с настоящим Ренетом Бурхардта в Казахстане. В литературе считают, что его автор Н.А. Гартвис создал его в Никитском ботаническом саду. Но начало его садоводческой деятельности прошло около Риги. Видимо, там сорт и был создан, быстро распространился по Прибалтике, но под названием Liivi Kuldrenet. А в НБС Н.А. Гартвис перебазировал его вместе с остальным генофондом.

Огромный интерес представляет обширный генофонд айвы обыкновенной (более 200 сортобразцов). Промышленное значение имеют 6 сортов, включенные в Госреестр сортов Украины, многие проходят государственное и промышленное сортиспытание.

Плоды айвы незаменимы по содержанию растворимого пектина для производства отличных вафель, цукатов, нектаров. Выдающаяся скороплодность, стабильная урожайность и минимальная потребность в химической защите до созревания плодов позволяют иметь экологически чистую высококачественную продукцию консервов, кондитерских изделий и пищевых добавок.

Работа по созданию новых сортов миндаля, пригодных для возделывания в условиях Крыма, начата в Никитском саду А.А. Рихтером [6] в 30-х годах прошлого столетия. Одновременно с этим создавался коллекционный фонд, куда были привлечены виды, сорта и формы из первичных геноцентров (Средняя Азия, Закавказье), западноевропейской и североамериканской селекции. В настоящее время в коллекции насчитывается 7 видов миндаля (*A. communis*, *A. bucharica*, *A. spinosissima*, *A. fenzliana*, *A. webbi*, *A. nana*, *A. vavilovii*) и более 1000 сортов и форм селекции НБС, Узбекистана, Таджикистана, Армении, США, Италии, Франции, Испании, Венгрии, Болгарии, Греции, Ирана.

Таблица 2
Новые селекционные сорта яблони

Сорт	Особенность роста	Особенность плода		
		масса, г	окраска	вкус, балл
Летние				
Аугуст Колорит	Компактный Среднерослый	130 150	Желтая с румянцем Зеленовато-желтая с румянцем на большей части плода	4,6 4,4
Плат Наследница Юга	Слаборослый	130 140	Желтая с румянцем Оранжево-красная, полосатая	4,5 4,6
Осенние				
Вечерняя Заря	Среднерослый	170	Малиновая на большей части плода	4,8
Кодровское	Слаборослый	150	Красный румянец на большей части плода	4,3
Лучайфэр	Слаборослый с плакучей кроной	130	Желтая с красным румянцем	4,4
Малиновый Делишес Утренняя Зорька	Среднерослый	200	Желтая с малиновым румянцем на большей части плода	4,6
		180	Ярко-малиновая	4,7
Раннезимние				
Кальвиль Молдавский	Среднерослый	150	Оранжево-полосатая	4,7
Норок Пепин Мол- давский	Слаборослый "	200 190	Ярко-малиновая Зеленоватая с загаром	4,7 4,3
Ренет Мол- давский	Среднерослый	150	Желтая с румянцем на большей части плода	4,6
Зимние				
Аурел Бужор	Слаборослый	160 150	Желтая с румянцем Темно-малиновая с восковым налетом	4,5 4,3
Молдавское Красное Сперанца Ярна	Среднерослый	140 160 190	Желтая с темно-красным румянцем на большей части плода Темно-красная Желтая с красным румянцем	4,6 4,7 4,6
Позднезимние				
Вагнера Новое Румянный Альпинист	Слаборослый Среднерослый	130 150	Желтая с темно-красным румянцем на большей части плода Светло-зеленая со слабым румян- цем	4,5 4,7

Селекционная работа ведется по созданию позднецветущих сортов с устойчивым периодом зимнего покоя цветковых почек, высокоурожайных, с выходом ядра более 40%, небольшим количеством двойных ядер. В Крыму с успехом выращиваются сорта селекции НБС Приморский (полукарликовый сорт), Выносливый, Десертный, Никитский 2240, Никитский позднецветущий. Из сортов последнего поколения можно выделить Степной (позднее цветение, раннее созревание плодов), Форос.

Среди субтропических плодовых культур гранат (*Punica granatum* L.) является наиболее распространенной культурой. Интродуцировать сорта граната в Никитский ботанический сад начали с 1946 г. В настоящее время в Саду насчитывается 335 сортов. Данная коллекция является одной из крупнейших на территории СНГ и единственной на Украине. Закладка насаждений граната на Южном берегу Крыма обусловлена наиболее подходящими для сохранения коллекции почвенно-климатическими условиями.

Создание коллекции граната проводилось путем сбора сортов народной селекции, произрастающих в Средней Азии, Закавказье, привлечения новых селекционных сортов, выведенных и интродуцированных из Ирана, Афганистана, Испании, Италии, США. В настоящее время генофонд граната НБС представлен уникальным разнообразием сортов, отличающихся урожайностью, сроками созревания, вкусовыми достоинствами плодов, устойчивостью к условиям произрастания.

Для широкого использования по комплексу хозяйственно ценных признаков рекомендованы сорта Никитского ботанического сада Сочный, Крымский Полосатый, Никитский Ранний. Для них характерно раннее созревание (конец сентября – начало октября), высокая урожайность (80–120 ц/га), крупные плоды (масса от 300 до 550 г) с гармоничным вкусом, выходом сока выше 50%.

В Никитском ботаническом саду Л.Т. Синько собрана одна из наиболее полных коллекций зизифуса (*Zizyphus jujuba* Mill). Среди субтропических плодовых культур зизифус наиболее зимостоек (выдерживает $-23\div-25^{\circ}$) и неприхотлив к условиям произрастания, устойчив к вредителям и болезням, рано вступает в плодоношение. Для него характерна высокая и регулярная урожайность (80–200 ц/га). Перспективен для выращивания не только на юге, но и в некоторых районах Западной Украины.

Основу коллекции зизифуса составляют восемь сортов, завезенных в 1953 г. из Китая. Затем пополнение коллекции происходило за счет новых форм, собранных в районах естественного произрастания и новых селекционных сортов научных учреждений Таджикистана, Узбекистана, Туркмении, Азербайджана, Грузии и Крыма.

В настоящее время Никитский ботанический сад является хранителем 140 сортов и форм зизифуса. В коллекции представлены сорта разных сроков созревания, разного размера и вкуса плодов, отличающиеся урожайностью, технологическими качествами плодов, различным содержанием биологически активных веществ. На основе проводимых исследований по изучению коллекции зизифуса и использования метода экспериментального мутагенеза создан новый селекционный материал (свыше 1500 форм). Осуществляя отбор по методу скрининга, выделены новые сорта Ялита, Синит, Таврика, Путник, Метеор, Радослав. Все они раннего срока созревания (I-II декады сентября), урожайные (120–150 ц/га) с массой плодов – 6–12 г. В настоящее время получен сорт Коктебель с массой плода – 50 г, с урожайностью выше 200 ц/га.

Коллекция инжира (*Fucus carica L.*) в Никитском ботаническом саду создана Н.К. Арендт и насчитывает более 300 сортов и форм зарубежной и отечественной селекции. Интродуцированные образцы получены из Албании, Азербайджана, Болгарии, Грузии, Туниса, Франции, Израиля, Италии, США, Германии и Югославии.

В коллекции имеется 30 сортов отечественной селекции. Они получены путем внутривидовой гибридизации и апомиксиса. Лучшие гибридные сорта: Подарок Октябрю (сухофруктовый, масса – 60–70 г, кожца светло-зеленая, мякоть темно-розовая); Консервный Никитский (консервный, масса плода – 40–50 г, кожца темно-синяя, мякоть карминово-красная). Апомиктические сорта: Смена, получен в результате опыления сорта Кадота пыльцой бруссонеции Сухофруктовый, плоды массой 60–65 г, кожца желтая, мякоть розовая; Желтоплодный Урожайный, получен путем обработки цветков сорта Смена амидом α-нафтилуксусной кислоты, сорт сухофруктовый и консервный, кожца светло-желтая, мякоть розовая; Сабруция Розовая, выделен из апомиктических сеянцев сорта Сары Лоб, сорт столовый, плоды массой до 90 г, кожца коричнево-красная, мякоть розовая, районирован в Крыму по Южнобережной зоне. Все сорта требуют наличия опылителя.

Коллекция хурмы (*Diospyros kaki L.*) в Никитском ботаническом саду создана Н.К. Арендт и насчитывает около 190 сортов и форм зарубежной и отечественной селекции. 40 зарубежных сортов – это представители японской и китайской селекции. Среди сортов селекции НБС выделяются морозостойкие сорта – Россиянка (*D. virginiana L.* × *D. kaki*) и Никитская Бордовая (F_1 Россиянка × свободное опыление), которые без повреждения выдерживают -24°C . Плоды Россиянки – массой до 100 г, Никитской Бордовой – до 130 г. Оба сорта относятся к группе терпких.

Спутник (однодомная форма) относится к группе нетерпких. Плоды массой до 100 г. Урожайный. Районирован в Крыму по Южнобережной зоне.

Мечта. Однодомная форма. Относится к группе терпких. Дает высокий урожай. Плоды красно-оранжевые, масса до 200 г.

Украинка. Однодомная форма. Относится к группе нетерпких. Плоды массой до 100 г. Самый ранний сорт в коллекции Сада. Начало окраски плодов отмечается в первых числах сентября.

Первые насаждения маслины (*Olea europaea L.*) были заложены в 1822 г. Систематическое изучение и мобилизация новых сортов начаты Н.К. Арендт с 1927 г. Позже много внимания уделялось селекции маслины В.А. Шолоховой. В настоящее время генофонд этой культуры насчитывает 228 сортов и элитных форм. Из них 126 – интродуцированы из разных стран мира: Италии, Испании, Греции, Франции, Албании, Югославии, Ливана, Грузии, Азербайджана и 102 сорта и формы селекции Никитского ботанического сада. Только за последние 20 лет на Государственное испытание передано 12 новых сортов. Основные направления в селекции маслины – создание сортов, отличающихся скороплодностью, ранним сроком созревания, высоким содержанием масла в плодах, повышенной репарационной способностью, относительной зимостойкостью и высокой урожайностью. Для этой цели используют сорта местного, кавказского и средиземноморского происхождения. Новые маслины отличаются крупным размером плодов, ранним сроком созревания (конец октября–начало ноября), масличностью и устойчивостью к воздействию низких температур. Это такие сорта, как Крымская Превосходная, Аппетитная, Крымская Звезда, Манита, Консервная, Антолета, Находка и др.

Наиболее распространенными и получившими широкую известность являются районированные сорта Никитская, Крымская, Никитская Крупноплодная. Эти сорта хорошо зарекомендовали себя в Македонии. Сорт **Крымская Превосходная** – отличается ранним сроком созревания (конец октября), крупными плодами (в 1 кг – 150 шт.). Плоды однородные, мякоть нежная, ароматная. Выход масла 18–21%. Соотношение мякоти и косточки 83:13. Урожайность 40 ц/га. Плоды можно использовать как для зеленого консервирования, так и для “черного” засола. Сорт **Никитская Крупноплодная** – один из наиболее распространенных сортов. Плоды крупные (200 шт. в 1 кг). Мякоть плотная, маслянистая. Выход масла 31%. Соотношение мякоти и косточки 84:16. Сорт высокурожайный, до 60 ц/га. Использование плодов универсальное. Сорт **Никитская** – плоды средних размеров (в 1 кг – 330 шт.). Мякоть плотная, маслянистая. Содержание масла 36%. Соотношение мякоти и косточки 82:18. Сорт урожайный, раннего срока созревания, в условиях ЮБК – в конце октября. Использование плодов для “черного” засола и получения масла.

Созданный обширный исходный материал, новые методические подходы открывают широкие перспективы еще большего совершенствования сортимента плодовых, субтропических и орехоплодных культур.

ЛИТЕРАТУРА

1. Помология / Под ред. М.В. Андрценко. Киев, Урожай, 1997. Т. 3: Абрикос, персик, алыча. 279 с.
2. Драгавцева И.А., Запорожец Н.М., Рябов И.Н., Смыков А.В., Смыков В.К. Персик на юге России и Украины. Краснодар. 2001. 120 с.
3. Интенсификация селекции плодовых культур / Под ред. В.К. Смыкова, А.И. Лищука. Ялта, 1999. 216 с.
4. Костина К.Ф. Абрикос // Приложение к Тр. по прикл. генетике и селекции. 1936. 290 с.
5. Абрикос. М.: Агропромиздат, 1989. 240 с.
6. Помология. Киев: Урожай, 1992. Т. 1: Яблоня. 351 с.
7. Рихтер А.А. Миндаль. Ялта, 1972. 110 с.

SYMMARY

Smykov V.K., Smykov A.V. The prospects of application of fruit planting genofond, collected in Nikita Botanical Garden

The collection of fruit-tree, subtropical and nut-tree plantings comprises 7376 plant species, cultivars and forms. The main results of study on collection are presented. The classification of peach and apricot has been carried out. New garden planting – large-fruit cherry-plum – has been raised. The complex of methodical recommendations has been developed. The donors of basic plant properties and characteristics have been ascertained. Large selection fund has been collected.

ЗНАЧЕНИЕ ЭДАФИЧЕСКОГО ФАКТОРА ПРИ ИНТРОДУКЦИИ ХВОЙНЫХ НА ЮЖНОМ БЕРЕГУ КРЫМА

P.H. Казимирова, А.П. Евтушенко

За время существования Никитского ботанического сада из различных районов Земного шара интродуцировано более 100 таксонов хвойных. Введенные Садом в культуру хвойные широко распространены в парках, скверах, лесных культурах Крыма. Они создают своеобразный, неповторимый облик не только Южного берега, но и всех рекреационных районов Автономной республики Крым. Для более широкого внедрения ценных интродуцентов в зеленое строительство и лесное хозяйство было необходимо их испытание в различных экологических условиях, установление пределов толерантности к главным факторам среды – климату, почвенным условиям, к вредителям и болезням. Для комплексной оценки успешности интродукции разработаны различные методы, включающие несколько характеристик интродуцентов. Однако роли почвенных факторов при интродукции долгое время не уделяли достаточного внимания. В отношении почвенных условий было крайне мало сведений по наиболее ценным хвойным экзотам. В то же время именно почвенные условия оказались лимитирующим фактором при интродукции отдельных видов растений в Горном Крыму. В условиях Горного Крыма вопрос осложняется значительной пестротой почвенного покрова, его недостаточной изученностью, разными биоэкологическими особенностями интродуцентов, их богатым ассортиментом, а также спецификой использования экзотов для насаждений различного назначения. В научной литературе не много работ, посвященных данному вопросу, поэтому имеются лишь самые общие сведения об отношении даже весьма распространенных экзотов к почвенным условиям.

Результаты интродукции декоративных древесных растений в значительной степени зависят от того, насколько экологические условия данного района близки к таковым на родине растения и соответствуют ли они диапазону адаптационных возможностей интродуцента. Свойства почв оказывают непосредственное влияние на рост и состояние интродуцентов, причем рост последних при благоприятных климатических условиях зависит только от почвенных факторов. Многочисленными наблюдениями установлено, что на границах ареала распространения древесные растения легче переносят неблагоприятные климатические условия на почвах с лучшими лесорастительными свойствами.

Известно, что наилучший рост различных хвойных обеспечивается определенным сочетанием свойств почв и почвенных режимов, хотя требовательность растений к условиям произрастания неодинакова. Нередко рост интродуцентов ограничивается фактором, находящимся в данной почве в минимуме или максимуме. В первом случае улучшение других условий роста не может увеличить продуктивности растений, пока не будет устранен имеющийся в минимуме фактор. Во втором случае возможны угнетение и даже гибель растений вследствие токсикоза. Оптимальные лесорастительные условия для древесных интродуцентов определяются комплексом благоприятствующих росту физических, хи-

мических, физико-химических свойств корнеобитаемого слоя почв, а также отвечающим биологическим особенностям растений гидротермическим режимом.

Исследования выполнены в насаждениях интродуцентов на коричневых и бурых горно-лесных почвах, сформировавшихся на продуктах разрушения известняков и глинистых сланцев с прослойками песчаников, черноземах предгорных на делювиальных карбонатных глинах. Опытные участки расположены на высоте от 40 до 830 м над ур. моря.

В результате изучения роста и состояния секвойядендрона гигантского, кедров гималайского, ливанского, атласского, короткохвойного, средиземноморских видов пихт греческой, киликийской, нумидийской в различных эдафических условиях Горного Крыма установлено, что рост хвойных интродуцентов положительно коррелирует с запасами гумуса и питательных веществ в корнеобитаемом слое, диапазоном активной влаги, отношением гумус: CaCO_3 , отрицательно – со скелетностью, плотностью, карбонатностью почв [1–7].

К числу эдафических факторов, оказывающих наибольшее отрицательное влияние на хвойные интродуценты в Крыму, относятся сильная скелетность и высокая карбонатность почв. Скелетные и карбонатные почвы широко распространены в Крыму, особенно в горной и предгорной зонах. В наблюдениях, проведенных в парках Южного берега и лесных культурах Горного и Предгорного Крыма, выявлено, что большинство хвойных экзотов прекрасно растут на некарбонатных и малокарбонатных почвах, сформировавшихся на глинистых сланцах и песчаниках и продуктах их выветривания. Отрицательно влияют на эти виды сильная карбонатность и высокая скелетность почв, особенно неблагоприятно сочетание этих факторов.

На некарбонатных почвах хвойные экзоты нормально растут при содержании обломков плотных пород до 50% и лишь при скелетности более 70% отстают в росте, не теряя при этом декоративности. На карбонатных почвах содержания обломков известняка или мергеля 30% и карбонатов в мелкоземе 10% являются предельными показателями пригодности почв для кедра гималайского и секвойядендрона гигантского, 70% скелета и 10% CaCO_3 – для кедров атласского, ливанского, короткохвойного; для менее чувствительных к повышенной карбонатности почв пихт – 50% скелета и 35% CaCO_3 . При большей скелетности и карбонатности хвойные страдают от хлороза, декоративность их снижается [2, 3–8].

Хлороз кедров на Южном берегу Крыма встречается как на мелкоземистых сильнокарбонатных, так и на скелетных обычно сильнохрящевато-щебнистых карбонатных почвах. Хлорозом поражаются растения разного возраста, особенно часто кедр гималайский. Проявляется болезнь довольно быстро после посадки растений, если почва не пригодна для этого вида. Так, в пионерлагере “Радость” (район Севастополя) кедры атласские и гималайские погибли в первый год после посадки в почву с содержанием карбонатов 28% при скелетности 20%. В санатории “Южный” на Южном берегу Крыма на мелкоземистой почве с содержанием карбоната кальция более 40% саженцы кедра гималайского имели хлороз в 5 баллов уже в первый год после пересадки из питомника. В лесном питомнике “Долоссы” на почве с содержанием обломков плотных пород менее 25% и карбонатов в составе мелкозема менее 5% пятилетние саженцы росли хорошо. На этом же участке на сильнохрящевато-щебнистой почве с содержанием скелета более 50% и свыше 40% карбонатов саженцы отставали в росте и были поражены хлорозом разной степени – от 1 до 5 баллов. Нами был отмечен факт гибели 17-летнего секвойядендрона на почве с содержанием скелета 35% и содержанием углекислого кальция в мелкоземе 30%.

Таблица 1

Биометрические показатели и декоративность кедров при поражении хлорозом

Показатель	Хлороз*, баллы					
	0–0,5	1	2	2,5–3	4	5
Кедр гималайский						
Высота, см	400	331	232	191	1322	68
Прирост, см	10,8	12,5	9,8	6,5	5,4	4,4
Диаметр кроны, см	112	125	96	79	58	49
Диаметр ствола на <i>h</i> = 10 см, см	7,8	7,2	5,1	3,5	2,2	1,6
Длина хвои, мм	26,5	20,6	21,1	22,0	18,6	19,6
Декоративность, баллы	5	4,5	3	3	1	0
Кедр атласский						
Высота, см	355	300	199	110	—	—
Прирост, см	26,3	24,7	17,5	13,0	—	—
Диаметр кроны, см	171	157	104	84	—	—
Диаметр ствола на <i>h</i> = 10 см, см	7,8	6,9	4,6	3,2	—	—
Длина хвои, мм	20,2	20,7	16,9	16,9	—	—
Декоративность, баллы	5	5	4,5	4	—	—

*0 баллов – хлороза нет, 1 – слабое пожелтение отдельных ветвей, 2 – пожелтение всей кроны, 3 – сильное пожелтение кроны, 4 – сильное пожелтение, изреживание хвои, уменьшение приростов, 5 – сильное пожелтение и побурение, изреживание хвои с усыханием отдельных ветвей, рост сильно угнетен.

Интересные результаты получены при сравнении реакции кедров атласского и гималайского на повышенные скелетность и карбонатность почв. В урочище Авунда (Ялтинский горно-лесной заповедник) лесные культуры заложены на бурых горно-лесных почвах с содержанием обломков известняка от 30 до 90% и карбонатов – от 3,7 до 11,2%. На почве с содержанием крупнозема 30–35% и карбонатов менее 5% кедры атласский, ливанский и гималайский (возраст 17 лет) были в хорошем состоянии. С увеличением скелетности и карбонатности почв отмечалось угнетение растений, поражение их хлорозом у гималайских кедров до 5 баллов, у атласских и ливанских – до 3 баллов. С усилением хлороза снижались биометрические показатели и декоративность растений (табл. 1).

При оценке карбонатных почв для выращивания на них насаждений с участием хвойных экзотов весьма важным показателем хлорозоопасности для чувствительных к повышенной карбонатности пород может служить соотношение содержания в мелкоземе гумуса и карбонатов. Анализ соотношения гумус: CaCO_3 и состояния чувствительных к карбонатам хвойных экзотов показал, что чем выше это соотношение, тем лучше состояние растений. Так, при отношении гумус: карбонаты большем или равном 0,25 кедры были в отличном и хорошем состоянии, при отношении менее 0,25 отмечалось угнетение, а кедр гималайский страдал при этом от хлороза [6].

Такая закономерность наблюдалась на почвах с содержанием гумуса в корнеобитаемом слое от 0,74 до 3,95%. Определение этого соотношения для почв

под наиболее ценными экземплярами кедров гималайского, ливанского, атласского V и VI классов возраста, произрастающих в арборетуме Никитского сада, показало, что оно колеблется от 0,27 до 2,7. По данным М. Скайни [9], почва под 270-летними кедрами ливанскими на родине (Ливан, район Барук) содержит в корнеобитаемом слое в среднем 4,0% гумуса и 8,4% CaCO_3 . Подтверждается установленная нами для почв Крыма закономерность – соотношение гумус: CaCO_3 в Ливане более 0,25 (оно составляет 0,48). Такая же закономерность прослеживается для почв и под другими, чувствительными к повышенному содержанию карбонатов, хвойными экзотами.

Хвойные интродуценты – кедры короткохвойный и ливанский, секвойядендрон гигантский, метасеквойя глиптостробовидная, некоторые средиземноморские виды пихт, имеющие поверхностную корневую систему, – очень чувствительны к уплотнению почв. Для них плотность нескелетных или мелкозема скелетных почв 1,4 г/см³ при порозности менее 45% является критическим показателем.

Интересный случай удалось наблюдать на территории санатория “Узбекистан” (Ялта). Известно, что корневая система секвойядендrona гигантского не уходит вглубь. Стержневой корень его отмирает в конце первого–начале второго десятилетия. Основная масса боковых корней идет вдоль поверхности почвы на глубине 10–50 см, корни то углубляются до 50 см, то вновь поднимаются до 10–15 см. Под секвойядендрон, возраст которого около 100 лет, был подсыпан 40-сантиметровый слой привозного грунта (верхний горизонт черноземной почвы), поскольку верхние корни растения оголились. Через 2 года раскопки показали, что насыпной рыхлый слой почвы освоен корнями. Обилие корней в насыпном слое свидетельствовало о том, что здесь созданы благоприятные условия для их роста. По свидетельству главного садовника, общее состояние дерева значительно улучшилось. Естественная почва, находящаяся под насыпным слоем, на глубине 40–70 см имеет от 15 до 25% обломков плотных пород, содержание карбоната кальция – 5,9%, объемная масса – от 1,47 до 1,68 г/см³, а порозность – от 35 до 38%. При такой плотности сложения почв рост корней затруднен, они распространялись в основном по трещинам, ходам червей, отмерших корней.

Отмечены факты угнетения и гибели хвойных экзотов в парках Южного берега Крыма при уплотнении почв до критических величин и более под влиянием антропогенных нагрузок [6]. Изучение почв под дорожками, покрытыми мраморной крошкой, и на куртинах в арборетуме Никитского ботанического сада показано, что нагрузки обусловили достоверное увеличение объемной массы мелкозема и уменьшение общей порозности почв. Объемная масса в слое 0–10 см на куртинах была от 0,88 до 1,21, под дорожками – от 1,56 до 1,64 г/см³, общая порозность – от 56 до 66% и от 37 до 40% соответственно. Анализ распространения корней древесных растений показал, что на куртинах основная масса корней располагается в слое более 100 см, тогда как под дорожками корнеобитаемый слой не превышает 80 см. Из-за большой плотности почв корни нередко становятся плоскими и распространяются по ходам червей, трещинам и граням структурных отдельностей, обломков плотных пород. Ухудшение физических свойств почв под дорожками, сеть которых в арборетуме довольно густая, является одной из причин уменьшения приростов, усыхания ветвей и снижения декоративности древесных экзотов.

На основании анализа результатов изучения влияния эдафических факторов на рост и состояние интродуцентов и количественной зависимости роста экзотов от эдафических факторов составлены уравнения регрессии и по ним с ис-

Таблица 2

Оптимальные и допустимые параметры свойств почв для кедра гималайского и секвойядендрона гигантского

Свойство почв	Кедр гималайский		Секвойядендрон	
	допустимые	оптимальные	допустимые	оптимальные
Скелетность, %	45	6	220	0
Запасы гумуса, т/га	210	500	255	525
Общие запасы азота общ., т/га	12	25	13	26
Общие запасы фосфора, т/га	15	29	9	14
CaCO ₃ , %	10	0	10	0
Весенние запасы продуктивной влаги, мм	140	210	140	260

пользованием средней и максимальной величины среднегодового прироста деревьев в высоту рассчитаны параметры оптимальных и допустимых свойств почв для секвойядендрона гигантского, средиземноморских видов кедров и пихт [1, 2, 5]. В качестве примера такие сведения для кедра гималайского и секвойядендрона гигантского приведены в табл. 2.

Установлена возможность характеристики условий местопроизрастания и диагностирования причин угнетения экзотов по результатам не только почвенных, но и растительных анализов.

Методы почвенной и растительной диагностики широко применяются при оценке условий произрастания и обеспеченности питательными веществами сельскохозяйственных и лесных (преимущественно сосны) культур и практически не используются для интродуктов. Нашиими исследованиями выявлена положительная зависимость между химическим составом хвои, состоянием хвойных экзотов и обеспеченностью их элементами почвенного питания. Выявлена также возможность использования параметров хвои — длины и сухой массы 100 хвоинок (для сосны — 100 пар хвоинок, как принято в лесоводстве) — для оценки состояния растений и характеристики их местообитаний [1, 10, 11]. На основании сопоставления роста и состояния хвойных интродуктов, химического состава хвои, запасов питательных веществ в почвах и их свойств установлены концентрации основных питательных элементов в хвое, соответствующие оптимальным условиям произрастания. Несмотря на определенные колебания в содержании химических элементов в хвое по годам, оптимальными, или нормальными, в условиях Горного Крыма являются следующие концентрации элементов питания в хвое секвойядендрона гигантского: N — 0,9–1,4%, P — 0,1–0,2%, K — 0,5–0,8%, Ca — 0,9–1,4%, Mg — 0,1–0,2%; у кедров гималайского и атласского: N — 1,1–1,3%, P — 0,10–0,12%, K — 0,8–1,2%, Ca — 0,5–0,7%, Mg — 0,1–0,2%. При таком химическом составе хвои растения отличались интенсивным ростом и высокой декоративностью. В неблагоприятных условиях местопроизрастания деревья были угнетены, при этом отмечено нарушение в соотношении элементов питания в хвое, особенно часто наблюдалось снижение концентрации азота и фосфора. Полученные экспериментальным путем показате-

ли оптимального и недостаточного питания растений используются нами при характеристике эдафотопа и могут быть рекомендованы как для оценки обеспеченности растений питательными веществами, так и для диагностирования нарушений в питании хвойных интродуцентов.

Результаты наших исследований свидетельствуют о необходимости при введении экзотов в культуру давать характеристику интродуцированных растений по их отношению к эдафическим условиям и указывать пределы толерантности к негативно действующим почвенным факторам. Полученные данные используются при подведении итогов интродукции, при подборе ассортимента растений для закладки новых парков и лесных культур, реконструкции существующих насаждений в рекреационных зонах Крыма.

ЛИТЕРАТУРА

1. Методические рекомендации по изучению и оценке почвенных условий произрастания интродуцентов / Сост. Р.Н. Казимирова, В.Ф. Иванов. Ялта, 1985. 28 с.
2. Евтушенко А.П. Роль эдафических факторов в росте хвойных интродуцентов на Южном берегу Крыма и северо-западе Черноморского побережья Кавказа // Тр. Никит. ботан. сада. 1988. Т. 105. С. 88–94.
3. Захаренко Г.С., Казимирова Р.Н., Кузнецов С.И. Кедр короткохвойный и перспективы его культуры в СССР // Бюл. Гл. ботан. сада. 1989. Вып. 151. С. 9–15.
4. Казимирова Р.Н. К определению оптимальных и допустимых параметров свойств почв для кедра (*Cedrus*) в Горном Крыму // Бюл. Никит. ботан. сада. 1989. Вып. 69. С. 54–58.
5. Казимирова Р.Н. К оценке почвенных условий произрастания секвойядендрона гигантского в Крыму // Там же. 1989. Вып. 70. С. 69–74.
6. Казимирова Р.Н. Лесорастительные свойства почв арборетума Никитского ботанического сада и факторы, лимитирующие рост интродуцентов. Ялта, 2000. 54 с.
7. Казимирова Р.Н., Евтушенко А.П. Хлороз кедров на Южном берегу Крыма // Тр. Никит. ботан. сада. 1981. Т. 84. С. 42–49.
8. Казимирова Р.Н., Кузнецов С.И. Влияние эдафических условий на рост кедра в Крыму // Бюл. Гл. ботан. сада. 1984. Вып. 132. С. 19–26.
9. Скайни М.Х. Почвенные условия произрастания кедра ливанского и особенности его зольного обмена с почвами в Ливане: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. М., 1980. 21 с.
10. Казимирова Р.Н. Использование параметров хвои для характеристики роста и условий произрастания кедров (*Cedrus*) // Бюл. Никит. ботан. сада. 1989. Вып. 68. С. 54–58.
11. Евтушенко А.П. Параметры хвои как показатель состояния и условий произрастания интродуцентов // Тр. Никит. ботан. сада. 1996. Т. 116. С. 127–132.

SUMMARY

Kazimirova R.N., Evtushenko A.P. The importance of edaphic factor under introduction of coniferous plants on the South Coast of the Crimea

The edaphic factors, exerting negative influence on plant growth and development, have been ascertained. Optimal and acceptable edaphic conditions are described. The methods of plant diagnostics may be used for judgement on site suitability to cultivation of exotic coniferous plants.

ФЛОРИСТИКА, СИСТЕМАТИКА, ГЕОБОТАНИКА

УДК 581.55 (477.75)

ПРОДРОМУС РАСТИТЕЛЬНОСТИ КРЫМА (20 ЛЕТ НА ПЛАТФОРМЕ ФЛОРИСТИЧЕСКОЙ КЛАССИФИКАЦИИ)

B.V. Корженевский, Н.А. Багрикова, Л.Э. Рыфф, А.Ф. Левон

Крымский полуостров, несмотря на свою относительно небольшую площадь, характеризуется разнообразием растительного покрова, которое обусловлено многими причинами, в том числе и своеобразием природных факторов. Растительность Крыма на основе метода Браун-Бланке изучалась с начала 1980-х гг., после выхода в свет книги "Фитоценология", написанной Б.М. Миркиным и Г.С. Розенбергом [1], и семинаров-стажировок, проводимых в г. Уфе заслуженным деятелем науки и техники РФ, проф. Б.М. Миркиным.

Вся совокупность синтаксонов растительности полуострова обобщается 37 высшими единицами – классами, среди которых 31 естественный и 6 антропогенных. При этом растительность, относящаяся к классам *Lemnetea*, *Charetea fragilis*, *Potametea*, *Isoëto-Nanojuncetea*, *Phragmiti-Magnocaricetea*, *Robinietea*, *Epilobietea angustifolii*, *Trifolio-Geranietea sanguinei*, изучена слабо или ее обследование и описание выполнены, но не завершена синтаксономическая обработка. В данной публикации приводится наиболее полный в настоящее время продромус растительности Крыма с диагностическими видами, экологическими особенностями и распространением. Всего выявлено и описано 168 ассоциаций из 61 союза, 2 подсоюзов, 39 порядков и 29 классов.

Cl. ZOSTERETEA MARITIMAE Pignatti 1953 [2]

D.s.: *Zostera marina*¹, *Z. noltii*.

Сообщества морских трав на песчаных и песчано-илистых субстратах в сублиторальной и эулиторальной зонах Черного и Азовского морей.

Ord. Zosteretalia Beguinot 1941

D.s. Ord. = D.s. Cl.

All. Zosterion Christiansen 1934

D.s. All. = D.s. Ord.

Ass. Zosteretum marinae Harmsen 1936 em Milczakova et Korzh. 1990

D.s.: *Zostera marina*.

Сообщества на илисто-песчаных субстратах в защищенных от сильного волнения бухтах.

Ass. Zosteretum noltii Harmsen 1936

D.s.: *Zostera noltii*.

Сообщества морских трав на песчаных и песчано-илистых субстратах в сублиторальной зоне в условиях полуоткрытых берегов.

¹ Названия видов приводятся по С.К. Черепанову [3].

Cl. THERO-SALICORNIETEA R.Tx. in R.Tx. et Oberd. 1958 [2, 4, 5]

D.s.: *Salicornia perennans*^{*2} (*Salicornia europaea* s.l. incl. *S. prostrata*).

Облигатные галофитные сообщества однолетних суккулентных видов на влажных и засоленных почвах в степной зоне.

Ord. Thero-Salicornietalia R.Tx. in R.Tx. et Oberd. 1958

D.s. *Ord.* = D.s. *Cl.*

All. Thero-Salicornion (Br.-Bl. 1933) R.Tx. 1934 ap R.Tx. et Oberd.

D.s. *All.* = D.s. *Ord.*

Сообщества береговых экосистем соленых озер и лагун, возникшие под контролем грязевулканической деятельности в степной зоне.

Ass. Petrosimonio oppositifolii-Salicornietum perennansis Korzh. et Klyukin 1990 #³

D.s.: *Petrosimonia oppositifolia*.

Сообщества пляжей большинства соленых озер Керченского полуострова на засоленных глинах.

Ass. Limonio caspii-Salicornietum perennansis Korzh. et Klyukin 1990 #

D.s.: *Limonium caspium*.

Сообщества пляжей, примыкающих к штормовым валам в Присиавье и северной части степной зоны, на илистых с раковинным дендритом отложениях.

Cl. THERO-SUADETEA Vicherek 1973 [4]

D.s.: *Suaeda confusa*, *S. prostrata*.

Сообщества однолетних облигатных галофитов и нитрофильных растений на субстратах с хлоридно-содовым засолением в степной зоне.

Ord. Thero-Suadetalia Br.-Bl. et de Bolos 1957

D.s. *Ord.* = D.s. *Cl.*

All. Thero-Camphorosmion (Bilyk 1963) Vicherek 1973

D.s.: *Camphorosma monspeliacia*.

Ass. Lepidietum crassifoliae Korzh. et Klyukin 1990 #

D.s.: *Lepidium crassifolium*.

Сообщества грязевых вулканов (сальзы, грифоны) Керченского полуострова с pH субстрата выше 9,0.

Ass. Petrosimonio brachiatae-Artemisietum santonicae Korzh. et Klyukin 1990 #

D.s.: *Artemisia santonica*, *Petrosimonia brachiata*.

Сообщества грязевых вулканов (солки) Керченского полуострова.

Cl. JUNCETEA MARITIMI Br.-Bl. (1931) 1952 [2]

D.s.: *Juncus maritimus*.

Сообщества приморских лугов на слабо и умеренно засоленных субстратах.

Ord. Juncetalia maritimae Br.-Bl. 1931

D.s.: *Carex extensa*, *Tetragonolobus maritimus*.

All. Juncion maritimae Br.-Bl. 1931

D.s.: *Plantago cornuta*, *Scorzonera parviflora*.

Сообщества умеренно или слабо засоленных приморских субстратов с устойчивым режимом увлажнения.

Ass. Phragmiti-Juncetum maritimi Korzh. et Klyukin 1990 #

D.s.: *Juncus maritimus*, *Phragmites australis*.

Сообщества эоловых образований пониженных участков рельефа (антропогенные карьеры и понижения между штормовыми валами) Керченского полуострова.

² Названия видов со звездочкой приводятся по С.К. Черепанову [6], S. Mosyakin, M. Fedoronchuk [7].

³ Синтаксоны, отмеченные #, описаны впервые в Крыму.

Cl. ASTERETEA TRIPOLIUM Westhoff et Beeftink 1962 in Beeftink 1962 [2, 8]

D.s.: *Juncus gerardii*, *Plantago maritima*, *Triglochin maritimum*, *Tripolium vulgare*.

Галофитные луга на сильно засоленных субстратах.

Ord. Artemisio santonicae–Limonietalia gmelinii V. Golub et Solomakha 1988

D.s.: *Artemisia santonica*, *Limonium gmelinii*.

Сообщества мокрых солончаков побережий Черного и Азовского морей, берегов соленых озер, лиманных террас, пересыпей и понижений в степной зоне.

All. Puccinellion fominii Shel. et Solomakha ex V. Golub 1994

D.s.: *Puccinellia fominii*, *Frankenia hirsuta*, *Halimione verrucifera*, *Petrosimonia oppositifolia*.

Сообщества мокрых солончаков приморской полосы, пониженных участков степной зоны.

Ass. Spergulario maritimae–Tripolietum vulgaris Korzh. et Klyukin 1990 #

D.s.: *Spergularia maritima*, *Aeluropus littoralis*.

Сообщества пересыпей соленых озер и колей с устойчивым режимом увлажнения в Присивашье, на Керченском полуострове, локально у оз. Барраколь.

Ass. Tripolietum vulgaris Korzh. et Klyukin 1990 #

D.s.: *Tripolium vulgare*.

Сообщества лиманных террас в приморской зоне и на значительном удалении от берега в северной части степной зоны, в Присивашье, на Керченском полуострове.

Cl. CRYPTSETEA ACULEATAE Vicherek 1973 [9]

D.s.: *Crypsis aculeata*, *C. schoenoides*.

Сообщества инфильтрационных форм рельефа с остропеременным режимом увлажнения на Керченском полуострове.

Ord. Crypsietalia aculeatae Vicherek 1973

D.s. Ord. = D.s. Cl.

All. Polygono salsuginei–Crypsion aculeatae Korzh. et Klyukin 1990 #

D.s.: *Limonium gmelinii*, *Polygonum salsugineum*, *Rumex stenophyllus*.

Пионерные сообщества на берегах солоноватых водоемов и обнаженных слабощелочных почвах.

Ass. Polygono salsuginei–Crypsidetum aculeatae Korzh. et Klyukin 1990 #

D.s. Ass. = D.s. All.

Сообщества распространены локально в понижениях рельефа на грязевулканической брекчии.

Cl. SALICORNIETEA FRUTICOSAE (Br.-Bl. et Tx. 1943) Tx. et Oberd. 1958

[2, 10]

D.s.: *Halocnemum strobilaceum*.

Сообщества многолетних суккулентных облигатных гипергалофитов, отмечаются в степной зоне.

Ord. Halostachyetalia Topa 1939

D.s.: *Halocnemum strobilaceum*, *Frankenia hirsuta*, *Limonium caspium*, *Petrosimonia brachiata*, *P. oppositifolia*.

Сообщества облигатных гипергалофитных видов, распространены на солончаках в приморской полосе степной зоны и в Присивашье.

All. Halocnemion Korzh. et Klyukin 1990 #

D.s.: *Halocnemum strobilaceum*, *Salicornia perennans**, *Suaeda prostrata*.

Сообщества суглинистых пухлых солончаков побережья Азовского моря и соленых озер Керченского полуострова.

Ass. Salicornio–Halocnemetum Korzh. et Klyukin 1990 #

D.s.: *Halocnemum strobilaceum*, *Salicornia perennans**.

Сообщества суглинистых пухлых солончаков Присиавшья и соленых озер Керченского полуострова, в почве которых на глубине 30–40 см подстилают кристаллы гипса.

Ass. Halocnemo-Limonietum caspii Korzh. et Klyukin 1990 #

D.s.: *Halocnemum strobilaceum*, *Limonium caspium*.

Локальные, в виде пятен разного размера, сообщества побережья Азовского моря на пухлых солончаках.

Cl. FESTUCO-PUCCINELLIETEA Soo 1968 [11]

D.s.: *Artemisia santonica*, *Festuca pseudodalmatica*, *Puccinellia fominii*, *Scorzonera laciniata*, *Taraxacum bessarabicum*.

Мезоксерофитные сообщества на первично засоленных субстратах с переменным режимом увлажнения.

Ord. Artemisio-Festucetalia pseudovinae Soo 1968

D.s. Ord. = D.s. Cl.

Сообщества первично засоленных поверхностей грязевулканической брекции.

All. Festucion pseudovinae Soo 1968 em Vicherek 1973

D.s.: *Limonium mejeri*, *Ranunculus pedatus*, *Trifolium retusum*.

Степные сообщества на засоленных почвах Понтско-Паннонского ареала.

Ass. Artemisio tauricae-Valerianetum tuberosae Korzh. et Klyukin 1990 #

D.s.: *Artemisia taurica*, *Myosotis ramosissima*, *Myosurus minimus*, *Polygonum salsuginosum*, *Valeriana tuberosa*.

Сообщества присклоновых частей делювиальных шлейфов на грязевулканической брекции.

All. Camphorosmo-Agropyrgion desertori Korzh. et Klyukin 1990 #

D.s.: *Agropyron desertorum*, *Camphorosma monspeliacum*, *Malabaila graveolens*, *Salsola soda*.

Сообщества на первично засоленных глинистых и глинисто-пылеватых субстратах грязевулканических ландшафтов Керченского полуострова.

All. Thero-Eremopyretum Korzh. et Klyukin 1990 #

D.s.: *Eremopyrum orientale*, *Petrosimonia triandra*, *Ventenata dubia*.

Сообщества на поверхности потоков грязевулканической брекции возрастом более 70 лет (Керченский полуостров).

All. Meliloti-Elytrigietum repantis Korzh. et Klyukin 1990 #

D.s.: *Cardaria draba*, *Elytrigia repens*, *Melilotus neapolitanus*, *Serratula erucifolia*, *Taraxacum erythrospermum*.

Сообщества тальвегов, склонов балок и оврагов, а также делювиальных шлейфов на грязевых вулканах Керченского полуострова.

Cl. PEGANO HARMALAE-SALSOLETEA VERMICULATAE Br.-Bl. et De Bolos 1958 [12, 13]

D.s.: *Capparis herbacea*, *Peganum harmala*, *Zygophyllum fabago*.

Термоизогорные и макронезийские галонитрофильные полупустынные сообщества.

Ord. Helichryso-Santolinetalia Peinado et Martinez-Parras 1984

D.s. Ord. = D.s. Cl.

All. Atraphaco-Capparidion Korzh. 1988 #

D.s.: *Agropyron ponticum*, *Atraphaxis replicata*, *Capparis herbacea*, *Elytrigia elongata*.

Сообщества экстремальных местообитаний на тяжелоглинистых иловато-пылеватых породах Крыма.

Ass. Atraphaco-Capparidetum Korzh. et Klyukin 1988 #

D.s.: *Camphorosma monspeliacum*, *Cynanchum acutum*, *Kochia prostrata*, *Nitraria schoberi*, *Salsola soda*.

Сообщества на поверхности бедлендов Юго-Восточного Крыма.
Cl. CRITHMO-LIMONIETEA Br.-Bl. 1947 (Syn. Crithmo-Staticetea Br.-Bl. 1947)

[14, 15, 2]

D.s.: *Crithmum maritimum*, *Limonium sp.*

Сообщества скал, подверженных влиянию импульверизации на побережье Азовского, Черного, Средиземного морей.

Ord. Crithmo-Limonietalia Molinier 1934

D.s. Ord. = D.s. Cl.

All. Kochio prostratae-Limonion meyeri Korzh. 1987 #

D.s.: *Halimione verrucifera*, *Holosteum umbellatum*, *Kochia prostrata*.

Сообщества на поверхности клифа, сложенного плотными породами.

Ass. Puccinellio distansii-Limonietum meyerii Korzh. et Klyukin 1987 #

D.s.: *Limonium meyeri*, *Puccinellia distans*.

Сообщества поверхностей кекуров, активных и отмерших клифов в Азовском и Черном морях.

All. Lactuco tatarici-Elytrigion bessarabicae Korzh. et Klyukin 1990 #

D.s.: *Elytrigia bessarabica*, *Lactuca tatarica*.

Сообщества глыбово-галечниковых пляжей, сложенных плотными породами на побережье Черного моря.

Ass. Crithmo-Elytrigietum bessarabicae Korzh. et Klyukin 1990 #

D.s.: *Crithmum maritimum*, *Elytrigia bessarabica*.

Сообщества тыльных частей глыбово-галечниковых пляжей побережья Черного моря, сложенных плотными карбонатными породами.

All. Lactuco tatarici-Elytrigietum bessarabicae Korzh. et Klyukin 1990 #

D.s.: *Elytrigia bessarabica*, *Lactuca tatarica*.

Сообщества тыльных частей галечниковых пляжей, береговых обвально-осыпных конусов побережья Черного моря.

Cl. CAKILETEA MARITIMAE Tx. et Preising 1950 [16, 2, 15]

D.s.: *Cakile euxina*, *Salsola australis*.

Пионерные сообщества морских побережий, распространенные на участках с преобладанием процессов аккумуляции и образуемые облигатными галофильными и нитрофильными видами на Азовском и Черноморском побережьях.

Ord. Euphorbietales peplis Tx. 1950

D.s.: *Euphorbia peplis*, *Glaucium flavum*, *Polygonum maritimum*.

Сообщества побережий Черного и Азовского морей.

All. Euphorbion peplis Tx. 1950

D.s. All. = D.s. Ord.

Сообщества песчано-галечниковых пляжей, сложенных продуктами выветривания песчаников, известняков, аргиллитов, алевролитов и других пород.

Ass. Cakilo euxinae-Salsoletum Vicherek 1961 em Korzh. et Klyukin 2001 #

D.s.: *Salsola australis*.

Сообщества песчано-галечниковых пляжей Южнобережного и Юго-Восточно-гого приморских районов.

Ass. Lactuco tataricae-Cakiletum euxinae Korzh. et Klyukin 2001 #

D.s.: *Crambe pontica*, *Lactuca tatarica*.

Сообщества песчано-галечниковых пляжей побережья Азовского моря.

Cl. AMMOPHILETEA Br.-Bl. et R.Tx. 1943 [16, 17]

D.s.: *Leymus racemosus*.

Пионерные сообщества песчаных дюн морских побережий.

Ord. Elymetalia gigantei Vicherek 1971

D.s.: *Crambe pontica*, *Eryngium maritimum*.

Сообщества формирующихся эоловых образований, сложенных ракушечно-детритусовыми отложениями.

All. *Elymion gigantei* Morariu 1957

D.s. All. = D.s. Ord.

Сообщества формирующихся дюн на Азовском побережье.

Ass. *Elymo-Astrodaucetum littoralis* Korzh., Volkova et Klyukin 1984 em Korzh. et Klyukin 2001, #

D.s.: *Astrodaucus littoralis*, *Leymus racemosus*, *Plantago scabra*.

Сообщества авандюн и дефляционных понижений за ними на побережье Азовского моря, на Керченском полуострове и Арабатской стрелке.

Cl. GALIO-URTICETEA Passarge 1967 [18, 19]

D.s.: *Alliaria petiolata*, *Anthriscus sylvestris*, *Artemisia vulgaris*, *Chelidonium majus*, *Galium aparine*, *Geum urbanum*, *Urtica dioica*.

Полуставленные и антропогенные нитрофильные сообщества, формирующиеся в условиях ограниченного освещения.

Ord. Galio-Alliarietalia Oberd. ex Gors. et Th. Mull

D.s. Ord. = D.s. Cl. + *Lamium amplexicaule* и *Geranium rotundifolium*.

All. *Aegopodium podagrariae* R.Tx. 1967 em Hilb., Heiur et Niem. 1972

D.s.: *Aegopodium podagraria*, *Anthriscus sylvestris*, *Galium aparine*, *Ranunculus repens*, *Urtica dioica*.

Рудеральные сообщества заброшенных строений, подпорных стен.

Ass. *Aegopodio-Parietarium officinalis* Elias 1983

D.s.: *Aegopodium podagraria*, *Alliaria petiolata*, *Chelidonium majus*, *Geum urbanum*, *Parietaria erecta*.

Сообщества заброшенных строений, в том числе и крепостей, оснований подпорных стен в Горном Крыму.

All. Galio-Alliarion (Oberd. 1957) Lohm. et Oberd.

D.s.: *Geranium robertianum*.

Нитрофильные сообщества тенистых антропогенных местообитаний, развивающиеся в условиях достаточного увлажнения.

Ass. *Lepidio graminifolii-Parietarium serbici* Levon 1996 #

D.s.: *Ballota ruderalis*, *Lepidium graminifolium*, *Malva pusilla*, *Parietaria serbica*.

Сообщества, формирующиеся на слабоосвещенных стенах, как правило, старых, выложенных с использованием цемента.

Ass. *Geranio collini-Melissetum officinalis* Levon 1996 #

D.s.: *Calamintha parviflora*, *Geranium collinum*, *Inula conyza*, *Lathyrus laxiflorus*, *Melissa officinalis*, *Rubus caesius*, *Ruscus ponticus*, *Scrophularia nodosa*, *Vicia bithynica*, *V. laxiflora*, *V. loiseleurii*.

Сообщества тенистых умеренно увлажненных склонов в парках и садах, а также понижений местности по берегам ручьев.

Ass. *Verbeno officinalis-Ornithogalum pontici* Levon 1996 #

D.s.: *Althaea cannabina*, *Brachypodium sylvaticum*, *Cirsium sublaniflorum*, *Equisetum telmateia*, *Euphorbia stricta*, *E. virgultosa*, *Hieracium marginale*, *Lapsana intermedia*, *Lepidium campestre*, *Ornithogalum ponticum*, *Physocaulis nodosum*, *Verbena officinalis*.

Сообщества понижений местности по берегам ручьев, канав, в условиях недостаточного освещения. Отмечены также вдали от водоемов, но всегда в местах их недавнего существования без видимых изменений во флористической композиции.

All. *Sambucion ebuli* Elias 1979

D.s.: *Artemisia vulgaris*, *Convolvulus arvensis*, *Galium aparine*, *Sambucus ebulus*, *Urtica dioica*.

Сообщества зарослевого характера с доминированием *Sambucus ebulus*, формирующиеся на нитрофильных, умеренно увлажненных местообитаниях.

Ass. Artemisio-Sambucetum ebuli (Felf. 1942) Elias 1979

D.s.: *Artemisia vulgaris*, *Ballota nigra*, *Elytrigia repens*, *Convolvulus arvensis*, *Melandrium album*, *Sambucus ebulus*, *Urtica dioica*.

Сообщества как открытых (полян, опушек), так и умеренно затененных местообитаний, не подверженных значительным антропогенным воздействиям, со следами нитрификации. Распространены в Горном Крыму.

Ass. Sambucetum ebuli Felf. 1942

D.s.: *Epilobium sp.*, *Eupatorium cannabinum*, *Galium aparine*, *Sambucus ebulus*.

Сообщества опушек, оврагов, лесонасаждений вблизи населенных пунктов. Распространены в предгорной зоне.

Ord. Calystegietalia sepium Tx. 1950

D.s.: *Calystegia sepium*, *Galium aparine*, *Solanum dulcamara*, *Urtica dioica*.

Сообщества слабоосвещенных нитрофильных местообитаний в условиях постоянного или периодического повышенного увлажнения.

All. Convolvulion sepium Tx. 1947 ap Oberd 1957

D.s. All. = D.s. Ord.

Ass. Polygono persicariae-Pulicarietum uliginosae Levon 1996 #

D.s.: *Carex pendula*, *Catabrosa aquatica*, *Eupatorium cannabinum*, *Juncus gerardii*, *Lythrum salicaria*, *Poa sylvicola*, *Polygonum persicaria*, *Polypogon viridis*, *Pulicaria uliginosa*, *Ranunculus repens*.

Сообщества тенистых нитрофильных местообитаний по берегам ручьев, канав, водостоков, редко подвергающихся нарушениям.

Ass. Ranunculo arvensis-Calepinetum irregularis Levon 1996 #

D.s.: *Calepina irregularis*, *Chenopodium urbicum*, *Chrozophora tinctoria*, *Mercurialis annua*, *Medicago arabica*, *M. lupulina*, *M. denticulata*, *Ranunculus arvensis*, *Rapistrum rugosum*, *Setaria pumila*, *Sonchus oleraceus*.

Сообщества агрофитоценозов, редко подвергающихся рекультивационным мероприятиям, формирующиеся в условиях недостаточного освещения и избыточного полива.

Cl. BIDENTETEA TRIPARTITAE Tx., Lohm. et Prsg. in Tx. 1950 [20]

D.s.: *Bidens cernua*, *B. tripartita*, *Lycopus europaeus*, *Mentha arvensis*, *Polygonum hydropiper*, *P. nodosum*.

Пионерные растительные сообщества нитрофильных однолетников на илистых переувлажненных субстратах.

Ord. Bidentetalia tripartitae Br.-Bl. et Tx. 1943

D.s. Ord. = D.s. Cl.

All. Bidention tripartiti Nordhagen 1940

D.s. All. = D.s. Ord.

Ass. Mentho longifoliae-Pastinacetum umbrosae Levon 1996 #

D.s.: *Carex cuspidata*, *C. pendula*, *Mentha longifolia*, *Parietaria erecta*, *Pastinaca umbrosa*, *Persicaria amphibia*, *Stachys sylvatica*.

Сообщества, формирующиеся на переувлажненных местообитаниях, у подножий подпорных стен, обрамляющих русла рек.

Cl. ORYZETEA SATIVAE Miyawaki 1960 [21]

D.s.: *Echinochloa crus-galli*, *Oryza sativa*.

Агрофитоценозы посевов риса в степной зоне, на темно-каштановых почвах.

Ord. Cypero-Echinochloetalia oryzoides Bolos et Mesclans 1955

D.s. Ord. = D.s. Cl.

All. Oryzo-Echinochloion Bolos et Mesclans 1955

D.s. All. = D.s. Ord.

Ass. Echinochloo-Oryzetum sativae Soo et Ubrizsy 1948

D.s.: Echinochloa crus-galli, E. oryzoides.

Агрофитоценозы посевов риса, на темно-каштановых почвах, с глубиной затопления чеков до 20 см.

Ass. Oryzeto-Cyperetum difformis W. Koch. 1954

D.s.: Cyperus difformis, Juncellus serotinus, Schoenoplectus mucronatus, S. supinus.

Агрофитоценозы посевов риса на темно-каштановых почвах, на участках с глубиной затопления чеков до 20–25 см.

Ass. Alismato-Monochorietum korsakowii Dzyuba 1989

D.s.: Alisma plantago-aquatica, Monochoria korsakowii.

Агрофитоценозы посевов риса на темно-каштановых глинистых почвах, с глубиной затопления рисовых чеков от 5 до 30 см.

Cl. STELLARIETEA MEDIAE R. Tx., Lohmeyer & Preising in R. Tx. ex von Rochow 1951 [19, 22–32]

D.s.: Alopecurus myosuroides, Capsella bursa-pastoris, Chenopodium album, Cirsium incanum, Consolida orientalis, Convolvulus arvensis, Descurainia sophii, Fallopia convolvulus, Senecio vernalis, Sonchus arvensis, S. asper, S. oleraceus, Stellaria media.

Сегетальные иrudеральные сообщества восстановительных стадий сукцессии с доминированием видов-однолетников на антропогенно нарушенных местобитаниях, распространены по всему Крыму на разных типах почв.

Ord. Secalietalia Br.-Bl. 1931 em J. et R. Tx. 1960

D.s.: Capsella bursa-pastoris, Cirsium incanum, Convolvulus arvensis, Erigeron canadensis, Fallopia convolvulus, Fumaria officinalis, Polygonum persicaria, Sinapis arvensis, Sonchus arvensis.

Агрофитоценозы садов, зерновых и пропашных культур Степного, Предгорного и Горного Крыма на разных типах почв.

All. Chenopodio albi-Descurainion sophiae V. et T. Sl. et Shelyag in V. Sl. 1988

D.s.: Chenopodium album, Descurainia sophia, Lactuca serriola, Cirsium incanum, Sonchus oleraceus.

Агрофитоценозы зерновых и пропашных культур на южных черноземах и каштановых почвах степной зоны.

Ass. Fallopio convolvulus-Chenopodietum albi V. Sl. 1990

D.s.: Chenopodium album, Fallopia convolvulus.

Агрофитоценозы пропашных культур степной зоны, на южных черноземах.

All. Caucalidion lappulae R. Tx. 1950

D.s.: Anagallis foemina, Bifora radians, Euphorbia falcata, Galium tricornutum, Mercurialis annua, Myagrum perfoliatum, Nigella arvensis, Vicia pannonica.

Агрофитоценозы зерновых культур Присивашья, Степного и Горного Крыма на южных черноземах, дерново-карбонатных и бурых горно-лесных почвах.

Ass. Adonido aestivalis-Consolidetum orientalis V. Sl. 1990 #

D.s.: Adonis aestivalis, Bifora radians, Consolida orientalis, Cyclachaena xanthifolia, Euphorbia falcata.

Агрофитоценозы зерновых культур степной зоны на южных черноземах.

Ass. Ornithogalo pontici-Vicietum dasycarphae V. Sl. 1990 #

D.s.: Aegilops cylindrica, Alyssum hirsutum, Ornithogalum ponticum, Vicia varia.

Агрофитоценозы зерновых культур предгорий на черноземах, дерново-карбонатных и бурых горно-лесных почвах.

Ass. *Biforo radiantis*-*Ranunculetum muricatae* V. Sl. 1990 #

D.s.: *Allium waldsteinii*, *Anthemis altissima*, *Avena fatua*, *Buglossoides arvensis*, *Cardaria drada*, *Neslia paniculata*, *Ranunculus muricatus*, *Scandix pecten-veneris*.

Агрофитоценозы зерновых культур Горного Крыма на бурых горно-лесных осенних щебнистых почвах.

All. *Erysimo repandi*-*Lycopsis orientalis* V. Sl. 1996 #

D.s.: *Cerastium perfoliatum*, *Descurainia sophia*, *Erucastrum armoracioides*, *Erysimum repandum*, *Lycopsis orientalis*.

Агрофитоценозы зерновых культур на южных черноземах и каштановых почвах степной зоны.

Ass. *Erysimo repandi*-*Descurainietum sophiae* V. Sl. 1988

D.s.: *Alyssum calycinum*, *Camelina sylvestris*, *Chenopodium album*, *Erysimum repandum*, *Euphorbia agraria*.

Агрофитоценозы зерновых культур на южных черноземах и каштановых почвах степной зоны.

Ass. *Centaurea depressae*-*Papaveretum nothi* V. Sl. 1990 #

D.s.: *Centaurea depressa*, *Papaver nothum*.

Агрофитоценозы зерновых культур на южных черноземах и темно-каштановых почвах степной зоны.

All. *Lactucion tataricae* Rudakov in Mirkin et al. 1985

D.s.: *Lactuca tatarica*.

Агрофитоценозы садов и пропашных культур степной зоны на южных черноземах и темно-каштановых почвах.

Ass. *Lactucetum tataricae* Rudakov in Mirkin et al. 1985

D.s. Ass. = D.s. All.

Агрофитоценозы садов, пропашных культур и предшественников риса (люцерны) в степной зоне, на южных черноземах и темно-каштановых почвах.

Ord. *Polygono-Chenopodieta* (R. Tx. et Lohm. 1960) J. Tx. 1961

D.s.: *Amaranthus blitoides*, *A. retroflexus*, *Echinochloa crus-galli*, *Polygonum lapathifolium*, *Setaria viridis*.

Сегетальные иrudеральные сообщества городов, пропашных и многолетних культур нарушенных местообитаний на разных типах почв.

All. *Panico-Setari*on Siss. in Westh. et al. 1946

D.s.: *Amaranthus retroflexus*, *Diplotaxis muralis*, *D. tenuifolia*, *Mercurialis annua*, *Setaria viridis*, *Stachys annua*.

Летние и позднелетние сообщества залежей, пропашных культур, огородов, виноградников и садов южнобережной, предгорной и степной зон на разных типах почв.

Ass. *Convolvulo arvensis*-*Amaranthetum retroflexi* Abrm. et Sakk. in Mirk. et al. 1986

D.s.: *Amaranthus retroflexus*, *Convolvulus arvensis*.

Распространены по всему Крыму на разных типах почв, как летние сообщества в агрофитоценозах пропашных и многолетних культур.

Ass. *Amarantho retroflexi*-*Setarietum viridis* Bagrikova 1996 #

D.s.: *Amaranthus retroflexus*, *Portulaca oleracea*, *Setaria viridis*, *Sonchus oleraceus*.

Агрофитоценозы табачных насаждений Горного Крыма на коричневых почвах.

Ass. *Echinochloo-Setarietum pumilae* Felföldy 1942 corr. Mucina

D.s.: *Amaranthus retroflexus*, *Chenopodium album*, *Cirsium incanum*, *Echinochloa crus-galli*, *Fallopia convolvulus*, *Setaria viridis*.

Позднелетние и осенние сообщества в агрофитоценозах пропашных культур на южных черноземах и сообщества предшественников риса (люцерны) на темно-каштановых почвах в степной зоне.

Ass. Orobancho ramosae-Stachyetum annuae Bagrikova 1996 #

D.s.: Diplotaxis muralis, D. tenuifolia, Heliotropium europaeum, Orobanche ramosa, Stachys annua.

Агрофитоценозы табачных насаждений предгорий на дерновых карбонатных, бурых горно-лесных почвах.

All. Amarantho blitoids-Echinochloion crus-galli V. Sl. 1988

D.s.: Amaranthus blitoides, Solanum zelenetzkii, Xanthium californicum.

Агрофитоценозы пропашных и многолетних культур Степного и Южнобережного Крыма на коричневых, бурых горно-лесных почвах и южных черноземах.

Ass. Daturo stramonii-Hibiscetum trioni Bagrikova 1996 #

D.s.: Hibiscus trionum, Datura stramonium.

Агрофитоценозы табачных насаждений Южнобережья на коричневых почвах.

Ass. Cynodo-Xanthietum spinosi Bagrikova 2002 #

D.s.: Cynodon dactylon, Xanthium spinosum, Xanthium californicum.

Агрофитоценозы табачных насаждений Южнобережья на коричневых почвах.

Ass. Amarantho blitoids-Echinochloetum crus-galli V. Sl. 1988

D.s.: Amaranthus blitoides, Convolvulus arvensis, Echinochloa crus-galli.

Позднелетние и осенние сообщества в садах и пропашных культурах степной зоны на южных черноземах.

All. Amarantho blitoids-retroflexi V. Sl. 1988

D.s.: Amaranthus blitoides, A. retroflexus.

Сообщества светолюбивых однолетников в агрофитоценозах виноградников и пропашных культур степной зоны на южных черноземах.

All. Polygono-Chenopodion W. Koch 1926 em Siss. 1946

D.s.: Chenopodium album, Cirsium incanum, Matricaria perforata.

Ранне- и позднелетние сообщества в агрофитоценозах пропашных культур степной зоны на южных черноземах.

Ass. Ambrosio artemisifoliae-Cirsietum setosi Marjuschkina et V. Sl. 1985

D.s.: Ambrosia artemisifolia, Cirsium incanum.

Агрофитоценозы пропашных культур степной зоны на южных черноземах.

Ass. Cirsietum setosi Shelyag., V. et T. Slkh. 1986

D.s.: Cirsium incanum.

Маловидовые сообщества в агрофитоценозах пропашных культур степной зоны на южных черноземах.

All. Eu-Polygono-Chenopodion polyspermi W. Koch 1926 em Siss. in Westh. et al. 1946

D.s.: Capsella bursa-pastoris, Elytrigia repens, Erodium cicuarium, Fumaria vaillantii, Lamium amplexicaule, L. purpureum, Rumex crispus, Senecio vulgaris, Stellaria media, Veronica hederifolia, V. persica.

Весенние и раннелетние сообщества в агрофитоценозах многолетних культур предгорий Крыма на предгорных черноземах.

Ass. Lamio-Veronicetum politae Kornas 1951

D.s.: Lamium amplexicaule, L. purpureum, Senecio vulgaris, Taraxacum officinale, Thlaspi arvense, Veronica hederifolia, V. persica.

Агрофитоценозы садов предгорий Крыма на предгорных черноземах.

Ass. Papaveretum dubii-hybridri Levon 1996 #

D.s.: Cardaria draba, Fumaria vaillantii, Papaver dubium, P. hybridum, Medicago lupulina, Veronica arvensis.

Сообщества агрофитоценозов, не подвергающиеся частому воздействию рекультивационных мероприятий, формируются на глинистых почвах. Отмечены по всей территории Большой Ялты.

Ord. Sisymbrietalia J. Tx. et Matusz. 1962 em Görs 1966

D.s.: *Anisantha sterilis*, *A. tectorum*, *Asperugo procumbens*, *Cardaria draba*, *Diplotaxis muralis*, *D. tenuifolia*, *Lactuca serriola*, *Rapistrum rugosum*, *Sisymbrium orientale*, *S. loeselii*, *Scariola viminea*.

Раннелетние и летние сообщества относительно ксерофильных механически слабо нарушенных местообитаний в многолетних и пропашных агрофитоценозах, а также на рудеральных локалитетах. Распространены по всему Крыму на разных типах почв.

All. Sisymbrium officinalis R. Tx., Lohm., Prsg. in R. Tx. 1950 em Hejny et al. 1979

D.s.: *Chenopodium album*, *Cirsium incanum*, *Descurainia sophia*, *Matricaria perforata*, *Sisymbrium orientale*, *Xanthium californicum*, *X. strumarium*.

Ксерофильные раннелетние и летние сообщества виноградников, садов и пропашных культур вторичной стадии восстановительной сукцессии на всех типах почв, распространены по всему полуострову на слабо механически нарушенных почвах и рыхлых нитрифицированных субстратах.

Ass. Lamio amplexicaulis–Calepinetum irregularis Bagrikova 1996 #

D.s.: *Calepina irregularis*, *Lamium amplexicaule*, *Microthlaspi perfoliatum*, *Papaver dubium*, *Senecio vernalis*, *Veronica hederifolia*.

Агрофитоценозы виноградников и садов по всему Крыму на дерновых карбонатных, коричневых почвах и южных черноземах.

Ass. Rapistro rugosi–Aegilopaeum cylindraceae Bagrikova 1997 #

D.s.: *Aegilops cylindrica*, *Dasypyrum villosum*, *Rapistrum rugosum*.

Агрофитоценозы виноградников Керченского полуострова на южных черноземах.

Ass. Sisymbrietum orientale Elias 1977

D.s.: *Sisymbrium orientale*.

Агрофитоценозы виноградников предгорной и степной зон на коричневых почвах, предгорных черноземах с переходами к дерново-карбонатным почвам.

Ass. Descurainietum sophiae Kreh 1935

D.s.: *Capsella bursa-pastoris*, *Descurainia sophia*, *Lepidium perfoliatum*.

Поздневесенние или раннелетние сообщества садов Горного Крыма по долинам рек на коричневых почвах.

Ass. Cirsio–Lactucetum serriolae Mucina 1978

D.s.: *Cirsium incanum*, *Convolvulus arvensis*, *Lactuca serriola*, *Papaver rhoeas*, *Sonchus arvensis*.

Летние сообщества виноградников, садов степной и предгорной зон на луговых черноземных, темно-каштановых почвах и южных черноземах.

Ass. Erigerio–Lactucetum serriolae Lohm. 1950 ap. Oberd. 1957

D.s.: *Cirsium incanum*, *Erigeron canadensis*, *Lactuca serriola*.

Летние сообщества высокорослых видов в умеренно увлажненных экотопах в старых садах, в степной зоне на темно-каштановых почвах, в комплексе с луговыми солонцами. Распространены спорадично.

Ass. Hyoscyamo–Malvetum neglectae Aichinger 1938

D.s.: *Anisantha tectorum*, *Atriplex tatarica*, *Carduus acanthoides*, *Hyoscyamus niger*, *Lolium perenne*, *Malva neglecta*.

Сообщества нитрофильных уплотненных открытых местообитаний. В Крыму отмечена на Керченском полуострове на месте выпаса скота.

Ass. Crepido pulchrae–Lactucetum serriolae Korneck 1974

D.s.: *Crepis pulchra*, *Lactuca serriola*.

Летние сообщества в агрофитоценозах старых садов предгорной и степной зон, в умеренно влажных экотопах на южных черноземах, бурых горных остеиненных почвах.

Ass. *Matricarietum perforatae* Kepczynska 1975

D.s.: *Cirsium incanum*, *Convolvulus arvensis*, *Elytrigia repens*, *Matricaria perforata*.

Сообщества окраин полей, виноградников или как послепосевные на механически слабонарушенных почвах, распространены спорадично по всему Крыму, но наиболее типичны для горных районов.

Ass. *Matricario perforatae-Lactucetum seriolae* Sakh. in Mirk. et al. 1986

D.s.: *Anisantha sterilis*, *Lactuca serriola*, *Matricaria perforata*.

Распространены спорадично на механически слабонарушенных почвах, в старых плодовых насаждениях Горного Крыма на бурых горно-лесных почвах.

Ass. *Senecio vernalis-Convolvuletum arvensis* Bagrikova 2002 #

D.s.: *Convolvulus arvensis*, *Senecio vernalis*.

Раннелетние и летние сообщества виноградников и садов степной зоны, по долинам рек на предгорных черноземах с переходами к дерново-карбонатным почвам и на лугово-черноземных почвах.

Ass. *Cynancho acuti-Convolvuletum arvensis* Bagrikova 2002 #

D.s.: *Convolvulus arvensis*, *Cynanchum acutum*, *Salsola australis*.

Летние сообщества виноградников, садов и пропашных культур степной зоны на темно-каштановых почвах, южных черноземах.

Ass. *Mercuriali annuae-Diplotaxietum* Bagrikova 1996

D.s.: *Diplotaxis muralis*, *D. tenuifolia*, *Mercurialis annua*, *Reseda lutea*.

Летние сообщества виноградников на границе степной и предгорной зон на предгорных черноземах, бурых горно-лесных почвах, по микропонижениям.

Ass. *Diplotaxio muralis-Erodietum cicutariae* Bagrikova 2002 #

D.s.: *Diplotaxis muralis*, *Elytrigia repens*, *Erodium cicutarium*.

Агрофитоценозы молодых садов предгорной зоны на сухих местообитаниях на дерновых карбонатных почвах.

All. *Bromo-Hordeion murini* (Allorge 1922) Lohm. 1950

D.s.: *Anisantha sterilis*, *A. tectorum*, *Bromus commutatus*, *B. squarrosum*, *Hordeum leporinum*.

Наиболее ксерофильные раннелетние и летние сообщества начальных стадий демутационного процесса на механически нарушенных почвах. Распространены в запущенных садах, виноградниках, по окраинам полей и в рудеральных местообитаниях в предгорной, южнобережной и степной зонах, на коричневых, бурых горно-лесных и темно-каштановых почвах.

Ass. *Bromo-Hordeetum murini* (Allorge 1922) Lohm. 1950 (Incl. Ass. *Onobrichido miniati-Lathyretum tuberosi* Levon 1996, Ass. *Poo bulboso-Fumarietum schleicheri* Levon 1996)

D.s.: *Anisantha sterilis*, *A. tectorum*, *Cardaria draba*, *Hordeum leporinum*.

Сообщества низкорослых однолетних видов в многолетних агрофитоценозах, а также на нарушенных местообитаниях, граничащих с естественными фитоценозами на Южном берегу и в юго-восточной части Крыма, на коричневых и бурых горно-лесных почвах, по склонам оросительных и отводных каналов рисовых полей в степной зоне, на темно-каштановых почвах.

Ass. *Bromo sterilis-Asperugetum procumbentis* Elias 1981

D.s.: *Anisantha sterilis*, *Asperugo procumbens*, *Atriplex nitens*, *Descurainia sophia*.

Весенние эфемероидные сообщества открытых антропогенно нарушенных ме-

стообитаний, а также спорадично в насаждениях розы Горного Крыма на коричневых почвах.

Ass. *Bromo squarrosi*–*Soncheto* *oleracei* Kost. in V. Sl. et al. 1992

D.s.: *Bromus squarrosus*, *Cardaria draba*, *Cichorium intybus*, *Sonchus oleraceus*.

Сообщества окраин полей и лесополос в степной зоне на южных черноземах.

Ass. *Aegilopo biuncialis*–*Avenetum persicae* Kost. in V. Sl. et al. 1992 #

(Syn. Ass. *Aegilopo biuncialis-cylindrica* Levon 1996)

D.s.: *Aegilops biuncialis*, *Anthemis subtinctoria*, *Avena persica*, *Scrophularia rupestris*.

Типичное сообщество вдоль троп и дорог на Южнобережье, в том числе на территории Большой Ялты, кроме участков с плотной застройкой, на коричневых почвах.

Ass. *Hordeo murini*–*Peganetum harmalae* Kost. in V. Sl. et al. 1992 #

D.s.: *Hordeum murinum*, *Peganum harmala*.

Рудеральные сообщества антропогенного происхождения на территории рекреационных сооружений в степной зоне на уплотненных почвах.

Ass. *Diplotaxio muralis*–*Malvetum erectae* Kost. in V. Sl. et al. 1992 #

D.s.: *Diplotaxis muralis*, *Malva erecta*, *Zygophyllum fabago*.

Сообщества на относительно нарушенных, частично нитрифицированных почвах, преимущественно в населенных пунктах предгорной и степной зон.

All. *Chenopodium muralis* Br.-Bl. (1931) 1936

D.s.: *Chelidonium majus*, *Chenopodium murale*, *Ch. botrys*, *Parietaria officinalis*.

Сообщества антропогенных субстратов, сухих засоренных мест, свалок, руин зданий и заброшенных сооружений.

Ass. *Urtico*–*Sambucetum ebuli* Br.-Bl. (1936) 1952

D.s.: *Chenopodium album*, *Cichorium intybus*, *Erigeron canadensis*, *Sambucus ebulus*, *Sisymbrium loeselii*, *Urtica dioica*.

Сообщества сухих освещенных местообитаний, пастбищ, а также обочин дорог вдоль Северо-Крымского канала в степной зоне.

All. *Salsolo*–*Atriplicion nitens* Ish. et Fjodorov in Mirk. et al. 1986

D.s.: *Atriplex nitens*, *Salsola australis*.

Наиболее ксерофильные сообщества, близкие к сообществам техногенно нарушенных местообитаний. Спорадично в молодых плодовых насаждениях, по окраинам полей в Горном Крыму на коричневых почвах.

Ass. *Salsolo*–*Atriplicetum nitens* Fjodorov 1987

D.s.: *Atriplex nitens*, *Salsola australis*, *Roemeria hybrida*, *Eremopyron orientale*.

Агрофитоценозы молодых плодовых насаждений Юго-Восточного Крыма на коричневых почвах. Распространены на сильно механически нарушенных сухих экотопах.

All. *Vicion cordatae-variae* Levon 1996 #

D.s.: *Carduus arabicus*, *Chondrilla juncea*, *Lepidium graminifolium*, *Papaver rhoeas*, *Salvia sibthorpii*, *Vicia cordata*, *V. varia*.

Мезоксерофильные сообщества, формирующиеся на местообитаниях, где почвенный покров нарушился 3–4 года назад. Описаны на территории Большой Ялты.

Ass. *Vicietum cordatae-variae* ass. nova # (Incl. *Atriplici prostratae*–*Chenopodietum urbici* Levon 1996, *Geranio rotundifolii*–*Anthrischetum caucalis* Levon 1996, *Scleropoo rigidae*–*Lepidietum graminifolii* Levon 1996, *Fibigio clypeatae*–*Buglossoidetum arvensii* Levon 1996, *Myosotido ramosissimae*–*Arabidetum rectae* Levon 1996)

D.s.: Ass = D.s. All.

Отмечены следующие виды: *Atriplex prostrata* – 2, *Chenopodium urbicum* – 2, *Medicago denticulata* – 1, *Datura stramonium* – 1, *Anthemis altissima* – +, *Anagallis*

foeminae – 2, *Xanthium californicum* – 1, *X. spinosum* – +, *Cuscuta europaea* – 5, *Euphorbia helioscopia* – +, *Onopordum tauricum* – 1, *Vicia cordata* – 3, *V. dasycarpa* – 3, *Salvia sibthorpii* – +, *Chondrilla juncea* – +, *Carduus arabicus* – +, *Sisymbrium officinale* – 1, *Lactuca serriola* – 1, *Scariola viminea* – 1, *Anisantha sterilis* – 2, *Hordeum bulbosum* – 1, *Sonchus arvensis* – +, *S. asper* – 1, *Rumex crispus* – +, *Ballota ruderalis* – 3, *Medicago falcata* – +, *M. sativa* – 1, *Urtica dioica* – +, *Clematis vitalba* – 3, *Inula conyzoides* – +, *Veronica hederifolia* – +, *Lathyrus aphaca* – +.

Номенклатурный тип: описание выполнено в г. Ялте, на склоне крутизной 40–50°, в месте отвала бытового мусора, 20.06.1994 г., автор Левон А.Ф.

Нитрофильныеrudеральные сообщества уличных и парковых насаждений, в том числе заброшенных газонов, клумб, палисадников, а также забетонированных русел рек и нарушенных при строительных работах придорожных местообитаний на территории Большой Ялты.

Cl. ARTEMISIETEA VULGARIS Lohm., Rrsg. et R.Tx. in R.Tx. 1950 [25, 19, 32, 33]

D.s.: *Artemisia absinthium*, *A. vulgaris*, *Atriplex nitens*, *Carduus uncinatus*, *Centaurea diffusa*, *Euphorbia waldsteinii*, *Galium aparine*, *Melilotus officinalis*, *Onopordon acanthium*, *Verbascum phlomoides*.

Рудеральные сообщества двух- и многолетних видов на разных типах почв, кроме щебнистых, в условиях достаточного и умеренного увлажнения, с доминированием мезофитов, по всему Крыму.

Ord. Meliloto-Artemisietalia absinthii Elias 1979

D.s.: *Carduus acanthoides*, *Chondrilla juncea*, *Cichorium intybus*, *Echium vulgare*, *Reseda lutea*, *Tragopogon dubius*.

Сообщества двулетников и многолетников садов, виноградников, а также полуестественных относительно сухих местообитаний на разных типах почв Предгорного и Горного Крыма.

All. Dauco-Melilotion albi Görs 1966 em Elias 1980

D.s.: *Cichorium intybus*, *Crepis micrantha*, *C. pulchra*, *C. rhoeadifolia*, *Daucus carota*, *Echium vulgare*, *Melilotus albus*, *M. officinalis*.

Раннелетние сообщества многолетних культурфитоценозов, а также полуестественных местообитаний Предгорного и Горного Крыма, второй стадии восстановительного процесса, освещенных мест, с оптимумом развития в июне–июле на разных типах почв. В составе группировок много видов-апофитов (естественных фитоценозов).

Ass. Artemisietum absinthii Schubert et Mahn. 1959 ex Elias 1982

D.s.: *Artemisia absinthii*, *Carduus uncinatus*, *Melilotus officinalis*.

Относительно ксерофильные сообщества открытых местообитаний. Агрофитоценозы садов предгорий и Южнобережья на бурых горно-лесных и горных остепненных относительно нарушенных почвах.

Ass. Echo-Verbascetum Siss. 1950

Летние сообщества садов предгорий на нарушенных местообитаниях, преобладают на бурых горных остепненных, часто подсыхающих почвах.

Ass. Echo-Melilotetum albae Tx. 1942

D.s.: *Crepis rhoeadifolia*, *Echium vulgare*, *Melilotus albus*, *M. officinalis*.

Сообщества антропогенных, редко нарушенных местообитаний, на легких, малоуплотненных субстратах в окрестностях Ялты, а также окраин полей и обочин дорог в степной зоне.

Ass. Dauco-Crepidetum Bagrikova 1998 #

D.s.: *Daucus carota*, *Crepis alpina*, *C. micrantha*, *C. pannonica*, *C. pulchra*, *C. rhoeadifolia*.

Наиболее ксерофильные летние сообщества, развивающиеся в агрофитоценозах садов, насаждениях розы и лаванды Предгорного и Горного Крыма на бурых лесных, бурых оstepненных, луговых, дерновых и коричневых почвах.

Ass. *Dauco*–*Centauretum diffusae* Bagrikova 2002 #

D.s.: *Centaurea diffusa*, *Daucus carota*.

Относительно ксерофильные летние сообщества садов, виноградников, насаждений розы Южнобережья на коричневых и бурых горно-лесных почвах.

Ass. *Melilotetum albi-officinalis* Siss. 1950

D.s.: *Melilotus albus*, *Medicago lupulina*, *Daucus carota*, *Echium vulgare*, *Cichorium intybus*, *Melilotus officinalis*, *Reseda lutea*, *Poa angustifolia*.

Многовидовые сообщества хорошо освещенных открытых местобитаний, которые в течение длительного времени не подвергаются значительным воздействиям.

Ass. *Plantagini lanceolatae*–*Chondrilletum junceae* Levon 1997 #

D.s.: *Chondrilla juncea*, *Fumaria schleicheri*, *Lepidium graminifolium*, *Plantago lanceolata*.

Сообщества открытых, хорошо прогреваемых местообитаний, редко подвергающиеся нарушениям почвенного покрова, носят следы минерализации.

Ass. *Raphano maritimi*–*Rumicetum conglomerati* Levon 1997 #

D.s.: *Asparagus verticillatus*, *Cynosurus echinatus*, *Lactuca tatarica*, *Pulicaria dysenterica*, *Raphanus mariitimus*, *Rumex conglomeratus*, *Scleropappa rigida*.

Сообщества рыхлых субстратов, подверженных периодическому засолению морской водой.

All. *Medicagini falcatae*–*Diplotaxion tenuifoliae* Levon 1997 #

D.s.: *Calamintha parviflora*, *Diplotaxis tenuifolia*, *Erysimum cuspidatum*, *Medicago falcata*, *Psoralea bituminosa*.

Сообщества открытых освещенных местообитаний, редко подвергающихся нарушениям, как стадия антропогенной деградации природных фитоценозов.

Ass. *Calamintho macrae*–*Poterietum sanguisorbae* Levon 1997 #

D.s.: *Calamintha macra*, *Carduus arabicus*, *Centaurea salonitana*, *Eryngium campestre*, *Lamium purpureum*, *Poterium sanguisorba*, *Veronica arvensis*.

Сообщества открытых местообитаний, на склонах у дорог, преимущественно на минерализованных субстратах.

Ass. *Bromo squarrosi*–*Teucrietum chamaedryos* Levon 1997 #

D.s.: *Bromus squarrosus*, *Convolvulus cantabrica*, *Inula oculus-christi*, *Poa sterilis*, *Scandix pecten-veneris*, *Stachys iberica*, *S. velata*, *Teucrium chamaedrys*, *T. polium*,

Сообщества, формирующиеся на месте сведения можжевелово–пушистодубовых лесов.

Ass. *Eupaterio cannabini*–*Verbenetum officinalis* Levon 1997 #

D.s.: *Arabis sagittata*, *Buddleja davidii*, *Ecballium elaterium*, *Eupatorium cannabinum*, *Rhagadiolus edulis*, *Rubus caesius*, *R. anatolicus*, *Salvia sibthorpii*, *Verbena officinalis*.

Сообщества самых разнообразных синантропных местообитаний, но больше тяготеют к минерализованным субстратам.

Ass. *Lathyro tuberosi*–*Ornithogalum pontici* Levon 1997 #

D.s.: *Alopecurus vaginatus*, *Brachypodium rupestre*, *Bromopsis cappadocica*, *Bupleurum rotundifolium*, *Lathyrus tuberosus*, *Ornithogalum fimbriatum*, *O. ponticum*, *Prunus divaricata*, *Securigera securidaca*, *Trifolium hirtum*, *T. leucanthum*, *Veronica triphylllos*, *Vicia elegans*.

Сообщества, формирующиеся на местах сведения естественной древесной растительности и замены ее посадками интродукентов.

All. Potentillo-Artemision absinthii Elias (1979) 1980

D.s.: *Artemisia absinthium*, *Potentilla argentea*, *P. impolita*, *Tanacetum vulgare*.

Ass. Balloto-Artemisietum absinthii Schubert et Mahn. ex Elias 1982

D.s.: *Artemisia absinthium*, *Ballota nigra*, *Medicago lupulina*, *Urtica dioica*.

Сообщества сухих открытых или затененных местообитаний вблизи жилья в степной зоне.

Ord. Artemisietales vulgaris Lohm. in R.Tx. 1947

D.s.: Ord. = D.s. Cl.

Сообщества высокорослых мезофитов-многолетников синантропных местообитаний, преимущественно по долинам рек и понижениям рельефа на разных типах почв.

All. Arction lappaem. Gütte 1972

D.s.: *Arctium lappa*, *Arctium tomentosum*, *Artemisia vulgaris*, *Dactylis glomerata*, *Conium maculatum*, *Elytrigia repens*, *Tanacetum vulgare*, *Taraxacum officinale*.

Рудеральные сообщества преимущественно двулетних нитрофитов в садах и вблизи населенных пунктов предгорий в условиях умеренного увлажнения на бурых оstepненных, дерновых почвах.

Ass. Artemisietum vulgaris R. Tx. 1942

D.s.: *Artemisia vulgaris*, *Elytrigia repens*.

Летние сообщества частично заброшенных садов предгорий, относительно нарушенных местообитаний, умеренно увлажненных (по долинам рек), частично нитрифицированных субстратов, на бурых и дерновых почвах.

Ass. Arctietum lappaem. Felföldy 1942

D.s. Ass. = D.s. All.

Старые сады по долинам рек, в умеренно увлажненных экотопах (в поймах рек) предгорий на дерновых почвах.

Ass. Arctio-Artemisietum vulgaris Oberd. ex Seybold. et Th. Mull. 1972

D.s.: *Arctium lappa*, *Artemisia vulgaris*, *Cirsium incanum*, *Elytrigia repens*.

Сообщества увлажненных экотопов вблизи жилья и ферм, на опушках и по балкам, в местах, где есть следы нитрификации. В Крыму встречается редко в предгорной и степной зонах.

Ass. Balloto nigrae-Leonuretum cardiacaem. R.Tx. et V. Roch. em Pass. 1955

D.s.: *Artemisia vulgaris*, *Ballota nigra*, *Leonurus cardiaca*.

Сообщества распространены спорадично в местах, где прежде содержался скот, вблизи жилищ, на уплотненных почвах в степной зоне, хотя отмечались и в районе Чуфут-Кале (Вторая гряда Крымских гор).

Ass. Aristolochio-Agropyretum repantis Bagrikova 2002 #

D.s.: *Aristolochia clematitis*, *Elytrigia repens*.

Агрофитоценозы заброшенных садов по долинам рек в умеренно увлажненных экотопах, на дерновых почвах в предгорье.

All. Rorippo austriacae-Falcarion vulgaris Levon 1997 #

D.s.: *Falcaria vulgaris*, *Galium mollugo*, *Lepidium graminifolium*, *Lolium lolium*, *Rorippa austriaca*.

Сообщества открытых или умеренно затененных местообитаний, почвенный покров которых редко подвергается нарушению.

Ass. Beto trigynae-Urticetum dioicae Levon 1977 #

D.s.: *Beta trigyna*, *Rhinanthus aestivalis*, *Rumex crispus*, *Tordilium maximum*, *Torilis radiata*, *Urtica dioica*.

Устойчивые зарослевые сообщества, описанные в тенистых местообитаниях у дорог на рыхлых субстратах.

Ass. Inulo asperae–Centauretum diffusae Levon 1997 #

D.s.: *Achnatherum bromoides, Ailanthus altissima, Carex hallerana, Centaurea diffusa, Inula aspera, Matricaria perforata, Physocaulis nodosus, Salvia virgata, Seseli gummiferum, Vicia lathyroides, V. sativa.*

Сообщества открытых, редко нарушаемых местообитаний, вдоль троп, аллей в парках, в основаниях осыпей у дорог, окраинах заброшенных полей.

Ass. Anthemido ruthenicae–Echietum biebersteinii Levon 1997 #

D.s.: *Anthemis ruthenica, Barkhausia foetida*, Carduus uncinatus, Cynara scolymus, Echium biebersteinii, Erodium ciconium, Euphorbia helioscopia, Odontites vulgaris.*

Зарослевые сообщества открытых местообитаний, подвергнувшихся однократному значительному нарушению и в настоящее время заброшенных.

Ass. Cirsio incani–Sisymbrietum orientalis Levon 1997 #

D.s.: *Althaea cannabina, Antirrhinum majus, Avena persica, Cirsium incanum, Erodium cicutarium, Euphorbia rigida, Papaver hybridum, Sisymbrium orientale.*

Сообщества сухих открытых местообитаний, с редко нарушающим почвенным покровом.

Ass. Xanthietum californici-spinosi Levon 1997 #

D.s.: *Anchusa stylosa, Artemisia vulgaris, Asperugo procumbens, Lycopsis orientalis, Xanthium californicum, X. spinosum.*

Сообщества сухих, редко нарушаемых местообитаний, почвенный покров которых ранее подвергался интенсивным воздействиям.

Cl. AGROPYRETEA REPENTIS Oberd., Th. Müller et Görs in Oberd. et al. 1967 [2, 25, 32, 34, 35]

D.s.: *Bromopsis inermis, Cardaria draba, Convolvulus arvensis, Elytrigia repens, Falcaria vulgaris, Poa pratensis.*

Рудеральные и полурудеральные ксерофильные сообщества гемикриптофитов в многолетних культурфитоценозах и в естественных экотопах степной и предгорной зон на уплотненных почвах.

Ord. Agropyretalia repentis Oberd., Th. Müller et Görs in Oberd. et al. 1967

D.s. Ord. = D.s. Cl.

All. Convolvulo–Agropyrion repentis Görs 1996

D.s. All. = D.s. Ord.

Сообщества оползней, а также многолетних агрофитоценозов с низким уровнем агротехнических мероприятий, на уплотненных почвах. Распространены по всему Крыму.

Ass. Agropyretum repentis (Felf. 1942) Görs 1966

D.s.: *Elytrigia repens.*

Заброшенные или малообрабатываемые агрофитоценозы садов предгорной и степной зон на южных и предгорных черноземах, темно-каштановых и лугово-черноземных почвах, сообщества склонов дамб и гряд отводных и оросительных каналов в зоне рисосеяния в степной части.

Ass. Convolvulo–Agropyretum repentis Felföldy 1943

D.s.: *Elytrigia repens, Convolvulus arvensis.*

Агрофитоценозы садов и лавандовых насаждений предгорной и степной зон, сообщества окраин полей, на бурых остеиненных почвах, южных и предгорных черноземах, повышенных участков дамб рисовых систем в Степном Крыму на темно-каштановых почвах. Наибольшее развитие в рядах и на заброшенных участках.

Ass. Cardario–Agropyretum repentis Th. Müll. et Görs 1969

D.s.: *Elytrigia repens, Convolvulus arvensis, Cardaria draba.*

Агрофитоценозы садов предгорий на дерновых почвах.

Ass. Atriplici calothecae–Melilotetum officinalis Korzh. et Klyukin 1990 #

D.s.: Atriplex calotheca, Melilotus officinalis.

Пионерные сообщества стенок срыва оползней, заложенных в глинистых и суглинистых породах. Распространены на Керченском полуострове.

Ass. Cardario drabae–Sonchetum oleracei Korzh. et Klyukin 1990 #

D.s.: Sonchus oleraceus, Cardaria draba, Senecio vernalis, Galium spurium.

Растительность, формирующаяся на поверхности современных активных оползней, заложенных в глинах майкопской серии Керченского полуострова.

Ass. Geranio tuberosi–Dactylidum glomeratae Korzh. et Klyukin 1990 #

D.s.: Achillea setacea, Dactylis glomerata, Falcaria vulgaris, Geranium tuberosum, Galium verum, Koeleria cristata, Poa pratensis.

Сообщества старых оползней, встречающиеся как на поверхности оползневых тел, так и на выложенных стенках срыва. Представляют собой заключительную стадию сукцессии перед трансформацией в класс Festuco–Brometea. Распространены на Керченском полуострове.

Cl. PLANTAGINETEA MAJORIS Tx. et Prsg. in Tx. 1950 [19, 36]

D.s.: Lolium perenne, Plantago major, Poa annua, Polygonum aviculare.

Сообщества мезо- и гигрофитов, устойчивые к вытаптыванию и выпасу.

Ord. Plantaginetalia majoris R. Tx. et Prsg. in R. Tx. 1950

D.s.: Capsella bursa-pastoris, Lolium perenne, Plantago major, Poa annua, Polygonum aviculare, Taraxacum officinale.

All. Agropyro–Rumicion crispi Nordh. 1940

D.s.: Elytrigia repens, Potentilla anserina, P. reptans, Ranunculus repens, Rorippa sylvestris, Rumex crispus.

Сообщества, формирующиеся в условиях умеренного или сильного увлажнения при умеренном вытаптывании, на уплотненных почвах.

Ass. Glechomo hederaceae–Potentilletum reptantis Levon 1997 #

D.s.: Elytrigia repens, Glechoma hederacea, Helminthoteca echooides, Lepidium ruderale, Medicago rigidula, Potentilla reptans, Ranunculus arvensis, Torilis nodosa.

Сообщества, формирующиеся на газонах, подвергающиеся частому поливу с одновременным воздействием неумеренного выкашивания и вытаптывания.

Ass. Potentilletum anserinae Rap. 1927 em Pass. 1964

D.s.: Cardamine hirsuta, Epilobium hirsutum, Holosteum umbellatum, Poa bulbosa, Potentilla anserina, Persicaria maculata, Trifolium pratense.

Сообщества берегов и аллювиальных отложений рек, на местообитаниях, подверженных воздействию паводков и периодическому вытаптыванию.

All. Polygonion avicularis Br.-Bl. 1931

D.s.: Poa annua, Polygonum aviculare.

Сообщества вытаптываемых, преимущественно сухих субстратов.

Ass. Plantagini–Polyonetum avicularis (Knapp. 1945) Pass. 1964

D.s.: Plantago major, Poa annua, Polygonum aviculare.

Тепло- и светолюбивые сообщества, формирующиеся на открытых, сухих, умеренно вытаптываемых местообитаниях.

Ass. Sclerochloo–Polyonetum avicularis (Gams. 1927) Soo 1940

D.s.: Anagallis foemina, Carduus arabicus, Chenopodium urbicum, Digitaria sanguinalis, Poa annua, Sclerochloa dura.

Светолюбивые сообщества открытых сухих местообитаний, подверженных интенсивному вытаптыванию.

Ass. Plantagini–Lolietum perennis Beger 1930

D.s.: Lolium perenne, Plantago major, Polygonum aviculare, Trifolium repens.

Сообщества сухих местообитаний с экстремальным уровнем вытаптывания, вдоль дорог на Южном берегу Крыма.

Ass. Poetum annuae Gams 1972

D.s.: *Veronica arvensis*, *V. hederifolia*, *Lolium multiflorum*, *Poa annua*, *Ranunculus sceleratus*, *Taraxacum officinale*.

Сообщества сухих и умеренно увлажненных местообитаний, подверженных интенсивному вытаптыванию.

Cl. FESTUCO-BROMETEA Br.-Bl. et R.Tx. 1943 [11, 37, 38]

D.s.: *Artemisia austriaca*, *Asperula cynanchica*, *Eryngium campestre*, *Euphorbia seguieriana*, *Festuca valesiaca*, *F. rupicola*, *Filipendula vulgaris*, *Medicago falcata*, *M. romanica*, *Phleum phleoides*, *Poa angustifolia*.

Ксеротермные и полуксеротермные травянистые сообщества.

Ord. Brometalia W. Koch 1926 em Br.-Bl. 1936

D.s.: *Bromus mollis*, *Dorycnium herbaceum*, *Plantago media*, *Polygala comosa*, *Prunella grandiflora*, *Rhinanthus serotinus*.

Субсредиземноморские полуксеротермные травянистые сообщества.

All. Mesobromion Br.-Bl. et Moor 1938 em. Oberd. 1949

D.s.: *Erigeron acris*, *Onobrychis viciifolia*, *Ononis spinosa*, *Scabiosa columbaria*.

Мезоксерофильные степные сообщества Керченского полуострова.

Ass. Aro-Thalictretum Korzh. et Klyukin 1986 #

D.s.: *Arum elongatum*, *Filipendula vulgaris*, *Lepidium campestre*, *Prunus spinosa*, *Thalictrum minus*.

Мезоксерофильные сообщества закрытых депрессий и псевдотеррас Керченского полуострова.

Ass. Teucrio-Convolvuletum arvensis Korzh. et Klyukin 1986 #

D.s.: *Convolvulus arvensis*, *Herniaria besseri*, *Nepeta parviflora*, *Ornithogalum ponticum*, *Teucrium polium*.

Мезоксерофильные сообщества эродированных склонов и равнин Керченского полуострова.

Ord. Festucetalia valesiacae Br.-Bl. et Tx. 1943

D.s.: *Achillea setacea*, *Crinitaria villosa*, *Cruciata pedemontana*, *Festuca valesiaca*, *Koeleria cristata*, *Phlomis tuberosa*, *Stipa lessingina*, *S. brauneri*, *Thymus marschalianus*.

Континентальные ксеротермные и полуксеротермные травянистые сообщества Центральной и Восточной Европы.

All. Artemisio tauricae-Festucion Korzh. et Klyukin 1991 #

D.s.: *Colchicum ancyrense*, *Erodium cicutarium*, *Festuca valesiaca*, *Linum euxinum*, *Myosotis ramosissima*, *Scieranthus polycarpos*, *Trigonella monspeliaca*.

Ксеротермные травянистые сообщества на поверхностях, сложенных сарматскими и майкопскими глинами.

Ass. Ferulo-Artemisietum tauricae Korzh. et Klyukin 1991 #

D.s.: *Artemisia taurica*, *Ferula orientalis*, *Koeleria cristata*, *Valeriana tuberosa*, *Valerianella costata*, *Vicia tetrasperma*.

Ксеротермные сообщества на древних поверхностях грязевых вулканов Крыма.

Ord. Bromopsietalia cappadocicae Saitov et Mirkin 1991

D.s.: *Alyssum rostratum*, *Bromopsis cappadocica*, *Erysimum cuspidatum*, *Iberis saxatilis*, *Paronychia cephalotes*, *Pimpinella lithophila*, *Potentilla pedata*, *Thymus callieri*.

Степные и полукустарничковые сообщества Горного Крыма.

All. Carici humilis-Androsacion Didukh 1993 #

D.s.: *Alopecurus vaginatus*, *Androsace taurica*, *Asperula caespitans*, *Carex humilis*, *Koeleria lobata*, *Teucrium jailae*, *Veronica taurica*.

Сообщества луговых степей яйл западной и центральной частей Горного Крыма на высоте 800–1500 м над ур. моря.

Ass. Potentilletum depressae Didukh 1983 #

D.s.: *Allium jailae*, *Ajuga orientalis*, *Minuartia hirsuta*, *Potentilla depressa*.

Сообщества луговых степей на склонах яйл.

Ass. Stipetum lithophilae Didukh 1983 #

D.s.: *Chamaecytisus polytrichus*, *Cotoneaster integrifolius*, *Inula aspera*, *Stipa lithophila*.

Сообщества первичных (коренных) петрофитных степей Горного Крыма.

All. Adonidi-Stipion tirsae Didukh 1983 #

D.s.: *Adonis vernalis*, *Cerastium biebersteinii*, *Elytrigia trichophora*, *Stipa tirsae*.

Степные и полукустарничковые сообщества на высоте 600–800 м над ур. моря.

Ass. Adonidi-Stipetum tirsae Didukh 1983 #

D.s. Ass. = D.s. All.

Степные и полукустарничковые сообщества восточных яйл Горного Крыма.

All. Veronici multifidae-Stipion ponticae Didukh 1983 #

D.s.: *Acinos arvensis*, *Agropyron ponticum*, *Convolvulus cantabrica*, *Galium bieberstenii*, *Jurinea sordida*, *Sideritis comosa*, *Stipa pontica*, *Thesium arvense*, *Veronica multifida*.

Сообщества распространены в восточной части Южного берега Крыма, предгорной и средней части Северного макросклона Горного Крыма.

Ass. Melico-Paeonietum tenuifoliae Didukh 1983 #

D.s.: *Melica taurica*, *Paeonia tenuifolia*, *Prangos trifida*.

Ксеротермные сообщества западной части северного макросклона (500–700 м над ур. моря). Главной гряды Крымских гор.

Ass. Asphodelinetum tauricae Didukh 1983 #

D.s.: *Asphodeline taurica*, *Anthemis sterilis*, *Fumana procumbens*, *Onobrychis miniata*, *Salvia scabiosifolia*, *Scorzonera crispa*.

Степные и полукустарничковые сообщества Внутренней гряды Крымских гор.

Ass. Eryngio-Stipetum ponticae Didukh 1983 #

D.s.: *Achillea nobilis*, *Aegilops triuncialis*, *Bromus squarrosus*, *Centaurea diffusa*, *Dianthus capitatus*, *Eryngium campestre*, *Helianthemum salicifolium*, *Medicago minima*, *Muscari neglectum*, *Poa bulbosa*, *Stipa lessingiana*.

Степные и полукустарничковые сообщества предгорий Крыма.

Cl. FESTUCETEA VAGINATAE Soo 1968 em Vicherek 1972 [2, 17]

D.s.: *Alyssum gmelinii*, *Artemisia marschalliana*, *Carex colchica*, *Chondrilla juncea*, *Euphorbia seguierana*, *Gypsophila paniculata*, *Helichrysum arenarium*, *Hieracium echioides*, *Kochia laniflora*, *Linaria genistifolia*, *Otites borysthenica*, *Pleconax subconica*, *Stipa borysthenica*.

Сообщества дюн и псаммофитных степей.

Ord. Festucetalia vaginatae Soo 1957

D.s.: *Allium guttatum*, *Alyssum tortuosum*, *Astragalus varius*, *Echinops ritro*, *Peucedanum arenarium*, *Secale sylvestre*.

Псаммофитные сообщества Понтийской провинции.

All. Verbascion pinnatifidi Korzh. et Klyukin 1990

D.s.: *Astragalus borysthenicus*, *Chondrilla juncea*, *Jurinea laxa*, *Verbascum pinnatifidum*. Сообщества морских аккумулятивных и эоловых образований Азово-Черноморского побережья.

Ass. Astragalo borysthenici-Ephedretum Korzh. et Klyukin 1990

D.s.: *Alyssum desertorum*, *A. hirsutum*, *Astragalus borysthenicus*, *Ephedra distachya*, *Rumex euxinus*.

Сообщества молодых и прислоненных дюн морского побережья.

Ass. Leymo-Verbascetum pinnatifidi Korzh. et Klyukin 1990

D.s.: *Eryngium maritimum*, *Leymus racemosus*, *Melilotus albus*, *Sideritis comosa*.

Сообщества молодых валообразных дюн.

All. Cynodo-Teucrion polii Korzh. et Klyukin 1990

D.s.: *Agropyron pectinatum*, *Artemisia austriaca*, *Carduus uncinatus*, *Cynodon dactylon*, *Otites densiflora*, *Potentilla taurica*, *Teucrium polium*

Сообщества старых валообразных дюн.

Ass. Cynodo-Ajugetum chiae Korzh. et Klyukin 1990

D.s.: *Ajuga chia*, *Cynodon dactylon*, *Linum euxinum*, *Marrubium peregrinum*.

Сообщества поверхности дюнных валов.

Ass. Carici liparicarpi-Centaureetum adpressae Korzh. et Klyukin 1990

D.s.: *Asperula praevestita*, *Carex liparicarpos*, *Centaurea adpressa*, *C. odessana*, *Euphorbia waldsteinii*, *Linaria sabulosa*, *Medicago romanica*, *Thymus dimorphus*, *Th. dzevanovskyi*.

Сообщества междюнных понижений (эоловых депрессий).

Cl. THERO-BRACHYPODIETEA Br.-Bl. 1947 [39, 40]

D.s.: *Arenaria leptoclados*, *Medicago minima*, *Kohlrauschia prolifera*, *Scleropoa rigida*.

Открытые группировки степного облика в низкогорьях средиземноморских районов.

Ord. Thero-Brachypodietalia Br.-Bl. 1936

D.s.: *Carlina vulgaris*, *Echinops ritro*, *Erophila verna*, *Gaudinopsis macra*, *Minuartia hybrida*, *Phleum pratense*, *Trifolium campestre*.

Сообщества средиземноморских горных степей.

All. Diantho humilis-Velezion Korzh. 1990 #

D.s.: *Alyssum parviflorum*, *Buffonia tenuifolia*, *Bupleurum affine*, *Crucianella oxyloba*, *Galium tenuissimum*, *G. verticillatum*, *Trifolium hirtum*, *T. scabrum*, *Thymelaea passerina*.

Степные сообщества флишевого низкогорья Юго-Восточного Крыма.

Ass. Diantho humilis-Velezietum Korzh. 1990 #

D.s.: *Alyssum umbellatum*, *Dianthus humilis*, *Trifolium arvense*, *Velezia rigida*, *Xeranthemum cylindraceum*.

Сообщества горных степей водоразделов и приводораздельных склонов юго-восточной части Горного Крыма.

Cl. ONOSMATO POLYPHYLLAE-PTILOSTEMONETEA Korzh. 1990 # [39, 41, 42]

D.s.: *Alyssum obtusifolium*, *Cruciata taurica*, *Dorycnium herbaceum*, *Melissitus cretaceus*, *Pimpinella lithophila*, *Ptilostemon echinocephalus*, *Scariola viminea*, *Scutellaria orientalis*, *Seseli dichotomum*.

Открытые сообщества ксерофитных полукустарничков на склонах, сложенных различными горными породами со слабой и умеренной противоденудационной устойчивостью в пределах Крымско-Новороссийской ботанико-географической провинции. В Крыму характерен для предгорий, низкогорья Юго-Восточного Крыма и некоторых пунктов ЮБК.

Ord. Onosmato polyphyllae-Ptilostemonetalia Korzh. 1990 #

D.s.: *Acachmena cuspidata*, *Melica monticola*, *Melilotus tauricus*, *Poterium polygamum*, *Teucrium polium*.

Сообщества денудационных склонов преимущественно на бескарбонатных породах (глинистые сланцы, конгломераты, магматические породы, глины и т.д.) Крымско-Новороссийского региона.

All. Ptilostemonion Korzh. 1990 #

D.s.: *Asperula supina*, *Obionea cserei*, *Onosma polyphylla*, *Paronychia cephalotes*.

Сообщества денудационных склонов на бескарбонатных породах в Юго-Восточном Крыму.

Suball. Astragalion arnacantheae Korzh. et Ryff 2002 #

D.s.: *Astragalus arnacantha*, *Bromopsis cappadocica*, *Euphorbia agraria*, *Linum tenuifolium*, *Sideritis catillaris*, *Thesium arvense*.

Растительность денудационных склонов на верхнеюрских конгломератах в Горном Крыму.

Ass. Laserpitio hispidi-Heracleetum stevenii Korzh. et Ryff 2002 #

D.s.: *Cephalaria uralensis*, *Elytrigia scythica*, *Heracleum stevenii*, *Laserpitium hispidum*, *Scrophularia goldeana*, *Scutellaria orientalis*.

Фитоценозы денудационных склонов на конгломератах г. Демерджи в высотном диапазоне от 700 до 820 м над ур. моря.

Ass. Paronychio cephalotae-Onosmatetum polyphyllae Korzh. et Ryff 2002 #

D.s.: *Asphodeline taurica*, *Centaurea sterilis*, *Inula ensifolia*, *Oxytropis pallasii*, *Teucrium chamaedrys*.

Фитоценозы денудационных склонов на верхнеюрских конгломератах в Юго-Восточном Крыму (Судакский р-н) на высоте от 200 до 550 м над ур. моря.

Suball. Acachmeno-Elytrigienion intermediae Korzh. et Ryff 2002 #

D.s.: *Cichorium intybus*, *Elytrigia intermedia*, *Poa sterilis*.

Фитоценозы денудационных склонов на флишевых обнажениях Юго-Восточного Крыма.

Ass. Melissito-Ziziphoretum Korzh. 1990 #

D.s.: *Galium calcaratum*, *Melissitus cretaceus*, *Thymus tauricus*, *Ziziphora tenuior*.

Сообщества денудационных склонов крутизной от 31 до 39°, выработанных в таврическом флише Юго-Восточного Крыма.

Ass. Meliloto-Acachmenetum Korzh. 1990 #

D.s.: *Acachmena cuspidata*, *Melilotus tauricus*.

Сообщества денудационных склонов крутизной более 39°, выработанных в таврическом флише Юго-Восточного Крыма.

All. Elytrigio nodosae-Rhoion coriariae Korzh. et Ryff 2002 #

D.s.: *Ailanthis altissima*, *Elytrigia nodosa*, *Rhus coriaria*.

Растительность денудационных склонов на глинистых сланцах таврической серии и средней юры на Южном берегу Крыма в высотном диапазоне от 3 до 350 м над ур. моря.

Ass. Rapistro rugosi-Melicetum tauricae Korzh. et Ryff 2002 #

D.s.: *Cotinus coggygria*, *Lolium lolium*, *Melica taurica*, *Rapistrum rugosum*.

Фитоценозы денудационных склонов на береговом клифе (высота от 3 до 50 м над ур. моря), образованном глинистыми сланцами на Южном берегу Крыма.

Ass. Meliloto taurici-Seselietum dichotomi Korzh. et Ryff 2002 #

D.s.: *Centaurea caprina*, *Dactylis glomerata*, *Scrophularia bicolor*, *Seseli dichotomum*.

Узколокальная ассоциация, включающая фитоценозы денудационных склонов на обнажениях карбонатных глинистых сланцев в районе Верхнего Кастрополя (западная часть Южного берега Крыма).

Cl. ALNETEA GLUTINOSAE Br.-Bl. et Tx. ex Westhoff et al. 1946 [41, 42]

D.s.: *Alnus glutinosa*, *Brachypodium sylvaticum*, *Ficaria verna*, *Frangula alnus*, *Rubus caesius*, *Urtica dioica*, *Ulmus glabra*.

Низинные эутрофные черноольховые леса в поймах рек.

Ord. Alnetalia glutinosae R. Tx. 1937

D.s. Ord. = D.s.: Cl.

Эутрофные черноольховые леса в поймах рек.

All. Alnion glutinosae Malvuit 1929

D.s.: *Dryopteris carthusiana*, *Galium palustre*, *Lycopus europaeus*, *Scutellaria galericulata*, *Solanum dulcamara*.

Эустрофные черноольховые леса на надпойменных террасах рек.

Ass. **Clemato vitalbae–Alnetum glutinosae Didukh 1996 #**

D.s.: *Clematis vitalba*, *Humulus lupulus*, *Mentha longifolia*, *Sambucus nigra*.

Сообщества довольно увлажненных экотопов центральной части Бахчисарайско-Ялтинского геоботанического района на южном и северном макросклонах среднего и нижнего (400–650 м над ур. моря) лесного пояса Горного Крыма.

Ass. **Ornithogalo pontici–Alnetum glutinosae Didukh 1996 # (Incl. Alnetum glutinosae Korzh. 1980)**

D.s.: *Corylus avellana*, *Ficaria verna*, *Heracleum sibiricum*, *Omithogalum ponticum*. Сообщества распространены там же, где и предыдущей ассоциации, вдоль рек, но на более свежих почвах.

Cl. **QUERCO–FAGETEA Br.-Bl. et Vlieger in Vlieger 1937 [41, 43]**

D.s.: *Acer campestre*, *Acer platanoides*, *Aegopodium podagraria*, *Brachypodium sylvaticum*, *Campanula trachelium*, *Carex digitata*, *Carpinus betulus*, *Convallaria majalis*, *Corylus avellana*, *Epipactis helleborine*, *Euonymus europaea*, *E. verrucosa*, *Fraxinus excelsior*, *Hedera helix*, *Melica nutans*, *Poa nemoralis*, *Quercus robur*, *Ranunculus auricomus*, *Salvia glutinosa*, *Scilla bifolia*, *Viola mirabilis*.

Сообщества мезофильных и мезоксерофильных широколиственных листопадных лесов на богатых почвах.

Ord. **Orno–Ostryetalia Tomaz 1940**

D.s.: *Aegonychon purpureo-coeruleum*, *Arum elongatum*, *Clinopodium vulgare*, *Dictamnus gymnostylis*, *Galium mollugo*, *Lapsana intermedia*, *Lathyrus laxiflorus*, *L. rotundifolius*, *Luzula forsteri*, *Paeonia daurica*, *Platanthera chlorantha*, *Quercus petraea*, *Sorbus torminalis*, *Veronica umbrosa*, *Vincetoxicum scandens*.

All. **Corno–Quercion petraeae Korzh. 1982 #**

D.s.: All. = D.s. Ord.

Ass. **Aroelongati–Quercetum petraeae Korzh. 1982 #**

D.s.: *Arum elongatum*, *Lapsana intermedia*, *Lathyrus rotundifolia*, *Platanthera chlorantha*.

Мезоксерофильные лесные сообщества на склонах, сложенных интрузивными породами, на высоте 300–800 м над ур. моря южного макросклона Главной гряды Крымских гор.

Ass. **Aegonycho–Quercetum petraeae Korzh. 1982 #**

D.s.: *Acer campestre*, *Aegonychon purpureo-coeruleum*, *Clinopodium vulgare*, *Galium mollugo*.

Мезоксерофильные лесные сообщества на известняковых горных породах юрской системы на высоте 400–1000 м на ур. моря южного макросклона Главной гряды Крымских гор.

Ord. **Dentario–Fagetalia (Horv. 1963) Fuk. 1969 (Incl. Fagetalia orientalis Korzh. 1982)**

D.s.: *Acer stevenii*, *Dentaria quinquefolia*, *Dryopteris filix-mas*, *Euphorbia amygdaloides*, *Fagus sylvatica*, *Galium odoratum*, *Ligustrum vulgare*, *Sanicula europaea*, *Scilla bifolia*, *Sympytum tauricum*, *Taxus baccata*, *Tilia caucasica*.

Буковые, грабовые, кленовые и ясеневые леса Горного Крыма.

All. **Dentario quinquefoliae–Fagion sylvaticae Didukh 1996 # (Incl. Fagion orientalis Korzh. 1982)**

D.s. All. = D.s. Ord.

Сообщества верхнего и среднего лесного пояса Горного Крыма на высоте 600–1200 м над ур. моря на бурых горно-лесных почвах.

Ass. Dryopterido filicis-maris-Fagetum sylvaticae Didukh 1996 #

D.s.: *Arum elongatum*, *Dryopteris filix-mas*, *Galanthus plicatus*, *Geum urbanum*, *Ranunculus constantinopolitanus*, *Scilla bifolia*.

Лесные сообщества верхнего пояса (900–1300 м над ур. моря) преимущественно северного, фрагментарно южного макросклонов, на вершине гор в карстовых понижениях Главной гряды. Занимает свежие экотопы с бурьими горными почвами, которые подстилаются известняками.

Ass. Lathyro aurei-Fagetum tauricae Borhidi 1962

D.s.: *Lathyrus aureus*.

Сообщества, распространенные в верхнем лесном поясе Горного Крыма.

Ass. Aceri stevenii-Fagetum tauricae Borhidi 1962

D.s.: *Acer stevenii* (dom.).

Сообщества, фрагментарно встречающиеся как в среднем, так и верхнем поясах Горного Крыма на каменистых почвах, осыпях, отвалах.

Ass. Bromopsio benekenii-Carpinetum betuli Didukh 1996 #

D.s.: *Bromopsis benekenii*, *Milium effusum*, *Polygonatum latifolium*, *Tamus communis*. Сообщества грабовых лесов в обогащенных экотопах, имеют значительное распространение в среднем поясе Главной и Второй гряд Горного Крыма, занимая склоны разной экспозиции крутизной менее 10° в условиях хорошо дренированных промытых почв.

Ass. Lasero trilobi-Carpinetum betuli Didukh 1996 #

D.s.: *Euonymus latifolia*, *E. verrucosa*, *Laser trilobum*, *Lathyrus rotundifolius*.

Сообщества грабовых лесов, распространенные на южном макрослоне среднего пояса Главной гряды Крымских гор. Произрастают в более теплых и сухих условиях по сравнению с сообществами предшествующей ассоциации, на коричневых и бурых почвах.

Ass. Ranunculo constantinopolitani-Fraxinetum excelsioris Didukh 1996 #

D.s.: *Arum elongatum*, *Galium aparine*, *Ranunculus constantinopolitanus*, *Smyrnium perfoliatum*.

Сообщества фрагментарно распространены в среднем поясе Главной и Второй гряд Горного Крыма, занимая котловины и понижения рельефа, где формируются мощные, богатые гумусом бурые почвы.

Ass. Vincetoxici scandentis-Fraxinetum excelsioris Didukh 1996 #

D.s.: *Dictamnus gymnostylis*, *Euphorbia amygdaloides*, *Lathyrus aureus*, *Paeonia daurica*, *Vincetoxicum scandens*.

Сообщества распространены в среднем поясе Главной и Второй гряд Горного Крыма и занимают более влажные экотопы, чем предшествующие ассоциации союза.

Ord. Querco-Carpinetalia betuli (Oberd.) Fuk. 1968

D.s.: *Milium effusum*, *Polygonatum latifolium*, *Vincetoxicum scandens*, *Viola hirta*.

Базифильные леса из *Quercus petraea*, которые формируют средний лесной пояс Горного Крыма.

All. Paeonio dauricae-Quercion petraeae Didukh 1996 #

D.s.: All. = D.s. Ord.

Сообщества распространены в основном на северном, реже – на южном макросклонах Главной и Второй гряд Горного Крыма на высоте 450–800 м над ур. моря на коричневых и бурых почвах.

Ass. Polygonato multiflori-Quercetum petraeae Didukh 1996 #

D.s.: *Allium auctum*, *Arum elongatum*, *Geum urbanum*, *Ornithogalum ponticum*, *Polygonatum multiflorum*, *Smyrnium perfoliatum*, *Tamus communis*.

Сообщества распространены в верхней части среднего лесного пояса, занимая свежие, более богатые в границах порядка экотопы, близкие к порядку *Dentario-Fagetalia*.

Ass. Corno maris–Quercetum petraeae Didukh 1996 #

D.s. Ass. = D.s. All.

Наиболее типичные сообщества скальнодубовых лесов, распространены в оптимальных условиях всюду в границах среднего лесного пояса на высоте от 450 до 900 м над ур. моря на Главной, Второй и (фрагментарно) Внешней грядах Горного Крыма.

Ass. Lathyro laxiflorae–Quercion petraeae Didukh 1996 #

D.s.: *Carex cuspidata*, *Crataegus microphylla*, *Hieracium gentile*, *Laserpitium hispidum*, *Lathyrus laxiflorus*, *Luzula forsteri*, *Mespileus germanica*, *Potentilla micrantha*, *Vincetoxicum laxum*, *Viola sieheana*.

Сообщества приурочены к центральной и западной части южного, редко – северного макросклона Горного Крыма в границах высот 450–850 м над ур. моря.

Ass. Laserpitio hispidi–Quercetum petraeae Didukh 1996 #

D.s.: *Carex digitata*, *Coronilla coronata*, *Epipactis helleborine*, *Laser trilobum*.

Сообщества, распространенные в центральной части северного и южного макросклонов Горного Крыма на довольно крутых (более 20°) склонах на бурых смытых почвах.

Ass. Poo sterilis–Quercetum petraeae Didukh 1996 #

D.s.: *Crataegus curvisepala*, *Pinus pallasiana*, *Poa sterilis*, *Vicia cassubica*.

Сообщества, распространенные в среднем поясе южного и (фрагментарно) северного макросклона Главной гряды Горного Крыма на бурых щебнистых слаборазвитых почвах.

Cl. QUERCETEA PUBESCENTIS–PETRAEA Jakucs (1960) 1961 [46, 47]

D.s.: *Agrimonia eupatoria*, *Brachypodium pinnatum*, *Campanula bononiensis*, *Cephalanthera rubra*, *Geranium tauricum*, *Pyrethrum corymbosum*, *Veronica umbrosa*.

Субсредиземноморские гемиксерофильные леса и редколесья.

Ord. Orno–Cotinetalia Jakucs (1960) 1961

D.s.: *Asparagus verticillatus*, *Carex hallerana*, *Carpinus orientalis*, *Colutea cilicica*, *Coronilla scorpioides*, *Palurus spina-christi*

Гемиксерофильные лесные сообщества Горного Крыма.

All. Jasmino-Juniperion excelsae Didukh, Vakarenko et Shelyag 1986 #

D.s.: *Achnatherum bromoides*, *Elytrigia nodosa*, *Juniperus excelsa*, *Jurinea sordida*, *Jasminum fruticans*, *Pistacia mutica*.

Высокоможжевеловые леса Крыма.

Ass. Cisto–Arbutetum andrachnes Didukh, Vakarenko et Shelyag 1986 #

D.s.: *Arbutus andrachne*, *Cistus tauricus*, *Fibigia clypeata*.

Можжевеловые леса, фрагментарно распространенные в юго-западной части Южного берега Крыма.

Ass. Pinetum pityusae Didukh, Vakarenko et Shelyag 1986 corr. #

D.s.: *Centaurea diffusa*, *Dorycnium herbaceum*, *Linum austriacum*, *L. corymbulosum*, *Pinus pityusa*.

Хвойные леса юго-западной части Горного Крыма (район мыса Айя-Форос).

Ass. Phleo–Juniperetum excelsae Didukh, Vakarenko et Shelyag 1986 #

D.s.: *Alopecurus vaginatus*, *Alyssum rostratum*, *Campanula taurica*, *Filipendula vulgaris*, *Lappula barbata*, *Melica monticola*, *Phleum phleoides*, *Potentilla taurica*.

Можжевеловые леса, распространенные в долине р. Черной (Горный Крым).

Ass. Linosyri–Juniperetum excelsae Didukh, Vakarenko et Shelyag 1986 #

D.s.: *Agropyron ponticum*, *Bothriochloa ischaemum*, *Carex caryophyllea*, *Crinitaria villosa*, *Eryngium campestre*, *Pimpinella lithophila*.

Можжевеловые леса, фрагментарно распространенные в юго-восточной приморской части (от Алушты до Карадага).

All. *Carpino orientalis*—*Quercion pubescentis* Korzh. et Shelyag 1983 #

D.s.: *Carex cuspidata*, *C. hallerana*, *Carpinus orientalis*, *Cornus mas*, *Coronilla emeroidea*, *Dictamnus gymnostylis*, *Dorycnium herbaceum*, *Elytrigia nodosa*, *Poa sterilis*, *Quercus pubescens*, *Ruscus ponticus*, *Sorbus torminalis*.

Пушистодубовые леса южного макросклона Горного Крыма на пологих и круtyх склонах с маломощными коричневыми почвами, сформированными на породах юрской системы.

Ass. *Juniper oxycedri*—*Quercetum pubescentis* Korzh. et Shelyag 1983 corr. #

D.s.: *Achnatherum bromoides*, *Arceuthobium oxycedri*, *Fumana procumbens*, *Juniperus oxycedrus*, *Pistacia mutica*, *Teucrium chamaedrys*, *Thymus callieri*.

Сообщества сухих склонов в границах от 25 до 300 м над ур. моря.

Ass. *Paeonio dauricae*—*Quercetum pubescentis* Korzh. et Shelyag 1983 #

D.s.: *Anacamptis pyramidalis*, *Epipactis helleborine*, *Lapsana intermedia*, *Lathyrus laxiflorus*, *Paeonia daurica*, *Rosa canina*, *Swida austalis*, *Bromopsis benekenii*.

Сообщества распространены в западной части южного склона Главной гряды Горного Крыма на высотах от 175 до 450 м над ур. моря.

Cl. URTICO—SAMBUCETEA Doing 1962 em Pass. 1968 [2, 48]

D.s.: *Chelidonium majus*, *Galium aparine*, *Sambucus nigra*, *Urtica dioica*.

Сообщества нитрофильных кустарниковых видов на руинах, в вырубках и в посадках. В Крыму встречаются в непосредственной близости от побережья на молодых и старых оползнях, в депрессиях, в желобах выдувания прислоненных дюн.

Ord. Urtico-Crataegetalia Pass. 1968

D.s.: *Crataegus monogyna*, *Geum urbanum*, *Ligustrum vulgare*, *Rhamnus cathartica*, *Rosa canina*, *Thalictrum minus*.

Кустарниковые сообщества понижений рельефа с преобладающими процессами аккумуляции.

All. *Asparago verticillati*—*Crataegion taurici* Korzh. et Klyukin 1990 #

D.s.: *Anthriscus cerefolium*, *Arum elongatum*, *Asparagus verticillatus*, *Crataegus taurica*, *Lamium purpureum*.

Сообщества широко распространены в Горном и Предгорном Крыму, на Керченском полуострове и Тарханкуте.

Ass. *Crataego monogynae*—*Ligustretum vulgaris* Korzh. et Klyukin 1990 #

D.s.: *Crataegus azarella*, *C. monogyna*, *C. taurica*, *Ligustrum vulgare*.

Фитоценозы приурочены к пониженным формам рельефа с выложенными бортами, заполненными элювиально-делювиальными отложениями, на Керченском полуострове.

Ass. *Swido australis*—*Sambucetum nigrae* Korzh. et Klyukin 1990 #

D.s.: *Swida austalis*, *Sambucus nigra*.

Кустарниковые сообщества, распространенные в понижениях рельефа, где выражены процессы аккумуляции, на Керченском полуострове.

Ass. *Rhamno catharticae*—*Sambucetum nigrae* Korzh. et Klyukin 1990 #

D.s.: *Alyssum obtusifolium*, *Cynanchum acutum*, *Galium verum*, *Parietaria serbica*, *Rhamnus cathartica*, *Sambucus nigra*.

Кустарниковые сообщества, произрастающие в широко раскрытих трещинах бортового отпора и развалих известняковых блоков в оползневом рельефе Керченского полуострова.

Cl. ERICO-PINETEA Horvat 1959 [49–51]

D.s.: *Bromopsis riparia*, *Campanula bononiensis*, *Carex humilis*, *Cirsium laniflorum*, *Coronilla varia*, *Cruciata taurica*, *Poa longifolia*, *Rosa spinosissima*, *Trifolium alpestre*. Термофильные сообщества сосновых лесов южного макросклона Главной гряды Крымских гор.

Ord. Pinetalia pallasiana-kochianae Korzh. 1998 #

D.s. Ord. = D.s. Cl.

Сообщества хвойных лесов на известняках Главной гряды Крымских гор.

All. Pinion kochianae Korzh. 1986 #

D.s.: *Fagus orientalis*, *Galium mollugo*, *Pinus kochiana*, *Viola sieheana*.

Сообщества сосновых лесов из *Pinus kochiana* в верхнем и среднем поясах Главной гряды Крымских гор.

Ass. Pimpinello-Pinetum kochianae Korzh. 1986 #

D.s.: *Cerastium biebersteinii*, *Clinopodium vulgare*, *Crepis pannonica*, *Erysimum cuspidatum*, *Filipendula vulgaris*, *Fragaria vesca*, *Galium verum*, *Helianthemum grandiflorum*, *Lapsana intermedia*, *Laser trilobum*, *Phlomis tauricus*, *Pimpinella lithophila*, *Primula vulgaris*, *Salvia glutinosa*, *S. tomentosa*, *Teucrium chamaedrys*, *Thymus callieri*. Сообщества сосновых лесов из *Pinus kochiana* Главной гряды на высоте 1130–1400 м над ур. моря.

Ass. Orthilio-Pinetum Korzh. 1986 #

D.s.: *Hieracium gentile*, *Orthilia secunda*.

Сообщества сосновых лесов из *Pinus kochiana* на южном макросклоне (550–1250 м над ур. моря).

Ass. Fago-Pinetum kochianae Korzh. 1986 #

D.s.: *Carex digitata*, *Euphorbia amygdaloides*, *Mercurialis perennis*, *Polygonatum orientale*.

Сообщества сосновых лесов южного макросклона из *Pinus kochiana* на высоте 650–1200 м над ур. моря с хорошо инсолированными поверхностями средней крутизны.

All. Pinion pallasiana Golubev et Korzh. 1984 #

D.s.: *Brachypodium rupestre*, *Euphorbia amygdaloides*, *Laser trilobum*, *Physospermum cornubiense*, *Pinus pallasiana*.

Сообщества сосновых лесов из *Pinus pallasiana* на южном макросклоне Главной гряды Крымских гор.

Ass. Fago-Pinetum pallasiana Korzh. 1998 #

D.s.: *Colchicum umbrosum*, *Crataegus microphylla*, *Fagus orientalis*, *Hedera helix*, *Lathyrus aureus*, *L. laxiflorus*, *Ruscus hypoglossum*, *Sanicula europaea*.

Сообщества сосновых лесов из *Pinus pallasiana* и *Fagus orientalis* на склонах холодных экспозиций и горных долин южного макросклона Крымских гор.

Ass. Salvio tomentosae-Pinetum pallasiana Korzh. 1984, 1998 #

D.s.: *Bupleurum woronowii*, *Carex hallerana*, *Centaurea declinata*, *Cotinus coggygria*, *Echinops sphaerocephalus*, *Salvia tomentosa*, *Solidago taurica*, *Teucrium chamaedrys*.

Сообщества сосновых лесов из *Pinus pallasiana* на склонах теплых экспозиций южного макросклона Крымских гор.

Cl. ASPLENIETEA TRICHOMANIS (Br.-Bl. in Meier et Br.-Bl. 1934) Oberd. 1977 [52, 53]

D.s.: *Arabis caucasica*, *Asplenium ruta-muraria*, *A. trichomanes*, *Ceterach officinarum*, *Geranium robertianum*, *Potentilla geoides*, *Sedum hispanicum*, *Seseli gummiferum*.

Сообщества гротов, трещин и уступов скал. Встречаются фрагментарно во всех поясах Крымских гор.

Ord. Potentilletalia caulescentis Br.-Bl. in Br.-Bl. et Jenny 1926

D.s.: *Allium saxatile*, *Campanula taurica*, *Draba cuspidata*, *Galium album*, *Pimpinella lithophila*.

Растительность скал в горных районах с гумидным климатом. Распространена в среднем и верхнем поясах Главной гряды Крымских гор.

All. *Drabo cuspidatae*–*Campanulion tauricae* Ryff 2000 #

D.s.: *Allium saxatile*, *Campanula taurica*, *Draba cuspidata*, *Galium album*.

Сообщества скалистых обнажений горных пород основного состава в среднем и верхнем высотных поясах Главной гряды Крымских гор в высотном диапазоне от 350 до 1400 м над ур. моря.

Ass. *Saxifrago irriguae*–*Arabidetum caucasicae* Ryff 2000 #

D.s.: *Arabis caucasica*, *Geranium robertianum*, *Poa sterilis*, *Saxifraga irrigua*.

Эндемичные фитоценозы трещин и уступов увлажненных и затененных скал, сложенных верхнеюрскими известняками, в среднем и верхнем поясах (от 400 до 1200 м над ур. моря) Главной гряды Крымских гор.

Ass. *Drabo cuspidatae*–*Potentilletum geoidis* Ryff 2000 #

D.s.: *Alyssum obtusifolium*, *Draba cuspidata*, *Elytrigia strigosa*, *Genista albida*, *Hieracium echioides*, *Potentilla geoides*.

Эндемичные сообщества скалистых обнажений горных пород среднего и основного состава (верхнеюрских известняков, кальцийсодержащих конгломератов, эфузивных и пирокластических пород) в среднем и верхнем поясах Главной гряды Крымских гор.

Ord. *Asplenietalia ruta-murariae* Oberd. et al. 1967

D.s.: *Asplenium septentrionale*, *A. trichomanes*, *Ceterach officinarum*, *Polypodium vulgare*.

Космополитная растительность карбонатных скал, распространенная в зоне альпийского орогенеза. В Крыму встречается на обнажениях известняков предгорий.

All. *Asplenion ruta-murariae* Gams 1936

D.s.: *Euphorbia petrophila*.

Сообщества скал, отвесных стен и обнажений на известняковых породах Горного Крыма.

Ass. *Asplenio*–*Parietarietum serbicae* Korzh. et Klyukin 1989 #

D.s.: *Parietaria serbica*.

Сообщества скал и гротов в нижнемеловых известняках Внутренней гряды.

Ass. *Asplenio*–*Micromerietum serpyllifoliae* Korzh. et Klyukin 1989 #

D.s.: *Geranium robertianum*, *Micromeria serpyllifolia*, *Reseda lutea*.

Сообщества скал и гротов в верхнемеловых известняках Внутренней гряды.

Ass. *Asplenio*–*Scrophularietum rupestris* Korzh. et Klyukin 1989 #

D.s.: *Galium mollugo*, *Satureja taurica*, *Scrophularia rupestris*.

Сообщества скал и гротов в нуммулитовых известняках среднего эоцена Внутренней гряды Крымских гор.

Cl. *THLASPIETEA ROTUNDIFOLII* Br.-Bl. 1948 [2, 51]

D.s.: *Coronilla varia*, *Galium album*, *Linaria pontica*, *Obertia cserei*, *Scariola viminea*, *Vincetoxicum stepposum*.

Растительность осыпей (гляреофитон). В Крыму распространена в горной части полуострова под обрывами яйлы, на склонах и у подножий крупных скалистых массивов (Карадаг, г. Аюдаг, г. Кошка и др.).

Ord. *Galio*–*Parietarietalia officinalis* Boscaiu et al. 1966

D.s.: *Cephalaria coriacea*, *Geranium purpureum*, *Parietaria officinalis*, *Rhus coraria*, *Scrophularia bicolor*, *Veronica hederifolia*, *V. cymbalaria*, *Vincetoxicum minus*.

Термофильная растительность осыпей на карбонатных и других основных породах в нижних поясах гор Европы, в Горном Крыму характерна для осыпей, располагающихся на ЮБК и склонах Внутренней гряды.

All. *Vicio hirsutae*—*Galion aparines* Ryff 1999 #

D.s.: *Galium aparine*, *Vicia grandiflora*, *V. hirsuta*, *Piptatherum holciforme*, *Pisum elatius*, *Theligonum cynocrambe*.

Сообщества каменистых и щебнистых осыпей на бескарбонатных породах (магматических, роговиках и глинистых сланцах) в Горном Крыму.

Ass. *Melilototo neapolitani*—*Alyssetum obtusifolii* Ryff 1999 #

D.s.: *Alyssum obtusifolium*, *Melilotus neapolitanus*, *Ptilostemon echinocephalus*.

Сообщества осыпей на продуктах разрушения пирокластических и эфузивных пород в западной части южного макросклона Главной гряды Крымских гор (Форос—Голубой Залив) на высоте от 10 до 500 м над ур. моря.

Ass. *Astrodauco orientalis*—*Isatidetum littoralis* Ryff 1999 #

D.s.: *Astrodaucus orientalis*, *Isatis littoralis*, *Scandix australis*.

Сообщества каменистых осыпей на коллювии эфузивных и пирокластических пород вулканического массива Карадаг (Юго-Восточный Крым), распространенных на высоте от 50 до 450 м над ур. моря.

Ass. *Lolio loliacei*—*Brassicetum tauricae* Ryff 1999 #

D.s.: *Asparagus verticillatus*, *Brassica taurica*, *Dactylis glomerata*, *Elytrigia nodosa*, *Hordeum bulbosum*, *Lolium loliaceum*.

Сообщества осыпей на коллювии габбро-диабазов на юго-восточном склоне г. Аю-Даг (Южный берег Крыма) на высоте от 5 до 100 м над ур. моря.

Ass. *Galio aparines*—*Scutellarietum albidae* Ryff 1999 #

D.s.: *Fibigia clypeata*, *Physocaulis nodosus*, *Scutellaria albida*, *Vicia dasycarpa*.

Сообщества осыпей на продуктах разрушения интрузивных пород в центральной части Южного берега Крыма (Гурзуф—Алушта) на высоте от 100 до 600 м над ур. моря.

Ass. *Geranio purpurei*—*Bunietum ferulacei* Ryff 1999 #

D.s.: *Bromopsis riparia*, *Bunium ferulaceum*, *Centaurea sterilis*, *Cerastium tauricum*, *Rumex acetosella*.

Сообщества осыпей на скалистых выходах роговиков на лакколитах Южного берега Крыма на высоте от 125 до 450 м над ур. моря.

Ord. *Epilobietalia fleischeri* Moor 1958

D.s.: *Epilobium hirsutum*, *Scrophularia bicolor*.

Сообщества щебнистых и гравийных с аллювиальными наносами берегов горных рек и временных потоков.

All. *Astrodauco*—*Salvion verticillatae* Korzh. et Klyukin 1990 #

D.s.: *Astrodaucus orientalis*, *Salvia verticillata*.

Сообщества размываемых и неразмываемых осыпей, сложенных породами терригенного флиша в Горном Крыму.

Ass. *Astrodauco*—*Salvietum verticillatae* Korzh. et Klyukin 1990 #

D.s.: Ass. = D.s.: All.

Фитоценозы притальвежных осыпей флишевого низкогорья Юго-Восточного Крыма.

Таким образом, представленный вариант промуса растительности Крыма включает 168 ассоциаций и 29 классов. Наиболее изученными на сегодняшний день являются из естественных сообществ — лесные, в том числе дубовые, сосновые, можжевеловые, растительность каменистых обнажений, побережий морей и соленых озер, а из синантропных — сегетальная растительность различных агрофитоценозов, а также рудеральная растительность Большой Ялты и

отдельных населенных пунктов полуострова. В Крыму впервые выделенными и описанными являются 50% синтаксонов, среди них 1 класс, 2 порядка, 25 союзов, 2 подсоюза и 118 ассоциаций. Именно своеобразие природы Крыма определяет высокий процент впервые описанных синтаксонов, которых достаточно много и среди антропогенно преобразованных сообществ (17%), не говоря уже о естественной растительности. Не до конца исследованной можно считать и растительность класса *Festuco-Brometea*, хотя именно на Крымском полуострове сохранились на сегодняшний день самые крупные по площади участки степной растительности. Кроме того, многие сообщества являются редкими или эндемичными, поэтому дальнейшее изучение растительности позволит не только провести ревизию, но и наметить мероприятия по сохранению уникальной растительности Крыма.

Номер	Класс	Число синтаксонов		
		порядков	союзов	ассоциаций
1	<i>Zosteretea maritimae</i>	1	1	2
2	<i>Thero-Salicornietea</i>	1	1	2*
3	<i>Thero-Suadetea</i>	1	1	2*
4	<i>Juncetea maritimi</i>	1	1	1*
5	<i>Asteretea tripolii</i>	1	1	2*
6	<i>Crypsetea aculeatae</i>	1	1*	1*
7	<i>Salicornietea fruticosae</i>	1	1*	2*
8	<i>Festuco-Puccinellietea</i>	1	1+1*	3*
9	<i>Pegano harmalae-Salsoletea vermiculatae</i>	1	1*	1*
10	<i>Crithmo-Limonietea</i>	1	1	4*
11	<i>Cakiletea maritimae</i>	1	1	2*
12	<i>Ammophiletea</i>	1	1	1*
13	<i>Galio-Urticetea</i>	2	4	3+5*
14	<i>Bidentetea tripartita</i>	1	1	1*
15	<i>Oryzetea sativae</i>	1	1	3
16	<i>Stellarieteа mediae</i>	3	12+1*	23+20*
17	<i>Artemisieta vulgaris</i>	2	3+2*	9+14*
18	<i>Agropyretea repensis</i>	1	1	3+3*
19	<i>Plantaginetea majoris</i>	1	2	5+1*
20	<i>Festuco-Brometea</i>	3	1+4*	9*
21	<i>Festucetea vaginatae</i>	1	2*	4*
22	<i>Thero-Brachypodietea</i>	1	1*	1*
23	<i>Onosmato polyphyllae-Ptilostemonetea*</i>	1*	2*	6*
24	<i>Alnetea glutinosae</i>	1	1	2*
25	<i>Querco-Fagetea</i>	3	3*	2+10*
26	<i>Qurcetea pubescens-petraea</i>	1	2*	6*
27	<i>Urtico-Sambucetea</i>	1	1*	3*
28	<i>Erico-Pinetea</i>	1*	2*	5*
29	<i>Asplenietea trichomanis</i>	2	1+1*	5*
30	<i>Thlaspietea rotundifolii</i>	2	2*	6*
	Всего	38+2*	36+27*	50+122*

* Синтаксоны, впервые описанные в Крыму.

ЛИТЕРАТУРА

1. Миркин Б.М., Розенберг Г.С. Фитоценология: Принципы и методы. М.: Наука, 1978. 212 с.
2. Корженевский В.В., Клюкин А.А. Растительность абразионных и аккумулятивных форм рельефа морских побережий и озер Крыма / Гос. Никит. ботан. сад. Ялта, 1990. 109 с. Деп. в ВИНИТИ 10.07.90, № 3822-В90.
3. Черепанов С.К. Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 509 с.
4. Корженевский В.В., Клюкин А.А. очерк растительности грязевых вулканов Крыма. М., 1990. 23 с. Деп. в ВИНИТИ 15.03.90, № 1429-В90.
5. Корженевский В.В., Клюкин А.А. Класс *Thero-Salicornietea* в Крыму // Бюл. Никит. ботан. сада. 2002. Вып. 84. С. 21–23.
6. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб.: Мир, 1995. 992 с.
7. Mozaykin S.L., Fedorovchuk M.M. Vascular plants of Ukraine: A nomenclatural checklist. Kiev, 1999. 345 p..
8. Корженевский В.В., Клюкин А.А., Корженевская Ю.В. Класс *Asteretea tripolium* на территории Крыма // Бюл. Никит. ботан. сада. 2000. Вып. 76. С. 19–21.
9. Корженевский В.В., Клюкин А.А., Корженевская Ю.В. Класс *Cryptsietea aculeatae* в Крыму // Там же. 1997. Вып. 78. С. 8–12.
10. Корженевский В.В., Клюкин А.А. Синтаксономия класса *Salicornietea fruticosae* в Крыму // Бюл. Никит. ботан. сада. 2000. Вып. 76. С. 16–18.
11. Korzhenevsky V.V., Klyukin A.A. Vegetation description of mud volcanoes of Crimea // Feddes Repertorium. 1991. Bd. 102, N 1/2. C. 137–150.
12. Корженевский В.В., Клюкин А.А. Новая ассоциация *Atraphaco-Capparidetum* из Крыма // Бюл. Никит. ботан. сада. 1988. Вып. 67. С. 13–20.
13. Корженевский В.В., Клюкин А.А. Растительность бедлендов Крыма // Экология. 1989. № 6. С. 26–33.
14. Корженевский В.В. Растительность клифа Азовского побережья Крыма // Бюл. Никит. ботан. сада. 1987. Вып. 62. С. 5–10.
15. Корженевский В.В. Синтаксономическая схема и типология местообитаний Азовского и Черноморского побережий Крыма // Тр. Никит. ботан. сада. 2001. Т. 120. С. 107–124.
16. Корженевский В.В., Волкова Т.А., Клюкин А.А. О синтаксономическом положении растительности пляжей и формирующихся дюн азовского побережья Керченского полуострова // Ботан. журн. 1984. Т. 69, № 11. С. 1462–1467.
17. Корженевский В.В. Растительность дюн Крыма // Тр. Никит. ботан. сада. 1986. Т. 98. С. 122–133.
18. Левон А.Ф. Синтаксономияrudеральной растительности Ялты. I. Класс *Galio-Urticetea* // Укр. фітосоціол. зб. Сер. А. Київ, 1996. Вип. 1. С. 78–87.
19. Соломаха В.А., Костильов О.В., Шеляг-Сосонко Ю.Р. Синантропна рослинність України. Київ: думка, 1992. 252 с.
20. Левон А.Ф. Синтаксономия рудеральной растительности Ялты. III. Класс *Bidentetea tripartitii* // Укр. фітосоціол. зб. Сер. А. Київ, 1996. Вип. 3. С. 104–107.
21. Дзюба Т.П. Класифікація бур'янової рослинності рисових полів Причорномор'я // Укр. ботан. журн. 1989. Т. 46, № 6. С. 26–30.
22. Багрикова Н.А. Сегетальные сообщества виноградников Крыма // Укр. фітосоціол. зб. Сер. А. Київ, 1996. Вип. 3. С. 81–92.
23. Багрикова Н.А. Синтаксономия сегетальных сообществ Керченского полуострова Крыма // Там же. Сер. А. Київ, 1997. Вип. 2(7). С. 74–80.
24. Багрикова Н.А. Синтаксономия сегетальных сообществ табачных полей Крыма // Тр. Никит. ботан. сада. 1997. Т. 117. С. 120–133.
25. Багрикова Н.А. Синтаксономия сорной растительности технических многолетних культур Крыма // Укр. фітосоціол. зб. Сер. А. Київ, 1998. Вип. 2(11). С. 3–14.
26. Багрикова Н.А. Синтаксономический обзор сегетальной растительности виноградников и табачных полей Крыма // Там же. 1998. Вип. 1(9). С. 29–39.
27. Багрикова Н.А., Корженевский В.В. Синтаксономия сегетальных сообществ Крыма // Укр. ботан. журн., 1996. Т. 53, № 6. С. 742–746.
28. Дзюба Т.П. Сегетальная рослинність попередників рисової сівозміни в Причорномор'ї // Там же. 1990. Т. 47, № 2. С. 67–71.
29. Корженевский В.В., Багрикова Н.А. Растительные сообщества // Вопросы развития Крыма: Науч.-практ. дискус.-аналит. сб.: Проблемы сохранения биологического и ландшафтного разнообразия Крыма. Симферополь: Сонат, 1999. Вып. 11. С. 75–80.
30. Левон А.Ф. Синтаксономия рудеральной растительности Ялты. II. Класс *Chenopodietea* // Укр. фітосоціол. зб. Сер. А. Київ, 1996. Вип. 2. С. 93–107.
31. Соломаха В.А. Синтаксономія сегетальної рослинності Криму // Укр. ботан. журн. 1990. Т. 47, № 5. С. 20–26.
32. Багрікова Н.О. Бур'яново-польова рослинність Криму // Матер. читань, присвячених 100-річчю з дня народження Ю.Д. Клеопова (Київ, 10–13 листопада 2002 р.). Київ: Фітосоціоцентр, 2002. С. 131–142.
33. Левон А.Ф. Синтаксономия рудеральной растительности Ялты. IV. Класс *Artemisieta vulgaris* // Укр. фітосоціол. зб. Сер. А. Київ, 1997. Вип. 1. С. 57–75.

34. Дзюба Т.П. Синтаксономія рослинності рисових полів України // Укр. фітоцен. зб. Сер. А. Київ, 1996. Вип. 3. С. 92–104.
35. Корженевский В.В., Клюкин А.А. Растительность Керченских оползней (класс *Agropyretea repentis*) // Тр. Никит. ботан. сада. 1997. Т. 117. С. 92–110.
36. Левон А.Ф. Синтаксономия рудеральной растительности Ялты. V. Класс *Plantaginetea majoris* // Укр. фітосоціол. зб. Сер. А. Київ, 1997. Вип. 1. С. 75–81.
37. Корженевский В.В., Клюкин А.А. Фитоиндикация рельефа возышеностей Керченского полуострова на примере Казантипа // Тр. Никит. ботан. сада. 1986. Т. 98. С. 111–122.
38. Дидух Я.П. Опыт классификации ксерофильной полукустарничковой и травянистой растительности Горного Крыма // Ботан. журн. 1983. Т. 68, № 11. С. 1456–1466.
39. Корженевский В.В. Растительность флишевого низкогорья Юго-Восточного Крыма / М., 1990. 27 с. Деп. в ВИНТИ 15.03.90, № 1430-B90.
40. Корженевский В.В. Синтаксономический состав растительности флишевого низкогорья Юго-Восточного Крыма // Тр. Никит. ботан. сада. 1990. Т. 110. С. 80–90.
41. Корженевский В.В., Клюкин А.А. О синтаксонах индикаторах склоновых процессов // Тр. Никит. ботан. сада. 1990. Т. 110. С. 90–103.
42. Корженевский В.В., Рыфф Л.Э. О новых синтаксонах и объеме класса *Onosmo polycladum-Ptilostemonetea* // Вісті Біосферного заповідника "Асканія-Нова". 2002. Т. 4. С. 20–29.
43. Дидух Я.П. Неморальні ліси Гірського Криму класу *Querco-Fagetea Br.-Bl. et Vlieg.* 1937 // Укр. фітоцен. зб. Сер. А. Київ, 1996. Вип. 3. С. 34–51.
44. Корженевский В.В. Высотное распределение растительности в Южном Крыму и мониторинг условий окружающей среды: Автoref. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1980. 18 с.
45. Корженевский В.В. Скальноубовые леса южного макросклона Главной гряды Крымских гор // Тр. Никит. ботан. сада. 1982. Т. 86. С. 36–46.
46. Корженевский В.В., Шеляг-Сосонко Ю.Р. Синтаксономія пухнастодубовых лісів південного макросхилу Кримських гір // Укр. ботан. журн. 1983. Т. 40, № 1. С. 10–16.
47. Дидух Я.П., Вакаренко Л.П., Шеляг-Сосонко Ю.Р. Флористическая классификация хвойных лесов нижнего пояса растительности Горного Крыма // Ботан. журн. 1986. Т. 71, № 3. С. 281–291.
48. Корженевский В.В. Кустарниковые сообщества Керченского полуострова: (Класс *Urtico-Sambucetea Doing 1962 em Pass. 1968*) // Тр. Никит. ботан. сада. 1997. Т. 117. С. 110–120.
49. Голубев В.Н., Корженевский В.В. Критерии выделения и синтаксоны крымскоосновных лесов. Ялта, 1984. 48 с. Деп. в ВИНТИ, № 1124-84.
50. Корженевский В.В. Сосняки из *Pinus kochiana* на Главной гряде Крымских гор: (Синтаксономическое положение) // Классификация растительности СССР (с использованием флористических критериев). М.: Изд-во МГУ, 1986. С. 102–112.
51. Korzhenevsky V.V. *Pinus pallasiana* forest in the Crimea // Укр. фітосоціол. зб. Сер. А. Київ, 1998. № 1(9). С. 78–97.
52. Корженевский В.В., Клюкин А.А. Растительность гротов Крыма // Бюл. Никит. ботан. сада. 1989. Вип. 70. С. 14–19.
53. Рыфф Л.Э. Эндемичные сообщества скал среднего и верхнего поясов Горного Крыма (*Drabo cuspidatae-Campanulion tauricæ; Potentilletalia caulescens*) // Укр. фітосоціол. зб. Сер. А. Київ, 2000. Вип. 1(16). С. 53–61.
54. Рыфф Л.Э. Растительность осыпей на магматических породах и роговиках в Горном Крыму // Там же. 1999. Вип. 3(14). С. 67–84.

SUMMARY

Korzhenevsky V.V., Bagrikova N.A., Ryff L.E., Levon A.F. Prodromus of vegetation of the Crimea (twenty years on the platform of floristic classification)

Syntaxonomic scheme of vegetation of the Crimea is presented. It comprises 172 associations, attributed to 63 alliances, 40 orders and 30 classes according to the system of Braun–Blanquet. The groups of diagnostic species are revealed. Ecological characteristics and distribution of species are described.

СТРУКТУРА ТРАВЯНОГО ПОКРОВА СОСНОВЫХ ЛЕСОВ ЮЖНОГО БЕРЕГА КРЫМА В УСЛОВИЯХ РЕКРЕАЦИИ

Е.С. Крайнюк

Проблема сохранения растительного покрова является одной из важнейших при освоении ландшафтов Южного берега Крыма. Леса нижнего и среднего горных поясов используются в курортно-рекреационной сфере, что приводит к их деградации. Организация мониторинга позволяет выявить закономерности функционирования сообществ и тенденции их развития в условиях рекреации. Ранее в нижнем поясе было изучено влияние рекреации на состояние высокоможжевелово-пушистодубовых лесов и дан прогноз их динамики [1–4]. Данная работа является продолжением этих исследований и выполнена в рамках разработанных ранее научно-методических подходов [1–5].

Наблюдения проводили в лесах из сосны крымской (*Pinus pallasiana* D. Don), занимающих среднюю часть южного макросклона Крымских гор и образующих пояс на высотах от 400 до 950 м над ур. моря. Воздействие рекреации здесь менее заметно, чем в нижнем поясе, где осуществляется основной рекреационный пресс. Тем не менее рекреационное использование сосновых лесов значительно в селитебных зонах и около курортно-санаторных учреждений.

Цель работы – выявление закономерностей динамики травяного покрова сосновых лесов, описание процессов его дегрессии при рекреационном воздействии и определение устойчивости к рекреации.

Для мониторинга были заложены 4 стационара площадью по 2500 м². При выборе стационаров использованы следующие принципы – ландшафтный, когда рекреационные и контрольные площади закладываются в сходных ландшафтах; параллельности наблюдений – при рекреации и в условиях заповедного режима; учета функциональной структуры и классификации форм рекреации [2, 5, 6].

Стационары располагались в Ялтинском амфитеатре на территориях с различным режимом функционального использования: стационар 1 (контроль) – при отсутствии рекреации в Ялтинском горно-лесном природном заповеднике у п. Советское; стационар 2 – при организованной круглогодичной стационарно-прогулочной рекреации у санатория “Долоссы”; стационары 3 и 4 – при неорганизованной круглогодичной стихийной рекреации в селитебных зонах п. Советское и Долоссы. Выполнялись визуальная оценка степени рекреационной нарушенности и картирование дорожно-тропиночной сети стационаров с нанесением ее на картосхемы в масштабе 1 : 100. При этом выделялись сильно выбитые тропы и дороги шириной 1–2 м и более; средне выбитые тропы шириной 0,5–1 м с единичными растениями; лесные тропы шириной до 0,5 м, покрытые травостоем; выбитые поляны – нарушенные участки разной конфигурации с единичными растениями. По соотношению выбитой площади ко всей площади стационара вычислялся коэффициент рекреации (K_p) по В.Н. Спиридовону [7, 8]. Степень нарушенности ценозов определяется формой рекреации (табл. 1).

На стационаре 2 у санатория “Долоссы” рекреация организована: здесь имеются две благоустроенные тропы и парк с оборудованными местами для

Таблица 1

*Характеристика тропиночной сети на стационарах
по мониторингу рекреации в сосновых лесах Южного берега Крыма*

Стационар	Форма рекреации	Площадь троп, м ²					K_p	Стадия дигрессии
		Сильно выбитые тропы, дороги	Средне выбитые тропы	Лесные тропы	Выбитые поляны	Всего		
№ 2 Долоссы (санаторий)	Организованная круглогодичная стационарно-прогулочная	120	14	75	—	209	0,08	I-II
№ 3 Советское (селитебная зона)	Неорганизованная круглогодичная стихийная	107	47	102	866	1122	0,45	III
№ 4 Долоссы (селитебная зона)	Неорганизованная круглогодичная стихийная	537	93	15	1063	1708	0,68	IV

отдыха. Поэтому сеть стихийно возникших троп незначительна, отсутствуют выбитые поляны и общая рекреационная территория занимает лишь 8% ($K_p = 0,08$).

При неорганизованной форме рекреации в селитебных зонах вытоптанность территории возрастает до 45–68% ($K_p = 0,45$ на стационаре 3 у пос. Советское и $K_p = 0,68$ на стационаре 4 у пос. Долоссы). Большую часть территории здесь занимают выбитые поляны с островками травостоя вокруг деревьев. Через территорию стационара 3 пролегает проселочная дорога, осуществляются проходы жителей, имеется сеть выбитых и лесных троп. Нарушенность территории стационара 4 еще выше: выбитые участки здесь составляют около 70% площади, так как участок интенсивно используется для игр детей, свалок мусора, сушки белья; территорию стационара также пересекает дорога шириной 5 м.

На основании K_p определена степень нарушенности каждого стационара и стадия рекреационной дигрессии ценоза.

Степень нарушенности травостоя определялась на основании его картирования. При этом были выделены четыре типа участков травостоя, характеризующие степень нарушенности сообществ и имеющие разную устойчивость к рекреации: малонарушенные участки с ненарушенным травостоем; средненарушенные участки, на которых наряду с видами, характерными для ненарушенного травостоя, уже присутствуют сорные элементы; сильнонарушенные участки с остатками видов ненарушенного травостоя; очень сильнонарушенные участки с единичными растениями. Соотношение этих типов участков позволило определить степень нарушенности травостоя (табл. 2).

В сообществе I-II стадий дигрессии (стационар 2) мало и средненарушенные типы травостоя занимают 90,9%. По составу и структуре такие типы травостоя мало отличаются от ненарушенного травостоя (контрольный стационар 1). Сильнонарушенные типы травостоя занимают здесь лишь 9% и приурочены к обочинам троп. В ценозе на III стадии дигрессии (стационар 3) мало и средненарушенные типы травостоя представлены лишь на 49,5%, а на IV стадии дигрессии

Таблица 2

Типы травостоя в рекреационных сообществах
сосновых лесов Южного берега Крыма

Стационар	Тип травостоя*, %			
	1	2	3	4
№ 2 Долоссы	50,3	40,6	5,0	4,1
№ 3 Советское	3,5	46,0	47,8	2,7
№ 4 Долоссы	23,7	12,4	38,0	25,9

* Типы травостоя: 1 – малонарушенный, 2 – средненаруженный 3 – сильнонаруженный, 4 – очень сильнонаруженный.

рессии (стационар 4) – на 36,1%. Сильно и очень сильнонаруженные участки уже занимают соответственно 50,5% и 63,9%.

Стационар 1 находится на пологом участке на высоте 400 м над ур. моря в дубово-сосной ассоциации с подлеском из кизила и коротконожковым травостоем (*Pinus pallasiana* – *Quercus pubescens* – *Cornus mas* – *Brachypodium rupestre*). I ярус – сомкнутость крон 0,5–0,6, высота 15–20 м; II ярус – сомкнутость крон 0,5–0,6 (0,7), высота 6–8 м, отмечен подрост *Pinus pallasiana*; III ярус разрежен (сомкнутость 0,3–0,4), высота 4–5 м; кроме *Cornus mas* L., участвуют *Juniperus oxycedrus* L., *Rosa canina* L., *Hedera helix* L., подрост *Pinus pallasiana*, *Malus sylvestris* Mill., *Sorbus torminalis* (L.) Crantz; IV ярус ненарушен и однороден, образован *Brachypodium rupestre* (Host) Roem. et Schult., *Dactylis glomerata* L., *Carex cuspidata* Host, *C. hallerana* Asso, *Viola alba* Bess., *V. sieheana* W. Beck., *Festuca rupicola* Heuff., *Poa sterilis* Bieb., *Primula vulgaris* Huds., *Fragaria viridis* Duch., *Galium mollugo* L. и имеет разную степень проективного покрытия – от 80% (47,5% территории) на открытых участках до 40% (20,8%) и 20–30% (27%) под пологом II–III ярусов. Характерны монодоминантные пятна *Aegonychon purpureo-caeruleum* (L.) Holub (4,7%) с проективным покрытием вида в пятнах до 70%. Рекреационная нагрузка отсутствует, тропиночной сети нет (рис. 1).

Стационар 2 занимает пологий участок на высоте 500 м над ур. моря на территории санатория Долоссы в дубово-сосной ассоциации с подлеском из кизила и коротконожковым травостоем (*Pinus pallasiana* – *Quercus pubescens* – *Cornus mas* – *Brachypodium rupestre*). I ярус – сомкнутость крон 0,4–0,5, высота – 15–20 м; II ярус – сомкнутость крон 0,5–0,6, высота 6–8 м, единична *Sorbus torminalis*; III ярус – сомкнутость 0,5–0,6, высота 2–3 (5) м, образован *Cornus mas* с участием *Rosa canina*, *Prunus spinosa* L., *Malus sylvestris*, *Juniperus oxycedrus*, выражен подрост *Pinus pallasiana*; IV ярус образован *Brachypodium rupestre*, *Carex cuspidata*, *C. hallerana*, *Dactylis glomerata* и др.; проективное покрытие 60–70%.

Травостой нарушен слабо, имеются выбитые тропы шириной 1–2 м и сеть мелких лесных троп (рис. 2). Преобладают мало (50,3%) и средненаруженные (40,6%) типы травостоя; сильнонаруженные участки занимают лишь 5%, очень сильно нарушенные – 4,1%. На малонарушенных участках представлен коротконожковый травостой с проективным покрытием 50%, местами до 60–70%; имеются монодоминантные пятна *Aegonychon purpureo-caeruleum* с покрытием до 50–70%. На средненаруженных участках также представлен коротконожковый травостой с участием *Aegonychon purpureo-caeruleum*, но с проективным покрытием 30–50%. На сильнонаруженных участках уже представлен

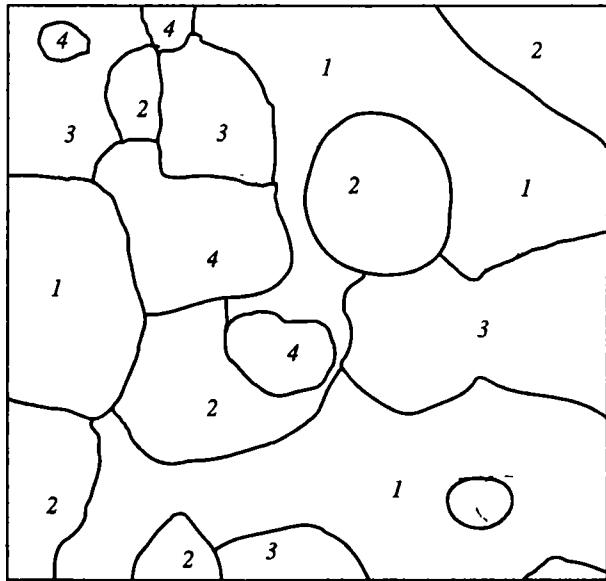


Рис. 1. Стационар 1. Картрирование травяного покрова

Типы травостоя: 1 – коротконожковый с проективным покрытием 80%; 2 – коротконожковый с покрытием 40%; 3 – коротконожковый с покрытием 20–30%; 4 – воробейниковый

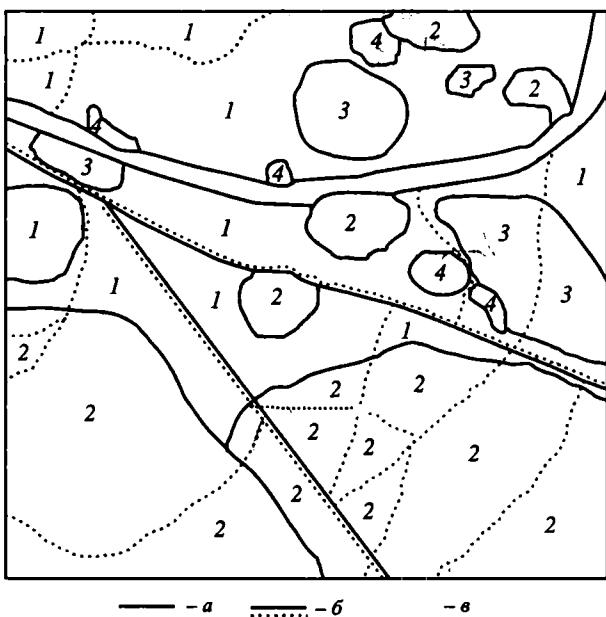


Рис. 2. Стационар 2. Картрирование травяного покрова и дорожно-тропиночной сети

Типы травостоя: 1 – малонарушенный, 2 – средненарушенный, 3 – сильнонарушенный, 4 – очень сильнонарушенный; типы троп: а – дороги и сильно выбитые тропы, б – средне выбитые тропы, в – лесные тропы

коротконожково-осоковый травостой с участием разнотравных видов и проективным покрытием до 30%. Очень сильно нарушенные участки с проективным покрытием до 10% приурочены к тропам и представлены единичными особями *Brachypodium rupestre*, *Carex cuspidata*, *C. hallerana*, *Dactylis glomerata*, *Dorycnium herbaceum* Vill., *Psoralea bituminosa* L., *Clinopodium vulgare* L.

Стационар 3 находится у пос. Советское на некрутом юго-западном склоне на высоте 370 м над ур. моря в сосновом сообществе с участием дуба пущистого, подлеском из можжевельника колючего и осоково-коротконожковым травостоем (*Pinus pallasiana* [– *Quercus pubescens*] – *Juniperus oxycedrus* – *Brachypodium rupestre* + *Carex cuspidata*). I ярус – сомкнутость крон 0,5–0,6, высота 15–20 м; II ярус разрежен, сомкнутость крон 0,2–0,3, высота 3–4 м, единична *Sorbus torminalis*, есть подрост *Pinus pallasiana*; III ярус выражен слабо, разрежен, сомкнутость 0,1, высота 1–2 м, единичны *Rosa canina*, *Ruscus ponticus* Woronow ex Grossh., *Rubus* sp.; в IV ярусе проективное покрытие 50–60%.

Травостой неоднороден (рис. 3). Уже выражена его куртинная структура. Четко выделяются монодоминантные пятна *Brachypodium rupestre*, *Aegonychon purpureo-caeruleum*, *Carex cuspidata*, *C. hallerana*, *Teucrium chamaedrys* L., *Salvia tomentosa* Mill., *Festuca rupicola*. Малонарушенные типы травостоя занимают 3,5%. К ним относятся монодоминантные пятна *Brachypodium rupestre* и *Aegonychon purpureo-caeruleum* с проективным покрытием 50–60%. Преобладают средние (46%) и сильнонарушенные (47,8%) типы травостоя. Средненарушенные типы травостоя представлены коротконожково-осоковым, коротконожково-осоково-типчаковым и дубровниковым травостоями с проективным покрытием 30–50%. На сильнонарушенных участках преобладают осоково-типчаковый, дубровниковый и типчаковый типы травостоя с проективным покрытием 20–30%. На очень сильнонарушенных участках представлены осоковый, изредка дубровниковый травостои с проективным покрытием до 10–20%.

Стационар 4 расположен на территории пос. Советское около санатория Долоссы на пологом участке на высоте 500 м над ур. моря в сосновой ассоциации с участием дуба пущистого, подлеском из шиповника и коротконожково-осоковым травостоем (*Pinus pallasiana* [– *Quercus pubescens*] – *Rosa canina* – *Carex cuspidata* + *Brachypodium rupestre*). I ярус – сомкнутость 0,5–0,6 м, высота 15–20 м; II ярус разрежен (0,2–0,3), высота 4–6 м, образован *Quercus pubescens* с участием *Carpinus orientalis* Mill.; III ярус – сомкнутость 0,1–0,2, высота 1–3 м, участвует *Rosa canina*, *Prunus spinosa*, *Cornus mas*, *Rubus* sp., подрост *Quercus pubescens*, *Pinus pallasiana*; IV ярус очень вытоптан и имеет неравномерное проективное покрытие от 10 до 40%.

Территория стационара 4 подвергается интенсивной рекреации, поэтому малонарушенный травостой здесь составляет лишь 23,7% и сохраняется только под пологом подлеска и древостоя, имеющих четко выраженную куртинную структуру, а также на обочинах троп (рис. 4). Средненарушенный травостой (12,4%) сохраняется вокруг стволов деревьев, в промежутках троп. Это коротконожково-осоковый, коротконожково-разнотравный, воробейниковый травостои с проективным покрытием от 30 до 50%. Сильнонарушенный травостой (38%) состоит из пятен разнотравных видов *Salvia tomentosa*, *Dorycnium herbaceum*, *Clinopodium vulgare* с проективным покрытием до 30%. Очень сильнонарушенные участки занимают здесь 25,9%, представлены единичными особями *Brachypodium rupestre*, *Carex cuspidata*, *Lolium perenne* L. и имеют проективное покрытие до 5%.

Характеристика структуры травостоя выполнялась на фитоценотическом и ценопопуляционном уровнях. Первый включал определение показателей обще-

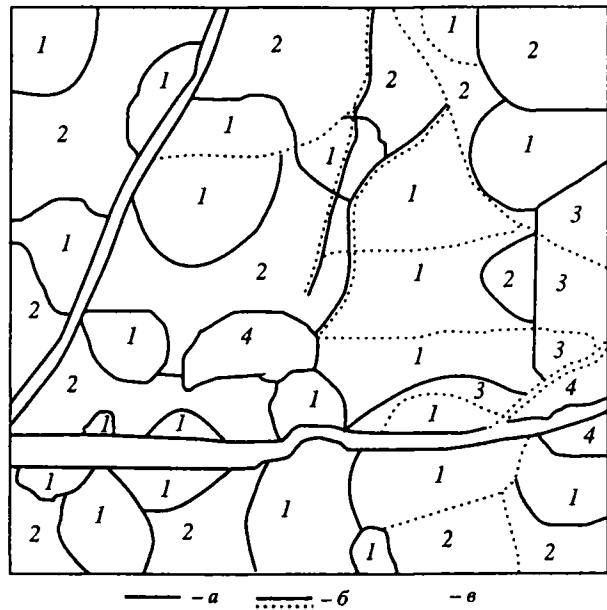


Рис. 3. Стационар 3. Карттирование травяного покрова и дорожно-тропиночной сети
Усл. обозн. см. рис. 2

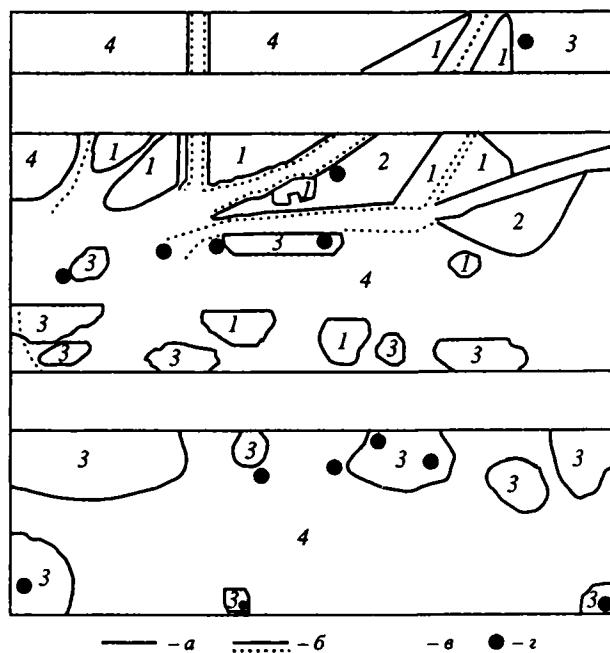


Рис. 4. Стационар 4. Карттирование травяного покрова и дорожно-тропиночной сети
Усл. обозн. см. рис. 2, з – деревья

Таблица 3

*Характеристика фитоценотических параметров
структуре травостоя сосновых лесов Южного берега Крыма*

Стационар	Проективное покрытие, %	Видовая насыщенность (на 1 м ²)	Экземплярная насыщенность (на 1 м ²)
№ 1 Контроль	76	2,3	113,2
№ 2 Долоссы	64	4,5	102,5
№ 3 Советское	61	2,4	76,7
№ 4 Долоссы	39	2,1	76,5

го проективного покрытия травостоя, флористического состава, видовой и экземплярной насыщенности, встречаемости обильных видов. Второй предусматривал выявление возрастной структуры и численности ценопопуляций травянистых видов. Эти показатели являются диагностическими при оценке дигрессии травостоя под воздействием рекреации [2–4].

Вследствие рекреационного воздействия отмечаются следующие изменения фитоценотической структуры травостоя сосновых лесов (табл. 3).

Проективное покрытие травостоя снижается с 76% в ненарушенном ценозе до 64% в ценозе I-II, 61% – III и 39% – IV стадий дигрессии. Изменения в флористическом составе заметны уже на начальных стадиях дигрессии и связаны с внедрением видов, не отмеченных в ненарушенном ценозе. Это такие сорные виды, как *Eryngium campestre* L., *Centaurea diffusa* Lam., *Poterium polygamum* Waldst. et Kit., *Bromus squarrosus*, *Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Achillea setacea* Waldst. et Kit., *Plantago lanceolata* L., *Trifolium ambiguum* Bieb., *Lolium perenne*, *Chondrilla juncea* L., *Psoralea bituminosa*. За счет этого вдвое увеличивается видовая насыщенность. Последующее усиление рекреации обусловливает выпадение из состава травостоя малоустойчивых, в основном разнотравных видов, поэтому на III-IV стадиях видовая насыщенность вновь снижается. Экземплярная насыщенность имеет тенденцию к снижению с усилением нагрузок.

Высокую встречаемость имеют доминант травостоя *Brachypodium rupestre* (73%), содоминант травостоя в рекреационных сообществах *Carex cuspidata* (63%) и обильные в травостое *Viola alba* (68%), *V. sieheana* (48%), *Dactylis glomerata* (33%), *Aegonychon purpureo-caeruleum* (28%), *Teucrium chamaedrys* (28%). Усиление рекреации приводит к снижению встречаемости видов, характерных для ненарушенного ценоза: *Brachypodium rupestre* с 73 до 30%, *Viola alba* с 68 до 12%, *V. sieheana* с 48 до 2%. У других видов встречаемость возрастает: *Carex cuspidata* с 25 до 63%, *Festuca rupicola* с 3 до 17%, *Teucrium chamaedrys* с 13 до 28%, *Poa sterilis* с 5 до 25%.

Смены доминантов травостоя при воздействии рекреации не наблюдалось. И в ненарушенном травостое, и в сообществах I-IV стадий дигрессии доминирует *Brachypodium rupestre*. На III-IV стадиях дигрессии содоминантом травостоя является *Carex cuspidata*.

На основе использования ценопопуляционного метода выявлен характер и направление смен типов ценопопуляций травянистых видов в зависимости от степени дигрессии ценозов. В качестве индикатора дигрессии сообществ принималась возрастная структура и численность ценопопуляций наиболее обильных видов травостоя [1]. Возрастная структура ценопопуляций изучалась по методикам Т.А. Работникова и А.А. Уранова [9–11]. Нарушения в возрастной структуре

Таблица 4

*Возрастная структура ценопопуляций травянистых видов
в сосновых лесах Южного берега Крыма*

Стационар	Всего изучено ценопопуляций	Тип ценопопуляций				
		нормальный полночленный	нормальный неполночленный	молодой	зрелый	старый
№ 1 Контроль	14	14	—	4	10	—
№ 2 Долоссы	22	20	2	14	8	—
№ 3 Советское	22	19	3	10	9	3
№ 4 Долоссы	17	12	5	4	5	3

ценопопуляций наблюдаются уже на начальных стадиях дигрессии и заключаются в утрате полночленности и смене типа их структуры (табл. 4).

В ненарушенном ценозе виды представлены нормальными полночленными молодыми или зрелыми ценопопуляциями с преобладанием молодых или средневозрастных особей, способны к самоподдержанию и дальнейшему развитию. Уже на I-II стадиях дигрессии ряд видов утрачивает полночленность состава, но старения не наблюдается и старых ценопопуляций в травостое нет. На III стадии дигрессии наблюдается старение ценопопуляций и утрата ими полночленности. На IV стадии этот процесс углубляется и уже треть ценопопуляций неполночленны за счет выпадения молодых особей, особенно подверженных вытаптыванию. Отсутствие омоложения ценопопуляций путем пополнения семенным потомством и преобладание старых особей снижает способность видов к самоподдержанию и обуславливает их выпадение из травостоя.

При воздействии рекреации отмечается вариабельность численности особей. При усиении нагрузок она закономерно снижается у видов, характерных для травостоя коренного ценоза – у *Brachypodium rupestre* с 58,7 до 6,0 на 1 м², у *Viola alba* с 13,0 до 1,1, у *V. sieheana* с 6,6 до 1,4, у *Primula vulgaris* с 1,5 до 0,5, у *Aegonychon purpureo-caeruleum* с 9,4 до 3,1. У других видов она возрастает на начальных стадиях дигрессии – у *Carex cuspidata* с 8,4 до 23,8 на 1 м², у *Dactylis glomerata* с 1,4 до 2,4, у *Teucrium chamaedrys* с 3,0 до 6,5, у *Galium mollugo* с 0,7 до 1,5, у *Poa sterilis* с 0,6 до 2,2, у *Salvia tomentosa* с 1,3 до 2,7, у *Clinopodium vulgare* с 1,7 до 3,3, у *Dorycnium herbaceum* с 0,4 до 2,9. Дальнейшее усиление нагрузок приводит также к снижению численности особей и этих видов.

Полученные материалы показывают, что рекреация вызывает деградацию травостоя сосновых лесов. Это проявляется в изменении параметров его фитоценотической и ценопопуляционной структур. Для малонарушенных рекреацией сообществ I-II стадий дигрессии, как и для ненарушенных ценозов, характерны коротконожковый, осоково-коротконожковый, разнотравно-коротконожковый и воробейниковый типы травостоя с проективным покрытием 60–80%. В сильнонарушенных сообществах III-IV стадий дигрессии преобладают корот-

коночково-осоково-типчаковый, осоково-типчаковый, разнотравный (в виде монодоминантных пятен *Aegonychon purpureo-coeruleum*, *Teucrium chamaedrys*) типы травостоя с проективным покрытием от 10 до 40%.

Организованные формы рекреации при учреждениях отдыха с благоустройством прилегающей территории обеспечивают отдых с незначительной нагрузкой на сообщества (I-II стадии дигрессии). Стихийная рекреация в селитебных зонах приводит ценозы к III-IV стадиям дигрессии.

ЛИТЕРАТУРА

1. Крайнюк Е.С. Ценопопуляционная структура травяного покрова как показатель устойчивости к рекреации (на примере можжевеловых лесов Южного берега Крыма) // Тр. Никит. ботан. сада. 1988. Т. 104. С. 47–82.
2. Методические рекомендации по организации мониторинга растительности при рекреации (на примере Крыма) / Е.Ф. Молчанов, Т.Г. Ларина, Е.С. Крайнюк. Ялта, 1992. 17 с.
3. Молчанов Е.Ф., Ларина Т.Г., Крайнюк Е.С. Мониторинг рекреации на ЮБК: (Характеристика стационарных участков) // Тр. Никит. ботан. сада. 1990. Т. 110. С. 62–79.
4. Молчанов Е.Ф., Ларина Т.Г., Крайнюк Е.С. Мониторинг растительности при рекреации на Южном берегу Крыма / Гос. Никит. ботан. сад. Ялта, 1994. 135 с. Деп. в ВИНТИ 27.09.94, № 2263-В94.
5. Ларина Т.Г. Принципы организации мониторинга рекреации // Бюл. Никит. ботан. сада. 1988. Вып. 66. С. 10–12.
6. Ларина Т.Г. Задачи мониторинга рекреации и некоторые методические вопросы его организации на Южнобережье // Тр. Никит. ботан. сада. 1988. Т. 104. С. 37–47.
7. Спиридонов В.Н. Устойчивость естественных насаждений в условиях высокой антропогенной нагрузки: Автограф. дис. ... канд. с.-х. наук. Свердловск, 1974. 22 с.
8. Казанская Н.С. К вопросу об индикации лесных сообществ, измененных в результате рекреационного использования // Биogeографические основы индикации природных процессов. М., 1975. С. 90–92.
9. Работников Т.А. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии // Пробл. ботаники. 1950. Вып. 1. С. 465–483.
10. Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Бюл. науки. 1975. № 2. С. 7–34.
11. Уранов А.А., Смирнова О.В. Классификация и основные черты развития популяций многолетних растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1969. Т. 74, вып. 1. С. 119–134.

SUMMARY

Krainyuk E.S. Structure of grass cover in pine forests on the Southern Coast of the Crimea under the recreation

The problems, concerning recreation monitoring in pine forests, are discussed. The grass cover in communities is characterized on phytocenosis and population levels. The changes of grass cover composition and structure are considered to be dependent on recreation regimen. The judgement on recreation impact is given. The basic tendencies of plant dynamics under recreation have been revealed.

НОВЫЕ ВИДЫ МАКРОМИЦЕТОВ ЗАПОВЕДНИКА “МЫС МАРТЬЯН”

И.С. Саркина

Заповедник “Мыс Мартъян” (ММ), созданный в 1973 г., территориально и административно входит в состав Никитского ботанического сада–Национального научного центра (НБС–ННЦ) и занимает территорию 120 га. Это один из наиболее хорошо сохранившихся участков приморского пояса аридных гемиксерофитных высокоможжевеловых и пущистодубовых лесов и кустарниковых зарослей, являющихся остатками коренных третичных реликтовых сообществ средиземноморского типа. С 1980 г. здесь в рамках инвентаризации биоты началось изучение макроскопических грибов. С этого же времени организован мониторинг макромицетов, являющийся частью мониторинга биоты, осуществляемого на заповедной территории. Он включает составление полного списка грибов для каждого года и всего периода наблюдений, учет изменения обилия грибов по срокам наблюдений и смен грибных аспектов, изучение экологии грибов и их связей с высшими растениями и фитоценозами [1]. По результатам исследований был опубликован аннотированный каталог [2], куда вошли 150 видов, в том числе три вида, местонахождение которых на территории заповедника указано в литературе [3, 4]. Сборы 1998–2002 гг. и обработка материала, собранного ранее, позволяют нам дополнить упомянутый каталог приведенными ниже видами. Знаком * отмечены виды, не вошедшие в сводку по макромицетам Крыма [5] и более поздние публикации других авторов и являющиеся новыми не только для ММ, но и для Крыма в целом, знаком ** – виды, новые для Украины. В статью включены также некоторые виды из буферной зоны и аналогичных растительных сообществ вне заповедника, наличие которых на его территории вполне вероятно и является делом времени. Названия видов приводятся в соответствии с работами отечественных ученых [3, 4, 6, 7].

АФИЛЛОФОРОИДНЫЕ БАЗИДИОМИЦЕТЫ

Clavariadelphus pistillaris (Fr.) Donk. [*Clavaria pistillaris* Fr.]. Неморальный вид с дизъюнктивным ареалом, симбиотроф. В Красной книге Украины [8] отнесен к категории III (редкий вид). На территории заповедника ММ *C. pistillaris* был отмечен только один раз, в можжевелово–дубовой ассоциации в центральной части квартала¹ № 14, две базидиомы вблизи ствола *Quercus pubescens*, на почве, среди разреженного травостоя, 4.03.1999.

Stereum hirsutum (Wild.) Fr. По экологическому статусу является ксилотрофом. В заповеднике плодовые тела наблюдались периодически в мае–июле на валежных ветках *Carpinus orientalis* в ассоциациях дуба пущистого с густым грабинниковым подлеском, в частности в квартале № 10.

¹ Здесь и далее растительность описываемых экотопов приводится в соответствии с литературными данными [9].

АГАРИКОИДНЫЕ БАЗИДИОМИЦЕТЫ

Agaricus spissicaulis (Moell.) Moell., Fr. [*Psallioita spissa* Moell., Fr., *A. spissus* Fr., *A. spissus* (Moell.) Pil.]. Вид относится к гумусовым сапротрофам, встречается редко. На территории ММ зарегистрирован один раз – в ассоциации можжевельника высокого, на крутом скалистом участке приморского склона в южной части квартала № 14, под кроной *Juniperus esxelsa*, на почве, в III декаде апреля 1999 г.

Armillaria mellea (Fr.) Kumm. [*Armillaria mellea* (Fr.) Karst., *Clitocybe mellea* (Fr.) Rick.]. Ксилотроф, в заповеднике в отдельные годы образует карпофоры возле пней *Q. pubescens*, очень рассеянно или локально, небольшими группами (пучками), встречается довольно редко, плодоношение отмечено 14.12.1992, 10.12.1996, 3.12.2001.

Coprinus picaceus (Fr.) S.F. Gray. Экологический статус – гумусовый сапротроф. Впервые на территории ММ вид зарегистрирован 4.11.1999 – на почве, в можжевелово–сосново–дубовой ассоциации (квартал № 4) и в ассоциации дуба пушистого с густым грабинниковым подлеском (квартал № 10). Базидиомы встречались малыми и большими группами, что необычно для заповедника, учитывая его микроклимат². Позднее *C. picaceus* был зарегистрирован 3.12.2001 в ассоциации дуба пушистого (кварталы № 6, 7) с аналогичными описанным выше условиями произрастания; базидиомы встречались очень рассеянно, одиночно.

Cortinarius calochrous (Fr.) Fr. [*Agaricus calochrous* Fr., *Phlegmacium calochroum* Wünsche, Pilze]. Симбиотроф, обычен для заповедника, в годы с благоприятными гидротермическими условиями встречается часто во всех ассоциациях формации дуба пушистого, группами и одиночно. Наиболее обильные плодоношения отмечены 22.10–28.11.1997, 1.12.1999 и 3.12.2001.

Cortinarius calochrous var. *caroli* (Vel.) Nezd. comb. nov.** [*Phledmacium caroli* Vel.]. Симбиотроф, известен для Европы, где встречается в дубравах. На территории ММ зарегистрирован в можжевелово–дубовой ассоциации, квартал № 12, рассеянно, одиночные базидиомы, на почве, 12.11.2002.

Cortinarius cinnamomeus (Fr.) Fr.** [*Dermocybe cinnamomea* Wünsche, Pilze]. По экологическому статусу является симбиотрофом, на территории ММ встречается редко – в ассоциации дуба пушистого с густым ярусом грабинника (квартал № 6), на почве, локально, небольшой группой, 10.11.1997, 9.11.2002.

Cortinarius glandicolor (Fr.) [Telamonia glandicolor Rick., *Hydrocybe glandicolor* Mos.]. По некоторым данным, вид может вступать в симбиотические отношения. В заповеднике встречается редко, отмечен в ассоциации дуба пушистого с участием *P. pallasiana* и густым ярусом грабинника (квартал № 6), на почве, три близко расположенные одиночные базидиомы, 10.11.1997.

Cortinarius rickenianus Maire** [*Phlegmacium rickenianum* Mos., *Ph. aleuriosum* Rick.]. Симбиотроф, известен для дубрав Европы. На территории ММ зарегистрирован в можжевелово–дубовой ассоциации, квартал № 12, рассеянно, одиночные базидиомы, на почве, 12.11.2002.

Cortinarius trivialis J. Lange [*Myxarium triviale* (J. Lange) Mos.]. Симбиотроф, обычен для заповедника, в годы с благоприятными гидротермическими усло-

² Климат района Большой Ялты – средиземноморский субтропический засушливый, жаркий с умеренно теплой зимой [10]. Заповедник “Мыс Мартын” имеет свой микроклимат, характеризующийся более широкой амплитудой суточных колебаний температуры воздуха за счет особого типа радиационного режима, присущего южнобережным редколесьям.

виами образует плодовые тела во многих местах, одиночно и малыми группами; зарегистрирован 22.10.1997, 3.12.2001, 14.10.2002³.

Cortinarius venetus* (Fr.) Fr. [*Agaricus raphanoides* β *venetus* Fr., *Dermocybe veneta* Rick.]. Симбиотроф, довольно часто встречается в дубравах Европы на карбонатных почвах. В заповеднике зарегистрирован в можжевелово–дубовой ассоциации (квартал № 12), очень рассеянно, одиночно, на почве, 12.11.2002.

Cortinarius violaceo-cinereus* (Fr.) Fr. [*Agaricus violaceo-cinereus* Fr., *Inoloma violaceo-cinereum* Rick., *Phlegmacium violaceo-cinereum* Mos.]. Симбиотроф, зарегистрирован в ассоциациях дуба пушистого, дуба пушистого с участием можжевельника высокого, можжевелово–сосново–дубовой (кварталы № 6, 7), очень рассеянно, малыми группами, 3.12.2001.

***Cystoderma amianthinum* (Scop. ex Fr.) Fay.** [*Agaricus granulosus* subsp. *amianthinum* Scop. ex Fr., *A. amianthinus* Scop. ex Fr., *Lepiota amianthina* (Scop. ex Fr.) Karst., *Armillaria amianthina* (Scop. ex Fr.) Kauffm.]. Сапротроф на подстилке, в отдельные годы довольно часто встречается под *Pinus pallasiana* в различных ассоциациях заповедника, исключая крутые склоны южной экспозиции, неравномерно, группами (пятнами), в частности 9.12.1999.

Leccinum nigrescens* (Richon et Roze) Sing. [*Boletus crocipodium* Letellier, *B. tesselatus* Gill., *B. nigrescens* Richon et Roze, *Krombholzia tessellata* (Gill.) R. Maire, *B. rimosus* Venturi]. По экологическому статусу относится к симбиотрофам. Вид зарегистрирован в пределах стационарной площади № 9 (квартал № 10), у западной ее границы, в ассоциации дуба пушистого, на почве, у ствола *Q. pubescens*, группа из четырех базидиом (3+1), 1.10.2002. Несмотря на многолетние наблюдения, осуществляемые на этой стационарной площади, *L. nigrescens* обнаружен здесь впервые. Редкий вид, известен в Европе, на Украине зарегистрирован в Карпатах, Левобережной лесостепи; на территории СНГ отмечен также на Кавказе [6, 11].

***Lepiota helveola* Bres*.** Никитский ботанический сад, аллея *Cedrus deodara*, на подстилке, 5 базидиом, рассеянно, 14.10.2002. Во второй половине октября вид неоднократно был отмечен в различных экотопах Арборетума НБС–ННЦ, в том числе на участках сохранившейся естественной растительности. На Украине встречается редко.

***Lepiota lilacea* Bres.** [*Lepiotula lilaceae* (Bres.) S. Wasser]. Никитский ботанический сад, аллея *C. deodara*, на подстилке, 3 базидиомы, 4.10.2002. Вид встречается в парках, в том числе ранее был найден в Арборетуме НБС–ННЦ, но известно также его местообитание в можжевелово–дубовом лесу в окрестностях пос. Харакс [3]. На Украине встречается редко.

***Leucoagaricus leucothites* (Vitt.) S. Wasser** [*Agaricus leucothitus* Vitt., *A. naucinus* F., *Lepiota naucina* (Fr.) Kumm., *L. naucina* (Fr.) Quel., *L. naucina* var. *leucothites* (Vitt.) Sacc., *Agaricus naucioides* Pk]. Экологический статус – гумусовый сапротроф. На территории ММ *L. leucothites* обнаружен только один раз в южной части квартала № 10, в ассоциации дуба пушистого с густым подлеском из грабинника, одиночная базидиома на почве под кроной *C. orientalis*, 4.11.1999.

***Lyophyllum ionides* (Fr.) Kühn. et Romagn.** [*Tricholoma ionides* (Fr.) Kumm., *Calocybe ionides* (Fr.) Kühn.]. Сапротроф, зарегистрирован в ассоциациях дуба пушистого и дуба пушистого с участием можжевельника высокого, приуроченных к ложбинам стока (квартал № 6), на почве и подстилке, очень рассеянно, одиночные базидиомы, 22.10.1997. Встречается редко.

³ В более ранних сборах взрослые плодовые тела вида были идентифицированы как *C. collinitus* (Fr.) Fr., чем объясняется его отсутствие в предыдущих публикациях.

Macrocystidia cucumis (Fr.) Kumm. [*Naucoria cucumis* (Fr.) Kumm., *Macrocytis cucumis* (Fr.) Heim., *Nolanea nigripes* (Trog) Gill., *N. pisciodora* (Ces.) Gill., *Collybia mimica* W.G. Smith]. Довольно редкий вид, относится к группе сапротрофов. Найден в ассоциации дуба пушистого с густым ярусом грабинника (квартал № 6), на подстилке, группа из трех базидиом, 26.11.1998.

Marasmius ramealis (Fr.) Fr.* [*Marasmiellus ramealis* (Fr.) Sing.]. Сапротроф на древесном опаде, отмечен в ассоциации дуба пушистого в ложбине стока (квартал № 6), на опавших веточках дуба пушистого, малыми группами, 6.01.2001. Для определения степени редкости на территории ММ нужны дополнительные данные.

Marasmius tenacellus (Fr.) Favre. [*Pseudohiatula tenacella* (Fr.) Métrod, *Collybia tenacella* (Fr.) Kumm., *Collybia conigena* (Fr.) Kumm.]. Сапротроф на подстилке, в заповеднике достаточно часто встречается под кронами *P. pallasiana* в различных ассоциациях (исключая крутие склоны южной экспозиции), группами (пятыми), на шишках или их фрагментах в толще подстилки, 26.11.1998, 18.12.1998, 1.04.1999, 16.03.2000.

Mycena epipterigia (Scop. ex Fr.) S.F. Gray. Подстилочный сапротроф, вид обычен для заповедника, встречается во всех ассоциациях формации дуба пушистого, предпочтительно в присутствии яруса грабинника, группами, небольшими пятнами, базидиомы вида отмечены во многих местах указанных экотопов 16.12.1980, 19.11.1985, 16.12.1992, 4.11.1997, 3.12.2001.

Mycena galopus (Fr.) Kumm. Относится к сапротрофам на подстилке, встречается на территории ММ редко. Вид зарегистрирован в наиболее влажных экотопах ассоциаций дуба пушистого и дуба пушистого с участием можжевельника высокого (кварталы № 6, 10), на подстилке, небольшими группами, 26.11.1998.

Mycena inclinata (Fr.) Quel. [*Mycena galericulata* var. *calopus* (Fr.) Karst.]. Сапротроф на опаде (в том числе древесном), на территории ММ встречается редко. Ассоциации дуба пушистого и дуба пушистого с участием можжевельника высокого (квартал № 7), на опавших ветках *C. orientalis*, очень рассеянно, малыми группами, 3.12.2001.

Mycena laevigata (Lasch: Fr.) Gill.** Вид относится к ксилотрофам, зарегистрирован на территории НБС-ННЦ, участок естественной растительности в западной части Арборетума ("Чергова балка"), на валежной ветке *P. pallasiana*, пучками, 10.10.2002. Степень редкости в приморском поясе растительности и в регионе в целом требует уточнения.

Mycena stylobates (Fr.) Kumm.* [*M. dilatata* (Fr. ex Fr.) Gill., *M. clavularis* (Fr.) Sacc.]. Сапротроф на опаде, в заповеднике редок. Ассоциация дуба пушистого (кварталы № 4, 6), на опавших листьях *Q. pubescens*, очень рассеянно, малыми группами, 6.01.2001.

Mycena vulgaris (Pers. ex Fr.) Kumm. Сапротроф на опаде, обычен для заповедника, в годы с существенным количеством осадков в осенние месяцы часто встречается практически во всех ассоциациях, на опаде *Q. pubescens* и *C. orientalis* или среди мха, обычно группами, в ноябре–декабре.

Omphalina officiata (Fr.) Gill. Сапротроф на подстилке, древесине, в заповеднике встречается редко. Зарегистрирован в ассоциации дуба пушистого и дуба пушистого с участием можжевельника высокого (кварталы № 6, 7), на валежной ветке *Q. pubescens*, единично, малой группой, 3.12.2001.

Pluteus ephabeus (Fr.: Fr.) Gill. [*Agaricus ephabeus* Fr., *A. villosus* Bull., *Pluteus villosus* (Bull.) Quel., *P. murinus* Bres., *P. pearsonii* P.D. Orton, *P. drepanophyllus* Sing., *P. plautius* (Weinm.) Gill.]. Найден в можжевелово–дубовой ассоциации,

квартал № 12, на почве возле ствола *Q. pubescens*, единично, одиночно, 12.11.2002. Относится к группе сапротрофов, на Украине встречается редко.

Pluteus romellii (Britz.) Sacc. [*P. lutescens* (Fr.) Bres., *P. natus* subsp. *lutescens* (Fr.) Konr. et Maubl.]. Вид относится к ксилотрофам или сапротрофам на древесине, встречается редко. В сводке по аманитальным грибам С.П. Вассера [4] указано, что в Украине *P. romellii* не обнаружен, но автор включил вид во "Флору грибов Украины", считая вполне вероятным его наличие на территории данного региона. Правомерность этого предположения вскоре была подтверждена двумя авторами [12, 13]. На территории ММ две одиночные базидиомы *P. romellii* были зарегистрированы на валежной ветке *C. orientalis* в ассоциации дуба пушистого с густым грабинниковым подлеском (квартал № 7), 3.12.2001.

Polyporus forquignoni Quél ex Sacc. Вид относится к ксилотрофам, широко распространен в грабово-буковых и грабовых лесах Горного Крыма, обычен в лесокультурах на Керченском полуострове, для которых характерно большое количество валежа. В заповеднике ММ отмечен впервые 17.04.2002, причем сразу в нескольких кварталах (№ 7, 8, 12), на валежных ветвях *Q. pubescens*, одиночно или по 2–3 базидиомы.

Psathyrella conopilea (Fr.) Pears. ex Dennis [*P. subatrata* Fr., *Drosophila conopilea* (Fr.) Kumm., *P. conopilea* var. *subatrata* (Fr.) J. Lange, *P. elata* Mass.]. Гумусовый сапротроф, зарегистрирован в ассоциациях дуба, дуба с участием можжевельника высокого, можжевелово-сосново-дубовой (кварталы № 4, 6, 10), на выровненных участках, на подстилке: 4.11.1999 – неравномерно, рассеянно, малыми группами, 23.03.2000 – единично, одиночно. Вид обычен для приморского пояса растительности, но его обилие зависит от гидротермических условий года.

Tricholoma atrosquamosum (Chev.) Sacc. [*T. murinaceum* Quel.]. Можжевелово-дубовая ассоциация, квартал № 12, на почве, одиночно и небольшими группами, 12–18.11.2002 (базидиомы ассоциированы с группой *P. pallasiana*). Симбиотроф, довольно часто встречается в сосновых лесах Горного Крыма, однако в заповеднике ранее отмечен не был.

Tricholoma colossus (Fr.) Quel.* [*Armillaria colossa* (Fr.) Boud.]. Симбиотроф, относится к редко встречающимся на Украине видам. Зарегистрирован на территории НБС-ННЦ – на участке естественной растительности в западной части Арборетума ("Чертова балка"), среди *P. pallasiana*, 8 базидиом, на почве, 14.10.2002.

Tricholoma orirubens Quel. [*T. horribile* Rea]. По экологическому статусу относится к симбиотрофам, вид зарегистрирован в можжевелово-дубовой ассоциации с участием *P. pallasiana* в квартале № 12, несколько одиночных базидиом, расположенных рассеянно, 18.12.2000. Встречается на территории ММ довольно редко.

ГАСТЕРОИДНЫЕ БАЗИДИОМИЦЕТЫ

Cyathus olla Pers. Вид относится к ксилотрофам, на территории заповедника встречается редко. Обнаружен в квартале № 8, у тропы в Ай-Даниль, в дубово-можжевеловой ассоциации, под кроной *J. excelsa*, на погруженном в толстую подстилку из хвои можжевельника кусочке древесины, небольшой группой, 3.12.2001.

Hysterangium separabile Zeller* [*H. clathroides* Vellenov., *Splanchnomyces clathroides* (Vitt.) Corda, *Rhizopogon virens* Fr.]. Ялта, Золотой пляж, приморский

пояс растительности (*Q. pubescens*, *C. orientalis*, *Flaxinus angustifolia*, *J. oxycedrus*), в нескольких местах, 6–14.10.2002. Плодовые тела тяготеют к открытым местам с разреженным травяным покровом и отсутствием подстилки, наполовину и более погружены в почву. Симбиотроф, встречается редко.

***Scleroderma verrucosum* (Vail.) Pers.** [*S. areolatum* Ehr., *S. bresadole* Shulz.]. Вид ассоциирован с *P. pallasiana*, квартал № 12, можжевелово–дубовая ассоциация, в нескольких местах, малыми группами, 12–18.11.2002. Симбиотроф, встречается часто в сосновых, смешанных и лиственных лесах, однако в заповеднике ранее отмечен не был.

***Tulostoma fimbriatum* Fr.** [*T. granulosum* Lév.]. Виды рода *Tulostoma* относятся к почвенным гастеромицетам открытых пространств. На территории ММ *T. fimbriatum* была обнаружена в квартале № 8, у тропы в Ай-Даниль, в дубово–можжевеловой ассоциации, под кроной *J. excelsa*, на толстой подстилке из хвои можжевельника, три одиночные базидиомы, 3.12.2001. Встречается редко.

* * *

Всего новыми для ММ являются 40 видов и 1 вариетет. Из них 8 – новые для Крыма, 4 – для Украины; обычны для заповедника 13 (из них 8 – массовые), 24 – встречаются на территории ММ редко, 1 – редкий охраняемый, 12 – редки на Украине в целом. Таким образом, к настоящему времени в списке макромицетов ММ, включая возможные, насчитывается 190 видов и 1 вариетет. Наряду со встречающимися часто или с определенной периодичностью видами появились такие, которые ранее на протяжении многих лет не встречались: *Coprinus picaceus* отмечается с 1999 г., *Polyporus forquignoni* – с 2002 г. И наоборот, ряд видов, указанных для ММ ранее [2], не фиксировались на его территории на протяжении длительного периода или были отмечены один раз: *Agaricus moelleri* S. Wasser [3], *Cantharellus cibarius* Fr. (28.11.1997), *Clitocybe alexandri* (Gill.) Konr. (8.12.87), *Collybia myosura* (Fr. ex Fr.) Quél. (3.12.81), *Helvella crispa* (Scop.) Fr. (1.12.1980), *Hydnnum repandum* Fr. (22.01.1981, 3.12.1981), *Lactarius acris* (Fr.) S.F. Gray (14.10.96), *Limacella delicata* (Fr.) Earl ex H.V. Sm. [4], *Ramaria crispula* (Fr.) Quél. (16.12.1980), *Volvariella volvacea* (Bull.: Fr.) Sing. [4], *Trichaster melanocephalus* Czern. (15.04.1980). В заповеднике ММ ярче, чем на других обследованных территориях Крыма, выражена метеорность в плодоношении макромицетов, в особенности, это свойство присущее таким наблюдаемым на протяжении длительного периода времени видам, как *Boletus erythropus* (Fr. ex Fr.) Secr. (4.07.1983, 15.08.1997, 4.10.2002), *B. satanas* Lenz. (21.10.1980, 14.09.1996), *Clathrus ruber* Pers. (11.05.1987, 9.11.2002), *Coprinus niveus* (Fr.) Fr. (10.10.1980, 15.08.1997), *Gastrum fornicatum* (Pers.) Hook. (15.04.1980, 12.04.1996, 16.05.2002), *Gyroporus castaneus* (Fr.) Quél. (11.12.1980, 15.08.1997), *Helvella lacunosa* Afzel. (20.11.1996, 10.11.1997, 12.11.2002), *Hygrophorus conicus* (Fr.) Fr. (28.11.1997, 18.11.2002), *Leccinum griseum* (Quél.) Sing. (22.07.1982, 4.07.1983, 15.08.1997), *Limacella illinita* (Fr. ex Fr.) Maire (8.10–19.11.1980, 29.11.1990, 12.11.2002), *Boletus regius* Krombh. (22.07.1982, 4.07.1983, 12.09.1996), *Macrolepiota konradii* (Huijsman. ex P.D. Orton) Mos. (19.11.1980, 18.12.1998, 8.11.1999), *Tulostoma brumale* Pers. (26.10.1980, II.10.1982, II–III.10.1997, II.10.1999), *Russula virescens* (Zantedschi) Fr. (27.09.1996, 15.08.1997), *Swillus variegatus* (Fr.) Kuntze (18.06.1987, 1.06.1993). Изложенный материал еще раз подтверждает, что только многолетние наблюдения могут дать достаточно полное представление о многообразии макромицетов заповедника и выявить особенности развития отдельных видов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Васильева Л.Н. Изучение макроскопических грибов (макромицетов) как компонентов растительных сообществ // Полевая геоботаника. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959. Т. 1. С. 378–398.
2. Маслов И.И., Саркина И.С., Белич Т.В., Садогурский С.Е. Аннотированный каталог водорослей и грибов заповедника "Мыс Мартыян". Ялта, 1998. 31 с.
3. Вассер С.П. Флора грибов Украины: Агариковые грибы. Киев: Наук. думка, 1980. 328 с.
4. Вассер С.П. Флора грибов Украины: Аманитальные грибы. Киев: Наук. думка, 1992. 166 с.
5. Саркина И.С. Аннотированный каталог макромицетов Крыма. Ялта, 2001. 26 с.
6. Визначник грибів України. Київ: Наук. думка. Т. 5, кн. 1. 1972. 240 с.; Кн. 2. 1979. 566 с.
7. Нездойминого Э.Л. Шляпочные грибы СССР: Род *Cortinarius* Fr. Л.: Наука, 1983. 240 с.
8. Червона книга України: Рослинний світ / Відп. ред. Ю.Р. Шеляг-Сосонко. Київ: УЕ, 1996. 608 с.
9. Ларина Т.Г. Флора и растительность заповедника "Мыс Мартыян" // Тр. Никит. ботан. сада. 1976. Т. 70. С. 45–62.
10. Важков В.И. Агроклиматическое районирование Крыма // Там же. 1977. Т. 71. С. 92–120.
11. Жизнь растений: Грибы. М.: Просвещение, 1976. Т. 2. 479 с.
12. Придюк М.П. Агарикальні гриби (*Agaricales s.l.*) Дніпровсько-Орельського заповідника // Роль охоронюваних природних територій у збереженні біорізноманіття. Канів, 1998. С. 135–136.
13. Moser M. Remarkable species of Agaricales collected in the Crimean Mountains (Ukraine) // Укр. ботан. журн. 1993. Т. 50, № 4. С. 93–103.

SUMMARY

Sarkina I.S. New species of macromycetes in the nature reserve Cape Martiyan

The data, given in the article, supplement the list of macrofungi, discovered in the nature reserve earlier. The biological-ecological and phytocenological characteristics of 40 species and 1 variety are presented, 8 species and 4 species being new in the Crimea and in the Ukraine, respectively. Thirteen species are common in the nature reserve; 24 species are rare, only one of them being protected; 12 species are rare in the Ukraine.

УДК 581.323.3

ФИТОБЕНТОС ПРИБРЕЖНОГО АКВАЛЬНОГО КОМПЛЕКСА ДЖАНГУЛЬСКОГО ОПОЛЗНЕВОГО ПОБЕРЕЖЬЯ

И.И. Маслов

Памятник природы местного значения (ППМ) "Прибрежный аквальный комплекс у Джангульского оползневого побережья" расположен в Черноморском районе Крыма (с. Оленевка). Утвержден решением облисполкома № 97 от 22.02.1972 г., регистрационный номер 118–565. Общая площадь 180 га (длина 6 км). Представляет собой природный эталон взаимодействия суши и моря [1]. По классификации территорий, приоритетных для сохранения биоразнообразия в Крыму, Джангуль отнесен к категории I – наивысшая приоритетность. Здесь также отмечена высокая концентрация эндемиков [2]. Макрофитобентос аквального комплекса входит в состав флористического района Каркинитский залив [3], но до последнего времени локально описан не был. Район Каркинитского залива охватывает акваторию, ограниченную линией мыс Тарханкут – о. Джарылгач до Бакальской косы. Дно пологое и представлено различными типами грунтов: скалами, венусным песком и заиленным ракушечником. Отмечено 128 видов водорослей [3]. Данная работа является продолжением работ по

выявлению биоразнообразия природно-заповедного фонда Крыма [4]. Целью работы было составление кадастра морского макрофитобентоса природного заповедного объекта.

Пробы макрофитобентоса (представители отделов *Chlorophyta*, *Phaeophyta*, *Rhodophyta*) аквального комплекса у Джангульского оползневого побережья были отобраны при экспедиционном обследовании в летний сезон (16–24.06) 1987 г. по геоботанической методике, видоизмененной применительно к подводным исследованиям [5]. Было заложено десять гидроботанических разрезов. Отбор проб макрофитобентоса осуществлялся методом пробных площадок. В псевдолиторальном поясе пробы отбирали с помощью учетных рам ($S = 0,01 \text{ м}^2$). В сублиторальном поясе пробы отбирались с глубин 0,5; 1,5; 3; 6 и 9 м ($S = 0,1 \text{ м}^2$).

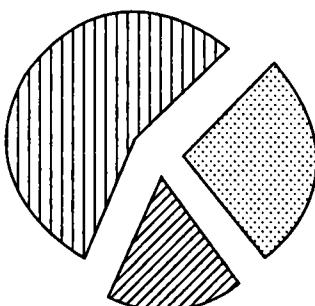
У водорослей-макрофитов определяли сырую массу, в дальнейшем пересчитанную на 1 м^2 площади дна. Был определен видовой состав макрофитов. На основании данных видового и количественного состава макрофитобентоса был проведен его эколого-флористический анализ. При анализе учитывали такие показатели, как продолжительность вегетации, сапробиологическая характеристика, степень редкости. В работе использована классификация водорослей-макрофитов, принятая отечественными альгологами [6–8].

В составе фитобентоса акватории ППМ “Прибрежный аквальный комплекс у Джангульского оползневого побережья” обнаружены представители трех отделов водорослей-макрофитов. *Chlorophyta* содержат 1 класс, 4 порядка, 5 семейств, 8 родов и 19 видов. *Phaeophyta* – 2 класса, 7 порядков, 9 семейств, 10 родов и 12 видов. *Rhodophyta* – 2 класса, 8 порядков, 12 семейств, 21 род и 38 видов. Всего идентифицировано 69 видов водорослей (см. таблицу). Отмечен также один вид, часто встречающийся в псевдолиторальном поясе – *Rivularia bullata* из *Cyanophyta*, но специальных исследований по сине-зеленым водорослям не проводили. В таблице также приведены полные латинские названия и таксономическая принадлежность каждого вида водорослей-макрофитов, даны их биомасса и экологическая характеристика.

Таким образом, в акватории аквального комплекса по количеству видов доминируют *Rhodophyta* – 55,1%, затем *Chlorophyta* – 27,5% и *Phaeophyta* – 17,4% (рис. 1).

В псевдолиторали обнаружено 34 вида (*Chlorophyta* – 12, *Phaeophyta* – 6 и *Rhodophyta* – 16), в сублиторали – 62 (16, 11 и 35 видов соответственно). Таким образом, красные водоросли повсюду доминируют по флористическому составу.

По биомассе в псевдолиторали доминируют зеленые водоросли – 412,83 г/ м^2 . Среди них особо выделяются *Enteromorpha intestinalis* и *Cladophora albida*, имеющие биомассу свыше 100 г/ м^2 . В несколько меньшем количестве представлены *Cladophora sericea* и *Enteromorpha linza*, последняя была отмечена также в пресноводном источнике, находящемся у самого уреза моря. Биомасса бурых водорослей составляет 55,28 г/ м^2 , красных водорослей – 41,58 г/ м^2 . Из бурых водорослей наибольшие показатели у



- [1] - 1
- [2] - 2
- [3] - 3

Рис. 1. Флористический состав макрофитобентоса ППМ “Прибрежный аквальный комплекс Джангульского оползневого побережья”
1 – *Chlorophyta*, 2 – *Phaeophyta*, 3 – *Rhodophyta*

Вид	Экологический показатель	Биомасса, г/м ²	
		Литораль	
		псевдо-	суб-
Cyanophyta			
<i>Rivularia bullata</i> (Poir.) Berkeley		<0,01	
Chlorophyta			
<i>Ectochaete leptochaete</i> (Huber) Wille	О Р Од	<0,01	<0,01
<i>Entocladia viridis</i> Reinke	О С Од		<0,01
<i>Enteromorpha achlneriana</i> Bliding	М Р Од	9,06	
<i>E. clatrata</i> (Roth) Grev.	М С Од	7,63	<0,01
<i>E. linza</i> (L.) J. Ag.	М В Од	22,20	19,59
<i>E. compressa</i> (L.) Grev.	О В Од		0,10
<i>E. intestinalis</i> (L.) Link.	П В Од	159,80	8,28
<i>E. maeotica</i> Pr.-Lavr.	М Р Од		0,08
<i>Ulva rigida</i> Ag.	М В Мн		0,86
<i>Chaetomorpha aërea</i> (Dillw.) Kütz.	О С Од	<0,01	0,61
<i>Ch. chlorotica</i> (Mont.) Kütz.	М С Од	<0,01	2,84
<i>Cladophora sericea</i> (Huds.) Kütz.	М Р Од	35,90	3,46
<i>C. albida</i> (Hyds.) Kütz.	М С Од	102,00	17,22
<i>C. liniformis</i> Kütz.	П Р Од		5,74
<i>C. laetevirens</i> (Dillw.) Kütz.	П В Од	40,44	
<i>C. dalmatica</i> Kütz.	О В Од	35,80	
<i>C. siwaschensis</i> C. Meyer	М Р Од	<0,01	0,01
<i>Briopsis hypnoides</i> Lamour.	М С Од		0,08
<i>Ostreobium quecketti</i> Born. et Flah	О Р Од?		<0,01
Phaeophyta			
<i>Ectocarpus confervoides</i> (Roth) le Jolis	М С Сз	18,00	4,43
<i>Ralfsia verrucosa</i> (Aresch.) J. Ag.	О В Мн	<0,01	
<i>Corinophlaea umbellata</i> (Ag.) Kütz.	О В Сл		4,50
<i>C. flaccida</i> Kütz.	О С Сл		<0,01
<i>Stilophora rhizodes</i> (Ehrh.) J. Ag.	О В Сл		8,75
<i>Dilophus fasciola</i> (Roth.) Howe	О В Сл	13,00	1,95
<i>Sphacelaria cirrhosa</i> (Roth.) Ag.	О В Мн	<0,01	70,92
<i>Cladostephus verticillatus</i> (Lightf.) Ag.	О В Мн	5,68	151,79
<i>Scytoniphon lomentaria</i> (Lyngb.) J. Ag.	М В Сз	18,60	0,16
<i>Desmotrichum undulatum</i> (J. Ag.) Reinke.	М Р Сз		0,67
<i>Cystoseira barbata</i> (Good. et Wood.) Ag.	О В Мн		902,94
<i>C. crinita</i> Bory	О В Мн		1695,70
Rhodophyta			
<i>Goniotrichum elegans</i> (Chauv.) Zanard.	М Р Сл		<0,01
<i>Erythrocladia subintegra</i> Rosenv.	О Р Сл		<0,01
<i>Erythrotrichia investiens</i> (Zanard.) Born.	М Р Сл		<0,01
<i>Kylinia parvula</i> (Kylin) Kylin	М Р Од		<0,01
<i>K. battersiana</i> (Hamel) Kylin	М Р Од?		<0,01
<i>K. secundata</i> (Lyngb.) Papenf.	М С Од		<0,01

Вид	Экологический показатель	Биомасса, г/м ²	
		Литораль	
		псевдо-	суб-
<i>K. virgatula</i> (Harv.) Papenf.	О В Од	<0,01	
<i>Gelidium crinale</i> (Turn.) Lamour.	М В Mn	4,90	
<i>G. latifolium</i> (Grev.) Born. et Thur.	М В Mn	<0,1	8,52
<i>Peyssonnelia dubyi</i> Crouan	М С Mn	<0,01	
<i>Phymatolithon polymorphum</i> (I.) Foslie	О Р Mn	<0,01	<0,01
<i>Melobesia lejolissi</i> Rosan.	О С Од	<0,01	<0,01
<i>Corallina granifera</i> Ell. et Soland.	О С Mn	0,06	22,20
<i>Jania rubens</i> (L.) Lamour.	О В Mn	0,04	
<i>Phyllophora nervosa</i> (DC.) Grev.	О В Mn	0,06	317,30
<i>Chylocladia squarrosa</i> (Kütz.) Le Jolis	О Р Од	<0,01	
<i>Antithamnion cruciatum</i> (Ag.) Näg.	М С Од	<0,01	
<i>Ceramium tenuissimum</i> (Lingb.) J. Ag.	М Р Од	3,09	
<i>C. strictum</i> Grev. et Harv.	М В Од	2,56	
<i>C. diaphanum</i> (Lightf.) Roth	П В Од	0,56	69,50
<i>C. ciliatum</i> (Ell.) Ducl.	О В Сл	<0,01	
<i>C. arborescens</i> J. Ag.	О С Од	<0,01	3,05
<i>C. rubrum</i> (Huds.) Ag.	П В Од		2,32
<i>C. pedicillatum</i> (Duby) J. Ag.	П С Од	33,30	31,05
<i>Callithamnion corymbosum</i> (J.E. Smith) Lyngb.	О В Од	4,68	
<i>Apoglossum ruscifolium</i> (Turn.) J. Ag.	О В Mn	2,25	
<i>Dasyopsis apiculata</i> (Ag.) A. Zin.	О С Mn	0,20	
<i>Polysiphonia elongata</i> (Huds.) Harv.	О В Mn	2,39	
<i>P. denudata</i> (Dillw.) Kütz.	М В Од	<0,01	0,10
<i>P. subulifera</i> (Ag.) Harv.	О В Од	<0,01	39,30
<i>P. opaca</i> (Ag.) Zanard	М В Mn	<0,01	3,68
<i>Lophosiphonia obscura</i> (Ag.) Falkenb.	М С Од	<0,01	
<i>Chondria tenuissima</i> (Good. et Wood.) Ag.	О В Од	2,36	0,66
<i>Laurencia papillosa</i> (Forsk.) Grev.	О В Mn		10,86
<i>L. paniculata</i> J. Ag.	О С Mn		35,20
<i>L. coronopus</i> J. Ag.	О В Mn		1,58
<i>L. hydrida</i> (DC.) Lenorm.	О С Mn		49,72
<i>L. pinnatifida</i> (Gmel.) Lamour.	О С Mn	0,56	28,39

П р и м е ч а н и я. О – олигосапробы, М – мезосапробы, П – полисапробы; В – ведущие, С – сопутствующие, Р – редкие виды; Од – однолетние, Mn – многолетние, Сз – сезонно-зимние и Сл – сезонно-летние виды.

Ectocarpus confervoides и *Scytesiphon lomentaria*, красных водорослей – у *Ceramium pedicillatum*. Общая биомасса водорослей – 509,69 г/м². Фитоценозы полидоминанты – распределение видов в пределах пояса носит мозаичный характер (рис. 2).

Сублиторальный пояс представлен фитоценозом цистозиры – по биомассе доминируют бурые водоросли – 2841,81 г/м², основная масса приходится на два вида рода *Cystoseira*. Большие показатели биомассы также у *Sphaerelaria cirrhosa* и *Cladostephus verticillatus*. Из красных водорослей (общая биомасса 638,86 г/м²) хорошего развития достигает *Phyllophora nervosa*, виды родов *Ceramium* и *Laurencia*. Среди зеленых водорослей хорошо представлены *Enteromorpha linza*

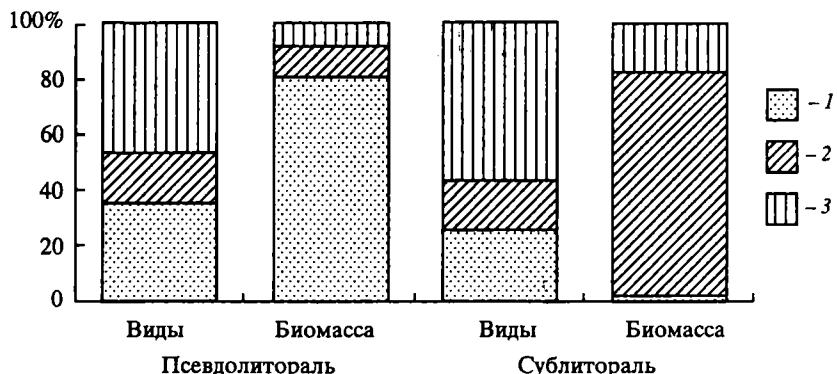


Рис. 2. Распределение водорослей-макрофитов по поясам ППМ “Прибрежный аквальный комплекс Джангульского оползневого побережья”

Усл. обозн. см. рис. 1

и *Cladophora albida*. Общая биомасса *Chlorophyta* невелика – 58,87 г/м² в сравнении с общей биомассой водорослей сублиторального пояса – 3539,54 г/м².

По продолжительности вегетации среди макрофитов аквального комплекса отмечены все 4 группы – многолетние, однолетние, сезонно-летние и сезонно-зимние виды. Всего по акватории по численности доминируют однолетники – 36 видов (52,2%), затем многолетники – 22 (31,9%), сезонно-летние – 8 видов (11,6%) и 3 (4,3%) сезонно-зимних (рис. 3). Такое же распределение сохраняется для псевдолиторали (соответственно 21, 9, 2 и 2) и сублиторали (31, 21, 7 и 3). По биомассе в псевдолиторали на первом месте однолетние виды – 453,73 г/м², затем сезонно-зимние – 36,60 г/м², сезонно-летние – 13,00 г/м² и многолетние – 6,36 г/м². В сублиторальном поясе биомасса многолетников самая высокая (3309,44 г/м²) в основном за счет двух видов – *Cystoseira barbata* и *C. crinita*. Биомасса однолетних видов – 209,64 г/м², а биомасса сезонно-летних и сезонно-зимних видов на их фоне невелика (соответственно 15,20 и 5,26 г/м²) (рис. 4).

Сапробиологический анализ макрофитобентоса аквального комплекса показывает, что в акватории по числу видов среди водорослей преобладают олигосапробы – 36 видов (52,2%), затем мезосапробы – 27 (39,1%) и полисапробы – 6 видов (8,7%) (рис. 5). Эти показатели вполне сравнимы с таковыми для заповедника “Мыс Мартын” [9]. В сублиторали олигосапробы преобладают по численности – 31 и особенно по биомассе – 3350,40 г/м² (за счет уже указанных выше *Cystoseira barbata* и *C. crinita*), далее следуют мезосапробы – 26 видов, суммарная биомасса которых (72,25 г/м²) занимает последнее место, и 5 видов полисапробов с биомассой 116,89 г/м². В псевдолиторали по числу видов также преобладают олигосапробы (18), но их суммарная биомасса (62,20 г/м²) минимальна. Самые малые по численности полисапробы – четыре вида – дают здесь высокую

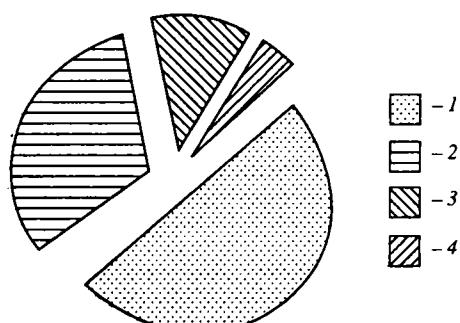


Рис. 3. Продолжительность вегетации водорослей-макрофитов ППМ “Прибрежный аквальный комплекс Джангульского оползневого побережья”

1 – многолетние, 2 – однолетние, 3 – сезонно-летние, 4 – сезонно-зимние

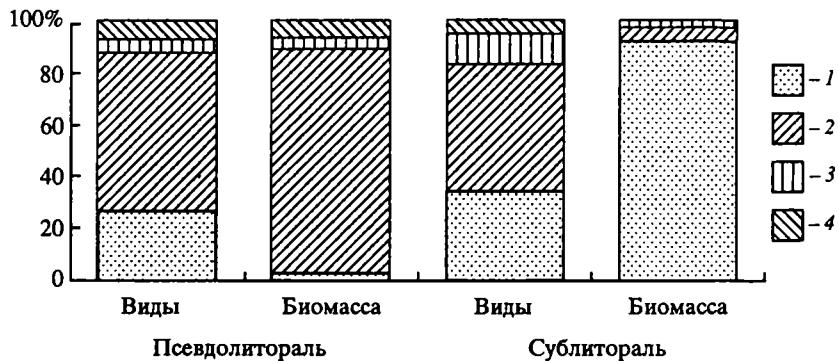


Рис. 4. Соотношение видов и биомассы водорослей различных сроков вегетации ППМ “Прибрежный аквальный комплекс Джангульского оползневого побережья”

Усл. обозн. см. рис. 3

биомассу ($234,10 \text{ г/м}^2$), за счет хорошего развития *Enteromorpha intestinalis*. Количество мезосапробов занимает срединное положение – 12 видов. Биомасса их составляет $213,39 \text{ г/м}^2$ (рис. 6). Полученные данные позволяют считать благополучной экологическую обстановку в акватории аквального комплекса.

Проведенный анализ степени редкости водорослей показал, что в целом по акватории доминируют ведущие виды, затем сопутствующие и редкие (соответственно 33 вида, или 47,8%, 20 видов, или 29,0% и 16 видов, или 23,2%) (рис. 7). Такое относительное распределение видов характерно для Черного моря в целом [3].

Для сублиторали распределение видов по группам аналогично распределению по акватории в целом: ведущих – 28, сопутствующих – 20 и 14 видов редких водорослей. Что же касается количественных характеристик видов различных

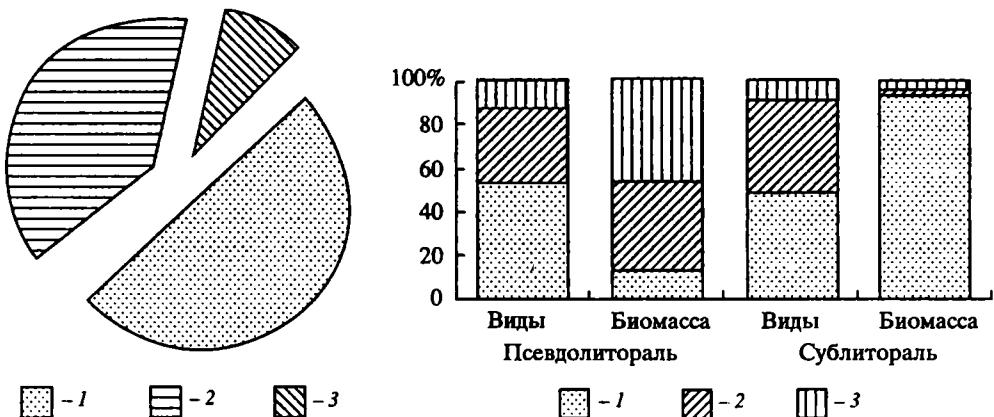


Рис. 5. Сапробность водорослей-макрофитов ППМ “Прибрежный аквальный комплекс Джангульского оползневого побережья”

1 – олигосапробы, 2 – мезосапробы, 3 – полисапробы

Рис. 6. Соотношение видов и биомассы водорослей различной сапробности ППМ “Прибрежный аквальный комплекс Джангульского оползневого побережья”

1 – олигосапробы, 2 – мезосапробы, 3 – полисапробы

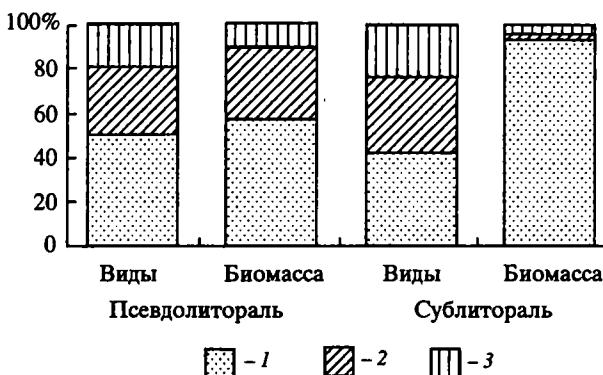
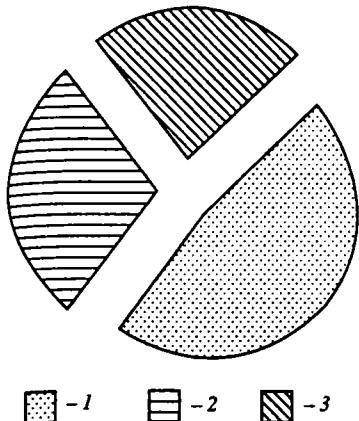


Рис. 7. Встречаемость водорослей-макрофитов ППМ “Прибрежный аквальный комплекс у Джангульского оползневого побережья”

1 – ведущие, 2 – сопутствующие, 3 – редкие

Рис. 8. Соотношение видов и биомассы водорослей различной степени редкости ППМ “Прибрежный аквальный комплекс у Джангульского оползневого побережья”

1 – ведущие, 2 – сопутствующие, 3 – редкие

категорий редкости, то можно видеть, что в сублиторали количество ведущих видов водорослей ($3331,50 \text{ г}/\text{м}^2$) значительно превосходит количество сопутствующих ($194,99 \text{ г}/\text{м}^2$), а количество редких видов на их фоне совсем незначительно – $13,05 \text{ г}/\text{м}^2$. В псевдолиторали по количеству видов доминируют ведущие – 18, затем сопутствующие – 10 и редких водорослей шесть видов. Таким же образом распределены и их суммарные биомассы: ведущие виды водорослей – $303,18 \text{ г}/\text{м}^2$, сопутствующие виды – $161,55 \text{ г}/\text{м}^2$ и редкие виды – $14,96 \text{ г}/\text{м}^2$ (рис. 8). Таким образом можно заключить, что редкие виды водорослей имеют достаточно высокие качественные показатели.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Всего в акватории обнаружено 69 видов водорослей-макрофитов (*Chlorophyta* – 19, *Phaeophyta* – 12, *Rhodophyta* – 38), относящихся к 39 родам, 26 семействам, 19 порядкам, 5 классам. Можно отметить, что в составе фитобентоса из восьми родов отдела *Chlorophyta* пять содержат по одному виду, род *Chaetomorpha* Kütz. – 2 вида, а роды *Enteromorpha* Link. и *Cladophora* Kütz. – по 6 видов. Из 10 родов отдела *Phaeophyta* 8 являются одновидовыми и 2 рода – *Corinophlaea* Kütz. и *Cystoseira* Ag. – содержат по 2 вида. У *Rhodophyta* самым богатым в видовом отношении является род *Ceramium* Roth – 7 видов, далее *Laurencia* – 5 видов, *Polysiphonia* Grev. и *Kylinia* Rosenv. – по 4 вида. Род *Gelidium* Lamour. содержит 2 вида и остальные 16 родов содержат по одному виду. Высокий уровень одновидовых родов среди водорослей аквального комплекса согласуется с имеющимися данными для флоры водорослей Черного моря в целом [3].

Отмечено 12 видов, новых для флористического района Каркинитский залив, из них 10 являются редкими: *Chlorophyta* – *Ectochaete leptochaete*, *Enteromorpha achlneriana*, *Enteromorpha linza*, *Cladophora liniformis*, *C. siwaschensis*.

Rhodophyta – *Erythrocladia subintegra*, *Erythrotrichia investiens*, *Kylinia parvula*, *K. battersiana*, *Phymatolithon polymorphum*, *Chylocladia squarrosa*, *Laurencia pinnatifida*. Три вида – *Enteromorpha maeotica*, *Dasyopsis apiculata* и *Laurencia coronopus* являются эндемиками.

Выявлено, что среди зеленых водорослей редкие виды составляют 36,8%, среди бурых водорослей – 8,3% и среди красных водорослей – 21,1%. Можно предположить, что такое относительно повышенное количество редких видов среди зеленых водорослей характерно для аквальных комплексов природно-заповедных объектов.

Полученные данные указывают на стабильность донных альгофитоценозов и позволяют считать благополучной экологическую обстановку в акватории аквального комплекса. Они также могут послужить основой при выявлении биоразнообразия планируемого к созданию Тарханкутского природного заповедника [10]. Представленный кадастр водорослей-макрофитов ППМ “Прибрежный аквальный комплекс у Джангульского оползневого побережья” может быть дополнен при привлечении в дальнейшем данных за зимний сезон.

ЛИТЕРАТУРА

1. Методические рекомендации по классификации и совершенствованию сети природных заповедных территорий и объектов Крыма // Сост. Е.Ф. Молчанов, Л.К. Щербатюк, В.Г. Ена, В.В. Фесенко. Ялта, 1983. 84 с.
2. Выработка приоритетов: Новый подход к сохранению биоразнообразия в Крыму: Результаты программы “Оценка необходимости сохранения биоразнообразия в Крыму”, осуществленной при содействии Программы поддержки биоразнообразия BSP. Вашингтон: BSP, 1999. 257 с.
3. Калугина А.А. Фитобентос Черного моря. Киев: Наук. думка, 1975. 247 с.
4. Маслов И.И. Фитобентос заповедных объектов: (Прибрежный аквальный комплекс у мыса Ай-Тодор, Черное море, Украина) // Альгология. 1999. Т. 9, № 2. С. 85–86.
5. Калугина А.А. Исследование донной растительности с применением легководолазной техники // Морские подводные исследования. М., 1969. С. 105–113.
6. Водоросли: Справочник / С.П. Вассер, Н.В. Кондратьева, Н.П. Масюк и др. Киев: Наук. думка, 1989. 608 с.
7. Зинова А.Д. Определитель зеленых, бурых и красных водорослей южных морей СССР. М.; Л.: Наука, 1967. 398 с.
8. Разнообразие водорослей Украины / Под ред. С.П. Вассера, П.М. Царенко // Альгология. 2000. Т. 10, № 4. С. 1–309.
9. Маслов И.И. Современный фитосапробный состав водорослей-макрофитов заповедника “Мыс Мартын” // Бюл. Никит. ботан. сада. 1990. Вып. 71. С. 19–24.
10. Ена В.Г., Ена Ал.В., Ена Ан.В. и др. Научно-прикладные основы создания природного национального парка “Таврида” и Большой Экологический тропы в Крыму. Симферополь: Сонат, 2000. 104 с. (Прил. к науч.-практ. дискус.-аналит. сб. “Вопросы развития Крыма”).

SUMMARY

Maslov I.I. Phytobenthos of coastal aquatic complex at Dzhangul landslide shore (the Black Sea)

Specific and quantitative composition of microbenthos has been studied at pseudo- and sublittoral within the reserve area of “Coastal Aquatic Complex At Dzhangul Landslide Shore”, protected territory of local importance. The list comprises 69 species of macrophytic algae (*Chlorophyta* – 19, *Phaeophyta* – 12, *Rhodophyta* – 38), attributed to 39 genera, 26 families, 19 orders and 5 classes. The cadastre of macrophytic algae has been compiled. Ecological environment at Dzhangul landslide shore was concluded to be safe.

ВИДОВОЙ СОСТАВ ФИТОБЕНТОСА ПРИРОДНЫХ ЗАПОВЕДНИКОВ КРЫМА

С.Е. Садогурский, Т.В. Белич, С.А. Садогурская, И.И. Маслов

Выдающийся отечественный ботаник С.С. Станков еще в 1928 г. писал о необходимости организации специальных альгофлористических исследований южных морей страны именно на базе Никитского ботанического сада (НБС–ННЦ) [1]. Однако прошло около полувека, прежде чем это пожелание осуществилось. Началом гидроботанических исследований следует считать 1973 г., когда на базе НБС–ННЦ был создан заповедник “Мыс Мартъян” [2]. Первоначально изучение фитобентоса осуществлялось под непосредственным руководством доктора биологических наук, профессора кафедры ботаники Одесского государственного университета И.И. Погребняка. Мониторинг донной растительности заповедника продолжается и сейчас, но начиная с 80-х гг. ХХ столетия география исследований расширилась. В первую очередь внимание исследователей было обращено на изучение фитобентоса заповедных аквальных комплексов и природных объектов, подлежащих заповеданию. Дело в том, что Крым является уникальным регионом, где благодаря широкому спектру природно-климатических, геологических и геоморфологических условий бентосная морская флора представлена во всем многообразии. Альгофлора Крыма составляет четвертую часть альгофлоры Украины [3]. Вместе с тем Крым – один из наиболее освоенных регионов Украины, и темпы антропогенного преобразования природных экосистем все более возрастают. Конструктивные ландшафты (агроландшафты, урбанизированные территории) занимают сегодня 62% территории Крыма, производные (антропогенно измененные и обедненные) ландшафты составляют 35–36%, на долю коренных ландшафтов приходится всего 2–3% площади полуострова [4]. В связи с этим в настоящее время наряду с интродукцией и селекцией культурных растений приоритетным научным направлением НБС–ННЦ является изучение природной флоры и растительного покрова Крыма и юга Украины с целью выявления биоресурсного потенциала региона для его рационального использования и охраны. Интенсивность исследований в этом направлении возросла в 90-е гг. ХХ столетия, когда Украина присоединилась к международным конвенциям и создала собственную нормативно-правовую базу, что позволило активно формировать природно-заповедный фонд (ПЗФ). Важнейшими документами на этом пути стали Законы Украины “О природно-заповедном фонде” (1992 г.), “О растительном мире” (1999 г.), “Общегосударственная программа формирования национальной экологической сети Украины на 2000–2015 годы” (2000 г.), “Общегосударственная программа охраны и воспроизводства окружающей среды Азовского и Черного морей” (2001 г.) и др. Сегодня именно на побережье и в прибрежной зоне морей сконцентрированы экономические интересы населения, а объекты ПЗФ теснейшим образом соседствуют с центрами рекреации, промышленными и сельскохозяйственными зонами и т.д. Поэтому в рамках указанного направления сотрудники НБС–ННЦ проводят комплексное гидроботаническое изучение заповедных и антропогенно нарушенных акваторий азово-черноморских берегов региона. В настоящее время исследования охватывают весь биотопический

спектр прибрежной зоны моря, характеризующейся максимальным развитием фитобентоса (супра-, псевдо- и верхняя сублитораль). Научная база Никитского ботанического сада позволяет проводить всестороннее изучение водной и околоводной прибрежной флоры и растительности, что в совокупности дает достаточно полное представление о современном состоянии биологического разнообразия обследуемых территориально-аквальных комплексов. Сегодня ПЗФ Крыма насчитывает 148 объектов, их общая площадь превышает 142 тыс. га (5,6% территории полуострова) [5]. Основу составляют шесть природных заповедников: Ялтинский горно-лесной, Крымский, Карадагский, "Мыс Мартын", Опукский и Казантипский. Пять последних имеют в своем составе заповедную акваторию. В настоящей публикации представлены результаты многолетних исследований морского фитобентоса четырех природных заповедников Крыма.

Объект исследований – морской фитобентос природных заповедников Крыма: Крымского, Опукского, Казантипского и "Мыс Мартын". Карадагский природный заповедник находится в подчинении Национальной академии наук Украины (НАНУ) и курируется Институтом биологии Южных морей НАНУ. Весь комплекс гидроботанических исследований на территории резервата осуществляется сотрудниками заповедника и силами кураторов. К настоящему времени итоги многолетних наблюдений отражены в многочисленных научных и научно-популярных работах [6]. В настоящей публикации эти сведения не приводятся и не анализируются.

Сбор и обработка материала осуществлялись по общепринятым гидроботаническим методикам. Номенклатура представителей отделов *Chlorophyta*, *Phaeophyta* и *Rhodophyta* дана по А.Д. Зиновой [7], *Charophyta* – по М.М. Голлербаху [8], *Magnoliophyta* – по С.К. Черепанову [9], *Cyanophyta* – по Н.В. Кондратьевой [10, 11].

Крымский природный заповедник, в настоящее время подчиненный Администрации Президента Украины, является одним из старейших на территории СНГ. Декретом Совнаркома РСФСР в 1923 г. он создан на базе существовавшего с 1913 г. "Заказника императорских охот" (в последующие годы объект неоднократно менял статус, подчинение и территорию) [12, 13]. С 1949 г. в состав резервата, помимо горно-лесной территории, включены Лебяжьи (Сары-Булатские) острова, располагающиеся у северо-западных берегов Крыма (южная часть Каркинитского залива Черного моря) (рис. 1). В настоящее время это орнитологический филиал заповедника и часть водно-болотных угодий международного значения (Рамсарская Конвенция, 1971 г.). Общая площадь объекта составляет 44175 га, в том числе 9612 га приходится на Лебяжьи острова с прилегающей акваторией. Научным куратором заповедника является Таврический национальный университет им. В.И. Вернадского (ТНУ).

Низменные аккумулятивные берега заповедника, сложенные четвертичными и современными морскими ракушечно-детритусовыми отложениями, чрезвычайно динамичны. Прилегающие морские и лагунные акватории мелководны (0,5–1, максимум 2–3 м), доминируют мягкие илистые, илисто-детритусовые, местами детритусово- песчаные грунты. С 60-х гг. XX столетия акватории распреснены водами рисовых чеков, которыми занята почти вся примыкающая материковая часть (колебания минерализации во времени и пространстве от 1–3 до 16–17, а в некоторых замкнутых лагунах – до 40–44 г/л). Твердый субстрат в небольшом количестве представлен бетонными гидротехническими сооружениями и искусственным навалом привозного оолитового известняка.

Заповедник является местом гнездования, линьки, зимовки и остановки на пролетах множества водоплавающих и водно-болотных птиц, среди которых

Рис. 1. Карта-схема расположения заповедных объектов Крыма

1 – филиал Крымского природного заповедника “Лебяжьи острова”, 2 – природный заповедник “Мыс Мартын”, 3 – Опукский природный заповедник, 4 – Казантипский природный заповедник

немало редких охраняемых видов. Водная растительность (в первую очередь макрофиты) формирует важнейшие биотопы и составляет основу трофических цепей заповедной экосистемы. Вместе с тем до последнего времени специальное изучение фитобентоса филиала заповедника не проводилось, в сводках сведений об альгофлоре отсутствовали [6, 12, 13]. В составе комплексных экспедиций НБС–ННЦ и ТНУ в 1998–2000 гг. обследованы заповедные и буферные морские и лагунные акватории. Всего зарегистрировано 90 видов фитобентоса, из них *Magnoliophyta* – 7 видов (7,78%), *Charophyta* – 2 (2,22%), *Chlorophyta* – 24 (26,67%), *Phaeophyta* – 4 (4,45%), *Rhodophyta* – 31 (34,44%), *Cyanophyta* – 22 (24,44%) (см. таблицу, рис. 2).

На твердом субстрате хорошо выделяется пояс супралиторали, благодаря развитию *Cyanophyta*, являющихся “визитной карточкой” всего биотопа.

На ракушечно-песчаной псевдолиторали развиваются сообщества *Chlorophyta* (*Enteromorpha taeotica*, *Ulothrix implexa*). Среди макроскопической донной растительности сублиторали господствуют сообщества *Charophyta* (*Chara aculeolata*) и *Magnoliophyta* (виды родов *Zostera* L., *Ruppia* L., а также *Zannichellia major* и *Potamogeton pectinatus*). Локально в море и в протоках отмечены сообщества с доминированием *Rhodophyta* (*Phyllophora nervosa*) и *Phaeophyta* (*Stilophora rhizoides*), в лагунах – *Chlorophyta* (*Cladophora sericea*, *Chaetomorpha linum*, *Ulothrix implexa* и др.) [14–18]. Общий характер и пространственные изменения донной растительности и флоры в первую очередь определяются совокупным влиянием соленых морских и пресных вод, поступающих с материка. Флористически бедные, но наиболее продуктивные сообщества *Charophyta* (биомасса до 11–12,5 кг/м²) сосредоточены в опресненных акваториях. Очевидно, их прогressive развитие, вызванное опреснением, обусловило отмеченный в 70-е гг. ХХ в. рост численности птиц, в частности пластинчатоклювых. Опреснение также определило распространение тростниковых зарослей, образовавших “дельтовые” ландшафты и способствовало формированию гнездового комплекса голенастых и появлению ряда редких и охраняемых видов орнитофауны [19]. С удалением от материкового берега макрофитобентос постепенно приобретает морские черты (исчезают *Charophyta*, увеличиваются доли *Rhodophyta* и *Phaeophyta* на фоне увеличения видового разнообразия, относительного снижения биомассы растительности и т.д.). Существенное влияние на макрофитобентос оказывает орнитогенный фактор, выражющийся в выедании макрофитов и эвтрофировании мелководий. Выедание (и последующее зарастание потрав) обуславливает мозаичность донной растительности лагун и в отдельные годы может вызывать ее деградацию в ряде участков [14, 15]. Среди макрофитов доминируют олигосапробные, коротковегетирующие виды (рис. 3).

Всего в акватории заповедника зарегистрированы: 2 вида, внесенные в Красную книгу Украины (*Chara canescens* и *Laurencia hybrida*), один вид, охраня-



Фитобентос природных заповедников Крыма

Вид	Место нахождения											
	ЛО			ММ			ОПЗ			КПЗ		
	сп	пс	сб	сп	пс	сб	сп	пс	сб	сп	пс	сб
<i>Magnoliophyta (Angiospermae)</i>												
<i>Zostera marina</i> L.			+			+						+
<i>Z. noltii</i> Hornem.			+			+						+
<i>Potamogeton pectinatus</i> L.			+									
<i>Ruppia spiralis</i> L. ex Dumort.			+									
<i>R. maritima</i> L.			+									
<i>Zannichellia major</i> Boenn.			+									+
<i>Najas marina</i> L.			+									
<i>Charophyta</i>												
<i>Chara aculeolata</i> Kütz.			+									
<i>Ch. canescens</i> Desv. et Lois.			+									
<i>Chlorophyta</i>												
<i>Ulothrix flacca</i> (Dillw.) Thur.			+									+
<i>U. implexa</i> (Kütz.) Kütz.	+	+	+									+
<i>Pilinia rimoza</i> Kütz.	+					+			+			+
<i>Chaetophora pisiformis</i> (Roth) Ag.												+
<i>Ulvelia lens</i> (Crouan) Crouan			+									+
<i>Pseudulvelia nadsonii</i> Rochl.									+			
<i>Pringsheimiella scutata</i> (Reinke) Marschew.			+			+			+			+
<i>Bolbocoleon piliferum</i> Pringsh.			+									
<i>Phaeophila dendroides</i> (Crouan) Batt.									+			+
<i>Ectochaete leptochaete</i> (Huber) Wille							+		+	+		+
<i>E. endophytum</i> (Möb.) Wille										+		+
<i>Entocladia viridis</i> Reinke	+		+	+			+	+		+		+
<i>Epicladia pontica</i> Rochl.									+			
<i>Blidingia minima</i> (Näg.) Kylin						+	+					
<i>Enteromorpha prolifera</i> (O. Müll.) J. Ag.	+		+	+								+
<i>E. ahneriana</i> Bliding										+		+
<i>E. clathrata</i> (Roth) Grev.	+			+	+							+
<i>E. linza</i> (L.) J. Ag.	+			+	+			+				+
<i>E. intestinalis</i> (L.) Link.	+			+	+			+	+			+
<i>E. maeotica</i> Pr.-Lavr.	+	+		+	+							+
<i>Ulva rigida</i> Ag.				+	+				+			+
<i>Chaetomorpha crassa</i> (Ag.) Kütz.												+
<i>Ch. aërea</i> (Dillw.) Kütz.	+	+		+	+			+				+
<i>Ch. linum</i> (Müll.) Kütz.	+	+			+				+			+
<i>Ch. chlorotica</i> (Mont.) Kütz.					+	+		+	+			+
<i>Ch. capillaris</i> (Kütz.) Börg.			+									+

Вид	Место нахождения											
	ЛО			ММ			ОПЗ			КПЗ		
	сп	пс	сб	сп	пс	сб	сп	пс	сб	сп	пс	сб

<i>Ch. gracilis</i> Kütz.							+	+				
<i>Ch. zernovii</i> Woronich.							+					
<i>Rhizoclonium riparium</i> (Roth) Harv.												+
<i>Cladophora coelothrix</i> Kütz.							+					
<i>C. sericea</i> (Huds.) Kütz.				+			+	+				+
<i>C. glomerata</i> (L.) Kütz.				+								
<i>C. albida</i> (Huds.) Kütz.	+	+			+	+		+	+			+
<i>C. liniformis</i> Kütz.					+	+		+	+			+
<i>C. laetevirens</i> (Dillw.) Kütz.				+								+
<i>C. vadorum</i> (Aresch.) Kütz.					+	+		+	+			+
<i>C. vagabunda</i> (L.) Hoek							+		+			
<i>C. dalmatica</i> Kütz.				+			+					
<i>C. fracta</i> (Vahl.) Kütz.				+								
<i>C. siwaschensis</i> C. Meyer	+	+			+	+						
<i>Urospora penicilliformis</i> (Roth) Aresch.				+	+							
<i>Cladophoropsis membranacea</i> (Ag.)					+				+			
Börg.												
<i>Bryopsis plumosa</i> (Huds.) Ag.					+	+						+
<i>B. adriatica</i> (J. Ag.) Mengh.												+
<i>B. hypnoides</i> Lamour.	+				+	+		+				+
<i>Codium vermilara</i> (Olivi) Delle Chiaje							+					
<i>Ostreobium queckettii</i> Born. et Flah.							+					

Phaeophyta

<i>Ectocarpus arabicus</i> Fig. et De Not.				+	+			+				+
<i>E. confervoides</i> (Roth.) Le Jolis.				+	+			+				+
<i>E. penicillatus</i> (Ag.) Kjellm.							+					
<i>E. dasycarpus</i> Kuck.						+						
<i>E. siliculosus</i> (Dillw.) Lyngb.						+						
<i>E. caspicus</i> Henck.						+						
<i>Feldmannia irregularis</i> (Kütz.) Hamel							+					
<i>Entonema effusum</i> (Kylin) Kylin								+	+			+
<i>Phaeostroma bertoldii</i> Kuck.				+								
<i>Myrionema seriatum</i> (Reinke) Kylin												+
<i>Ascocyclus magnusii</i> Sauv.						+		+				
<i>Pseudololithodera extensum</i> (Crouan)												+
S. Lund.												
<i>Ralfsia verrucosa</i> (Aresch.) J. Ag.	+			+	+			+	+			+
<i>Corinophlaea umbellata</i> (Ag.) Kütz.						+			+			
<i>C. flaccida</i> Kütz.						+						
<i>Spermatochnus paradoxus</i> (Roth) Kütz.						+						
<i>Stilophora rhizodes</i> (Ehrh.) J. Ag.				+	+	+						

Вид	Место нахождения											
	ЛО			ММ			ОПЗ			КПЗ		
	сп	пс	сб	сп	пс	сб	сп	пс	сб	сп	пс	сб
<i>Zanardinia prototypus</i> Nardo							+	+				
<i>Dictyota dichotoma</i> (Huds.) Lamour.								+				
<i>Dilophus fasciola</i> (Roth) Howe							+	+				+
<i>D. spiralis</i> (Mont.) Hamel								+				
<i>Padina pavonia</i> (L.) Gaill.							+	+				
<i>Sphaecelaria cirrhosa</i> (Roth) Ag.	+						+	+				
<i>Cladostephus verticillatus</i> (Lightf.) Ag.							+	+				
<i>Scytoniphon lomentaria</i> (Lyngb.) J. Ag.							+	+			+	+
<i>Petalonia zosterifolia</i> (Reinke) Kuntze							+	+				
<i>Desmotrichum undulatum</i> (J. Ag.) Reinke.							+	+				
<i>Cystoseira barbata</i> (Good. et Wood.) Ag.							+	+			+	+
<i>C. crinita</i> Bory							+	+				
<i>Rhodophyta</i>												
<i>Asterocytis ramosa</i> (Thw.) Gobi	+	+					+					
<i>Goniotrichum elegans</i> (Chauv.) Zanard.							+	+		+		+
<i>Erythrocladia subintegra</i> Rosenv.							+	+		+		
<i>Erythrotrichia carnea</i> (Dillw.) J. Ag.	+						+			+		+
<i>E. bertholdii</i> Batt.								+				
<i>Bangia fuscopurpurea</i> (Dillw.) Lyngb.							+	+				
<i>Porphyra leucosticta</i> Thur.							+	+		+		+
<i>Kylinia microscopica</i> (Näg.) Kylin								+				
<i>K. parvula</i> (Kylin) Kylin	+						+	+				
<i>K. humilis</i> (Rosenv.) Papenf.							+			+		
<i>K. secundata</i> (Lyngb.) Papenf.								+				
<i>K. virgatula</i> (Harv.) Papenf.							+	+		+		+
<i>Acrochaetium thuretii</i> (Born.) Coll. et Herv.	+						+	+				
<i>A. daviesii</i> (Dillw.) Näg.							+	+		+		+
<i>A. savianum</i> (Menegh.) Näg.								+				
<i>Rhodochorton penicilliforme</i> (Kjellm.) Rosenv.								+				
<i>Rh. purpureum</i> (Lightf.) Rosenv.										+		+
<i>Rh. velutinum</i> (Hauck) Hamel									+			
<i>Nemalion helminthoides</i> (Vell.) Batt.							+	+				
<i>Helminthora divaricata</i> (Ag.) J. Ag.								+				
<i>Gelidium crinale</i> (Turn.) Lamour.							+	+		+		+
<i>G. latifolium</i> (Grev.) Bom. et Thur.							+	+		+		+
<i>Peyssonnelia rubra</i> (Grev.) J. Ag.								+				
<i>P. dubyi</i> Crouan							+					+

Вид	Место нахождения											
	ЛО			ММ			ОПЗ			КПЗ		
	сп	пс	сб	сп	пс	сб	сп	пс	сб	сп	пс	сб
<i>Phymatolithon polymorphum</i> (L.) Foslie							+	+		+	+	
<i>Lithothamnion lenormandi</i> (Aresch.) Foslie							+					
<i>Dermatolithon pustulatum</i> (Lamour.) Foslie												+
<i>Melobesia farinosa</i> Lamour.	+						+			+		
<i>M. lejolisii</i> Rosan.	+	+	+				+					+
<i>M. minutula</i> Foslie	+	+	+				+	+				
<i>Corallina officinalis</i> L.												+
<i>C. mediterranea</i> Aresch.							+	+				
<i>C. granifera</i> Ell. et Soland.							+	+		+	+	
<i>Jania rubens</i> (L.) Lamour.							+	+				+
<i>Grateloupia dichotoma</i> J. Ag.							+	+				
<i>Gracilaria verrucosa</i> (Huds.) Papenf.												+
<i>G. dura</i> (Ag.) J. Ag.							+					
<i>Phyllophora nervosa</i> (DC.) Grev.							+					
<i>Lomentaria articulata</i> (Huds.) Lyngb.												+
<i>L. clavellosa</i> (Turn.) Gail.							+	+				
<i>L. firma</i> (J. Ag.) Kylin												+
<i>Chylocladia squarrosa</i> (Kütz.) Le Jolis							+	+				+
<i>Ch. reflexa</i> (Chauv.) Lenorm.												+
<i>Antithamnion plumula</i> (Ell.) Thur.							+	+				
<i>A. cruciatum</i> (Ag.) Näg.							+	+		+	+	
<i>Ceramium tenuissimum</i> (Lyngb.) J. Ag.	+							+	+			+
<i>C. deslongchampii</i> Chauv.							+					
<i>C. strictum</i> Grev. et Harv.							+	+				
<i>C. diaphanum</i> (Lightf.) Roth							+	+		+	+	+
<i>C. elegans</i> Ducl.								+	+			+
<i>C. ciliatum</i> (Ell.) Ducl.							+	+		+	+	
<i>C. echionotum</i> J. Ag.												+
<i>C. arborescens</i> J. Ag.							+					+
<i>C. rubrum</i> (Huds.) Ag.							+	+		+	+	+
<i>C. pedicellatum</i> (Duby) J. Ag.							+	+		+	+	+
<i>C. secundatum</i> Lyngb.												
<i>Callithamnion corymbosum</i> (J.E. Smith) Lyngb.							+	+		+	+	+
<i>C. granulatum</i> (Ducl.) Ag.							+	+		+	+	+
<i>Apoglossum ruscifolium</i> (Turn.) J. Ag.												+
<i>Dasya pedicellata</i> (Ag.) Ag.							+					
<i>Dasyopsis apiculata</i> (Ag.) A. Zin.							+					
<i>Polysiphonia sanguinea</i> (Ag.) Zanard.												+
<i>P. spinulosa</i> Grev.							+					

Вид	Место нахождения											
	ЛО			ММ			ОПЗ			КПЗ		
	сп	пс	сб	сп	пс	сб	сп	пс	сб	сп	пс	сб
<i>P. elongata</i> (Huds.) Harv.							+	+		+		
<i>P. denudata</i> (Dillw.) Kütz.	+			+	+		+	+		+	+	
<i>P. subulifera</i> (Ag.) Harv.	+			+	+		+	+				+
<i>P. nigrescens</i> (Dillw.) Grev.	+					+	+	+		+	+	
<i>P. opaca</i> (Ag.) Zanard.	+			+	+		+	+		+	+	
<i>Alsidium corallinum</i> Ag.	+											
<i>Pterosiphonia pennata</i> (Roth) Falkenb.							+					
<i>Herposiphonia secunda</i> (Ag.) Näg.							+					
<i>Lophosiphonia obscura</i> (Ag.) Falkenb.	+			+	+		+	+				
<i>Chondria tenuissima</i> (Good. et Wood.) Ag.	+			+	+		+	+				
<i>Ch. dasypylla</i> (Wood.) Ag.							+					
<i>Laurencia papillosa</i> (Forsk.) Grev.							+	+		+	+	
<i>L. paniculata</i> J. Ag.	+			+	+					+		
<i>L. coronopus</i> J. Ag.						+	+			+		
<i>L. hybrida</i> (DC.) Lenorm.	+			+	+				+			
<i>L. obtusa</i> (Huds.) Lamour.	+			+	+							
<i>L. pinnatifida</i> (Gmel.) Lamour.	+			+	+					+		
<i>Cyanophyta</i>												
<i>Anabaenopsis arnoldii</i> Aptek.							+					
<i>Aphanethece saxicola</i> Näg.	+			+			+	+		+		
<i>Aphanethece saxicola</i> f. <i>minitissima</i> (W. West) Elenk							+					
<i>Aphanocapsa litoralis</i> (Hansg.) Kom. et Anag.							+					
<i>Aphanocapsa marina</i> Hansg. in Foslie												+
<i>Aphanethece salina</i> Elenk. et Daniil.												+
<i>Brachytrichia balani</i> (Lloyd.) Born. et Flah.							+					
<i>Calothrix confervicola</i> (Roth.) Agardh.										+	+	
<i>Calothrix crustacea</i> Thur.				+			+			+		
<i>Calothrix fusca</i> (Kütz.) Born. et Flah.	+			+			+			+		
<i>Calothrix fusca</i> f. <i>fusca</i>							+					
<i>Calothrix fusca</i> f. <i>parva</i> (Elenk.) V. Poljansk.							+					+
<i>Calothrix gypsophyla</i> (Kütz.) Thur. emend V. Poljansk.				+								+
<i>Calothrix parietina</i> (Näg.) Thur.	+						+	+		+	+	
<i>Calothrix scopulorum</i> (Web. et Mohr.)	+			+			+	+	+	+	+	
Ag.												

Вид	Место нахождения											
	ЛО			ММ			ОПЗ			КПЗ		
	сп	пс	сб	сп	пс	сб	сп	пс	сб	сп	пс	сб
<i>Cylindrospermum stagnale</i> (Kütz.) Born. et Flah.												+
<i>Dermocarpa swirencoides</i> Schirsch.	+			+			+			+		+
<i>Enthophysalis granulosa</i> Kütz	+			+			+			+		+
<i>Gloeocapsa alpina</i> Nág. emend. Brand				+								
<i>Gloeocapsa crepidinum</i> Thur.	+			+			+		+	+		+
<i>Gloeocapsa dermochoa</i> Nág.												+
<i>Gloeocapsa kuetzingiana</i> Nág.	+			+			+			+		+
<i>Gloeocapsa litophyla</i> (Erceg.) Elenk.							+			+		+
<i>Gloeocapsa magma</i> (Breb.) Kütz. emend Hollerb.							+					
<i>Gloeocapsa minima</i> (Keissl.) Hollerb.				+								
<i>Gloeocapsa minor</i> (Kütz.) Hollerb.	+						+			+		+
<i>Gloeocapsa minuta</i> (Kütz.) Hollerb.	+						+	+		+		+
<i>Gloeocapsa montana</i> Nág. ampl. Hollerb.												+
<i>Gloeocapsa punctata</i> Nág. ampl. Hollerb.	+			+			+	+		+		+
<i>Gloeocapsa rupestris</i> Kütz.							+					
<i>Gloeocapsa turgida</i> (Kütz.) Hollerb.	+			+			+	+		+		+
<i>Gloeocapsa varia</i> (A. Br.) Hollerb.							+			+		+
<i>Gloeothece confluens</i> Nág.	+			+			+			+		+
<i>Gloeothece palea</i> (Kütz.) Rabenh.				+								+
<i>Gloeothrichia natans</i> (Hedw.) Rabenh.												+
<i>Gloeothrichia natans</i> f. <i>bucharica</i> Kissel.				+								
<i>Gloeothrichia pisum</i> (Ag.) Thur.				+								
<i>Gomphosphaeria aponina</i> Kütz.	+											
<i>Homoeothrix janthina</i> (Born. et Flah.) Starmach.				+			+			+		+
<i>Homoeothrix juliana</i> (Menegh.) Kirchn.	+						+			+		+
<i>Homoeothrix margleffii</i> Kom. et Kalina	+											+
<i>Homoeothrix varians</i> Geitl.	+											+
<i>Hyella caespitosa</i> Born. et Flah.	+						+		+	+		+
<i>Isocistis</i> sp.										+		+
<i>Lyngbya</i> sp.				+								
<i>Lyngbya aerugineo-coerulea</i> f. <i>carcarea</i> (Woronich.) Elenk.	+						+			+		+
<i>Lyngbya aestuarii</i> (Mert.) Liebm.	+								+			
<i>Lyngbya confervoides</i>												+
<i>Lyngbya cryptovaginata</i> Schkorb.												+
<i>Lyngbya epiphytica</i> Hier.				+			+	+		+		+

Вид	Место нахождения											
	ЛО			ММ			ОПЗ			КПЗ		
	сп	пс	сб	сп	пс	сб	сп	пс	сб	сп	пс	сб
<i>Lyngbya epiphytica f. calotrichicola</i> (Copeland) Kondrat.							+					
<i>Lyngbya garnerii</i> (Setch. et Gardn.) Geitl.	+			+			+			+	+	
<i>Lyngbya halophila</i> Hansg.	+						+	+		+	+	
<i>Lyngbya lutea</i> (Ag.) Gom.	+									+	+	
<i>Lyngbya putealis</i> Mont.				+						+		
<i>Lyngbya rivulariarum</i> Gom.	+			+			+	+		+	+	
<i>Lyngbya scotii</i> Fritsch.				+			+			+		
<i>Lyngbya semiplena</i> (G. Ag.) J. Ag.							+					
<i>Mastigocoleus testarum</i> Lagerh.										+		
<i>Merismopedia minima</i> G. Beck										+		
<i>Microcoleus chthonoplastes</i> (Fl. Dan) Thur.	+									+		
<i>Microcoleus confluens</i> Setchell et Gardner							+					
<i>Microcoleus subtilulosus</i> (Breg.) Gom.				+								
<i>Microcoleus tenerrimus</i> Gom.				+						+		
<i>Microcoleus weeksii</i> Setchell et Gardner										+		
<i>Microcystis grevillei</i> (Hass.) Elenk.				+			+			+	+	
<i>Microcystis endophytica</i> (G.M. Smith) Elenk.				+			+			+	+	
<i>Microcystis pulverea f. inserta</i> (Lemm.) Elenk.	+			+			+	+	+	+	+	
<i>Microcystis salina</i> (Woronich.) Elenk.	+			+						+		
<i>Myxosarcina chroococcoides</i> Geitl.				+						+		
<i>Nostoc linckia</i> (Roth) Born. et Flah. sensu Elenk.							+	+		+	+	
<i>Nostoc sp.</i>				+			+					
<i>Oscillatoria animalis</i> Ag.										+		
<i>Oscillatoria laetevirens</i> (Crouan) Gom.				+								
<i>Oscillatoria lacustris</i> (Kleb.) Geitl.										+		
<i>Oscillatoria sp.</i>				+								
<i>Oscillatoria spirulinoides</i> Woronich.									+	+		
<i>Oscillatoria tenuis f. subcrassa</i> (Conrad) Elenk.										+		
<i>Oscillatoria marginalifera</i> (Kuetz.) Gom.										+		
<i>Phormidium foveolatum</i> (Mont.) Gom.								+		+		
<i>Phormidium mucicola</i> Hub.-Pest. et Naum.				+						+		

Вид	Место нахождения											
	ЛО			ММ			ОПЗ			КПЗ		
	сп	пс	сб	сп	пс	сб	сп	пс	сб	сп	пс	сб
<i>Phormidium papyraceum</i> (Ag.) Gom.												+
<i>Phormidium paulseanianum</i> f. <i>takyricum</i>							+					+
Nowitsch.												
<i>Phormidium retzii</i> (Ag.) Gom.												+
<i>Phormidium valderiae</i> (Delp.) Geite												+
<i>Phormidium voronichinii</i> Anissim.				+			+			+		+
<i>Plectonema battersii</i> Gom.				+			+					
<i>Plectonema boryanum</i> Gom.	+			+			+					
<i>Plectonema golencinianum</i> Gom.	+			+						+		+
<i>Pleurocapsa entophysaloides</i> Setch. et Gardn.				+			+	+		+		
<i>Pleurocapsa fuliginosa</i> Hauck.	+									+		+
<i>Pleurocapsa minuta</i> Geitl.							+					
<i>Rivularia bullata</i> (Poir.) Berkeley				+			+					
<i>Rivularia coadunata</i> (Sommerf.) Foslie												+
<i>Rivularia dura</i> Roth.							+	+		+		
<i>Rivularia poliotis</i> (Ag.) Born. et Flah				+			+			+		
<i>Schizothrix lardacea</i> (Ces.) Gom.				+								
<i>Schizothrix lenormandiana</i> Gom.				+								

П р и м е ч а н и е. Здесь и далее: ЛО – Лебяжки Острова (филиал Крымского природного заповедника), ММ – природный заповедник "Мыс Мартьян", ОПЗ – Опукский природный заповедник, КПЗ – Казантипский природный заповедник; сп – супралитораль, пс – псевдолитораль, сб – сублитораль.

емый Бернской "Конвенцией об охране дикой флоры и фауны, а также их природных мест обитания в Европе" 1979 г. (*Zostera marina*), и 3 эндемика Азово–Черноморского бассейна (*Chaetomorpha zernovii*, *Enteromorpha taeotica*, *Dasyopsis apiculata*) [20, 21].

Экосистема заповедника не является в полном смысле природным образованием, а представляет собой продукт антропогенной трансформации. При неизменном условии сохранения связи лагунных водоемов с морем, антропогенное поступление пресных вод способствует поддержанию экологического баланса, сложившегося на протяжении последних 30–35 лет в экосистеме "дельтового" комплекса. Это согласуется с природоохранными приоритетами резервата (охрана водоплавающих птиц и среды их обитания). Существуют планы создания в данном районе крупного биосферного заповедника [5, 22].

Природный заповедник "Мыс Мартьян" создан постановлением Совета Министров УССР 20.02. 1973 [12, 13]. До настоящего времени территориально и организационно является частью НБС-ННЦ Украинской академии аграрных наук. Расположен на Южном берегу Крыма (ЮБК) и является самым маленьким природным заповедником Крыма и Украины: из 240 га общей площади 120 га приходится на акваторию Черного моря (см. рис. 1). Обрывистые скалы высотой до 20 м (сложенные мраморовидными известняками и сцепментирован-

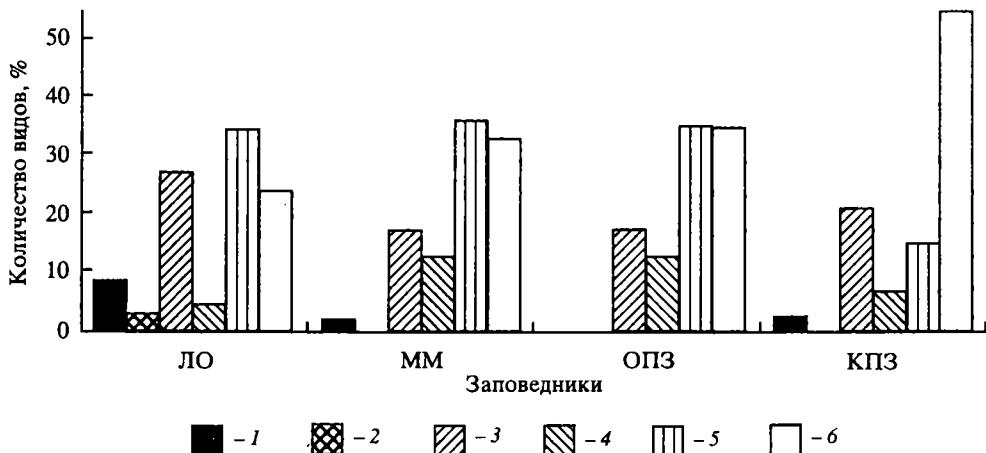


Рис. 2. Систематический состав фитобентоса природных заповедников Крыма
1 – *Magnoliophyta*, 2 – *Charophyta*, 3 – *Chlorophyta*, 4 – *Phaeophyta*, 5 – *Rhodophyta*, 6 – *Cyanophyta*

ными брекчиями) опоясаны валунно-галечными, гравийно-галечными и валунно-глыбовыми пляжами. Берег приглубый, доминируют твердые грунты, которые с глубины 8–10 м сменяются мягкими песчано-ракушечными. Минерализация воды стабильна и составляет 17–18 г/л. В заповеднике охраняется эталонный природный территориально-аквальный комплекс ЮБК, включающий сухопутные средиземноморские растительные группировки и сообщества морских макроводорослей.

После Карадагского это наиболее изученный в альгологическом отношении природный заповедник Крыма [6]. Изучение морской бентосной флоры окрестностей Никитского сада начато еще Г. Шперком [23] и К. Декенбахом (в гербарии НБС имеются его сборы), продолжено В.К. Черновым, который отметил 31 вид водорослей (с учетом форм) [24]. Однако, как уже отмечалось, альгологические исследования собственными силами начаты с момента создания заповедника [25, 26]. К настоящему времени в результате исследований 1973–2002 гг. дано подробное описание макро- и микрофитобентоса заповедника и обнаружение в акватории новых видов водорослей происходит достаточно редко [27–42]. Всего зарегистрировано 196 видов фитобентоса, из них *Magnoliophyta* – 2 вида (1,02%), *Chlorophyta* – 33 (16,84%), *Phaeophyta* – 25 (12,76%), *Rhodophyta* – 71 (36,22%), *Cyanophyta* – 65 (33,16%) (см. таблицу, рис. 2).

Супралитораль на глыбовом навале хорошо выражена и проявляет характерные сезонные колебания верхней границы зоны (четко маркируемые обильным развитием *Cyanophyta*) – в летний период до 1–2 м, а в зимний – 2–3 м над ур. моря.

В акватории заповедника наличие и общий характер макрофитобентоса определяются типом и подвижностью субстрата. В псевдолиторали развиваются полидоминантные сообщества, где ведущая роль в зимний период принадлежит представителям *Phaeophyta* (*Scytosiphon lomentaria*, *Petalonia zosterifolia*, *Ectocarpus confervoides*), а в летний – *Rhodophyta* и *Phaeophyta* (*Nemalion helminthoides*, *Dilophus fasciola* и виды *Ceramium*). В сублиторали на твердых грунтах (глубина 0,5–14 м) доминируют сообщества *Cystoseira crinita* и *Cystoseira barbata*. На мягких песчано-ракушечных грунтах на глубине 8–15 м развиваются сообщества *Zostera marina* и *Z. noltii*.

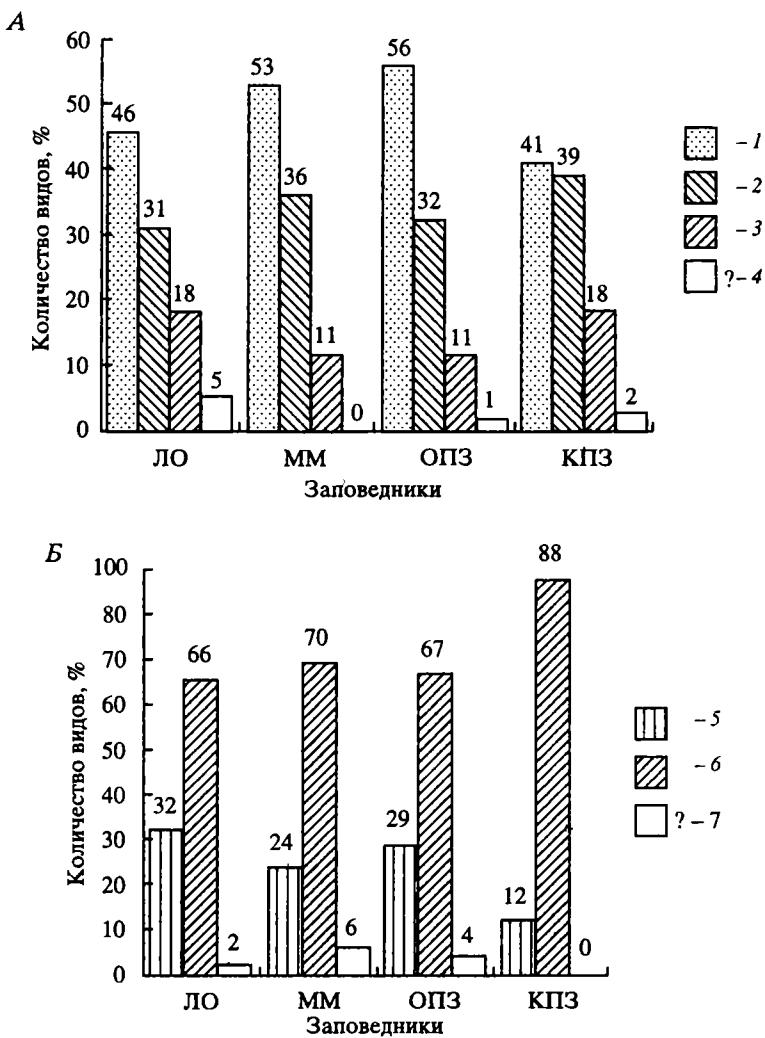


Рис. 3. Соотношение эколого-флористических группировок в макрофитобентосе природных заповедников Крыма

А (без *Magnoliophyta* и *Cyanoephya*): 1 – олигосапробы, 2 – мезасапробы; 3 – полисапробы, 4 – остальные (?), Б (без *Cyanoephya*): 5 – многолетние, 6 – коротковегетирующие, 7 – нет данных (?)

В псевдолиторальных сообществах распределение водорослей мозаично, средняя биомасса около 1,5 кг/м². В сублиторали в сообществах *Cystoseira Ag.* средняя биомасса более 5 кг/м², в сообществах *Zostera L.* – 0,4–0,7 кг/м². Значения показателей и пространственная структура изменяются вдоль берегов и с глубиной. Среди макрофитов доминируют олигосапробные, коротковегетирующие виды (см. рис. 3).

Всего в акватории заповедника зарегистрированы: 3 вида, внесенные в Красную книгу Украины (*Dictyota dichotoma*, *Nemalion helminthoides* и *Laurencia hybrida*), один вид, охраняемый Бернской Конвенцией (*Zostera marina*), и 3 эндемика Азово–Черноморского бассейна (*Pseudulvella nadsonii*, *Epicladia pontica*, *Enteromorpha maeotica* и *Laurencia coronopus*) [20, 21].

В перспективе, учитывая сложность поддержания заповедного режима на столь малой территории, возможно включение заповедника в состав нового объекта ПЗФ, имеющего более обширную территорию [22].

Опукский природный заповедник создан Указом президента Украины от 12.05.1998. Он располагается в южной части Керченского полуострова, занимая 1530 га целинной степи и уникальных скальных комплексов, отличающихся разнообразием геологической и геоморфологической структуры, а также 62 га морской акватории с островами Скалы-Корабли (Эльчан-Кая) (см. рис. 1). Научным куратором является НБС-ННЦ [12, 13]. Рельеф заповедника очень разнообразен, поверхность сильно расчленена, что создает высокое биотопическое многообразие. Это в полной мере относится и к морскому побережью. Берег приглубый, на дне у обрывистых активных и отмирающих клифов (сложенных белыми и светло-серыми ракушечно-детритусовыми, оолитовыми и мшанковыми известняками меотического яруса) доминируют участки глыбово-валунного и валунного навала, в вершинах некоторых бухт представлены валунно-галечные, а в устьях бухт и напротив пересыпей – ракушечно-песчаные и песчаные грунты (четвертичные и современные морские отложения). Минерализация морской воды изменяется в пределах 17–18 г/л.

Первые исследования, проведенные в данном районе в начале 80-х гг. XX столетия выявили в составе морского макрофитобентоса 28 видов [43, 44]. В рамках комплексных экспедиций 2001–2002 гг., осуществленных по программе научного кураторства, получены сведения о современном составе фитобентоса и заложены мониторинговые участки [45]. В настоящее время, по результатам наблюдений 1983–2002 гг., для заповедной акватории указано 116 видов фитобентоса: *Chlorophyta* – 20 (17,24%), *Phaeophyta* – 15 (12,94%), *Rhodophyta* – 40 (34,48%), *Cyanophyta* – 41 (35,34%) (см. таблицу, рис. 2).

Видовое разнообразие супра- и псевдолиторальных *Cyanophyta* относительно невелико. Наличие и общий характер макроскопической растительности определяются типом и подвижностью субстрата. В псевдолиторали на твердых грунтах развиваются полидоминантные сообщества, где ведущая роль принадлежит представителям *Rhodophyta* и *Chlorophyta* (*Corallina granifera*, *Enteromorpha intestinalis*, виды родов *Ceramium* Roth и *Gelidium* Lamour.). В сублиторали на твердых грунтах (глубина 0,5–7 м) доминируют сообщества *Cystoseira barbata* и *Cystoseira crinita*. На мягких грунтах вследствие их высокой подвижности до глубины 4(5) м растительность не отмечена, в интервале 5–7 м развивается сообщество *Chondria tenuissima*.

Пространственная структура, качественный и количественный состав сообществ изменяются в зависимости от глубины и места отбора проб. В псевдолиторальных сообществах распределение водорослей мозаично, при этом в бухтах местами прослеживается поясное распределение. Сублиторальные сообщества *Cystoseira* характеризуются мозаичностью в распределении доминантов второго яруса. Средняя биомасса водорослей в псевдолиторали около 1 кг/м², в сублиторали – более 5 кг/м². Значения показателя уменьшаются при продвижении из вершин бухт к мысам, а в сублиторали – и с увеличением глубины. Среди макроводорослей доминируют олигосапробные, коротковегетирующие виды (см. рис. 3).

Всего в заповедной акватории зарегистрированы: 1 вид, внесенный в Красную книгу Украины (*Laurencia hybrida*), и 1 эндемик Азово–Черноморского бассейна (*Laurencia coronopus*) [20, 21].

Казантипский природный заповедник создан Указом президента Украины от 12.05.1998 [12, 13]. Полуостров Казантип – уникальный природный объект

Крыма, представляющий собой древний кольцеобразный мшанковый риф, который в виде острова поднялся с морского дна в конце миоцена. Он омыается водами Азовского моря и соединяется с северным побережьем Керченского полуострова достаточно узкой ракушечно-песчаной переймой (см. рис. 1). Берега полуострова сильно расчленены: поверхность большинства внешних склонов представляет собой чередование отвесных скал, проинизанных карстовыми полостями и трещинами, хаотического нагромождения глыбово-валунного навала и вдающихся в сушу небольших бухт. Минерализация морской воды колеблется в пределах 10–12 г/л. Заповедник имеет общую площадь 450 га (включая прилегающую пятидесятиметровую зону моря).

Л.И. Волков для берегов Казантипа по сборам начала XX в. указал 21 вид морского макрофитобентоса [46]. По результатам исследований 1983–1988 гг., был указан 31 вид [47]. В рамках комплексных экспедиций 2001–2002 гг. по программе научного кураторства изучен современный состав фитобентоса и заложены мониторинговые участки [48, 49]. В настоящее время по результатам наблюдений 1983–2002 гг. для заповедной акватории указано 130 видов фитобентоса: *Magnoliophyta* – 3 (2,31%), *Chlorophyta* – 28 (21,54%), *Rhaeophyta* – 9 (6,92%), *Rhodophyta* – 19 (14,61%), *Cyanophyta* – 71 (54,62%) (см. таблицу, рис. 2).

Количество видов *Cyanophyta* в супра- и псевдолиторальной зонах максимально среди всех обследованных заповедников. Очевидно, это в немалой степени обусловлено пористой структурой мшанковых известняков, создающей высокое разнообразие условий обитания на поверхности и в поверхностном слое (до 1–1,5 см) прибрежных скал.

В псевдолиторали развиваются полидоминантные сообщества макрородослей, где ведущая роль принадлежит представителям *Chlorophyta* и *Rhodophyta* (представители родов *Ceramium* Roth, *Enteromorpha* Link и *Cladophora* Kütz.). В сублиторали взаимораспределение растительных сообществ обусловлено характером субстрата: на твердых грунтах (глыбах и валунах) развивается сообщество *Cystoseira barbata*, на частично занесенных песком и ракушкой валунах, гальке и гравии – сообщество *Zannichellia major*, на ракушечно-песчаном и песчаном субстрате – сообщества *Zostera noltii*, а также *Zostera marina* и *Zostera noltii*. Биомасса псевдолиторальной растительности около 0,5 кг/м², сублиторальной – 1–1,5 кг/м². Среди макрофитов в равной степени представлены олиго- и мезосапробные группировки. Доля доминирующих коротковегетирующих видов особенно велика (см. рис. 3). В целом структура и состав макрофитобентоса типичны для Азовского моря.

Всего в заповедной акватории зарегистрированы: 1 вид, охраняемый Бернской Конвенцией (*Zostera marina*), и 1 эндемик Азово–Черноморского бассейна (*Enteromorpha taeotica*) [20, 21].

В перспективе у северных (азовских) и южных (черноморских) берегов Керченского полуострова целесообразно создать два крупных природных заповедника, которые включили бы в свой состав все территории, выделенные в качестве приоритетных для сохранения биологического разнообразия Крыма [4, 50]. Следующим логичным шагом было бы создание на Керченском полуострове единого Национального природного парка, что позволило бы успешнее осуществлять охрану степной и морской биоты, законодательно регламентировать хозяйственную деятельность в регионе.

Таким образом, в результате многолетних исследований в акваториях четырех природных заповедников Крыма зарегистрировано 263 вида фитобентоса:

Magnoliophyta – 7 видов (2,66%), *Charophyta* – 2 (0,76%), *Chlorophyta* – 47 (17,87%), *Phaeophyta* – 29 (11,03%), *Rhodophyta* – 80 (30,42%), *Cyanophyta* – 98 (37,26%).

Сравнение показывает, что наиболее богат видами заповедник “Мыс Мартын”, где отмечено 196 видов (см. таблицу). Здесь же наиболее разнообразен макрофитобентос, что, по нашему мнению, объясняется как объективно высоким уровнем биоразнообразия, так и детальной изученностью объекта.

Несмотря на разницу в общем количестве видов (см. таблицу), большое сходство по соотношению таксонов прослеживается между заповедниками “Мыс Мартын” и Опукским (см. рис. 2). Это же относится и к соотношению сапробиологических группировок макрофитобентоса (см. рис. 3): в обоих случаях более половины составляют олигосапробы, а доля полисапропов минимальна. При определенной разнице в гидрологии районов это объясняется сходством их подводных и прибрежных ландшафтов и еще раз свидетельствует о высокой созиологической ценности прибрежного аквального комплекса Опукского заповедника.

Второе место по общему количеству видов занимает Казантипский заповедник, что обусловлено обильным развитием *Cyanophyta* на поверхности мшанковых известняков (см. таблицу). Вместе с тем на фоне относительно небогатого видового состава макрофитов следует отметить довольно значительное развитие *Chlorophyta*, что объясняется опреснением и высоким (фоновым для Азовского моря) эвтрофированием. Это отразилось и на соотношении эколого-флористических группировок: доля мезо- и полисапропов в совокупности доминирует над олигосапропами, доля коротковегетирующих видов наиболее высока. Здесь следует заметить, что в трех других случаях соотношение многолетних и коротковегетирующих видов примерно одинаковое и доля многолетников достаточно велика.

Это относится и к акваториям у Лебяжьих островов, где мощное антропогенное опреснение носит (в отличие от Азовского моря) достаточно локальный характер. В результате в опресненных лагунах господствуют многолетние травы и харофиты. В прилегающих морских акваториях сохраняется гидрологический режим, свойственный прибрежной зоне Черного моря и развивается олигосапробная альгофлора, характеризующаяся большим удельным весом *Rhodophyta* и значительным количеством многолетников. Вместе с тем антропогенное и орнитогенное эвтрофирование отражается на соотношении сапробиологических группировок макроводорослей по району в целом.

Следует сказать несколько слов о систематическом составе *Cyanophyta*. В акваториях заповедников “Мыс Мартын”, а также Опукского и Казантипского при разнице в общем количестве видов (см. таблицу) соотношение отдельных классов достаточно характерно для Азово–Черноморской каменистой супралиторали: доминируют представители *Hormogonophyceae* (рис. 4). В районе Лебяжьих островов на фоне относительно бедного видового состава отмечается нетипичное соотношение таксонов (доминируют *Chroococcophyceae*), что, возможно, обусловлено характером субстрата.

В исследованных заповедниках зарегистрировано примерно 50% общего количества видов макрофитов, отмеченных в Азово–Черноморском бассейне (в том числе все виды морских трав). В их числе 4 вида, внесенные в Красную книгу Украины; 1 вид, охраняемый Бернской Конвенцией, и 6 из 7 эндемиков. Видовое разнообразие *Cyanophyta* составляет около 90% общего количества видов, отмеченных нами у Азово–Черноморских берегов Крыма.

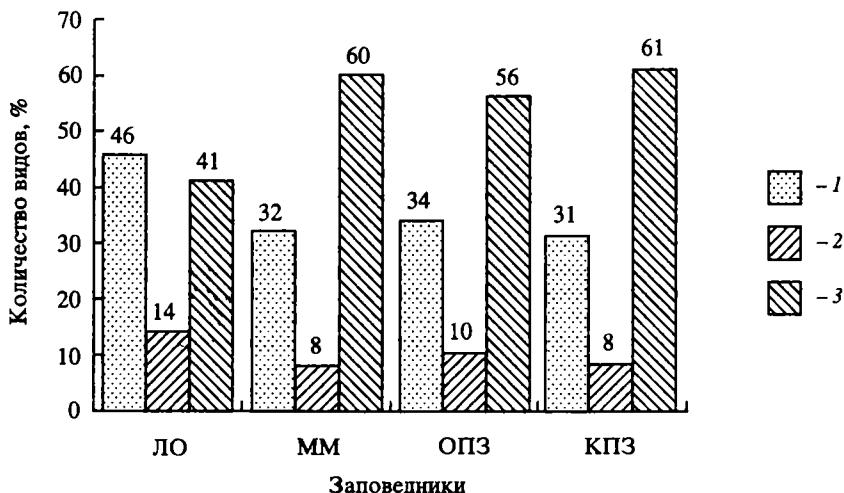


Рис. 4. Систематический состав *Cyanophyta* природных заповедников Крыма
1 – *Chroococcyphaceae*, 2 – *Chamaesiphonophyceae*, 3 – *Hormogonophyceae*

Полученные данные еще раз свидетельствуют, что природные заповедники Крыма – важнейшее звено в системе поддержания и воспроизведения биологического разнообразия Азово–Черноморского региона.

ЛИТЕРАТУРА

- Станков С.С. Мысли вслух о Никитском ботаническом саде // Крым: Журн. обществ.-науч. и экспедиционный. 1927. № 2(4). С. 35–43.
- Маслов И.И., Белич Т.В., Садогурская С.А. История и основные направления гидроботанических исследований в Никитском ботаническом саду // Наук. зап. Тернопіл. держ. пед. ун-ту ім. В. Гнатюка. Сер. Біологія. 2001. № 3(14): Спец. вип. Гідроекологія. С. 16–18.
- Разнообразие водорослей Украины / Под ред. С.П. Вассера, П.М. Царенко // Альгология. 2000. Т. 10, № 4. С. 1–295.
- Выработка приоритетов: Новый подход к сохранению биоразнообразия в Крыму: Результаты программы “Оценка необходимости сохранения биоразнообразия в Крыму”. Вашингтон: BSP, 1999. 257 с.
- Биологическое и ландшафтное разнообразие Крыма: Проблемы и перспективы // Вопросы развития Крыма. Симферополь: Сонат, 1999. Вып. 11. С. 145–154.
- Леванець А.А., Садогурська С.О., Садогурський С.Ю. Водорості заповідників та національних природних парків України: Бібліографія. Ніжин: Наука–Сервис, 2001. 63 с.
- Зинова А.Д. Определитель зеленых, бурых и красных водорослей южных морей СССР. М.; Л.: Наука, 1967. 400 с.
- Голлербах М.М., Паламар-Мордвинцева Г.М. Визначник прісноводних водоростей України. Т. 6. Хар'ові водорості (Charophyta). Київ: Наук. думка, 1991. 500 с.
- Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: Мир и семья, 1995. 992 с.
- Кондратьева Н.В. Визначник прісноводних водоростей Української РСР. Т. 1. Синьозелені водорості – Суапорфіта, ч. 2. Клас гармогонієві – Hormogoniophyceae. Київ: Наук. думка, 1968. 525 с.
- Кондратьева Н.В., Коваленко О.В., Приходькова Л.П. Визначник прісноводних водоростей Української РСР. Т. 1. Синьозелені водорості – Суапорфіта, ч. 1: Загальна характеристика синьозелених водоростей Суапорфіта. Клас Хроококкові – Chroococcophyceae. Клас хамесифонові – Chamaesiphonophyceae. Київ: Наук. думка, 1984. 388 с.
- Заповідні і національні природні парки України / Редкол.: В. Шевчук та інші. Київ: Вища шк., 1999. 232 с.
- Природно-заповідний фонд України загальнодержавного значення: Довідник / Редкол.: В.Б. Леоненко та інші. Київ, 1999. 240 с.

14. Садогурский С.Е. Орнитогенное влияние на донную растительность лиманов, прилегающих к заповеднику "Лебяжьи острова" // Фауна, экология и охрана птиц Азово-Черноморского региона. Симферополь: Сонат, 1999. С. 68–69.
15. Садогурский С.Е. К изучению макрофитобентоса заповедника "Лебяжьи острова" (Черное море) // Тр. Никит. ботан. сада. 2001. Т. 120. С. 131–139.
16. Садогурский С.Е. К изучению макрофитобентоса заповедных акваторий Каркинитского залива (Черное море) // Альгология: 2001. Т. 11, № 3. С. 342–359.
17. Садогурский С.Е. Итоги изучения макрофитобентоса заповедника "Лебяжьи острова" (Черное море) // Наук. зап. Тернопол. держ. пед. ун-ту ім. В. Гнатюка. Сер. Біологія. 2001. № 3(14): Спец. вип. Гідроекологія. С. 153–155.
18. Садогурский С.Е. *Stilophora rhizodes* в акватории заповедника "Лебяжьи острова" (Черное море) // Вісті Біосферного заповідника "Асканія-Нова". 2002. Т. 4. С. 50–54.
19. Тарина Н.А., Костин С.Ю., Багрикова Н.А. Каркинитский залив // Численность и размещение гнездящихся околоводных птиц в водно-болотных угодьях Азово-Черноморского побережья Украины. Мелитополь; Киев: Бранта, 2000. С. 184–208.
20. Червона книга України: Рослинний світ / Редкол. Ю.Р. Шеллят-Сосонко (відп. ред.) та ін. Київ: Укр. енциклопедія, 1996. 608 с.
21. Калугина-Гутник А.А. Фитобентос Черного моря. Киев: Наук. думка, 1975. 248 с.
22. Перспективы создания единой природоохранной сети Крыма. Симферополь: Крымуннедгиз, 2002. 192 с.
23. Шперк Г. Очерки альгологической флоры Черного моря в систематическом, морфологическом и физиологическом отношениях. Харьков, 1869. 160 с.
24. Чернов В.К. К биологии водорослей у Южного берега Крыма // Рус. ботан. журн. 1929. Т. 8, № 8/9. С. 222–229.
25. Погребняк И.И., Маслов И.И. К изучению донной растительности района мыса Мартыян // Тр. Никит. ботан. сада. 1976. Т. 70. С. 105–113.
26. Погребняк И.И., Маслов И.И. О сезонной динамике биомассы макроскопических водорослей псевдолиторального пояса акватории морского участка заповедника "Мыс Мартыян" // Там же. 1980. Т. 81. С. 64–76.
27. Маслов И.И. Фитобентос псевдолиторального пояса района Ялты // Там же. 1984. Т. 94. С. 72–87.
28. Маслов И.И. Донная растительность Южного берега Крыма, ее рациональное использование и охрана: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Кишинев, 1985. 22 с.
29. Маслов И.И., Белич Т.В., Садогурский С.Е. Виды водорослей-макрефитов новые для Южного берега Крыма // Экологико-физиологические исследования водорослей и их значение для оценки состояния природных вод. Ярославль, 1996. С. 64–65.
30. Маслов И.И., Белич Т.В., Садогурский С.Е. Эколого-флористическая характеристика донной растительности заповедника "Мыс Мартыян" // Матеріали з'їзду "Сучасні гідроекологічні проблеми України та шляхи їх вирішення", 27–31 жовтня 1997 р., м. Київ. Київ, 1997. С. 33–34.
31. Маслов И.И., Саркина И.С., Белич Т.В., Садогурский С.Е. Аннотированный каталог водорослей и грибов заповедника "Мыс Мартыян". Ялта, 1998. 31 с.
32. Белич Т.В. Распределение макрофитов псевдолиторального пояса на Южном берегу Крыма: Автограф. дис. ... канд. биол. наук. Ялта, 1993. 22 с.
33. Белич Т.В. Антропогенно обусловленные изменения водорослевых фитоценозов псевдолиторали // Бионидикация антропогенного влияния на экосистемы Южного берега Крыма / Гос. Никит. ботан. сад. Ялта, 1997. С. 90–108. Деп. в ВНИТИ 05.12.97, № 3557-B97.
34. Белич Т.В. Особенности псевдолиторальных фитоценозов заповедника "Мыс Мартыян" // Роль охраниваних природных территорий у збереженні біорізноманіття: Матеріали наук. конф. присв. 75-річчю Канівського природного заповідника (Канів, 8–10 вересня 1998 р.). Канів, 1998. С. 50–51.
35. Белич Т.В., Маслов И.И. Некоторые редкие виды морских водорослей Южного берега Крыма // Український фітоценологічний збірник. Сер. А. Київ, 1999. Вип. 1/2 (12/13). С. 223.
36. Белич Т.В., Маслов И.И. Мониторинг фитобентоса псевдолиторали природного заповедника "Мыс Мартыян" // Тр. Никит. ботан. сада. 2001. Т. 120. С. 158–162.
37. Садогурский С.Е. Современное состояние зостеровых фитоценозов в акватории заповедника "Мыс Мартыян" // Ботанические сады – центры сохранения биологического разнообразия мировой флоры: Тезисы докладов сессии ботанических садов Украины (13–16 июня 1995 г., Ялта). Ялта, 1995. С. 184–185.
38. Садогурский С.Е. Эколого-флористическая характеристика фитоценозов морских трав у берегов Крыма: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ялта, 1996. 22 с.
39. Садогурский С.Е. Эколого-биологические особенности видов рода *Zostera* L. у Южного берега Крыма // Бюл. Никит. ботан. сада. 1998. Вып. 80. С. 27–36.
40. Садогурский С.Е. Альгофлора фитоценозов *Zostera* L. у Южного берега Крыма // Там же. С. 36–48.
41. Садогурская С.А. Предварительные данные о видовом разнообразии *Cyanophyta* супралиторали Южного берега Крыма // Экология моря. 2000. № 52. С. 48–51.
42. Садогурская С.А. Водоросли супралиторальной зоны заповедника "Мыс Мартыян" // Тез. VII Молодеж. конф. ботаников в Санкт-Петербурге, 15–19 мая, 2000. СПб., 2000. С. 81.

43. Исков В.П., Корнилова Н.В., Расин Ю.Г. и др. Проект организации территории и охраны природных комплексов Опукского природного заповедника. № ГР 0199U02097. Ялта: КрИЭП, 1999. Т. 3-4. 375 с.
44. Маслов И.И. Макрофитобентос некоторых заповедных акваторий Черного моря // Альгология. 2002. Т. 12, № 1. С. 81–95.
45. Садогурская С.А., Садогурский С.Е., Белич Т.В. Організація моніторинга морського фітобентоса Опукського природного заповідника // Еколо-біологічні дослідження на природних та антропогенно-змінених територіях: Матеріали наук. конф. молодих вчених (Кривий Ріг, 13–16 травня 2002 р.). Кривий Ріг, 2002. С. 342–346.
46. Волков Л.И. Материалы к флоре Азовского моря // Тр. Рост. обл. биол. о-ва. 1940. Вып. 4. С. 114–137.
47. Исков В.П., Корнилова Н.В., Расин Ю.Г. и др. Проект организации территории и охраны природных комплексов Казантипского природного заповедника. № ГР 0199U02097. Ялта: КрИЭП, 1999. Т. 1/2. 350 с.
48. Садогурская С.А. Флора Cyano phyta супралиторали Казантипского природного заповедника (Азовское море) // Тр. Никит. ботан. сада. 2001. Т. 120. С. 124–131.
49. Белич Т.В., Садогурская С.А., Садогурский С.Е. Організація моніторинга морського фітобентоса Казантипського природного заповідника // Наук. вісн. Чернівецького ун-ту. Сер. Біологія. 2002. Вип. 144. С. 24–31.
50. Єжов В.М., Корженевський В.В., Садогурський С.Ю. Перспективи і проблеми розвитку природних заповідників Керченського півострова (АР Крим) // Екол. вісн. 2002. № 7/8. С. 4–7.

SUMMARY

Sadogursky S.E., Belich T.V., Sadogurskaya S.A., Maslov I.I. Species composition of phytobenthos in the nature reserves in the Crimea

The results of long-term observations, carried out in four nature reserves, are presented. Biodiversity of phytobenthos proved to be high in all of them and varied from 90 (Lebyazhy ostrova) to 196 species (Cape Martiyan).

АНАТОМИЯ, МОРФОЛОГИЯ

УДК 581.3:634.6:635.9 (477.75)

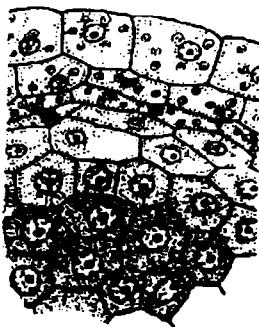
СРАВНИТЕЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ МУЖСКОЙ И ЖЕНСКОЙ ГЕНЕРАТИВНОЙ СФЕРЫ НЕКОТОРЫХ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ

C.B. Шевченко

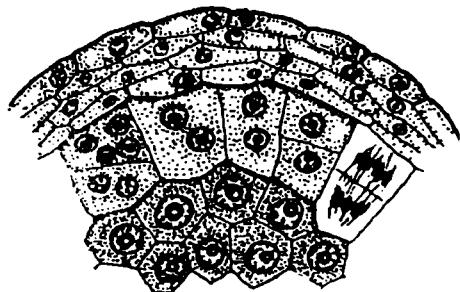
Процессы формирования генеративной сферы цветковых растений, опыления, оплодотворения, образования семян и в целом семенного размножения представляют значительный интерес для решения многих проблем теоретической ботаники, практической селекции, интродукции и охраны природы. Поскольку типы генеративных структур в определенной степени консервативны и таксононспецифичны, изучение особенностей их развития, сравнительный анализ и выявление общих закономерностей позволяют установить эволюционные тенденции, могут служить показателем родства или удаленности тех или иных таксонов и имеют существенное значение при установлении сложных филогенетических связей [1–13].

В данной работе мы приводим результаты сравнительного исследования процессов формирования мужской и женской генеративной сферы представителей шести семейств цветковых растений, занимающих разное положение в системе: *Asimina triloba* L. (семейство *Annonaceae*), *Arbutus andrachne* L. (семейство *Ericaceae*), *Pistacia lentiscus* Fisch. et May. (семейство *Anacardiaceae*), *Zizyphus jujuba* Mill. (семейство *Rhamnaceae*), *Davida involucrata* Baill. (семейство *Davidiaceae*) и *Olea europaea* L. (семейство *Oleaceae*). Цитоэмбриологические исследования проводили на постоянных препаратах, приготовленных по общепринятым методикам [14–16]. Материал (цветковые почки, бутоны и цветки) фиксировали смесью Карнума (6 : 3 : 1) и фиксатором Чемберлена (90 : 5 : 5). Препараты окрашивали метиловым зеленым и пиронином с подкраской алциановым синим по усовершенствованной нами методике Унна [17, 18].

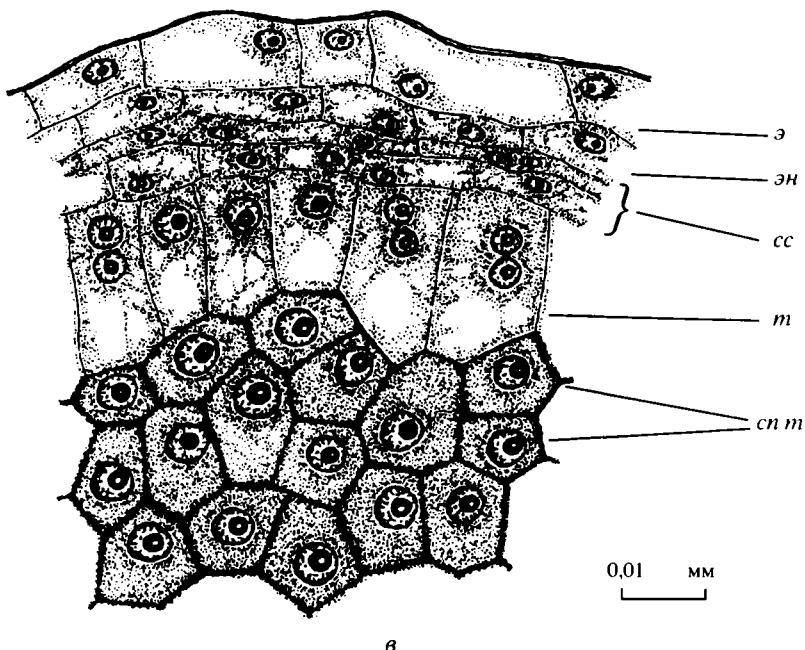
Сравнение развития микроспорангия и пыльника у названных выше видов показало, что у *Davida involucrata*, *Zizyphus jujuba* и *Olea europaea* эти процессы проходят идентично. Пыльник у них 4-гнездный, 2-тековый, вскрывается двумя продольными щелями. Им свойствен центробежный тип формирования стенки микроспорангия, при котором танетум является производным первичного париетального слоя. Стенка микроспорангия полностью сформирована к началу мейоза и состоит из эпидермиса, одного-двух средних слоев и секреторного тапетума (рис. 1). Тетрада микроспор образуется симультанно, зрелые пыльцевые зерна одиночные, 2-клеточные. Зрелая стенка микроспорангия представлена уплощенными клетками эпидермиса и фиброзным эндотецием, наблюдаются также остатки тапетума в виде тапетальных пленок с орбикулами (рис. 2).



a



b



в

Рис. 1. Сформированная стенка микроспорангия *Davidia involucrata* (*a*), *Zizyphus jujuba* (*b*) и *Olea europaea* (*в*)

э – эпидермис, эн – эндотеций, cc – средние слои, т – тапетум, cn m – спорогенная ткань

Пыльник у *Pistacia mutica* также 4-гнездный, 2-тековый, вскрывается щелями. Но для нее характерен центростремительный тип развития стенки микроспорангия, и тапетум является производным вторичного париетального слоя. Сформированная стенка микроспорангия представлена эпидермисом, эндотецием, 1–3 средними слоями и секреторным тапетумом. Стенка зрелого пыльника состоит из эпидермиса, клетки которого значительно увеличиваются за счет остатков среднего слоя и фиброзного эндотеция. Тетрада микроспор формируется симультанно, зрелые пыльцевые зерна 2-клеточные, одиночные (рис. 3).

Значительно отличается от описанных выше видов *Arbutus andrachne*: пыльник у него 4-гнездный, но вскрывается порами, в стенке микроспорангия не образуется фиброза, а клетки эпидермиса заполняются танинами, что, по-видимо-

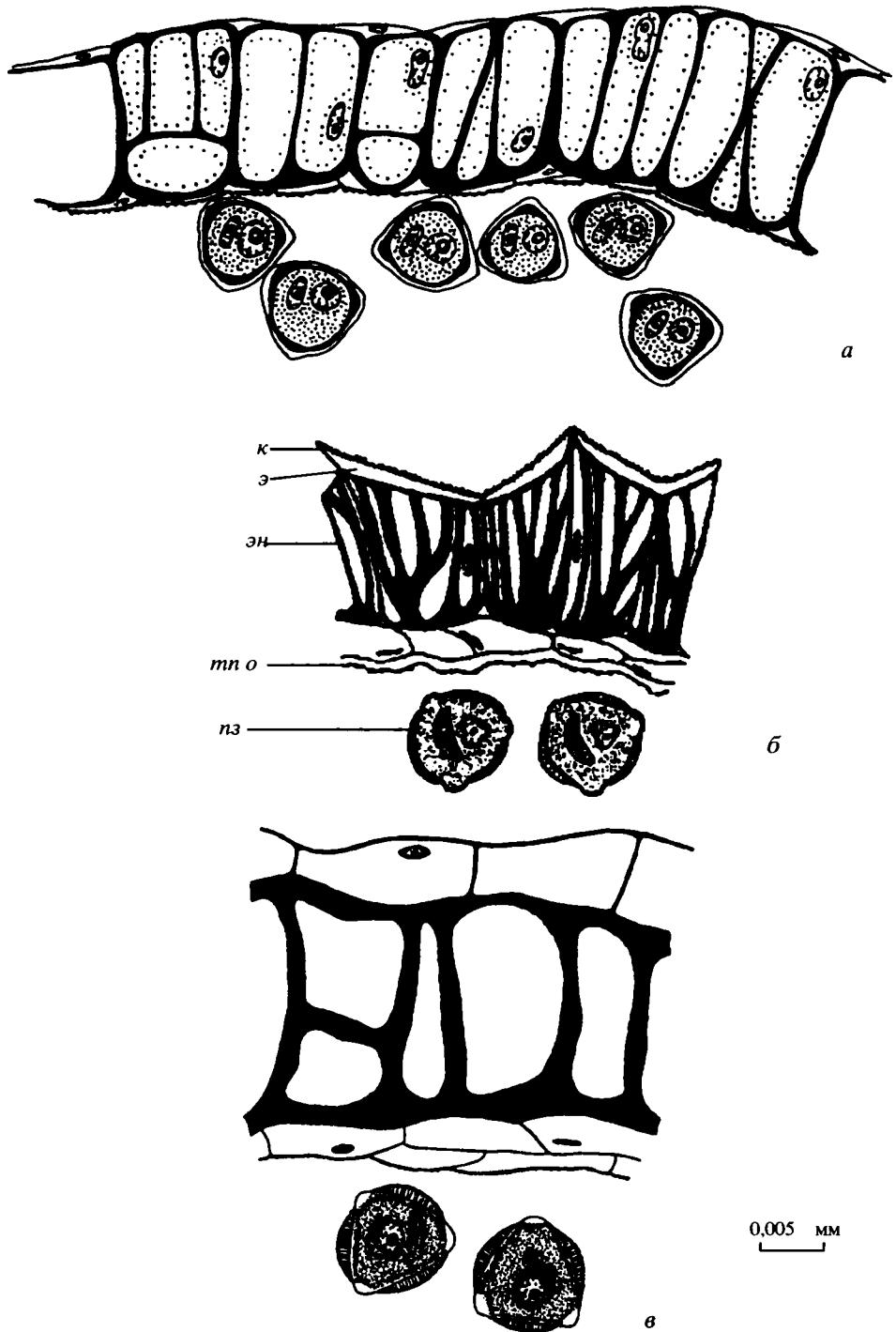
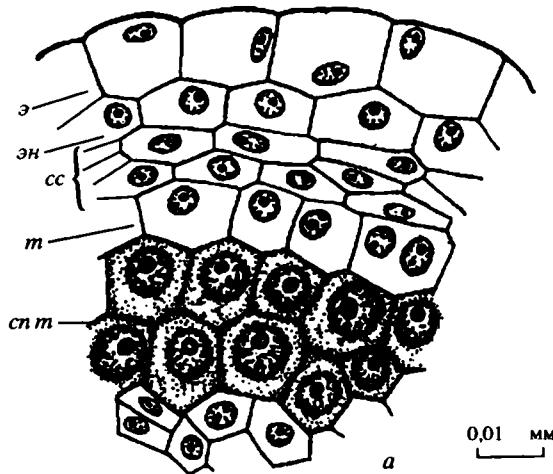
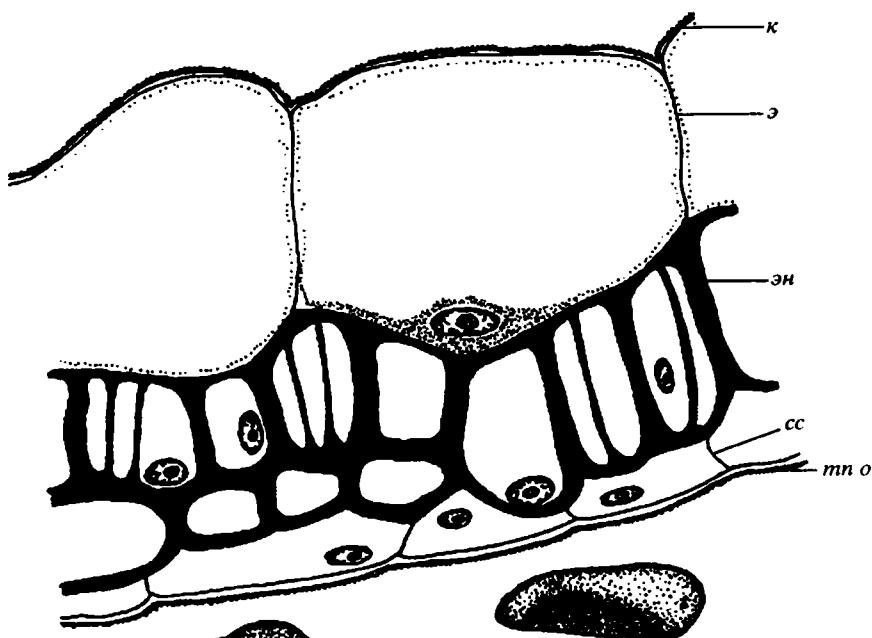


Рис. 2. Стенка зрелого пыльника *Zizyphus jujuba* (а), *Davidia involucrata* (б) и *Olea europaea* (в)
 к – кутикула, э – эпидермис, эн – эндотегмий, тп о – тапетальная пленка с орбикулами, из – пыльцевое зерно



a

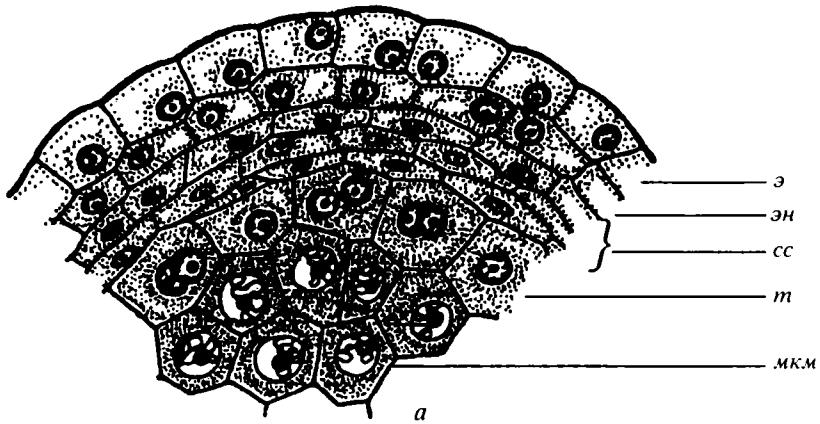
0,01 мм



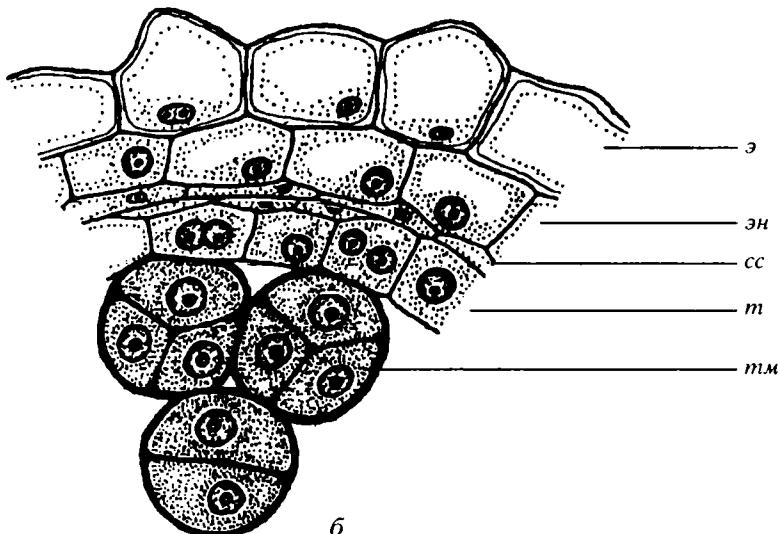
б

0,005 мм

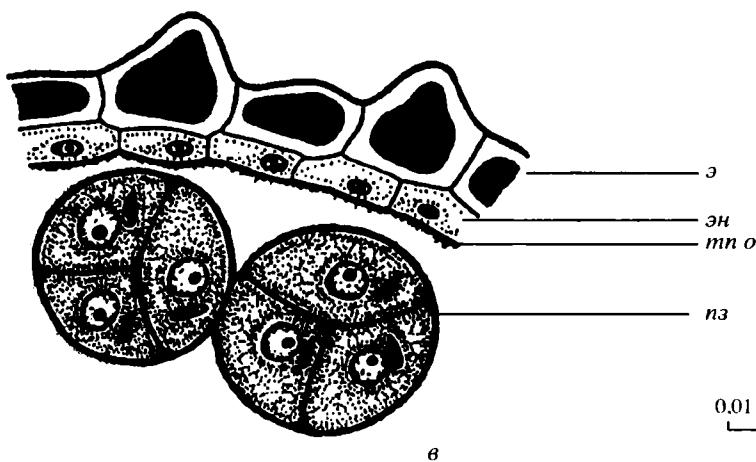
Рис. 3. Фрагменты сформированного (*а*) и зрелого (*б*) микроспорангия *Pistacia mutica*
к – кутикула, э – эпидермис, эн – эндотегмий, СС – средние слои, *mn o* – тапетальная пленка с орбикулами, пз – пыльцевое зерно, *сп т* – спорогенная ткань, *т* – тапетум



a



б



в

Рис. 4. Фрагменты стенки микроспорангия *Arbutus andrachne* на стадии мейоза (*а*), на стадии тетрад микроспор (*б*) и на стадии двухклеточной пыльцы (*в*)

э – эпидермис, эн – эндотетий, cc – средние слои, т – тапетум, мкм – материнские клетки микроспор, т.м – тетрада микроспор, тп о – тапетальная пленка с орбикулами, пз – пыльцевое зерно

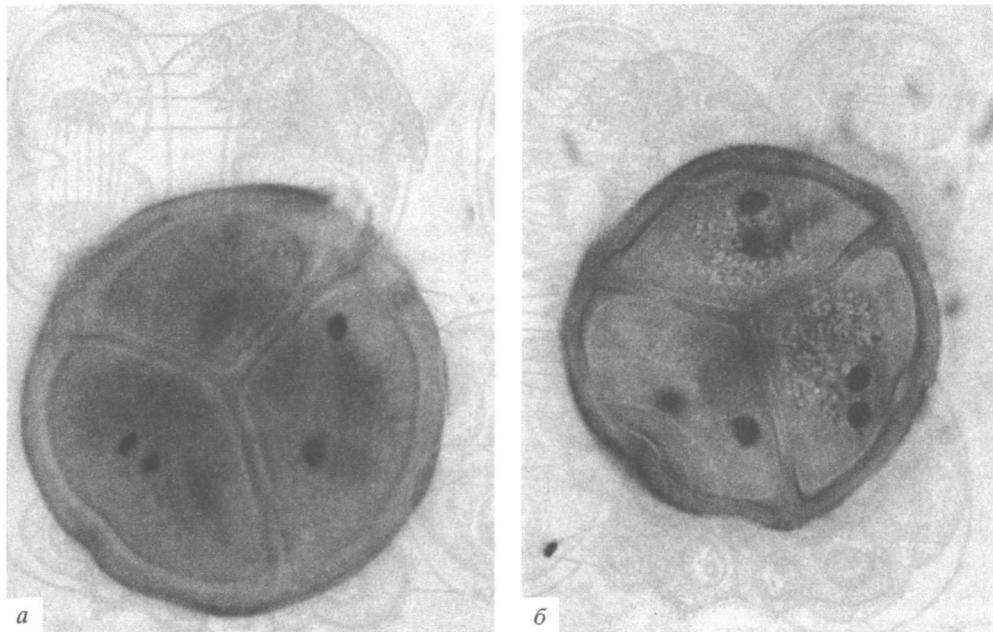


Рис. 5. Пыльцевое зерно *Arbutus andrachne* на стадии спермиогенеза (а) и зрелое трехклеточное пыльцевое зерно (б)

му, является особым приспособлением, укрепляющим верхушку пыльника и исключающим слипание стенок в зрелом пыльнике. Формирование стенки микроспорангия идет центростремительно, тапетум происходит из вторичного париетального слоя, и сформированная стенка состоит из эпидермиса, эндотеция, 3 средних слоев и секреторного тапетума (рис. 4). Стенка зрелого пыльника представлена таниносодержащим эпидермисом, сплющенными клетками эндотеция и тапетальной пленкой. Формирование тетрады микроспор симультанное, зрелая пыльца сложная (тетраидная), 3-клеточная, спермиогенез происходит в пыльцевом зерне (рис. 5).

Сопоставляя особенности формирования и строения пыльника у *Arbutus andrachne*, *Pistacia mutica*, *Davidia involucrata*, *Olea europaea*, *Zizyphus jujuba* с таковыми у *Asimina triloba* при наличии сходства следует отметить важные черты отличия. У *Asimina triloba* пыльник имеет крупный связник с надсвязником; очень крупные (иногда до 500 мкм в диаметре) пыльцевые зерна с толстой сетчатой экзиной собраны в рыхлые тетрады, которые могут сбрасывать экзину и распадаться. Подобная способность сбрасывать экзину отмечена была также у некоторых голосеменных [19]. Кроме того, у *Asimina triloba* тапетум является производным трех типов тканей: париетальной, меристемы связника и спорогенной. Стенка микроспорангия развивается центростремительно и сформированная состоит из эпидермиса, эндотеция, 2–3 средних слоев и секреторного тапетума (рис. 6). Вопрос о том, может ли тапетум происходить из спорогенной ткани, остается дискуссионным [20–27]. Так, P. Maheshwari [21] и Kapil [22] не исключают происхождения тапетума из наружных спорогенных клеток, хотя большинство ученых считают возможным развитие тапетума только из париетальной ткани. Однако K. Мейер [23] наблюдал у представителей семейства *Casuarinaceae* формирование тапетума из спорогенной ткани. N.N. Bhandari [24],

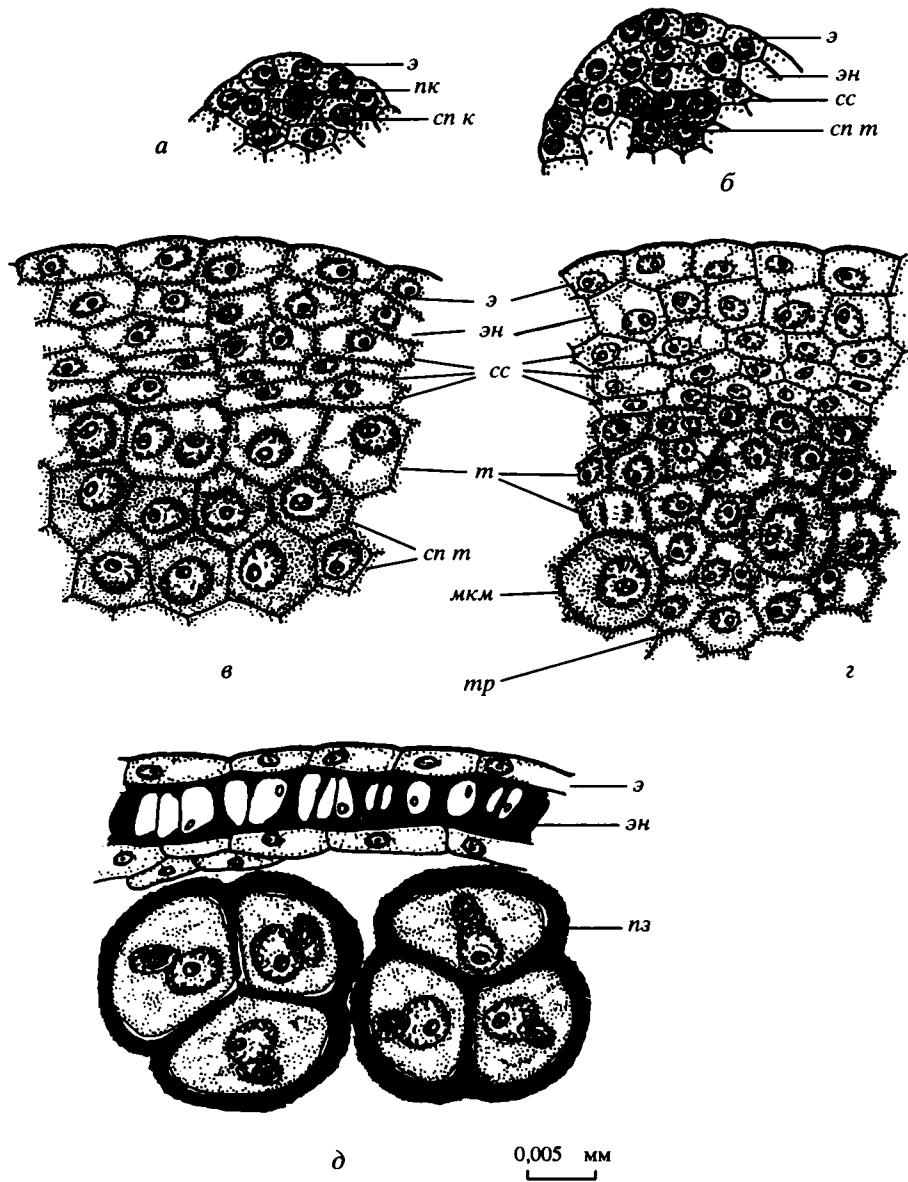


Рис. 6. Фрагменты микроспорангия *Asimina triloba* на разных стадиях развития

а – образование париетальной и спорогенной клеток; б – формирование средних слоев и спорогенной ткани; в – сформированная спорогенная ткань; г – микроспороциты; д – двухклеточные пыльцевые зерна

э – эпидермис, пк – париетальная клетка, сп к – спорогенная клетка, сс – средний слой, сп тк – спорогенная ткань, эн – эндотеций, т – тапетум, пз – пыльцевое зерно

25] описывал аналогичную картину у представителей семейства *Winteraceae*. И.И. Шамров [26], представляя анализ формирования стенки микроспорангия у представителей семейства *Gentianaceae*, указывает, что тапетальные перегородки между клетками спорогенного комплекса представляют собой результат деления в радиальном направлении клеток тапетума со стороны связника, которые, вклиниваясь между спорогенными, соединяются с клетками тапетума па-

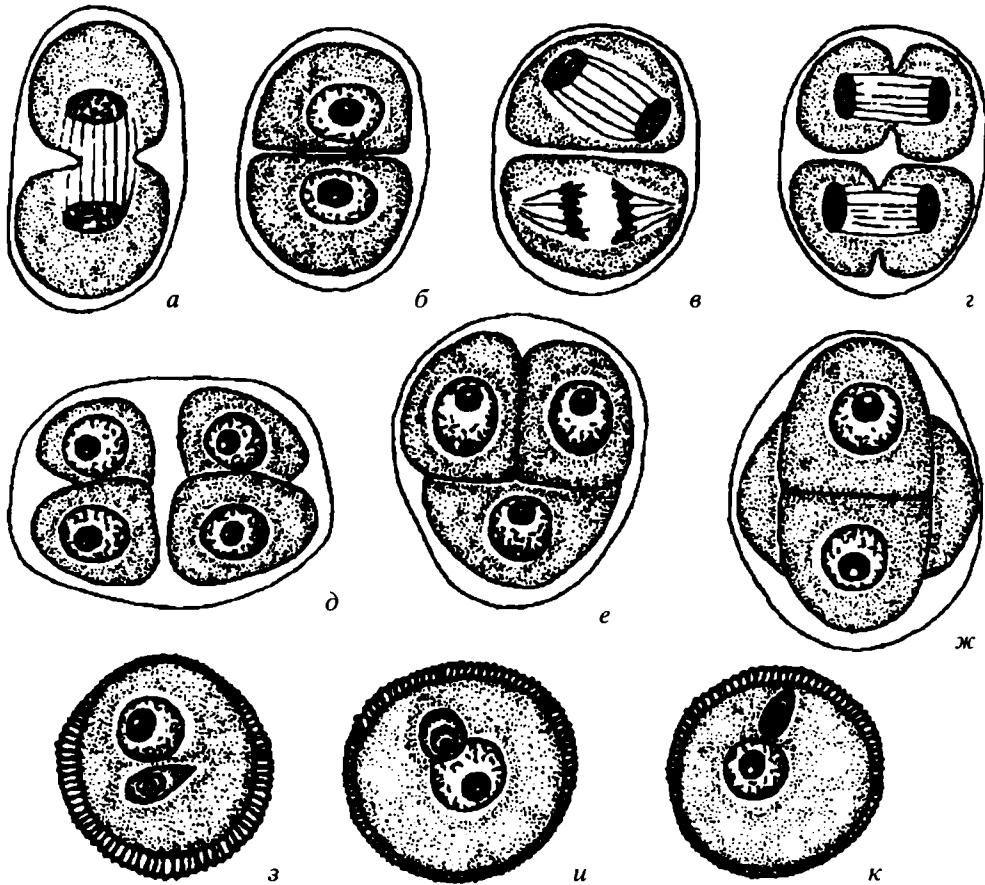


Рис. 7. Микроспорогенез и разные стадии формирования пыльцевого зерна у *Asimina triloba*
а – первое деление мейоза; б – диада микроспор; в, г – второе деление мейоза; д–ж – тетрады микроспор; з–к – двухклеточные пыльцевые зерна

риетального происхождения. Н. Тобе и Р. Рейвен [27], исследуя эволюционные преобразования пыльников у 50 видов семейства *Onagraceae*, представляющих все 17 родов семейства, установили, что и для них свойственно наличие перегородки, разделяющей спорогенную ткань. И в зависимости от строения перегородок они выделяют тапетальную, построенную только из клеток тапетума, и паренхиматозную, производную тапетума и паренхимы. У ряда родов в дополнение к горизонтальным перегородкам отмечено образование вертикальной перегородки. Мы также наблюдали вертикальные перегородки у *Asimina triloba*. Результаты наших исследований согласуются с данными Н.К. Парулекар [28, 29], который, изучая эмбриологические особенности различных представителей семейства *Annonaceae* – *Cananga*, *Annona*, *Geniothalamus*, описывает происхождение тапетальных перегородок как результат нетипичной дифференциации спорогенных клеток.

Таким образом, учитывая собственные и литературные данные [23, 24, 25, 21, 22, 30, 31, 27], нам представляется обоснованным в данном случае говорить о возможности дифференциации клеток спорогенной ткани как в микроспороциты, так и в тапетум. Особенно это относится к семействам, расположенным в

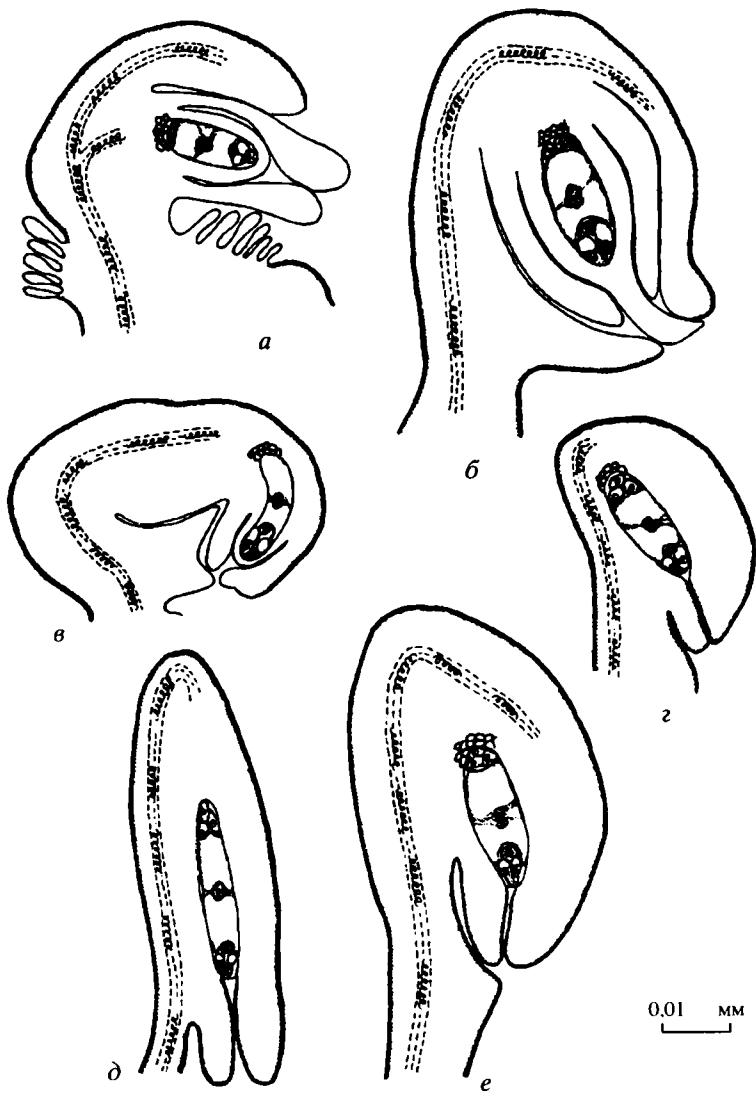


Рис. 8. Схемы строения семязачатков *Asimina triloba* (а), *Zizyphus jujuba* (б), *Pistacia lentiscus* (в), *Arbutus andrachne* (г), *Davidia involucrata* (д) и *Olea europaea* (е)

основании филогенетической системы. Эта способность спорогенной ткани дифференцироваться в тапетум, чтобы увеличить тапетальный комплекс, подтверждает важную полифункциональную роль тапетума, который, как известно, является основной питательной тканью пыльника, участвует в образовании экзины, полленкита, трифины, телец Убиша, висцина [6, 12, 32–35].

Относительно типа образования тетрады микроспор у *Asimina triloba*, как и у других представителей семейства *Annonaceae*, в литературе нет единого мнения. Так, K. Schnarf [36] указывает, что для *Annona cherimolia* характерен симультанный тип. R. Sastri [37] установил у *Uvaria kirkii* и *Annona reticulata* сукцессивный тип, а у *Saccopetalum tamentosum* и *Asimina triloba* симультанный. K. Periasamy [38] также описывает симультанный тип формирования тетрады

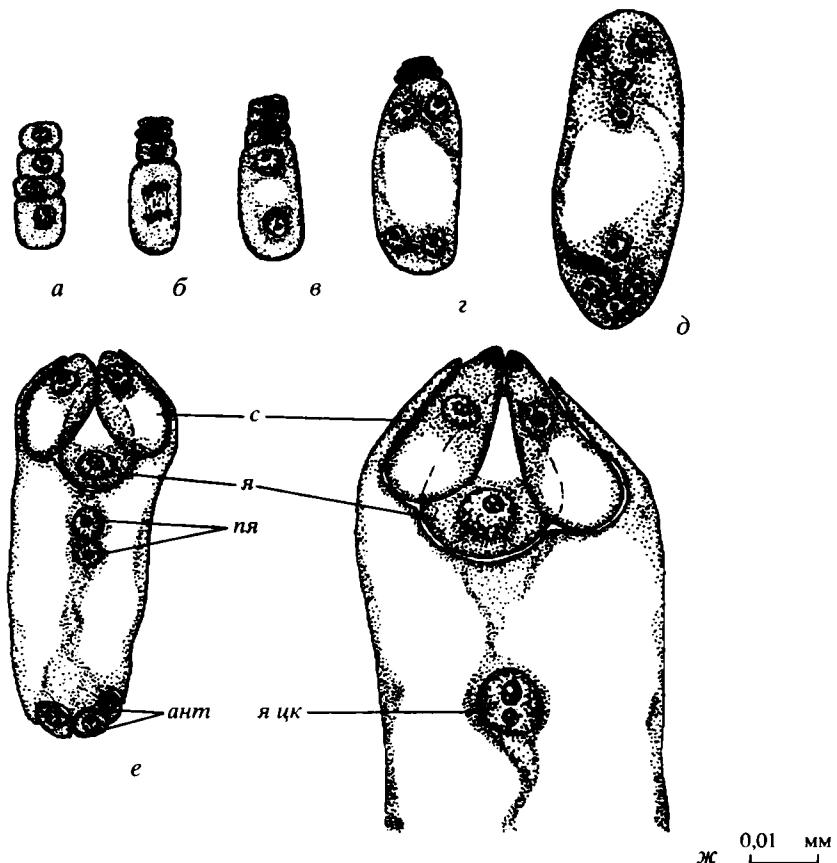


Рис. 9. Развитие зародышевого мешка *Asimina triloba*

а – тетрада мегаспор; б – первое деление при формировании зародышевого мешка; в–д – 2-, 4- и 8-ядерный зародышевый мешок; е – 7-клеточный зародышевый мешок; ж – яйцевой аппарат и ядро центральной клетки зародышевого мешка

с – синергиды, я – яйцеклетка, пя – полярные ядра, ант – антиподы, я цк – ядро центральной клетки зародышевого мешка

микроспор у представителей семейства *Annonaceae*. В то время как G. Samuelsson [39] и J. Locke [40] указывают, что *Asimina triloba* свойствен сукцессивный тип. Результаты наших исследований также свидетельствуют о том, что у *Asimina triloba* наблюдается сукцессивный тип формирования тетрады микроспор (рис. 7).

Известно, что тип семязачатка может служить достаточно надежным таксономическим признаком, однако при этом необходимо учитывать и особенности развития и строения элементов семязачатка (тип археспория, наличие или отсутствие париетальных клеток, нуцеллярного колпачка, интегументального тапетума и др.). Сравнивая семязачатки изученных нами видов, можно отметить, что в основном они анатропные, но по мере развития, особенно после оплодотворения, у *Pistacia terebinthus* положение семязачатка меняется, и он становится кампилотропным (рис. 8). Вместе с семязачатком изменяется форма зародышевого мешка, что, по мнению F. Bouman [41, 42], имеет вторичный характер и создает определенные преимущества: зародыш может быть в два раза длиннее семени. Степень развития нуцеллуса у представленных видов различна: у *Asimina*

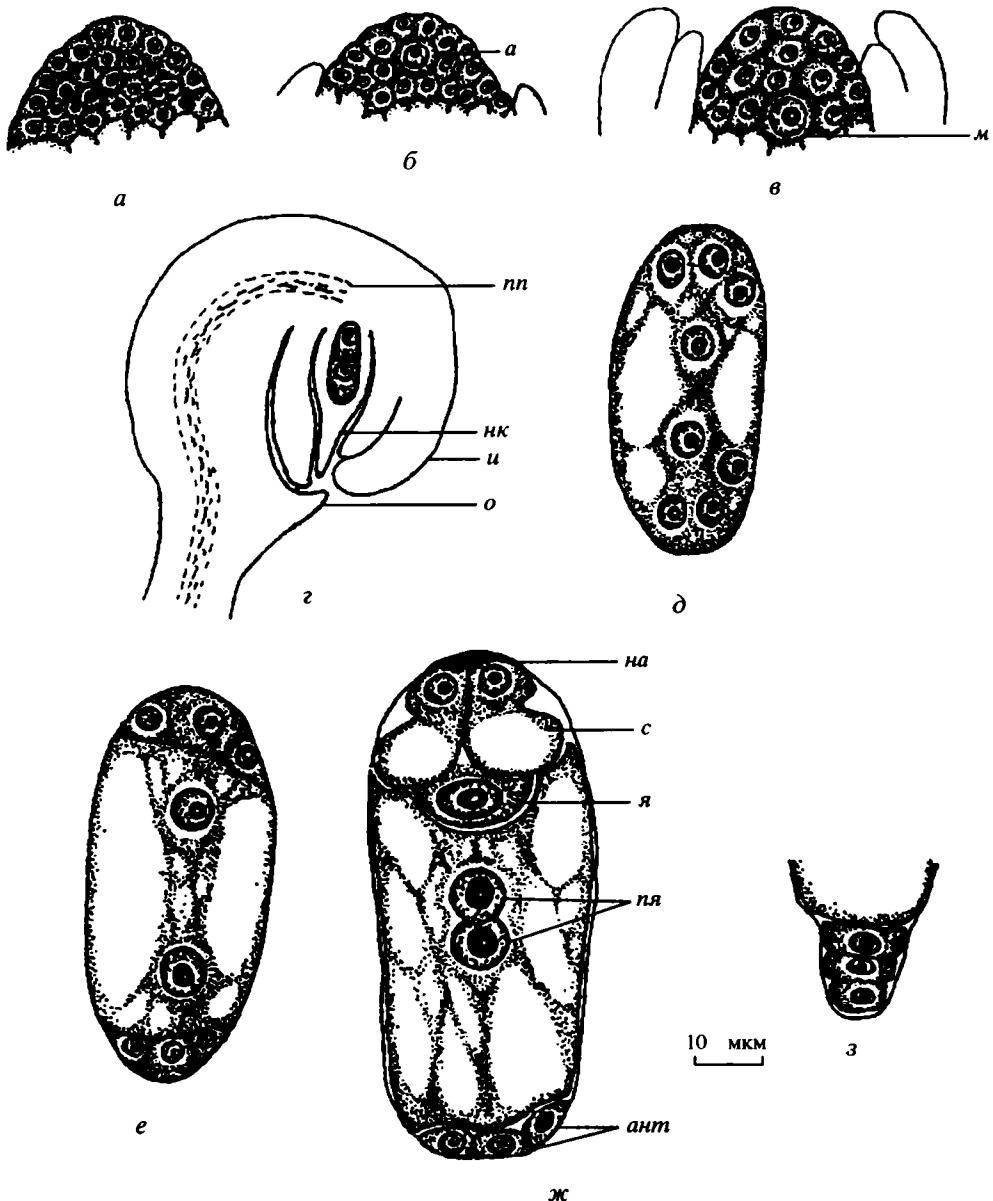


Рис. 10. Формирование семязачатка и развитие зародышевого мешка *Zizyphus jujuba*
 а – заложение семязачатка; б – археспорий и начало развития интегументов; в – семязачаток на стадии мегаспороцита; г – сформированный семязачаток с диадой мегаспор; д – 8-ядерный зародышевый мешок; е – дифференциация элементов зародышевого мешка; ж – зрелый зародышевый мешок; з – клетки-антитиоды

а – археспорий, в – мегаспороцит, г – проводящий пучок, нк – нукеллярный колпачок, и – интегумент, о – обтуратор, на – ниггелльный аппарат, с – синергиды, я – яйцеклетка, пя – полярные ядра, ант – антиподы

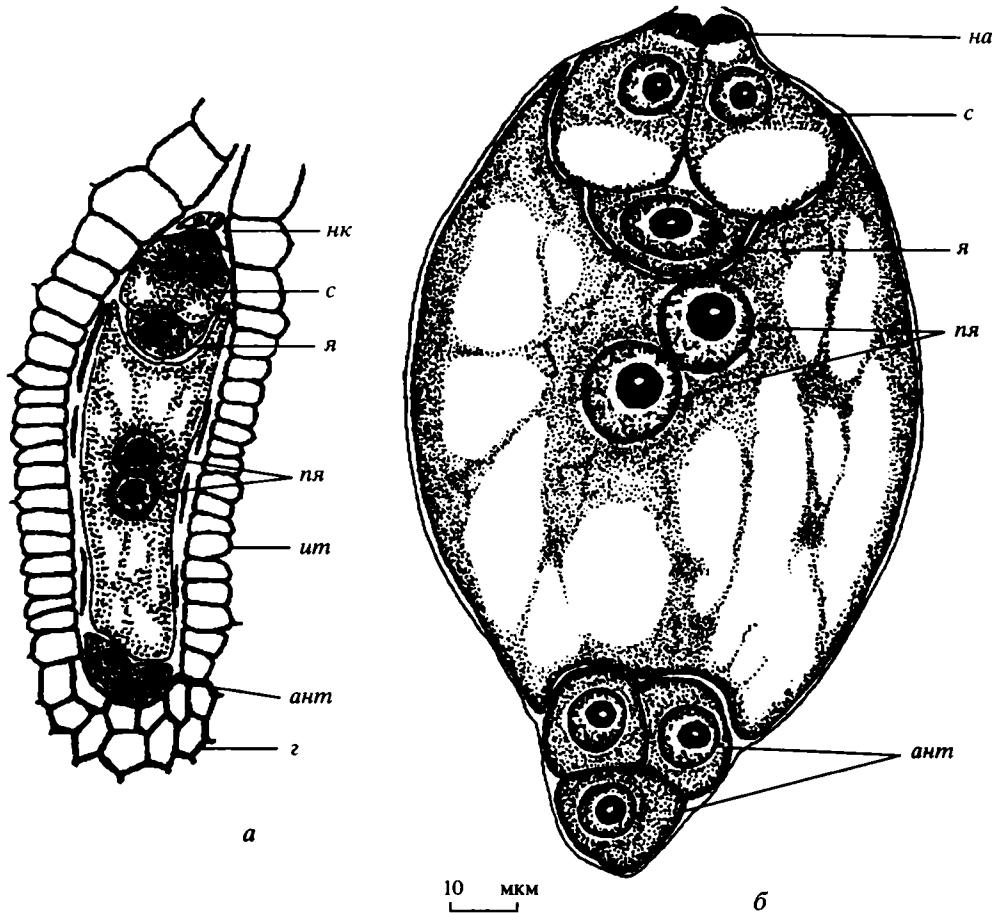


Рис. 11. Схемы зрелого зародышевого мешка *Arbutus andrachne* (а) и *Pistacia mutica* (б)
 нк – нукеллярный колпачок, с – синергиды, я – яйцеклетка, пя – полярные ядра, имт – интегументальный тапетум, ант – антиподы, г – гипостаза, на – нитчатый аппарат

triloba, *Pistacia mutica*, *Zizyphus jujuba* и *Davida involucrata* семязачаток красину-целлятный, у *Arbutus andrachne* и *Olea europaea* – тенуинукеллятный. У *Asimina triloba* и *Zizyphus jujuba* формируются два интегумента, для остальных характерен один интегумент и только у *Pistacia mutica* закладывается один интегумент, который, однако, иногда на верхушке расщепляется и образует небольшой второй интегумент. Аналогичную картину наблюдали А. Grundwag [43] у *Pistacia atlantica*, *Pistacia lentiscus* и *Pistacia saportae* и Н. Copeland [44] у *Anacardium oxidentale*. Поскольку для некоторых других представителей семейства *Anacardiaceae*, например для *Rhus coriaria* [45] и *Shinus molle* [46] характерна битегмальность, по-видимому, такой тип формирования интегумента, какой мы наблюдали у видов рода *Pistacia* [47, 48], в эволюционном плане является переходным от битегмальности к унитегмальности.

Сосудистый пучок у *Arbutus andrachne*, *Pistacia mutica* и *Davida involucrata* доходит до халазы, в то время как у *Asimina triloba*, *Zizyphus jujuba* и *Olea europaea* он проходит в интегумент, что является показателем примитивности семязачатка (рис. 8).

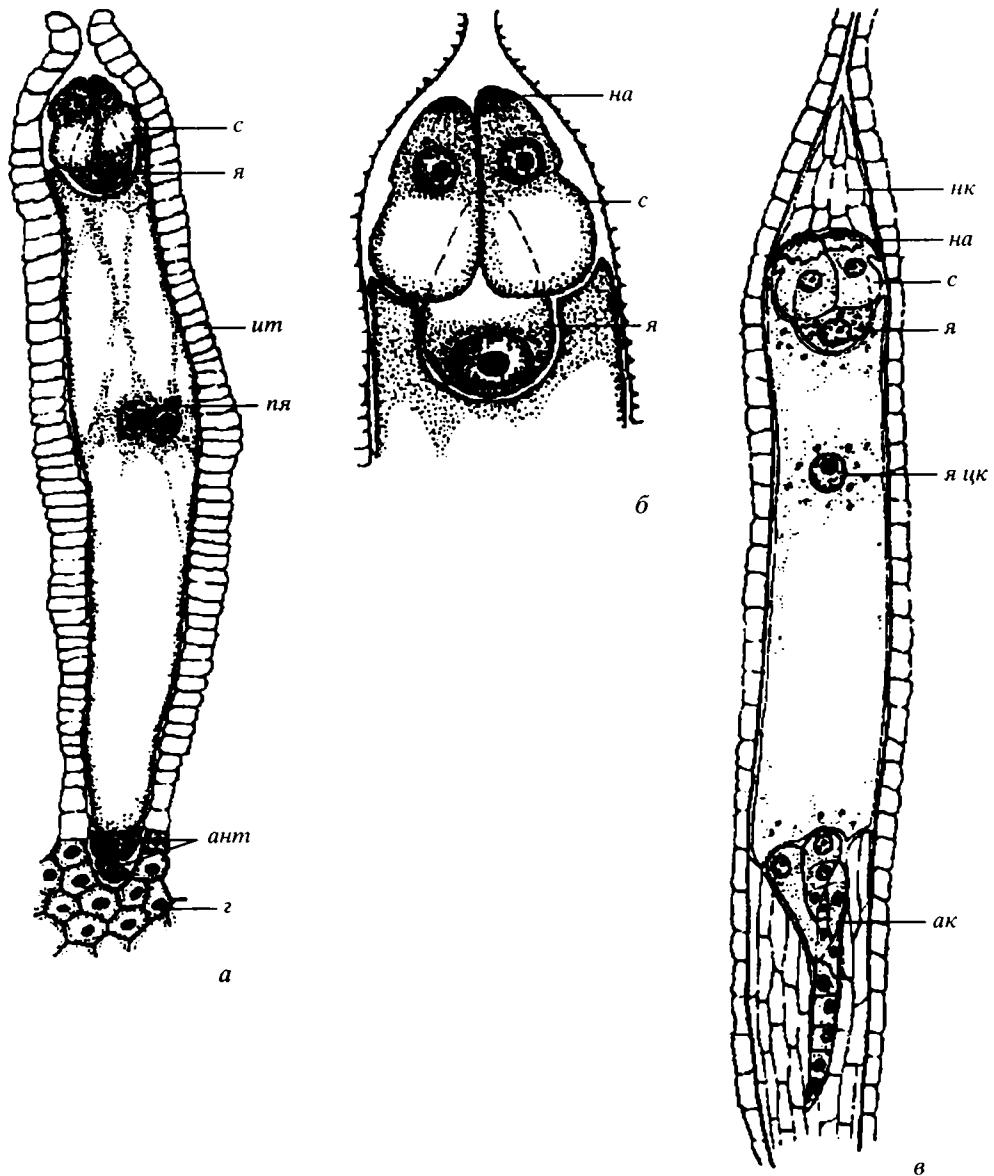


Рис. 12. Схемы зрелого зародышевого мешка (а) и яйцевого аппарата (б) *Arbutus andrachne* и зрелого зародышевого мешка *Davidia involucrata* (в)

нк – нуцеллярный колпачок, на – нитчатый аппарат, с – синергиды, я – яйцеклетка, я цк – ядро центральной клетки зародышевого мешка, ак – антиподальный комплекс

Ост. обозн. см. рис. 11

Обращая внимание на один из основных признаков строения семязачатка – положение археспория, следует заметить, что у *Arbutus andrachne* и *Olea europaea* археспорий дифференцируется и преобразуется в мегаспороцит в субэпидермальном слое, тогда как у *Asimina triloba* (рис. 9), *Pistacia mutica*, *Davidia involucrata* и *Zizyphus jujuba*, дифференцируясь в субэпидермальном слое, археспорий делится периклинально и образует париетальную и спорогенную клетки. Из па-

риетальной клетки развивается многослойная париетальная ткань, а спорогенная клетка дифференцируется в мегаспороцит. Наши данные о положении одноклеточного археспория *Asimina triloba* в субэпидермальном слое согласуются с таковыми R. Schnarf [36] для представителей семейства и не совпадают с мнением Oes [49], Juliano [50] и Lampton [51], что археспорий у *Annonaceae* дифференцируется в нуцеллусе под четырьмя слоями париетальных клеток. По нашим наблюдениям, под слоем париетальных клеток дифференцируется мегаспороцит.

У *Pistacia mutica* и *Davidaia involucrata* археспорий одноклеточный, у остальных видов он может быть одно- и двухклеточным, а у *Asimina triloba* и многоклеточным.

Зародышевый мешок у *Asimina triloba*, *Arbutus andrachne*, *Pistacia mutica* и *Davidaia involucrata* моноспорический *Polygonum*-типа, у *Zizyphus jujuba* и *Olea europaea* он биспорический *Allium*-типа (рис. 10–12). Характерными особенностями зародышевого мешка *Pistacia mutica* является значительное его увеличение по мере развития и изменение формы. У *Zizyphus jujuba* возможно различное положение клеток-антипод, тогда как у *Davidaia involucrata* может развиваться антиподальный комплекс.

Основываясь на критериях морфолого-эволюционных рядов, предложенных В.А. Поддубной-Арнольди [1], G. Davis [52] и А.Л. Тахтаджяном [4], необходимо отметить, что изученным нами видам цветковых растений присущи черты и примитивности и продвинутости, но в разной степени. Так, если у *Asimina triloba* практически все признаки примитивны (наличие крупного связника и надсвязника, центростремительный тип формирования стенки микроспорангия, красинуцеллярность и битегмальность семязачатка, наличие сосудистого пучка в интегументе, многоклеточный археспорий и др.), то для других видов характерно сочетание признаков примитивности и продвинутости. Иными словами, представленным видам, несмотря на их разное положение в системе, свойственно явление гетеробатмии, свидетельствующее о том, что эволюционные преобразования их репродуктивных структур происходят гетерохронно и не всегда совпадают с темпами эволюции других морфологических признаков, и по мере удаления от основания системы явно прослеживается тенденция к прогрессивной эволюции.

ЛИТЕРАТУРА

1. Поддубная-Арнольди В.А. Значение эмбриологических исследований для филогенетической системы // Проблемы ботаники. М.; Л.: Наука, 1958. Вып. III. С. 196–247.
2. Батыгина Т.Б., Титова Г.Н., Шамров И.И. Сравнительная эмбриология нимфейных (*Nemphales* s.l.) в связи с вопросами их филогении и систематики // Тез. докл. VIII Моск. совещ. "Филогения и систематика растений". М.: Наука, 1991. С. 11–14.
3. Яковлев М.С. Принципы выделения основных эмбриологических типов и их значение для филогении покрытосеменных // Проблемы ботаники, 1958. Вып. III. С. 168–195.
4. Тахтаджян А.Л. Система и филогения цветковых растений. М.; Л.: Наука, 1966. 610 с.
5. Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. 439 с.
6. Johri B.M. Angiosperm embryology and taxonomy. Delhi: Nat. Inst. Sci. India, 1967. Р. 263–268.
7. Камелина О.П. Сравнительно-эмбриологический анализ как метод филогенетической систематики цветковых растений: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Ташкент, 1991. 80 с.
8. Kordum E.L. Evolutionary and taxonomic aspects of anther tapetum development angiosperms // Ukr. Botan. J. 1994. Vol. 51, N 5. P. 32–40.
9. Терехин Э.С. Семя и семенное размножение. СПб.: Мир и семья, 1996. 376 с.
10. Cronquist A. The evolution and classification of flowering plants. Boston: Houghton Mifflin, 1968. 837 p.
11. Yamazaki T. Recognized types in early development of the embryo and phylogeny in the dicotyledons // Acta phytotaxon. geobot. 1982. Vol. 33. P. 240–249.
12. Johri B.M., Ambegaokar K.B., Srivastava P.S. Comparative embryology of Angiosperms. Berlin etc.: Springer, 1992. Vol. 1/2. 1221 p.

13. Friedman W.E. The evolution in seed plants and developmental origin and early history of endosperms // Эмбриология цветковых растений: Терминология и концепции. СПб.: Мир и семья, 1997. С. 256–280.
14. Ромейс Б. Микроскопическая техника. М.: Изд-во иностр. лит., 1954. 718 с.
15. Прозина М.Н. Ботаническая микротехника. М., 1960. 146 с.
16. Паушива З.П. Практикум по цитологии растений. М.: Агропромиздат, 1988. 271 с.
17. Шевченко С.В., Ругузов И.А., Ефремова Л.М. Методика окраски постоянных препаратов метиловым зеленым и пиронином // Бюлл. Никит. ботан. сада. 1986. Вып. 60. С. 99–101.
18. Шевченко С.В., Чеботарь А.А. Особенности эмбриологии маслины европейской (*Olea europaea*) // Тр. Никит. ботан. сада. 1992. Т. 113. С. 52–61.
19. Southworth D. Approaches to the study of flowering plant sperm cells // Amer. J. Bot. 1990. Vol. 77, N 6, suppl. P. 7–8.
20. Терехин Э.С., Батыгина Т.Б., Шамров И.И. Классификация типов стенки микроспорангия у покрытосеменных: Терминология и концепция // Ботан. журн. 1993. Т. 78, № 6. С. 16–24.
21. Maheshwari P. An introduction to the embryology of angiosperms. New York: McGraw-Hill, 1950. 453 p.
22. Maheshwari P., Kapil R.N. Some Indian contributions to the embryology of angiosperms // Phytomorphology. 1966. Vol. 16, N 3. P. 240–291.
23. Мейер К.И. Морфогенез высших растений. М., 1958. 255 с.
24. Bhandari N.N. Embryology of the Magnoliales and comments on their relationships // J. Arnold Arboretum. 1971. Vol. 52, N 1/2. P. 1–39, 285–304.
25. Bhandari N.N. The microsporangium // Embryology of angiosperms. Berlin etc., 1984. P. 53–121.
26. Шамров И.И. Развитие пыльника у *Gentiana lutea* (Gentianaceae) // Ботан. журн. 1986. Т. 71, № 6. С. 733–740.
27. Tobe H., Raven P.H. Evolution of polysporangiate anther in *Onagraceae* // Amer. J. Bot. 1986. Vol. 73, N 4. P. 475–488.
28. Patulekar N.S. Morphology of Ranales. I. *Annonaceae*: Ph. D. Thesis. Bombay, 1965. 86 p.
29. Patulekar N.S. *Annonaceae* // Bull. Indian Nat. Sci. Acad. 1970. Vol. 41. P. 38–41.
30. Periasamy K., Swamy B.G.L. Studies in the *Annonaceae*. II. Development of the ovule and the seed in *Cananga odorata* and *Miliusa wightiana* // J. Indian Bot. Soc. 1961. Vol. 40, N 2. P. 206–216.
31. Periasamy K., Swamy B.G.L. Morphology of anther tapetum of angiosperms // Curr. Sci. 1966. Vol. 35, N 17. P. 427–431.
32. Hesse M. An exine architecture model for viscin threads // Grana. 1984. Vol. 23. P. 69–75.
33. Pacini E., Casadore G. Tapetum plastids of *Olea europaea* // Protoplasma, 1981. Vol. 1066, N 3/4. P. 289–297.
34. Rowley J.R., El-Ghazaly G. Lipid in wall and cytoplasm of *Solidago* pollen // Grana. 1992. Vol. 31. P. 273–283.
35. Johri B.M. Nutrition of the anther, ovule and seed // Proc. XI Intern. symp. "Embryology and seed reproduction". St. Petersburg, 1992. P. 11–12.
36. Schnarf K. Vergleichende Embryologie der Angiospermen. Berlin, 1931. 354 S.
37. Sastry R.L.M. On the division of pollen mother cell in some *Annonaceae* // Sci. Cult. 1957. Vol. 22, N 11. P. 633–634.
38. Periasamy K. On the floral biology of some members of *Annonaceae* // J. Univ. Madras B. 1954. Vol. 24, N 1. P. 7–12.
39. Samuelsson G. Über die Pollenentwicklung von *Anona* und *Aristolochia* und ihre systematische Bedeutung // Svensk. bot. tidskr. 1914. Bd. 8. S. 181–189.
40. Locke J.F. Microsporogenesis and cytokinesis in *Asimina triloba* // Bot. Gaz. 1936. Vol. 98, N 1. P. 159–168.
41. Bouman F. The ovule // Embryology of angiosperms. Berlin etc., 1984. P. 123–157.
42. Bouman F. Structure and functions of the campylotropous ovule // Proc. XI Intern. symp. "Embryology and seed reproduction". St. Petersburg, 1992. P. 88–89.
43. Grundwag M. Embryology and fruit development in four species of *Pistacia* L. (*Anacardiaceae*) // Bot. J. Linn. Soc. 1976. Vol. 73, N 4. P. 355–370.
44. Copeland H.F. Observation of the reproductive structures of *Anacardium occidentale* // Phytomorphology. 1961. Vol. 11, N 4. P. 315–325.
45. Alimova G.K., Zhinkina N.A. Morphological-embryological study of *Rhus coriaria* L. // Proc. XI Intern. symp. "Embryology and seed reproduction". St. Petersburg, 1992. P. 33–34.
46. Raineri L. Lo sviluppo bei fiori femminili di *Schinus molle* // N.g. bot Ital. 1952. Vol. 59. P. 46–63.
47. Александровский Е.С., Наумова Т.Н. Семейство *Anacardiaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых: *Brunelliaceae – Tremandriaceae*. Л.: Наука, 1985. С. 166–173.
48. Шевченко С.В. К эмбриологии *Pistacia mutica* F. et M. // Ботан. журн. 1994. Т. 79, № 4. С. 52–62.
49. Oes A. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der *Annonaceen* // Verh. Nat. Ges. Basel. 1914. Bd. 25. S. 168–178.
50. Juliano J.B. Morphological contribution to the Genus *Annona* // Philippine Agr. 1935. Vol. 24. P. 528–548.
51. Lampton R.K. Floral morphology in *Asimina triloba*. I. Development of ovule and embryo sac // Bull. Torrey Bot. Club. 1957. Vol. 84, N 3. P. 151–156.
52. Davis G.L. Systematic embryology of the Angiosperms. New York etc., 1966. 528 p.

SUMMARY

Shevchenko S.V. Comparative study of male and female reproductive sphere in some angiosperms

The data on forming of micro- and macrosporanges, on sporification and development of male and female gametophytes have been presented for various plant species of six angiospermous families.

УДК 582.477:631.524

ЭНДОГЕННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ШИШЕК У КИПАРИСА ВЕЧНОЗЕЛЕНОГО (*CUPRESSUS SEMPERVIRENS* L.) В КРЫМУ

Г.С. Захаренко, А.Н. Захаренко

История интродукции кипариса вечнозеленого (*Cupressus sempervirens* L.) в нашей стране насчитывает 225 лет. В 1778 г. на территории Алупки в Крыму было высажено 12 саженцев, привезенных из Стамбула [1]. За короткий срок этот кипарис стал одним из наиболее широко распространенных парковых деревьев Южного берега Крыма. В настоящее время он представлен здесь более чем 500 тысячами разновозрастных деревьев типичной горизонтальной и пирамидальной разновидностей 3–20(25)-го поколения местной семенной продукции. Благодаря высоким декоративным достоинствам, неприхотливости к почвенным условиям и долговечности, слабой поражаемости болезнями и вредителями численность растений этого вида в Крыму постоянно возрастает. В декоративных насаждениях и лесных культурах отмечено его естественное возобновление и проявляется склонность к дичанию [1, 2]. До середины прошлого века он был распространен на южном побережье Крыма от Севастополя до Алушты. С середины прошлого века район выращивания этого кипариса расширился вдоль западного побережья Крыма до Евпатории и на восток до Керчи. В последние годы предпринимаются многочисленные попытки использования кипариса вечнозеленого в городских насаждениях Симферополя. В настоящее время здесь уже имеются вступившие в репродуктивную фазу 20–25-летние деревья типичной и пирамидальной разновидностей, иногда обраzuющие жизнеспособные семена.

Для репродуктивных совокупностей древесных растений, размножающихся семенным путем и способных к адаптивной изменчивости (микроэволюции) в условиях культуры, В.Н. Некрасовым [3] предложен термин “интродукционная популяция”. По нашему мнению, введение понятия “интродукционная популяция” является важным моментом развития теории интродукции и акклиматизации растений, подчеркивающим микроэволюционную сущность процесса приспособления вида в новых географических условиях, отражающим антропогенное происхождение и специфику этого уровня организации видового населения. Очевидно, что понятие “интродукционная популяция” приложимо только к достаточно многочисленной репродуктивной совокупности вида, выращиваемого в районе, достаточно однородном в отношении основных экологических

факторов. Биологический возраст таких совокупностей должен измеряться десятками поколений местного семенного происхождения. Поскольку только популяция является элементарной единицей существования и эволюции вида, основное внимание в познании закономерностей акклиматизации должно быть сосредоточено на изучении особенностей становления популяционной структуры древесных интродуцентов методами популяционной биологии и фенетики популяций [4, 5].

Абсолютное большинство деревьев кипариса вечнозеленого в районе исследований является потомством небольшой группы растений. Оценка изменчивости этого вида на Южном берегу Крыма по наиболее доступным для массового анализа морфологическим признакам представляет теоретический и практический интерес для познания закономерностей формирования его интродукционной популяции по принципу основателя [6]. В настоящем сообщении приведены результаты многолетнего изучения эндогенной и эндогенной хронографической изменчивости шишек у кипариса вечнозеленого на Южном берегу Крыма. Под эндогенной хронографической изменчивостью мы понимаем изменчивость морфологических признаков шишек урожаев разных лет у одного и того же дерева [7].

У большинства деревьев рассматриваемого вида в Крыму шишки в год созревания не раскрываются и остаются живыми в кроне дерева до 10 лет и более [8], поэтому представляется возможность изучить не только эндогенную изменчивость шишек в кроне дерева в пределах урожая одного года, но и эндогенную хронографическую изменчивость за продолжительный период времени. Для изучения эндогенной изменчивости с 12 деревьев в возрасте около 60 лет были собраны шишки непосредственно в год их созревания в трех яруса южного сектора кроны. Для изучения эндогенной хронографической изменчивости шишки разных лет созревания были одновременно собраны с модельных ветвей, срезанных в средней части южного сектора кроны деревьев, несущих признак “запаздывание диссеминации” [8]. В связи с тем что массовая закладка шишек на скелетных ветвях происходит с интервалом в два года, для анализа были собраны шишки, созревшие в 1988, 1990, 1992, 1994 и 1996 гг., т.е. с отдельно взятого дерева было отобрано по пяти образцов, каждый из которых включал 25 шишек одного срока созревания.

У шишек с помощью штангенциркуля определяли длину – L и диаметр D_1 , измеряемый от концов шипов противоположных чешуй в средней части шишки, и диаметр собственно тела шишки – D_2 с точностью до 0,1 мм, число чешуй – M и семян – N , массу свежесобранных шишек – G с точностью 0,01 г, массу воздушно-сухой шишки с семенами – W с точностью 0,01 г, массу сухих семян в шишке – P с точностью 0,001 г. Кроме того, рассчитывали коэффициент формы – $K_f = D/L$, выход семян в % из воздушно-сухих шишек – $B = P/W \cdot 100$, коэффициент усушки – $U = \{(G - W)/G\} \cdot 100$, характеризующий потерю в % шишками массы при высыхании до воздушно-сухого состояния, и выход семян из свежесобранных шишек в % от их массы – $A = P/G \cdot 100$ [7].

Явление эндогенной изменчивости метамерных органов связано со сложностью физиолого-биохимических процессов в кроне дерева, которые вызваны особенностями обеспечения отдельных побегов минеральными веществами, водой, а также синтезом и перераспределением биологически активных и пластических веществ в разных частях кроны. Различные участки кроны также находятся в условиях, отличающихся по освещенности, обеспеченности теплом и степени воздействия воздушных потоков. Все это приводит к определенным различиям метамерных органов по ряду признаков.

Таблица 1

*Средние значения признаков шишек в разных ярусах кроны
у кипариса вечнозеленого на Южном берегу Крыма*

Признак	Число деревьев	Низ кроны	Середина кроны	Верх кроны
Длина, мм	12	$32,9 \pm 0,41$	$33,6 \pm 0,39$	$32,7 \pm 0,42$
Диаметр 1, мм	12	$28,3 \pm 0,47$	$28,2 \pm 0,50$	$29,1 \pm 0,38$
Диаметр 2, мм	12	$27,1 \pm 0,39$	$27,4 \pm 0,31$	$27,2 \pm 0,45$
Число чешуй, шт.	12	$10,6 \pm 0,16$	$10,6 \pm 0,17$	$10,7 \pm 0,16$
Число семян, шт.	12	$189,7 \pm 4,74$	$193,5 \pm 3,91$	$183,1 \pm 3,15$
Масса сырой шишки, г	12	$12,89 \pm 0,59$	$13,24 \pm 0,43$	$12,60 \pm 0,71$
Масса сухой шишки, г	12	$4,95 \pm 0,19$	$5,08 \pm 0,17$	$4,82 \pm 0,21$
Масса семян в шишке, г	12	$1,145 \pm 0,062$	$1,141 \pm 0,057$	$1,160 \pm 0,079$

Исследование эндогенной изменчивости шишек у кипариса вечнозеленого показало, что шишки, взятые на разных высотах в кроне, имеют очень близкие числовые значения признаков (табл. 1). Различия по размеру, массе и числу элементов шишки математически не доказаны. Однако по средним значениям признаков прослеживается тенденция формирования более крупных шишек в среднем ярусе кроны. В то же время при меньшем среднем числе семян в одной шишке, развивающейся в верхнем ярусе кроны, их масса больше, чем аналогичный показатель у шишек из среднего яруса кроны. Тенденции образования более крупных шишек в средней части кроны, вероятно, можно объяснить тем, что в верхнем ярусе по глазомерным оценкам в единице объема кроны закладывается намного больше шишек, чем в среднем и особенно нижнем ярусах кроны. В результате этого может возникать дефицит пластических веществ в период интенсивного роста шишек в первый после опыления год развития.

Результаты изучения эндогенной хронографической изменчивости признаков шишек у кипариса вечнозеленого показали, что средние показатели однотипных признаков значительно варьируют по годам (табл. 2). Различия средних значений таких признаков, как длина и диаметр шишки, в урожаях разных лет у отдельного дерева достигают 5–27%, по числу семян 10–25% и до 15–49% по массе семян в шишке. Различия по массе свежесобранных шишек в урожае одного года у деревьев кипариса вечнозеленого могут достигать 50–120%.

Эндогенная хронографическая изменчивость признаков шишек характеризуется также различной амплитудой крайних значений коэффициента вариации. Размеры шишки, число чешуй и семян в ней в урожае одного года варьируют в пределах значений $C = 4\text{--}15\%$. Варьирование числа семян несколько выше – от 6 до 24%. В тех же пределах лежат значения коэффициента варьирования весовых показателей. Такие расчетные показатели шишек, как выход семян из свежесобранных и воздушно-сухих шишек, характеризуются низким и средним уровнями изменчивости (до 16%), а коэффициент формы, определяемый как частное от деления диаметра шишки на ее длину, обычно характеризуется очень низким или низким уровнями изменчивости ($C \leq 12\%$) и в редких случаях оценивается средним уровнем. Наименее изменчивым расчетным признаком является коэффициент усушки шишек. В редких случаях значение коэффициента изменчивости этого показателя превышало 4%, что свидетельствует о почти одинаковой оводненности шишек урожая одного года созревания.

Таблица 2

Эндогенная хронографическая изменчивость признаков шишек у кипариса вечнозеленого на Южном берегу Крыма

№ дерева	Средняя длина шишки ($L_{\text{ср.}}$)		Средний диаметр шишки ($D_{\text{ср.}}$)		Среднее число чешуй в шишке ($M_{\text{ср.}}$)		Среднее число семян в шишке ($N_{\text{ср.}}$)	
	Lim $L_{\text{ср.}}$, мм	Lim C, %	Lim $D_{\text{ср.}}$, мм	Lim C, %	Lim $M_{\text{ср.}}$, шт.	Lim C, %	Lim $N_{\text{ср.}}$, шт.	Lim C, %
1	29,6–34,5	5–7	29,0–31,6	4–8	9,5–10,8	5–10	177,5–222,6	7–15
2	33,5–36,4	6–11	31,4–34,8	4–7	9,9–10,3	3–9	193,6–217,1	10–17
3	28,2–36,4	5–9	25,0–34,0	4–11	9,9–10,2	3–9	177,8–220,8	6–18
4	26,1–33,4	4–12	27,4–34,6	4–10	8,6–10,3	6–8	148,1–236,1	8–24
5	28,8–33,4	4–8	27,1–30,6	3–6	9,9–10,5	7–8	139,0–154,3	7–17

	Средняя масса свежесобранных шишек ($G_{\text{ср.}}$)		Средняя масса воздушно-сухой шишки ($W_{\text{ср.}}$)		Средняя масса семян в однотипной шишке ($P_{\text{ср.}}$)		Средняя масса семян в однотипной шишке ($P_{\text{ср.}}$)	
	Lim $G_{\text{ср.}}$, г	Lim C, %	Lim $W_{\text{ср.}}$, г	Lim C, %	Lim $P_{\text{ср.}}$, г	Lim C, %	Lim $P_{\text{ср.}}$, г	Lim C, %
1	12,98–18,94	11–18	4,92–7,34	13–18	0,861–1,407	14–24		
2	17,26–21,32	8–18	7,54–9,16	9–20	1,229–1,606	12–20		
3	9,60–20,69	11–19	3,96–8,57	11–24	0,914–1,823	15–22		
4	10,10–13,81	12–19	4,45–7,32	13–20	0,704–1,797	13–22		
5	10,61–14,93	5–16	3,69–5,95	9–17	0,730–1,035	12–25		

	Выход семян из свежесобранных шишек ($A_{\text{ср.}}$), %		Выход семян из сухих шишек ($B_{\text{ср.}}$), %		Коэффициент формы ($Kf_{\text{ср.}}$)		Усушки шишек ($U_{\text{ср.}}$), %	
	Lim $A_{\text{ср.}}$	Lim C	Lim $B_{\text{ср.}}$	Lim C	Lim $Kf_{\text{ср.}}$	Lim C	Lim $U_{\text{ср.}}$	Lim C
1	6,6–7,6	9–16	17,3–19,6	9–17	0,85–0,91	4–8	58,4–62,1	2–4
2	6,0–7,5	6–10	14,3–17,6	9–11	0,86–0,91	5–11	56,3–59,0	2–5
3	8,1–9,5	5–16	19,8–24,8	8–21	0,81–0,90	4–8	58,6–62,2	1–7
4	7,0–9,9	3–16	16,0–25,4	8–20	0,87–0,98	7–14	55,8–61,9	2–4
5	6,0–8,2	8–16	15,1–21,0	8–17	0,83–0,87	4–7	58,9–66,7	1–3

Сравнение уровней изменчивости признаков в разные годы показывает, что, несмотря на различия размеров, числа элементов и весовых показателей, амплитуда варьирования признака по годам изменяется мало, т.е. выявленная С.А. Мамаевым [9] признакоспецифичность уровней изменчивости характерна и для этого вида кипариса.

С целью оценки стабильности средних значений признаков у одних и тех же деревьев по годам было проведено сравнение одноименных признаков по критерию Стьюдента. Результаты этого сравнения, приведенные в табл. 3, показывают, что у 20–80% деревьев ежегодно наблюдаются различия между урожаями разных лет по средним значениям размеров шишек. Между урожаями, сформировавшимися в течение 10 лет, различия по среднему значению длины шишки наблюдались в среднем у 42% деревьев, а по диаметру шишки – у 48% деревьев. Еще большее колебание различий наблюдается по весовым показателям. Если урожай 1992 и 1990 гг. у всех деревьев не различались по массе семян в шишке, то шишки урожаев 1994, 1990 и 1988 гг. у 20–100% деревьев отличались по этому показателю от шишек урожаев других лет за анализируемый временной отрезок. Наименьшие различия между шишками разных лет у рассматриваемого вида наблюдаются по числу чешуй – 0–40% (в среднем 22% за десятилетний период) и семян – 0–60% (в среднем 26%).

В связи с неодинаковым проявлением изменчивости признаков по годам изменяется и обобщенный показатель различий между шишками урожаев разных лет. Наименьшее различие наблюдалось между урожаями 1992 и 1990 гг. – в среднем 12%, а наиболее заметно отличался урожай 1994 г. Между урожаем этого и остальных лет обобщенный показатель различий составляет 52–72%, а между урожаями других лет – 12–48%.

Развитие признаков шишек каждого урожая отдельно взятого дерева зависит от многих внутренних и внешних факторов. К внешним лимитирующими факторам, прежде всего, относятся недостаток тепла и влаги, а также дефицит света. В связи с конкурентными отношениями между отдельными органами существенное влияние на развитие плодовых образований оказывает количество развивающихся плодов, их местоположение на растении в системе ветвления побегов. Различия в проявлении признаков шишки у кипариса вечнозеленого связаны, главным образом, с обилием закладки женских шишек в урожаях разных лет и эффектами положения шишек в системе ветвления. Причиной же существенного различия по почти всем признакам между шишками урожая 1994 г. и остальных лет является сильная засуха 1993 и 1994 гг. В 1993 г. в первый год роста и развития шишек урожая 1994 г. выпало менее половины средней многолетней нормы осадков. По данным агрометеостанции "Никитский сад", и этот год общее количество осадков составило всего 293 мм против среднегодовых 577 мм, а в период вегетации осадки не выпадали с 12 мая по 29 сентября [10].

У одного и того же дерева шишки урожаев разных лет созревания можно рассматривать как генетически однородные клоны, сформировавшиеся в разных экологических условиях. Изучение изменчивости отдельных признаков по годам позволяет выявить не только особенности эндогенной временной изменчивости, но и в определенной мере оценить генотипическую компоненту изменчивости признака.

Различие в проявлении корреляций между средними значениями одноименных признаков свидетельствует о варьировании генотипической нормы реакции растений по отдельным признакам по годам. Это находит отражение в разной

Таблица 3

Достоверные различия по критерию Стьюдента ($t_{\text{факт.}} \geq t_{05}$) средних значений признаков шишек у деревьев кипариса вечнозеленого по годам (в %)

Признак	Сравниваемый год			
	1996–1994	1996–1992	1996–1990	1996–1988
Длина	40	40	20	20
Диаметр 1	60	40	40	20
Диаметр 2	80	20	20	20
Число чешуй	20	40	40	40
Число семян	20	40	20	60
Масса свежесобранной шишки	60	20	20	20
Масса сухой шишки	80	40	40	50
Масса семян в шишке	60	20	40	60
В среднем по годам	52	32	30	36

степени их изменчивости. Оценка устойчивости признака по годам через коэффициент корреляции показывает верхний предел сходства, обусловленный генотипом.

Для предварительной оценки наследственной обусловленности отдельных признаков, проявляющейся в повторяемости их значений в урожаях разных лет, были рассчитаны корреляционные зависимости между средними показателями в урожаях одних и тех же деревьев. Как видно из табл. 4, у деревьев кипариса вечнозеленого корреляционные зависимости между средними значениями рассматриваемых признаков в урожаях разных лет изменяются в очень широких пределах – от достоверно высоких до недостоверных. При этом обращает на себя внимание тот факт, что корреляционные связи по большинству признаков шишек отсутствуют только при сравнении с урожаем 1994 г. Коэффициенты корреляции средних значений признаков шишек урожая 1994 г. с аналогичными показателями урожаев других лет недостоверны или имеют отрицательные значения. Поскольку 1994 г. был экстремальным по гидротермическому режиму,

Таблица 4

Корреляционные связи между значениями одноименных признаков шишек урожаев 1980–1984 гг. у кипариса вечнозеленого в Крыму ($r_{05} \geq 0,60$)

Признак	Сравниваемый год			
	1996–1994	1996–1992	1996–1990	1996–1988
Длина	0,08	0,48	0,82	0,88
Диаметр 1	-0,10	0,71	0,97	0,96
Диаметр 2	-0,11	0,89	0,90	0,92
Число чешуй	0,80	0,10	-0,26	0,38
Число семян	0,77	0,68	0,72	0,53
Масса свежесобранной шишки	0,04	0,85	0,95	0,98
Масса воздушносухой шишки	0,18	0,85	0,95	0,98
Масса семян в шишке	0,06	0,94	0,86	0,84

Сравниваемый год

1994–1992	1994–1990	1994–1988	1992–1990	1992–1988	1990–1988	В среднем по признаку
80	60	60	20	40	40	42
40	60	80	40	40	60	48
80	60	80	0	60	60	48
20	20	20	0	20	20	22
20	0	40	0	20	20	26
80	80	100	20	60	40	50
80	80	100	20	40	40	57
60	100	100	0	20	40	50
58	58	72	12	38	40	43

можно говорить о том, что у деревьев кипариса вечнозеленого корреляции между значениями одноименных признаков в урожаях разных лет достоверно проявляются только в годы с характерными для ЮБК погодными условиями. Средние же значения признаков шишек, сформировавшихся в засушливый период 1993–1994 гг., выпадают из корреляционного ряда. Лишь среднее значение такого признака, как число семян в шишке, даже в экстремальных условиях сохраняет устойчивую коррелятивную связь между урожаями других лет. Это говорит о том, что признак более жестко детерминирован генотипом дерева. В результате чего сохраняется ранговое положение большинства деревьев по данному признаку даже на фоне резко меняющихся экологических условий.

Сравнение эндогенной изменчивости шишек урожаев разных лет созревания позволяет в структуре изменчивости каждого признака с той или иной точностью определить долю генотипической компоненты как для отдельного дерева, так и для группы растений в целом. Для этих целей часто применяется дисперсионный анализ.

Сравниваемый год

1994–1992	1994–1990	1994–1988	1992–1990	1992–1988	1990–1988
0	-0,02	-0,31	0,86	0,73	0,86
0,39	0,02	-0,25	0,79	0,51	0,89
0,10	0,22	-0,38	0,99	0,66	0,66
-0,27	-0,29	-0,81	0,80	0,67	0,72
0,81	0,99	0,74	0,80	0,98	0,74
0,22	0,02	0,21	0,88	0,79	0,93
0,35	0,18	0	0,94	0,81	0,95
0,39	0,03	-0,42	0,82	0,63	0,63

Таблица 5

Результаты двухфакторного дисперсионного анализа изменчивости морфологических признаков шишек в урожаях разных лет у кипариса вечнозеленого в Крыму

Признак	A		B		AB	
	H_A^2	F^*	H_B^2	F^{**}	H_{AB}^2	F^{***}
Длина	0,28425	39,51	0,05289	7,96	0,25381	8,82
Диаметр 1	0,28429	49,19	0,03860	6,65	0,35201	15,23
Диаметр 2	0,34416	60,34	0,03157	5,54	0,30346	13,30
Число чешуй	0,06718	5,27	0,08283	6,49	0,13258	2,59
Число семян	0,33163	42,45	0,04912	42,45	0,17985	5,76
Масса сырой шишки	0,37650	78,43	0,04877	10,16	0,30470	15,87
Масса сухой шишки	0,42762	87,30	0,04771	9,62	0,24974	12,74
Масса семян в шишке	0,31230	56,64	0,03290	5,97	0,34460	15,62

П р и м е ч а н и е. $F_{05}^* \geq 3,014$; $F_{01}^* \geq 4,647$; $F_{001}^* \geq 7,003$.

$F_{05}^{**} \geq 2,117$; $F_{01}^{**} \geq 2,838$; $F_{001}^{**} \geq 3,813$.

$F_{05}^{***} \geq 1,172$; $F_{01}^{***} \geq 2,220$; $F_{001}^{***} \geq 2,806$.

Результаты двухфакторного дисперсионного анализа значений признаков шишки урожаев 1996–1988 гг. у одних и тех же деревьев кипариса вечнозеленого показывают (табл. 5), что изменчивость рассматриваемых признаков определяется как влиянием индивидуальных особенностей отдельных деревьев (фактор A), так и экологическими условиями (фактор B) и сочетанием факторов A и B. В структуре изменчивости большинства признаков шишки ведущим фактором выступает индивидуальная особенность дерева – $F_{\text{факт}} > F_{001}$, а коэффициент силы влияния $H_A^2 = 0,42762 + 0,28429$. Достоверным является также влияние экологических условий в период развития шишек ($F_{\text{факт}} > F_{01}$, при $H_B^2 = 0,08283 + 0,03157$) и взаимодействие факторов A и B ($F_{\text{факт}} > F_{01}$, при $H_B^2 = 0,35201 + 0,03258$). Наименее выражено влияние индивидуальных особенностей дерева (фактор A) на число чешуй в шишке. Судя по величине коэффициента H^2 , изменчивость этого признака в большей степени зависит от экологических условий и других случайных факторов.

Сравнение полученных результатов с аналогичными данными по кипарису аризонскому [7] показало, что ведущим фактором в структуре изменчивости одноименных признаков шишки у последнего также выступает наследственность дерева. При этом числовые значения коэффициента силы влияния H_A^2 у кипариса аризонского по всем признакам в 1,5–2 раза выше, а взаимодействия факторов H_{AB}^2 в 1,5–2 раза ниже.

Межвидовые различия, обнаруженные при дисперсионном анализе эндогенной хронографической изменчивости признаков шишек, вызваны, прежде всего, тем, что в анализируемые ряды данных по кипарису вечнозеленому включены значения признаков шишек, сформировавшихся в условиях засухи 1993 и 1994 гг. При исключении из расчетов данных учета урожая 1994 г. различия результатов дисперсионного анализа обоих видов становятся менее заметными.

Значения коэффициента H_A^2 возрастают в 1,5–2 раза при полутора–трехкратном уменьшении значений коэффициента H_{AB}^2 , отражающего влияние взаимодействия факторов.

Эти данные указывают на проявления в условиях засухи известного в генетике количественных признаков эффекта переопределения генетических формул [11]. На фоне сильной засухи возрастает влияние специфических генов, приводящее к возрастанию дисперсии взаимодействия “генотип – среда” и снижению дисперсии, обусловленной генотипом, т.е. в условиях засухи у кипариса вечнозеленого наблюдается не только снижение средних значений большинства признаков, но и становятся явными эффекты переопределения генетических формул, существенно изменяющие силу влияния наследственных факторов на проявление ряда признаков.

Сравнение полученных нами характеристик эндогенной изменчивости шишек у кипариса вечнозеленого с результатами, приводимыми в литературе, показывает, что у рассматриваемого вида в культуре в Крыму уровни изменчивости одноименных признаков шишек находятся в тех же пределах, что и у голосеменных растений семейства сосновых [9, 12, 13]. Вместе с тем в урожае отдельно взятого года у кипариса вечнозеленого шишки менее вариабельны. Например, значения коэффициента изменчивости длины шишки в пяти урожаях у отдельного дерева кипариса вечнозеленого находятся в пределах $C = 4\text{--}12\%$, а у сосен обыкновенной и сибирской соответственно $C = 12,3\text{--}17,8\%$ и $C = 6,6\text{--}13,5\%$, у ели сибирской $C = 7,7\text{--}14,4\%$.

ВЫВОДЫ

У кипариса вечнозеленого такие мерные признаки шишек, как длина, диаметр, коэффициент формы и весовые характеристики, могут быть использованы как статистические признаки-фены в популяционно-биологических исследованиях. Однако в экстремально засушливые годы имеет место эффект переопределения их генетических формул, существенно изменяющий силу влияния генотипа.

Наиболее жестко наследственно детерминированным признаком является число семян в шишке, картина наследования которого остается неизменной на фоне резких изменений экологических условий.

У кипариса вечнозеленого на эндогенном уровне признак – “число чешуй в шишке” – наиболее вариабилен по годам. Он в значительной степени определяется экологическими условиями в период закладки зачаточных женских шишек, а также эффектом положения формирующейся шишки в системе ветвления.

ЛИТЕРАТУРА

1. Станков С.С. О некоторых характерных культурных и одичавших растениях Южного берега Крыма // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1925. Т. 14, вып. 4. С. 275–324.
 2. Волошин М.П. Натурализация (диздание) экзотов на Южном берегу Крыма // Тр. Никит. ботан. сада. 1971. Т. 44. С. 87–99.
 3. Некрасов В.И. Некоторые теоретические вопросы формирования интродукционных популяций лесных древесных пород // Лесоведение. 1971. № 5. С. 26–31.
 4. Яблоков А.В. Популяционная биология. М.: Высш. шк., 1987. 303 с.
 5. Яблоков А.В., Ларина Н.И. Введение в фенетику популяций: Новый подход к изучению природных популяций. М.: Высш. шк., 1985. 159 с.
5. Бюллетень ГБС, вып. 186

6. Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М.: Мир, 1974. 460 с.
7. Захаренко Г.С. Эндогенная хронографическая изменчивость морфологических признаков шишек кипариса аризонского в Крыму // Бюл. Никит. ботан. сада. 2001. Вып. 83. С. 38–43.
8. Захаренко Г.С. Продолжительность жизни зрелых шишек и жизнеспособность семян у *Cupressus sempervirens* L. // Бюл. Глаб. ботан. сада. 2000. Вып. 180. С. 114–120.
9. Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства *Pinaceae* на Урале). М.: Наука, 1973. 284 с.
10. Фурса Д.И., Фурса В.П. Агрометеорологические особенности сельскохозяйственных 1993–1994 годов в районе агрометеостанции “Никитский сад” // Бюл. Никит. ботан. сада. 2000. Вып. 76. С. 81–83.
11. Яковлева Л.В. Оценка экологической и генотипической изменчивости приростов кедров // Тр. Никит. ботан. сада. 1984. Т. 92. С. 119–125.
12. Круклис М.В., Милютин Л.И. Лиственница Чекановского. М.: Наука, 1977. 211 с.
13. Потемкин О.Н. Эколо-географическая обусловленность в эндогенной изменчивости морфологических признаков у представителей рода *Picea* A. Dietr. // Экология. 1998. № 6. С. 428–434.

SUMMARY

*Zakharenko G.S., Zakharenko A.N. Endogenic variability in Italian cypress (*Cupressus sempervirens* L.) cones in the Crimea*

Such quantitative characteristics of cones as length, diameter, weight and number of seeds per cone proved to be statistically significant, hence, they may be used in population-biological studies on cypress. Number of seeds per cone was found to be the most heritable characteristic. Number of scales per cone depended on ecological conditions at the beginning of primordial female cone formation and also on position of the cone within branching system.

УДК 582.883:631.529

МОРФОАНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ ЛИСТОВОЙ ПЛАСТИНКИ НЕКОТОРЫХ МИРТОВЫХ В УСЛОВИЯХ ИНТРОДУКЦИИ НА ЮЖНОМ БЕРЕГУ КРЫМА

C.A. Сытник

Миртовые относятся к древнейшим покрытосеменным растениям. Представители этого семейства встречались уже в нижнем мелу [1]. Современные представители семейства *Myrtaceae* R.Br. – покрытосеменные, вечнозеленые листственные деревья и кустарники, распространенные в субтропиках и тропиках.

Подсемейство *Myrioideae* Niedenzu состоит из 32 родов, включающих около 2400 видов, т.е. почти 75% видов всего семейства. Центром распространения видов этого подсемейства является тропическая зона американского континента. Второе подсемейство – *Leptospermoideae* Niedenzu состоит из 40 родов, включающих около 850 видов, распространенных в Австралии и Новой Зеландии.

В Никитский ботанический сад интродуцировано 12 видов и морфологических форм, относящихся к 5 родам семейства *Myrtaceae*. В условиях открытого грунта произрастают *Myrtus communis* L., *M. communis* var. *leucocarpa* DC., *M. communis* var. *microfilla* hort., *M. communis* var. *angustifolia* hort., *M. communis* var. *romana* DC., *Callistemon rugulosus* DC., *Callistemon pungens* DC., *Eucalyptus*

niphophila Maid et Blak., *Eucalyptus Gunnii* Hook., *Acca sellowiana* Berg., в условиях оранжереи *Psidium guajava* L., *Psidium cattleyanum* Sabine.

При интродукции растений, в новых экологических условиях, морфоанатомические признаки листа имеют приспособительное значение и отражают адаптационный потенциал интродуцентов. Лист из всех вегетативных органов растения является наиболее пластичным. В структуре листа ярче всего отражается характер взаимоотношений вида с биотическими и абиотическими факторами окружающей среды. Результаты морфоанатомического строения листовой пластинки позволяют определить экологический тип вида. Результаты морфоанатомического изучения листа должны быть использованы на первых этапах интродукции растений и затем в совокупности с другими признаками должны быть учтены при выборе новых растений для введения в культуру.

Целью нашей работы было изучение особенностей морфоанатомического строения листовой пластинки *Eucalyptus gunnii*, *Acca sellowiana*, *Callistemon rugulosus* в условиях интродукции на Южном берегу Крыма.

Объекты исследования имеют различное географическое происхождение: *Eucalyptus gunnii* – представитель северо-восточноавстралийской области Австралийского флористического царства; *Acca sellowiana* – центральнообразильской области Неотропического флористического царства. Центр происхождения *Callistemon rugulosus* – юго-восточноавстралийская область Австралийского флористического царства.

Материалом для исследования служили морфологически зрелые листья из среднего яруса прироста текущего года в средней части кроны южной экспозиции. Приготовление поперечных срезов производили на микротоме и лезвием опасной бритвы, часть препаратов заключали в глицерин. Для определения одревесневших тканей в листе использовали флуороглюцин с соляной кислотой. Наличие эфирных масел и кутина выявляли суданом III. Изучение анатомических характеристик проводили по методу Р.П. Барыкиной [2]; количественный анализ – по методу Зайцева Г.М. [3].

Eucalyptus niphophila. Морфологическое исследование листовой пластинки показало, что ювенильные листья простые, цельнокрайние, сидячие или на коротком черешке, длиной 0,3–0,5 см. Форма сердцевидная, округлая или эллиптическая. Листорасположение супротивное. Морфологически зрелый лист *Eucalyptus niphophila* простой, цельнокрайний, кожистый. Форма ланцетная или сердцевидно-ланцетная. Лист средний, длиной $6,50 \pm 0,23$ см, шириной $2,50 \pm 0,19$ см. Площадь листовой пластинки – $16,2 \pm 1,09$ см². Адаксиальная и абаксиальная поверхности сизо-зеленого цвета, без воскового налета и опушения. Жилкование продольное. Прилистники отсутствуют. Черешок полуцилиндрический, короткий, длиной 0,50 см. Длина годичного побега – $23,70 \pm 2,04$ см. Количество листьев на годичном побеге – $15,80 \pm 0,62$ шт. Листорасположение очередное, длина междуузлий – 0,60–1,60 см. Листовая пластинка толстая; ее толщина составляет $520,60 \pm 3,31$ мкм.

На рис. 1 видно, что кутикула ровным слоем покрывает обе поверхности листа, с адаксиальной стороны ее толщина составляет $5,10 \pm 0,39$ мкм, с абаксиальной – $4,00 \pm 0,21$ мкм. Эпидерма однослойная, мелкоклеточная. На обеих сторонах она представлена мелкими, тонкостенными клетками прямоугольной формы. Эпидермальные клетки расположены очень плотно. Толщина адаксиальной эпидермы – $5,00 \pm 0,33$ мкм, абаксиальной – $5,5 \pm 0,29$ мкм.

Мезофилл листа *Eucalyptus niphophila* изопалисадный, многослойный. Он представлен палисадной паренхимой, расположенной в десять ровных слоев.

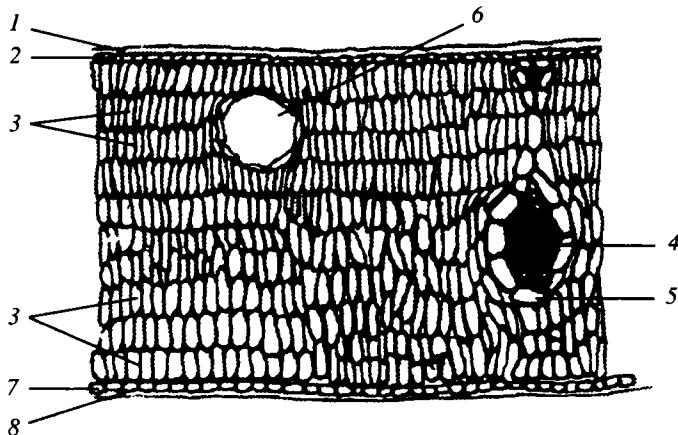


Рис. 1. Поперечный срез листа *Eucalyptus niphophila*

1 – адаксиальная кутикула, 2 – адаксиальная эпидерма, 3 – палисадная паренхима, 4 – проводящий пучок, 5 – паренхимная обкладка проводящего пучка, 6 – секреторное вместилище, 7 – абаксиальная эпидерма, 8 – абаксиальная кутикула

Клетки сильно вытянуты, их длина в 3 раза превышает ширину. Палисадный мезофилл чрезвычайно плотный, сеть межклетников развита слабо. В средних слоях мезофилла проходят биколлатеральные проводящие пучки. Толщина палисадной паренхимы – $501,0 \pm 3,87$ мкм. Под адаксиальной эпидермой в первых слоях палисадной паренхимы расположены секреторные вместилища эфирных масел округлой формы, диаметром до 90 мкм. Центральная полость секреторного вместилища окружена вытянутыми эпителиальными клетками, расположенными в один слой.

Лист *Eucalyptus niphophila* амфиостоматического типа. Устьица расположены на обеих сторонах листа, хаотично, на разных уровнях относительно эпидермальных клеток. Устьица паразитного типа. Две околоустичные клетки расположены с каждой стороны устьица, параллельно его продольной оси. На 1 mm^2 адаксиальной поверхности листа расположено 70–75 устьиц, на 1 mm^2 абаксиальной поверхности – 180–190 устьиц.

Главная жилка не выдающаяся. Проводящий пучок биколлатеральный, закрытого типа. Ксилемные сосуды окружены плотным кольцом внутренней и наружной флоэмы. Склеренхимная обкладка пучка выражена хорошо. Склеренхима представлена мелкими клетками с одревесневшими клеточными стенками. В верхней и нижней части пучка, упираясь в эпидерму, расположены участки колленхимы, клетки которой имеют неодревесневшие, неравномерно утолщенные клеточные стенки. Край листа асимметричный, заканчивается 10 слоями палисадных клеток.

Acca sellowiana. Лист простой, цельнокрайний. Форма эллиптическая или овальная, верхушка заостренная, основание клиновидное. Лист кожистый, адаксиальная поверхность гладкая, с восковым налетом, светло-зеленого цвета, абаксиальная – сильно опущенная, вследствие чего выглядит серебристо-белой. Лист средних размеров. Площадь листовой пластинки – $10,60 \pm 1,57\text{ см}^2$. Средняя длина листа – $4,03 \pm 0,20$ см, ширина – $2,56 \pm 0,17$ см. Лист тонкий, $181,50 \pm 1,17$ мкм толщиной. Жилкование перисто-сетчатое. Черешок опущен, длиной 1,10–1,20 см. Прилистники отсутствуют. Листорасположение супротивно-перекрестное, супротивное, очередное. Длина годичного побега – $17,67 \pm 0,25$. Количество листьев

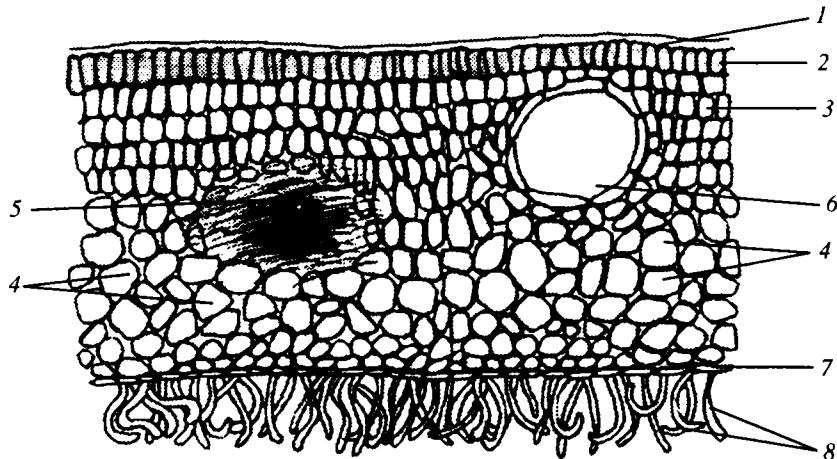


Рис. 2. Поперечный срез листа *Acca sellowiana*

1–3 – те же, что на рис. 1, 5 – рафиды, 6 – секреторное вместилище, 7 – абаксиальная эпидерма, 8 – волоски

ев на годичном побеге – $11,76 \pm 0,22$ шт. Длина междуузлий побегов текущего года – 1,50–2,00 см.

Исследование поперечного среза листа (рис. 2) показало, что кутикула ровная, тонкая, толщиной 6 мкм, расположена только на адаксиальной поверхности. Адаксиальная эпидерма однослойная, плотная, крупноклеточная, толщиной $18,56 \pm 0,82$ мкм. Эпидермальные клетки правильной прямоугольной формы с утолщенными наружными клетками. На абаксиальной стороне кутикула отсутствует. Абаксиальная эпидерма представлена мелкими тонкостенными клетками. Их ширина превосходит длину в 2 раза. Толщина абаксиальной эпидермы – $6,27 \pm 0,51$ мкм. Производными клеток абаксиальной эпидермы являются одноклеточные волоски, полость которых заполнена воздухом. Волоски извилистой формы, длиной 30–40 мкм. На 1 мм² расположено 130–140 шт.

Лист *Acca sellowiana* гипостоматического типа. Устьица расположены на абаксиальной стороне, на уровне эпидермальных клеток. Устьица аномоцитного типа, околоустычные клетки отсутствуют. На 1 мм² поверхности листовой пластиинки расположено 90–95 устьиц.

Мезофилл листа фейхоя Селлова дорзивентральный. Палисадная ткань состоит из пяти слоев плотно сомкнутых клеток. Толщина палисады – $60,55 \pm 1,84$ мкм. Клетки, прилегающие к эпидерме, имеют наиболее правильную прямоугольную форму. Переход к губчатому мезофиллу выражен нечетко. Губчатая паренхима многослойная, состоит из 7–8 слоев. Клетки губчатого мезофилла крупнее палисадных, округлой формы. Они расположены рыхло, образуя широкую сеть межклетников. Толщина губчатого мезофилла – $90,36 \pm 2,21$ мкм. В толще мезофилла на уровне палисадной ткани встречаются секреторные вместилища сферической формы, диаметром 48–59 мкм. Секреторное вместилище состоит из центральной полости и окружающего ее одного слоя эпителиальных клеток вытянутой формы. В тканях мезофилла встречаются рафиды оксалата кальция.

Главная жилка резко выдающаяся. Проводящий пучок биколлатеральный, закрытого типа, состоит из элементов ксилемы и внутренней и наружной флоэмы, расположенной плотным кольцом вокруг ксилемных сосудов. Проводя-

щий пучок заключен в футляр склеренхимных клеток, равномерно распределенных с обеих сторон. Клетки склеренхимы мелкие, имеют толстые одревесневшие стенки. Край листа асимметричный, заканчивается пятью слоями палисадных и семью слоями губчатых клеток.

Callistemon rugulosus. Изучение листовой пластинки показало, что лист простой, цельнокрайний, кожистый, линейно-ланцетной формы. Верхушка листа заостренная, основание остистое. Лист мелкий, средняя длина – $5,70\pm0,24$ см, ширина – $0,50\pm0,07$ см. Площадь листовой пластинки – $2,8\pm0,08$ см². Абаксиальная и адаксиальная поверхности желто-зеленого цвета, без опушения и воскового налета. Жилкование перисто-сетчатое. Черешок короткий, полуцилиндрический, длиной 0,2–0,3 см. Листорасположение на побегах текущего года сближено спиральное, на побегах предыдущих генераций – рассеянно спиральное. Длина годичного побега – $10,20\pm0,84$ см. Количество листьев на годичном побеге – $21,30\pm0,92$ шт. Длина междуузлий побегов текущего года 0,30–0,40 см, побегов предыдущих генераций – 1,20–1,50 см. Листовая пластинка толстая, ее толщина составляет $417,40\pm3,92$ мкм.

Исследование поперечного среза листа показало, что мезофилл листа *Callistemon rugulosus* отчетливо изолатеральный (рис. 3). Палисадная паренхима двухслойная, чрезвычайно плотная, расположена с адаксиальной и абаксиальной сторон листа. Переход от палисадной к губчатой паренхиме резкий. Губчатая ткань состоит из 7–9 слоев клеток. Клетки губчатой паренхимы имеют округлую форму, расположены рыхло, образуя систему межклетников. Толщина палисадной паренхимы – $110,50\pm1,28$ мкм, губчатой – $280,50\pm2,17$ мкм. На уровне адаксиальной палисадной паренхимы расположены вместилища эфирных масел сферической формы, диаметром 120–130 мкм.

Главная жилка не выдающаяся. Центральный проводящий пучок биколлатеральный, закрытого типа. Радиально расположенные ксилемные сосуды окружены наружной и внутренней флюэмой. Проводящий пучок заключен в лигнифицированный футляр склеренхимных клеток. Клетки склеренхимы имеют толстые одревесневшие стенки. Проводящий пучок окружен одним слоем толстостенных паренхимных клеток. В верхней и нижней части проводящий пучок укреплен участками колленхимы. На адаксиальной поверхности она достигает уровня палисадной паренхимы, а на абаксиальной – уровня эпидеральных клеток.

Лист *Callistemon rugulosus* амфиостоматического типа. Устьица анизоцитного типа, расположены на абаксиальной и адаксиальной сторонах листа, хаотично, на разных уровнях по отношению к эпидермальным клеткам. Устьице окружено тремя околоустицными клетками. На 1 мм² абаксиальной поверхности расположено 120–125 устьиц, а на 1 мм² адаксиальной поверхности – 80–85 устьиц.

В тканях мезофилла листа встречаются крупные рафиды, содержащие спикулы оксалата кальция. Край листа симметричный, заканчивается двумя слоями клеток палисадной паренхимы.

Результаты исследования морфоанатомических особенностей листа *Eucalyptus niphophila*, *Acca sellowiana*, *Callistemon rugulosus* показали, что мезофилл у данных видов представлен различными типами.

У листа *Callistemon rugulosus* палисадная паренхима расположена с адаксиальной и абаксиальной сторон листа. Вследствие развития палисадной паренхимы на обеих сторонах листа, несмотря на выраженную морфологическую дорзивентральность, анатомическое строение у таких листьев – изолатеральное, и лишь по положению ксилемы можно отличить адаксиальную сторону

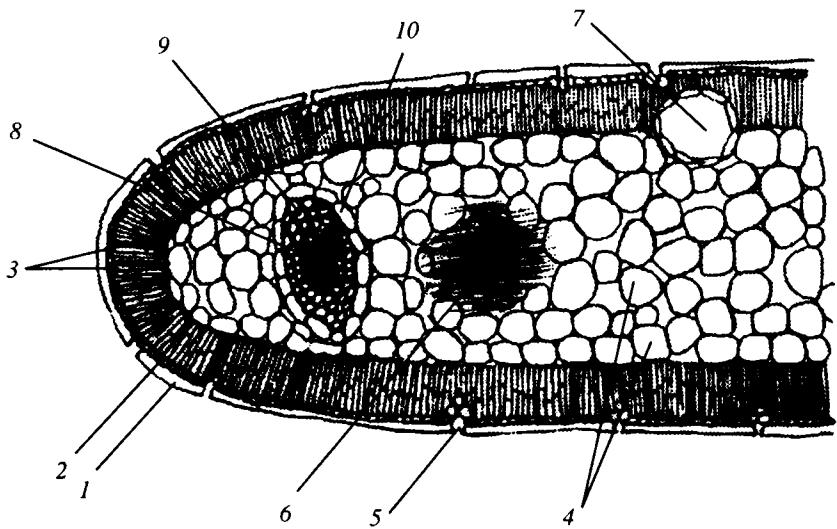


Рис. 3. Поперечный срез листа *Callistemon rugulosus*

1 – кутикула, 2 – эпидерма, 3 – палисадная паренхима, 4 – губчатая паренхима, 5 – устьице, 6 – рафика, 7 – секреторное вместилище, 8 – проводящий пучок, 9 – склеренхима, 10 – паренхимная обкладка проводящего пучка

от абаксиальной. Край листа у *Callistemon rugulosus* симметричный, заканчивается двумя слоями палисадных клеток. Листья с данным типом мезофилла иначе располагаются по отношению к лучам падающего света. Их листовая пластинка расположена ребром так, что обе стороны листа освещены одинаково.

С позиций экологической анатомии большая толщина листовой пластинки, изолатеральность хлоренхимы листа, мелкоклеточность эпидермы, выраженность склеренхимного выроста проводящего пучка, биколлатеральность проводящего пучка, наличие схизогенных секреторных вместилищ подчеркивают формирование *Callistemon pungens* в аридных условиях юго-запада Австралии. Морфоанатомическое строение листа *Gallistemon pungens* и его географическое происхождение позволяют сделать вывод, что данный интродуцированный представитель австралийской дендрофлоры является типичным гемиксерофитом.

У *Eucalyptus niphophila* изолатеральность мезофилла выражена исключительноным вариантом – изопалисадностью. Всю толщу листа занимает палисадная паренхима. Это характерно для ксерофитов, так как период роста листа у ксерофитов значительно короче, чем у мезофитов, а дифференциация ассимиляционной ткани идет быстрее, приводя к изопалисадной структуре.

Eucalyptus niphophila – типичный ксерофит. Морфоанатомические особенности листа *Eucalyptus niphophila* – большая толщина листовой пластинки, наличие воскового налета, амфистоматический тип листа, изолатеральность мезофилла, многослойная палисадная паренхима с сильно вытянутыми клетками, выраженность склеренхимной обкладки проводящего пучка, наличие колленхимы, биколлатеральный тип проводящего пучка, наличие эндогенных схизогенных секреторных вместилищ – характеризуют ксероморфность структуры и подчеркивают формирование *Eucalyptus niphophila* в аридных условиях под действием сильной освещенности.

В строении листа *Acca sellowiana* четко проявляются мезоморфные признаки – тонкая кутикула, однослойная крупноклеточная эпидерма, дорзивентральный мезофилл, но без четкой границы между палисадной и губчатой паренхимой. Но в строении листа *Acca sellowiana* отмечены и ксероморфные признаки – опушение на абаксиальной стороне, сильно развитые элементы проводящей системы, склеренхимная обкладка со стороны флоэмы, малое количество устьиц.

Мезофиты в морфологическом отношении являются более пластичной группой. Они в процессе адаптации к новым условиям обитания при интродукции под влиянием засушливых условий и сильного освещения в процессе онтогенеза могут приобретать ксероморфные признаки, характерные для соответствующей географической области.

По комплексу морфоанатомических признаков листа *Acca sellowiana* данный вид следует отнести к экологической группе ксерофитизированных мезофитов высокой степени ксерофитизации.

ВЫВОДЫ

Морфоанатомические особенности строения листа в условиях интродукции могут служить достоверным критерием для определения экологического типа вида и прогнозировать адаптационный потенциал интродуцента.

В условиях интродукции на Южном берегу Крыма по комплексу морфоанатомических признаков листа у представителей семейства *Myrtaceae* из различных флористических областей определены следующие экологические типы: *Eucalyptus niphophila* (северо-восточноавстралийская флористическая область) – ксерофит; *Callistemon pungens* (юго-западноавстралийская флористическая область) – гемиксерофит; *Acca sellowiana* (центральнообразильская флористическая область) – ксерофитизированный мезофит высокой степени ксерофитизации.

ЛИТЕРАТУРА

1. Баранов Н.А. Колеориза у миртовых // Академику В.Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. С. 70–74.
2. Барыкина Р.П. Практикум по анатомии растений. М.: Изд-во МГУ, 1971. С. 166–184.
3. Зайцев Г.Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М.: Наука, 1984. 424 с.

SUMMARY

Sytnic S.A. Morphological-anatomical structute of lamina in some species of Myrtaceae under introduction on the Southern Coast of the Crimea

The study on leaf structure was carried out in three plant species. *Eucalyptus niphophila* proved to be a xerophyte, *Callistemon rugulosus* – a hemixerophyte, *Acca sellowiana* – a xerophilous mesophyte.

СПЕРМИОГЕНЕЗ У НЕКОТОРЫХ ГОЛОСЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ В КРЫМУ

Л.У. Склонная, А.И. Ругузова

Структурная ботаника голосеменных растений – важный раздел репродуктивной биологии, которому уделяется большое внимание исследователей. Первые работы по развитию мужской репродуктивной сферы у голосеменных растений появились в конце XIX – начале XX веков [1–3]. С XIX в. и по сегодняшний день учеными накоплен обширный фактический материал по данной проблеме, который время от времени обобщался в монографических сводках [4–7]. Несмотря на пристальное внимание ученых к формированию мужских гамет у голосеменных растений, к сожалению, в этом плане изучено очень небольшое число видов, а имеющиеся данные по спермиогенезу у изученных видов чрезвычайно противоречивы.

Цель нашей работы заключалась в изучении репродуктивной сферы у охраняемых и культивируемых голосеменных растений в связи с их охраной и воспроизводством. Следовало проследить развитие мужских репродуктивных структур у представителей разных семейств голосеменных растений, особое внимание уделяя их физиологическому состоянию и функциям.

Объектами исследований служили виды из пяти семейств: *Pinus pallasiana* Lamb., *P. stankewiczzii* (Suk.) Fom., *Cedrus atlantica* Manetti, *C. deodara* (D. Don) G. Don, *C. libani*, A. Rich. (*Pinaceae*); *Juniperus excelsa* Bieb., *J. oxycedrus* L., *J. foetidissima* Willd. (*Cupressaceae*); *Cephalotaxus drupacea* Sieb. et Zucc. (*Cephalotaxaceae*); *Taxus baccata* L. (*Taxaceae*); *Ephedra altissima* Desf., *E. distachya* L., *E. foliata* C.A. Mey, *E. fragilis* Desf., *E. tweediana* C.A. Mey (*Ephedraceae*).

Виды *Pinus* и *Juniperus*, а также *Taxus baccata* и *Ephedra distachya* естественно произрастают в Крыму, остальные являются интродуцентами и культивируются в арборетуме НБС–ННЦ. Работа выполнена методами цитоэмбриологии. Название мужских репродуктивных структур приводится по Singh [5].

У всех изученных нами видов *Pinaceae* образование спермииев проходит за 5–7 дней до оплодотворения, когда пыльцевая трубка находится еще на значительном расстоянии от женского гаметофита. Пыльцевая трубка несет крупную базальную клетку с плотной цитоплазмой и большим ядром с ядрышком и ядра клетки трубки и стебельковой. У видов *Pinus* базальная клетка, как правило, яйцевидной формы, как и ядро клетки трубки, тогда как ядро стебельковой клетки обычно сферическое (рис. 1, а). У видов *Cedrus* базальная клетка в процессе роста пыльцевой трубки по нутреллусу вытянута (рис. 2, а, б). Только перед самым делением у всех видов базальная клетка принимает яйцевидную форму, ядро перемещается к клеточной оболочке. Рядом с базальной клеткой расположены ядра клетки трубки и стебельковой. Деление базальной клетки не сопровождается цитокинезом. У видов *Pinus*, как правило, образуются два спермия–ядра, которые различаются размерами, но не структурой (рис. 1, б), а у представителей *Cedrus* – спермии–ядра одинакового размера, мало различающиеся структурой (рис. 2, в). Единичные пыльцевые трубки несли спермии–ядра разного размера, но с одинаковой структурой кариоплазмы (рис. 2, г). У видов *Pinus* изредка встречались пыльцевые трубки, несущие спермии–ядра одинакового

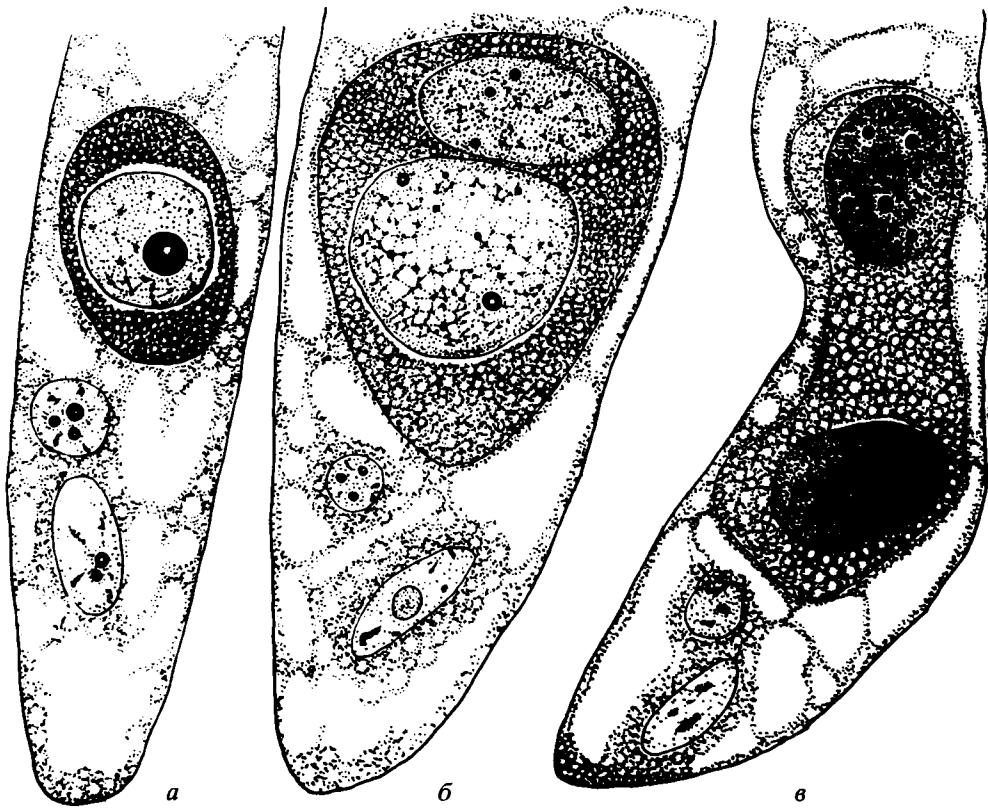


Рис. 1. Пыльцевые трубы *Pinus pallasiana*

a – с базальной клеткой и ядрами клетки трубы и стебельковой; *б* – с двумя спермиями-ядрами, различающимися размерами, и ядрами клетки трубы и стебельковой; *в* – с двумя спермиями-ядрами одинакового размера, но различающимися структурой, и ядрами клетки трубы и стебельковой

размера, но с разной структурой кариоплазмы и числом ядрышек (рис. 1, *в*). У всех видов цитоплазма, окружающая спермии-ядра, всегда была менее плотная, чем цитоплазма базальной клетки. Большинство исследователей считают, что у видов *Pinus* формируются спермии-ядра, которые существенно отличаются размерами, но не структурой. Мы разделяем эту точку зрения, но из этого правила есть исключения. J.R. McWilliam, F. Mergen [8] полагают, что у видов *Pinus* спермии-ядра незначительно отличаются размерами и структурой кариоплазмы. Очевидно, у разных видов *Pinus* число пыльцевых трубок, несущих спермии-ядра разного размера, существенно варьирует, поэтому не все исследователи наблюдали спермии-ядра одинакового размера. Все ученые отмечают, что цитоплазма вокруг спермииев-ядер менее плотная, чем у базальной клетки, и ее плотность не всегда одинакова по всей клетке [9, 7]. Исследованиями, проведенными на ультраструктурном уровне у *Pinus sylvestris* [10] и *Picea asperata* [11], установлено, что после образования спермииев-ядер из цитоплазмы базальной клетки исчезают диктиосомы, редуцируется эндоплазматический ретикулум, но появляются структуры, напоминающие лизосомы в животных клетках. В целом цитоплазма вокруг спермииев-ядер, по мере их продвижения к архегониям, становится менее плотной, но не утрачивает физиологической активности.

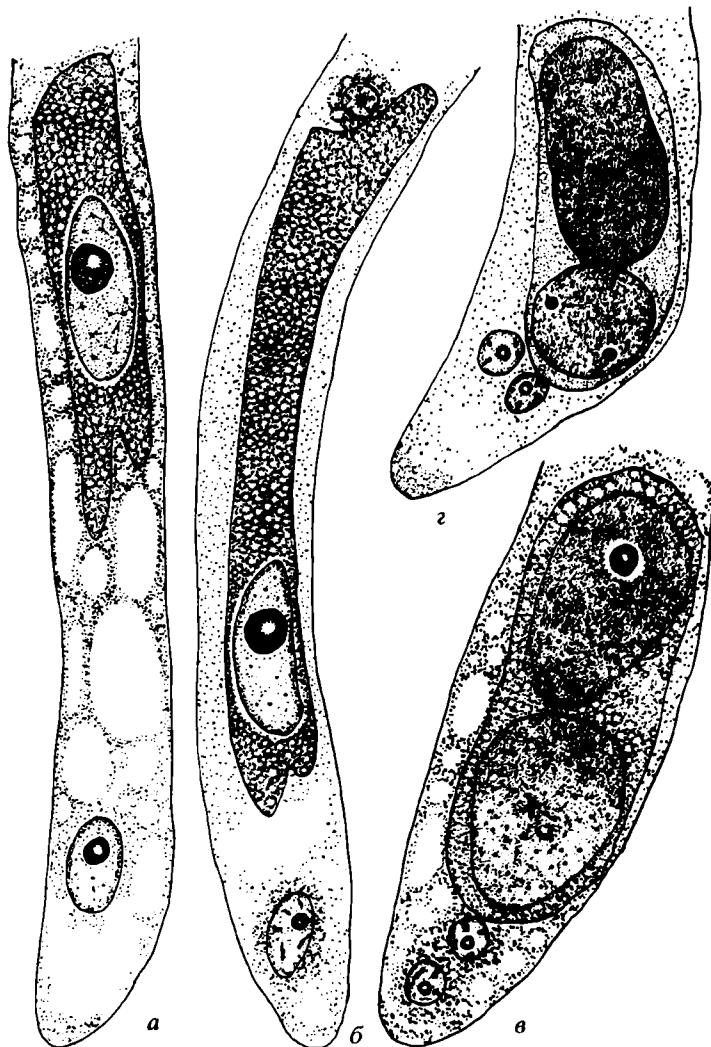


Рис. 2. Пыльцевые трубы *Cedrus libani*

a, b – с базальной клеткой на разных стадиях развития и ядрами клетки трубы и стебельковой; *в* – с двумя спермиями-ядрами одинакового размера и ядрами клетки трубы и стебельковой

Мало изучен спермиогенез у видов *Cedrus*. Некоторые сведения по этому вопросу имеются только для *C. deodara* [12, 13]. Ученые подчеркивают, что у этого вида образуются спермии-ядра одинакового размера, которые расположены в цитоплазме базальной клетки. Это справедливо для всех изученных нами видов *Cedrus*. Только от 1 до 3% пыльцевых трубок несли спермии разного размера с одинаковой структурой кариоплазмы, но разным числом ядрышек в зависимости от вида.

Таким образом, у представителей *Pinaceae* образуются спермии-ядра как одинаковых размеров, так и различающиеся по величине, но всегда один из них более физиологически активен. По-видимому, у сосновых мужские гаметы одной пыльцевой трубки обладают различной оплодотворяющей способностью.

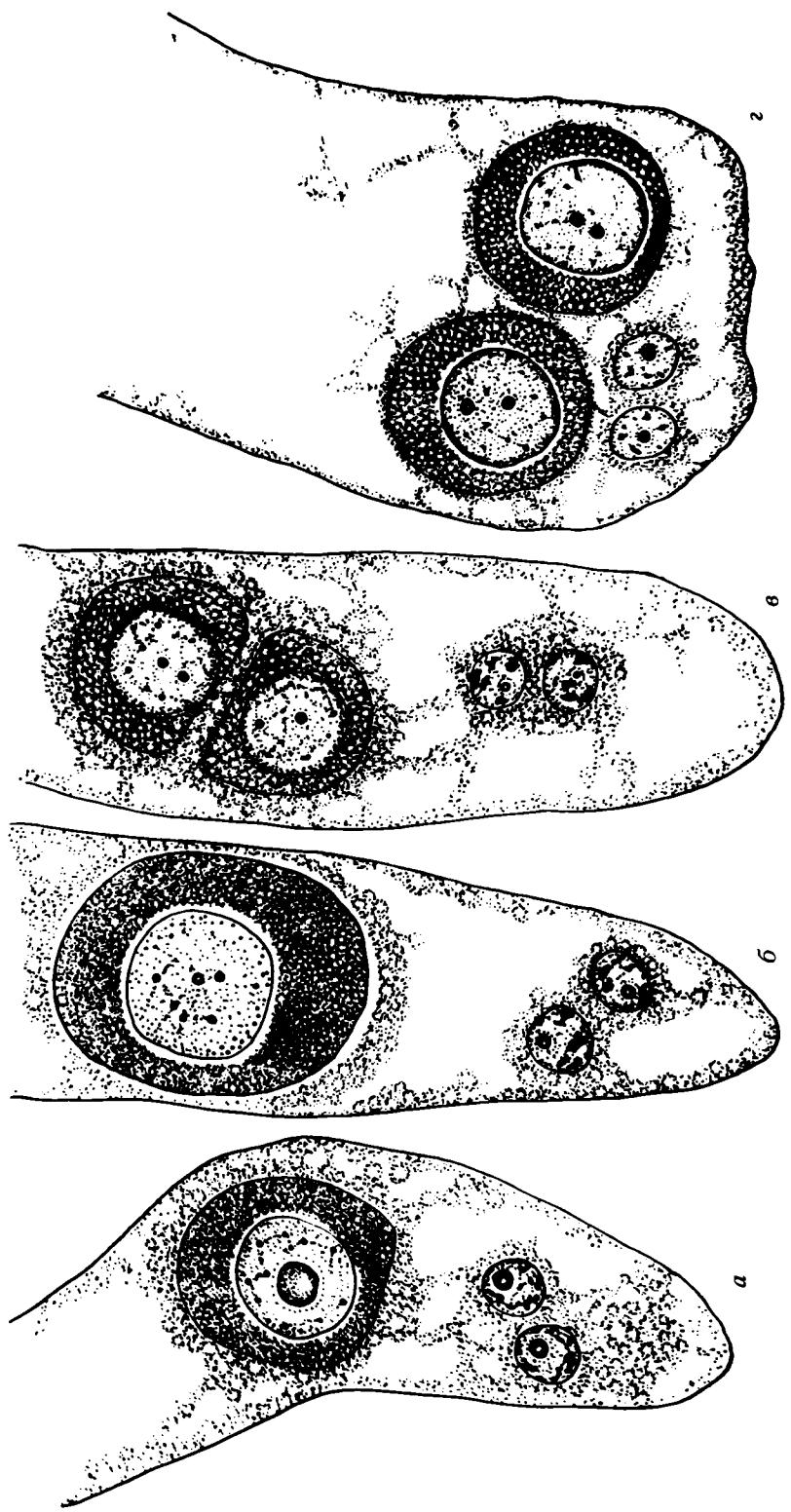


Рис. 3. Пыльцевые трубки *Juniperus foetidissima*
 а – с базальной клеткой за неё следо-до ее деления и ядрами клетки трубки и стебельковой; б – с базальной клеткой перед ее делением и ядрами клетки трубки и стебельковой; в – с двумя только образовавшимися спермиями-клетками и ядрами клетки трубки и стебельковой
 г – с дифференцированными ядрами и ядрами клетки трубки и стебельковой

У видов *Juniperus* базальная клетка по мере роста пыльцевой трубы по нуцеллусу значительно увеличивается, но ее цитоплазма всегда плотная, а впереди расположены ядра клетки трубы и стебельковой, которые мало различаются размерами и структурой (рис. 3, а, б). Базальная клетка делится за 1–2 дня до оплодотворения, когда пыльцевая трубка войдет в архегониальную камеру, с образованием двух спермииев-клеток полусферической формы (рис. 3, в). Постепенно спермии расходятся и принимают сферическую форму (рис. 3, г). Ядро спермии большое со светлой кариоплазмой, хроматин расположен равномерно по всему объему ядра в виде небольших узелков. Цитоплазма спермии интенсивно окрашена, ее плотность несколько уменьшается вокруг ядра и на периферии. На ультраструктурном уровне установлено, что у кипарисовых цитоплазма спермииев-клеток концентрируется в трех зонах: периферической (0,5–5 мкм), маргинальной (2–3 мкм) и средней. В первых двух зонах количеством клеточных органелл незначительно, основная их масса находится в средней зоне [14, 15]. Цитоплазма практически лишена вакуолей. У *Juniperus communis* описано образование четырех спермииев-клеток в одной пыльцевой трубке как *in vivo* [16], так и *in vitro* [15], а также четырех спермииев-ядер [17]. Мы у изученных нами видов *Juniperus* никогда не наблюдали формирования более двух спермииев-клеток как *in vivo*, так и *in vitro*. В культуре *in vitro* на секрете опылительной капли спермиогенез проходил в пыльцевом зерне, а не в пыльцевой трубке как в природных условиях, и спермии были тесно прижаты друг к другу. Имеются литературные сведения о формировании более двух спермииев в одной пыльцевой трубке и у видов *Cypressus* [7]. Однако все ученые, изучавшие спермиогенез у *Cupressaceae*, считают, что нормой для всех видов является формирование двух идентичных спермииев-клеток с радиальной зональностью цитоплазмы. Мы разделяем эту точку зрения.

У *Cephalotaxus drupacea* пыльцевая трубка входит в архегониальную камеру за 3–4 дня до оплодотворения. Она несет большую базальную клетку овальной формы, плотная гранулированная цитоплазма окружает крупное ядро, расположенное рядом с клеточной оболочкой. Рядом с базальной клеткой расположены ядра клетки трубы и стебельковой, первое из них более крупное, но оба ядра яйцевидной формы (рис. 4, а). Перед делением в цитоплазме базальной клетки вокруг ядра появляются фибрillлярные структуры. Деление базальной клетки не сопровождается цитокинезом, формируются два спермия-ядра овальной формы, которые тесно прижаты друг к другу (рис. 4, б). В процессе созревания спермии принимают яйцевидную форму, но не расходятся (рис. 4, в). Кариоплазма спермии светлая с 1–2 ядрышками, хроматин равномерно распределен по всему объему ядра в виде маленьких глыбок; цитоплазма плотная с небольшим количеством крахмала. Между опылением и спермиогенезом проходит 15 мес. Относительно спермиогенеза у видов *Cephalotaxaceae* мнения ученых расходятся: одни считают, что у видов этого семейства формируются два идентичных спермия-ядра [18], другие полагают, что образуются две одинаковые спермииев-клетки, которые разделены неполной перегородкой, состоящей из полисахаридных фибрилл [19]. Мы поддерживаем первую точку зрения, поскольку никогда не наблюдали у *Cephalotaxus drupacea* формирование спермииев-клеток.

У *Taxus baccata* пыльцевая трубка подходит к женскому гаметофиту, когда он находится на стадии свободных ядер, т.е. развитие мужского и женского гаметофитов проходит в тесной близости, что не характерно для других изученных нами видов голосеменных растений. Базальная клетка быстро увеличивается: цитоплазма уплотняется, ядро мигрирует к клеточной стенке; рядом с

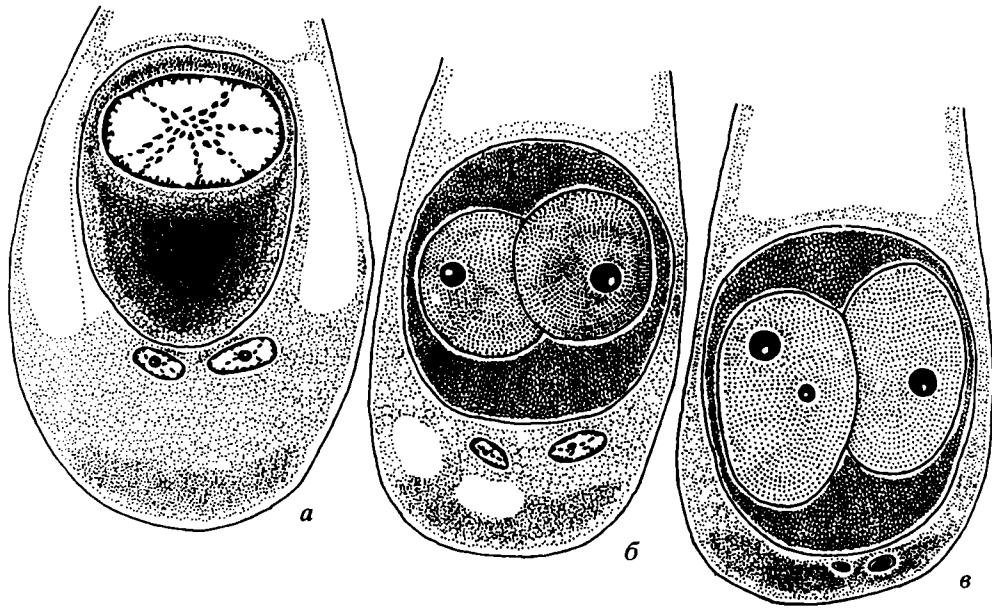


Рис. 4. Пыльцевые трубы *Cephalotaxus drupacea*

а – с базальной клеткой перед делением и ядрами клетки трубы и стебельковой; б – с двумя только образовавшимися спермиями-ядрами и ядрами клетки трубы и стебельковой; в – с двумя зрелыми спермиями-ядрами и детенерирующими ядрами клетки трубы и стебельковой

клеткой расположены ядра клетки трубы и стебельковой (рис. 5, а). Базальная клетка делится, когда центральная клетка архегония дифференцируется в яйце-клетку. Это деление не сопровождается цитокинезом: образуются два спермия-ядра одинакового размера, которые окружены цитоплазмой базальной клетки (рис. 2, б). В процессе дальнейшего развития одно из ядер растет значительно быстрее, вокруг него дифференцируется плотная цитоплазма, которая оттесняет второе ядро к периферии клетки (рис. 5, в). Со временем ядра расходятся: большое ядро окружено плотной цитоплазмой, которая заключена в оболочку, меньшее – принимает чечевицеобразную форму и расположено рядом с большой спермии-клеткой. Обе эти структуры все еще заключены в оболочку базальной клетки (рис. 5, г). Постепенно вокруг меньшего из ядер также дифференцируется цитоплазма, которая по структуре значительно отличается от таковой вокруг большого ядра. Меньшее ядро окружено небольшим количеством вакуолизированной цитоплазмы, которая заключена во вновь сформированную клеточную оболочку, т.е. образуется небольшая спермий-клетка. Ко времени формирования двух спермии-клеток цитоплазма и клеточная оболочка бывшей базальной клетки полностью лизируют. В это время пыльцевая трубка несет две спермии-клетки, которые различаются размерами, структурой цитоплазмы, числом ядрышек, но имеют одинаковую структуру кариоплазмы (рис. 5, д). В двух пыльцевых трубках наблюдали в цитоплазме бывшей базальной клетки три спермии-ядра, которые не различались ни структурой, ни размерами, а только формой (рис. 5, е).

Относительно спермиогенеза у представителей *Taxaceae* в литературе имеются очень разноречивые сведения. Еще В.И. Беляев [3] отмечал, что у *Taxis* формируются две неодинаковые мужские гаметы: крупная спермий-клетка и

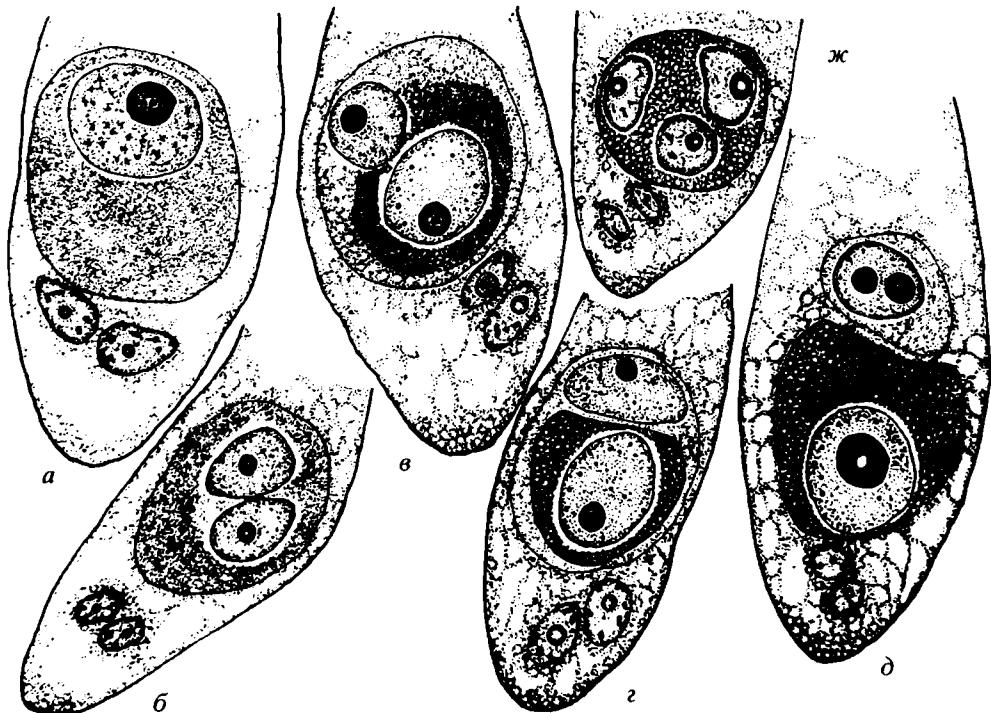


Рис. 5. Пыльцевые трубы *Taxis baccata*

a – с базальной клеткой перед делением и ядрами клетки трубы и стебельковой; *б* – с двумя спермиями-ядрами одинакового размера и ядрами клетки трубы и стебельковой; *в* – с двумя спермиями-ядрами разных размеров, вокруг большого спермия дифференцируется плотная цитоплазма, и яйцевидными ядрами клетки трубы и стебельковой; *г* – с крупной спермией-клеткой и небольшим спермием-ядром и ядрами клетки трубы и стебельковой; *д* – с двумя спермиями-клетками, которые различаются размерами и структурой цитоплазмы; *ж* – с тремя спермиями-ядрами, различающимися формой и дезинтегрирующими ядрами клетки трубы и стебельковой

маленький спермий-ядро. Позже эту точку зрения поддерживал Г.Н. Георгиев [20]. M. Favre-Duchartre [21] считает, что у видов *Taxaceae* деление базальной клетки не сопровождается цитокинезом и образовавшиеся спермии-ядра погружены в цитоплазму последней. Однако большинство исследователей полагают, что у видов *Taxaceae* формируются две спермия-клетки, различающиеся размерами [19, 5]. Учитывая столь противоречивые мнения ученых по этому вопросу, мы очень тщательно изучили формирование мужских гамет у *Taxis baccata* и можем подтвердить практически все точки зрения, высказанные ранее другими исследователями. Спермиогенез у этого вида последовательно проходит стадии: двух спермiev-ядер, спермия-клетки и спермия-ядра, двух спермiev-клеток, различающихся размерами и структурой цитоплазмы. Мы не разделяем мнения тех ученых [19, 5], которые считают, что у видов *Taxaceae* обе спермия-клетки характеризуются одинаковой структурой цитоплазмы, поскольку всегда наблюдали две спермия-клетки с цитоплазмой разной плотности.

У видов *Ephedra* базальная клетка образуется в микроспорангии. При попадании пыльцевых зерен в пыльцевую камеру, расположенную над архегониями, базальная клетка быстро увеличивается и мигрирует в пыльцевую трубку, рядом расположены ядра клетки-трубки и стебельковой (рис. 6, *а*). Деление базальной клетки у видов *Ephedra* не сопровождается цитокинезом и спермии-яд-

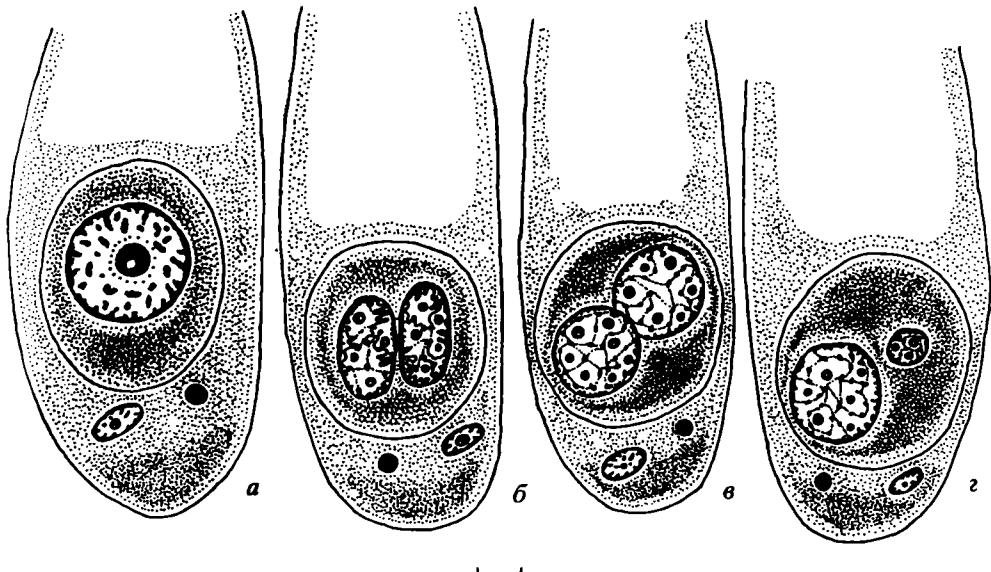


Рис. 6. Пыльцевые трубы *Ephedra foliata*

a – с базальной клеткой перед делением и ядрами клетки трубы и стебельковой; *б* – с двумя яйцевидными спермиями-ядрами и ядрами клетки трубы и стебельковой; *в* – с двумя зрелыми спермиями-ядрами сферической формы и ядрами клетки трубы и стебельковой; *г* – с двумя спермиями-ядрами разных размеров и ядрами клетки трубы и стебельковой

ра расположены в ее цитоплазме. Они яйцевидной формы, не различаются ни размерами, ни структурой кариоплазмы (рис. 6, *б*). По мере созревания спермииев-ядер они принимают сферическую форму, хроматин равномерно распределен по всему объему ядра в виде маленьких гранул, кариоплазма светлая с многочисленными ядрышками (рис. 6, *в*). В одной семяпочке *E. foliata* наблюдали пыльцевую трубку, несущую спермии-ядра, различающиеся размерами, но не структурой (рис. 6, *г*). Все исследователи, изучавшие спермиогенез у видов *Ephedra* [22–24], описали образование двух идентичных спермииев-ядер, погруженных в цитоплазму базальной клетки. Мы эту точку зрения разделяем, хотя и наблюдали единичные случаи образования спермииев-ядер разных размеров, что, очевидно, является исключением из правил. Характерной особенностью мужских гамет у представителей *Ephedraceae* является наличие большого числа ядрышек, которые хорошо видны даже на ранних стадиях сингамии. У всех эфедровых период между опылением и делением базальной клетки измеряется не месяцами, как у хвойных, а часами. Развивающийся мужской гаметофит индуцирует у видов *Ephedra* образование яйцеклетки, тогда как у хвойных формирование женского гаметофита полностью проходит после опыления и тесно связано с образованием мужских репродуктивных структур.

Хотелось бы остановиться на функциях структурных элементов пыльцевой трубы, поскольку, по нашему мнению, этому вопросу уделяется недостаточно внимания исследователей. Клетка трубы, по общепринятому мнению ученых, является проводником мужских половых элементов к яйцеклетке. Мы полностью с этой точкой зрения согласны, но считаем, что в процессе роста пыльцевой трубы по нутеллусу к женскому гаметофиту она также выполняет функции гаустория. Выраженность последних существенно варьирует у разных видов. У видов *Cedrus* гаусториальные функции пыльцевой трубы выражены

слабо, но очень хорошо они проявляются у видов *Pinus*, *Taxus*, *Cephalotaxus*; практически отсутствуют у видов *Ephedra*.

J.M. Pottitt [25], изучавший развитие пыльцевых трубок у некоторых видов *Pinaceae* в культуре *in vitro*, установил, что растущие пыльцевые трубы выделяют много гидролаз и некаталитических белков. Гидролазы в процессе роста пыльцевой трубы по нутеллусу способствуют расщеплению сложных органических веществ и таким образом обеспечивают питанием структурные элементы мужского гаметофита. Некаталитические белки, выделяемые пыльцевой трубкой, участвуют в процессе узнавания, определяя совместимые и несовместимые комбинации скрещивания. Мы у таких однодомных видов, как *Pinus pallasiana*, *P. stankewiczii*, *Juniperus excelsa*, при гейтеногамии наблюдали гибель пыльцевых трубок в процессе их роста по нутеллусу на одном из этапов развития.

Относительно функциональной нагрузки стебельковой клетки в литературе имеются чрезвычайно противоречивые сведения. И.В. Цингер и В.П. Размолов [26] считают, что стебельковая клетка образуется у голосеменных растений только в силу филогенетически сложившейся последовательности событий при развитии мужского гаметофита и никакой функциональной нагрузки не несет, поскольку в филогенезе она утратила фертильность, а в онтогенезе у большинства видов голосеменных остается только ее ядро. Эту точку зрения разделяют большинство ученых, изучавших развитие мужского гаметофита у голосеменных. У некоторых видов *Pinaceae* стебельковая клетка остается интактной на всем протяжении роста пыльцевой трубы по нутеллусу, и, как считают исследователи [27,5], при ее разрыве освобождаются спермии-ядра, находящиеся в цитоплазме базальной клетки. У изученных нами видов стебельковая клетка оставалась интактной очень непродолжительное время. При выходе базальной клетки из пыльцевого зерна и перемещении ее в пыльцевую трубку стебельковая клетка теряла целостность, но ее ядро всегда находилось рядом с базальной клеткой. Вначале ядро стебельковой клетки движется за базальной клеткой, затем оно ее обгоняет и располагается рядом с ядром клетки трубы. Но всегда ядро стебельковой клетки находилось в тесном контакте с базальной клеткой. Подобным образом стебельковая клетка ведет себя и у других изученных нами видов *Juniperus*, *Taxus*, *Cephalotaxus*, *Ephedra*. Мы считаем, что стебельковая клетка вначале способствует выходу базальной клетки в пыльцевую трубку, а затем ее продвижению к женскому гаметофиту. Ранее подобная точка зрения уже высказывалась относительно двух представителей *Cupressaceae* [28].

Относительно функциональной нагрузки мужских гамет все казалось бы ясно: вся последовательность делений при развитии мужского гаметофита и все структурные элементы мужской репродуктивной сферы направлены на образование функционального спермия и его доставке к яйцеклетке. Но спермии всегда не менее двух, и они, по-видимому, обладают различной оплодотворяющей способностью. Хотя в архегоний, как правило, входят оба спермия одной пыльцевой трубы, к ядру яйцеклетки движется только один из них. Другой спермий остается в микропилярной части архегония и чаще всего занимает место разрушенной брюшной канальцевой клетки или ее ядра, т.е. он как бы закрывает вход в яйцеклетку и препятствует проникновению в нее других мужских гамет. Очень часто этот спермий остается жизнеспособным продолжительное время, вплоть до образования клеточного проэмбрио. Иногда второй спермий может сливаться с ядром брюшной канальцевой клетки, в частности у видов *Ephedra*, но при этом он всегда в таком случае перемещается в глубь яйцеклетки, т.е. покидает сторожевую позицию.

ВЫВОДЫ

Спермиогенез у изученных видов характеризуется чрезвычайным разнообразием.

Спермии-ядра образуются у видов *Pinus*, *Cedrus*, *Cephalotaxus*, *Ephedra*, но только у представителей *Pinus* они разного размера.

Спермии-клетки формируются у видов *Juniperus* и *Taxus*; у представителей *Juniperus* это две идентичные клетки, а у *Taxus* они различаются как размерами, так и структурой цитоплазмы.

Интервал между опылением и образованием мужских гамет варьирует от 10 ч до 15 мес в зависимости от вида.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Strasburger E.* Ueber das verhalten des pollens und die Befruchtungsvorgange bei den Gymnospermen // Histol. Beitr. 1892. N 4. S. 1–156.
2. *Беляев В.И.* К учению о пыльцевой трубке у голосеменных. I // Классики естествознания. М., 1923. Т. 12. С. 58–63.
3. *Беляев В.И.* К учению о пыльцевой трубке у голосеменных. II // Там же. С. 64–68.
4. *Chamberlain C.J.* Gymnosperms: Structure and evolution. Chicago: Chicago Univ. press, 1935. 484 p.
5. *Singh H.* Embryology of gymnosperms. Berlin; Stuttgart, 1978. 302 p.
6. *Chesnoy L.* La reproduction sexue des Gymnospermes // Bull. Soc. bot. France. Actual. bot. 1987. Vol. 134, N 1. P. 63–85.
7. *Мошкович А.М.* Эмбриология хвойных. Кишинев: Штиинца, 1992. 250 с.
8. *McWillian J.R., Mergen F.* Cytology of fertilization in *Pinus* // Bol. Gaz. 1958. Vol. 119, N 4. P. 246–249.
9. *Ferguson M.C.* Contribution to the knowledge of the life history of *Pinus* with special reference to sporogenesis the development of the gametophytes and fertilization // Proc. Wash. Acad. Sci. 1904. Vol. 6. P. 1–20.
10. *Willemse M.T., Linskens H.F.* Development du microgametophyte chez le *Pinus sylvestris* la meiose et la fecondation // Rev. cytol. biol. veget. 1969. Vol. 32, fasc. 1/2. P. 121–128.
11. *Camefort H.* Evolution des structures cytoplasmiques au cours de la gametogenese male chez le *Picea aperata* // Bull. Soc. bot. France. Actual. bot. 1978. Vol. 125, N 1/2. P. 109–113.
12. *Roy Chowdhury C.* The morphology and embryology of *Cedrus deodara* Loud // Phytomorphology. 1961. Vol. 11, N 3. P. 283–304.
13. *Maheshwari P., Biswas C. Cedrus.* New Delhi, 1970. 115 p. (Bot. monograph; 5).
14. *Chesnoy L., Thomas N.J.* Electron microscopy studies on gametogenesis and fertilization in gymnosperms // Phytomorphology. 1971. Vol. 21, N 1. P. 50–63.
15. *Duhoux N.E., Chesnoy L.* La gametogenese male chez le *Juniperus communis* L. (Cupressaceae): Comparaison entre les cultures in vitro de grains de pollen et les observations dans l'ovule // Bull. Soc. bot. France. Actual. bot. 1978. Vol. 125, N 1/2. P. 103–106.
16. *Nichols G.B.* A morphological study of *Juniperus communis* var. *depressa* // Beih. bot. Zbl. 1910. Vol. 25. P. 201–241.
17. *Noren G.O.* Zur Entwicklungsgeschichte des *Juniperus communis* // Uppsala Univ. Arsskr. 1907. Vol. 1. P. 1–64.
18. *Lawson A.A.* The gametophytes, fertilization and embryo of *Cephalotaxus drupacea* // Ann. Bot. 1907. Vol. 21, N 81. P. 1–23.
19. *Gianordoli M.* Ultrastructure des spermatozoïdes des trois Gymnosperms: *Cephalotaxus drupacea*, *Sciadopitys verticillata*, *Taxus baccata* // C.r. Acad. sci. D. 1974. Vol. 278. P. 2637–2640.
20. *Georgiev G.N.* Morphogenetical and cytoembriological investigations upon *Taxus baccata* L. I. Development of the male reproductive organs // Ann. Soc. Univ. Biol. Pacif. 1985. Vol. 75, N 2. P. 21–30.
21. *Favre-Duchartre M.* Contribution à l'étude des spermatozoïdes de *Taxus baccata* // Rev. cytol. biol. veget. 1960. Vol. 21. P. 329–337.
22. *Land W.J.G.* Spermatogenesis and oogenesis in *Ephedra trifurca* // Bot. Gaz. 1904. Vol. 34. P. 249–259.
23. *Moussel B.* Spermatogenesis chez l'*Ephedra distachya* L. Etude ultrastructurale de la germination du grain de pollen et du tube pollinique au sein de l'ovule // Rev. cytol. biol. veget. 1983. Fasc. 46. P. 279–304.
24. *Friedman W.E.* Sexual reproduction in *Ephedra nevadensis* (Ephedraceae): Further evidence of double fertilization in nonflowering seed plant // Amer. J. Bot. 1990. Vol. 77, N 12. P. 1582–1598.
25. *Pottitt J.M.* Pollen tube development and characteristics of the protein emission in conifers // Ann. Bot. 1985. Vol. 56, N 3. P. 379–397.
26. *Цингер Н.В., Размолов В.П.* Эволюция мужского гаметофита голосеменных // Биохимия и филогения растений. М., 1972. С. 163–197.
27. *Мошкович А.М.* Клетка-носка мужского гаметофита *Picea abies* (Pinaceae) // Ботан. журн. 1988. Т. 73, № 4. С. 497–507.

28. Duhoux E. Sur le mode de division de la cellule reproductrice et la libération de ces produits dans les tubes polliniques chez le *Juniperus communis* L. et la *Cupressus arizonica* L. (Cupressaceae) // Rev. gen. bot. 1974. Vol. 81, N 962/964. P. 193–204.

SUMMARY

Sklonnaya L.U., Ruguzova A.I. Spermiogenesis in some coniferous plants in the Crimea.

The spermiogenesis in some species of the families *Pinaceae*, *Cupressaceae*, *Cephalotaxaceae*, *Taxaceae*, *Ephedraceae* is described in detail. The similarity and difference between the species have been recorded.

УДК 581.1 : 634.22

ФИЗИОЛОГО-БИОФИЗИЧЕСКИЕ ПОДХОДЫ К ОЦЕНКЕ УСТОЙЧИВОСТИ АЛЫЧИ К НЕБЛАГОПРИЯТНЫМ ФАКТОРАМ СРЕДЫ

Ю.В. Иващенко, Р.А. Пилькевич

В Никитском ботаническом саду собрана уникальная коллекция, на базе которой созданы и внедряются новые сорта крупноплодной алычи. Для широкого распространения этой ценной плодовой культуры необходима объективная и комплексная оценка устойчивости сортов к факторам внешней среды. Алыча довольно чувствительна к засухе, а устойчивость этой культуры к недостатку влаги в почве, атмосферной засухе и повышенной температуре воздуха изучена еще недостаточно [1]. Поэтому изучение особенностей водного обмена интродуцированных и селекционных сортов алычи является важной задачей как в теоретическом, так и практическом плане.

Нами исследовано 18 перспективных сортов алычи интродукции и селекции Никитского ботанического сада. Устойчивость сортов алычи к недостаточному увлажнению почвы и атмосферной засухе изучали на участках Никитского ботанического сада (Южный берег Крыма) и в его Степном отделении (пос. Гвардейское). Оценку набора сортов проводили в полевых и лабораторных условиях, что позволило дать более полную сортовую характеристику устойчивости.

В лабораторных условиях определяли общую оводненность тканей листьев алычи, водоудерживающую способность, стойкость к обезвоживанию и флуориметрические характеристики термоустойчивости тканей нативных листьев. Оводненность тканей листьев и влажность почвы определяли весовым методом (высушивая навеску в термостате); водоудерживающую способность и стойкость к обезвоживанию – методом, описанным в методических рекомендациях Г.Н. Еремеева и А.И. Лищука [2] и А.И. Лищука [3]. Согласно этой методике, о водоудерживающей способности судили по времени, за которое листья алычи отдают определенное количество воды при завядании, а восстановление тurgора листьями определяли при одинаковом обезвоживании. Это позволило более объективно определить способность листьев восстанавливать тургор после завядания.

Дополнительно жароустойчивость листьев определяли в лабораторных условиях на основе изменений флуоресцентных показателей (690 нм) под воздействием нагрева листа. В качестве тестирующего фактора применяли быстрое нарастание температуры объекта (термоудар) в неповреждающем диапазоне, что позволяло регистрировать прижизненные реакции листа [4]. Отбор листьев и дальнейшие операции по способу воздействия проводили согласно методическим рекомендациям Ю.В. Иващенко [5]. Статистический анализ производили по среднему значению выборки листьев на основе 6–8-кратной биологической повторности.

В полевых условиях повреждение листьев засухой и высокими температурами оценивали визуально по методике Г.Н. Еремеева и А.И. Лищука [2].

Способность тканей листьев удерживать воду дает возможность оценить способность растений противостоять действию обезвоживающих факторов. У сортов с низкими водоудерживающими характеристиками при быстрой водотдаче изменение метаболических процессов проходит замедленно, в результате чего снижается уровень защитно-приспособительных реакций. Быстрая водоотдача приводит к повреждению структурных компонентов клеток, что и обусловливает низкую способность листьев восстанавливать тургор после завядания.

Установлено, что оводненность листьев алых снижается в течение вегетационного периода за счет уменьшения степени гидрофильности коллоидов протоплазмы и влажности почвы, а также старения листьев. Снижение оводненности листьев происходит более интенсивно в первой половине вегетации (июнь–июль) и замедляется во второй (с августа по сентябрь). Относительно пониженное содержание воды в листьях на протяжении вегетации отмечено у сортов Амазонка, Вилора, Зарянка, Земляничная, Пурпуровая, Пионерка (от 48 до 54% на сырью массу); повышенное – у сортов Иностраница, Обильная, Олеся, Награда (от 58 до 65%).

Независимо от оводненности тканей листьев сорта алых различались по водоудерживающей способности. В процессе 9-часового завядания как в июле, так и в августе меньше всего утратили воды от ее первоначального содержания листья сортов Отличница (25,4%), Земляничная (24,6%), Зарянка (26,1%), Иностраница (27,6%), Вилора (34,6%), Обильная (34,9%). Экономное расходование воды листьями этих сортов алых в условиях дефицита водообеспечения отражало приспособительную реакцию на действие засухи. Сравнительно низкая водоудерживающая способность отмечена у сортов Идиллия, Пионерка, Румяная Зорька, Пурпуровая, Субхи Ранняя, Амазонка. Листья данных сортов за тот же период времени потеряли от 41 до 50% воды.

При нарастании почвенной и атмосферной засухи происходило повышение водоудерживающей способности тканей листьев у всех сортов алых независимо от степени их засухоустойчивости, однако у сравнительно более устойчивых увеличение водоудерживающих сил осуществлялось интенсивнее.

Между водоудерживающей способностью тканей листьев сортов алых и их способностью восстанавливать тургор после завядания выявлена прямая зависимость. Именно те сорта алых, которые выделились высокой водоудерживающей способностью, имели также и высокую восстановительную способность. Для более точной оценки способности листьев восстанавливать тургор их ткани подвергали однократному обезвоживанию, а затем определяли степень способности к восстановлению. Результаты показали, что чем короче срок, за который ткани листьев отдают 40% воды, тем ниже процент листьев, восстановивших тургор. Это связано с тем, что у менее засухоустойчивых сортов с низкой

Таблица 1

Стойкость к обезвоживанию и восстановительная способность листьев сортов алычи

Сорт	Время, за которое листья отдают 40% воды	Листья, восстановившие тургор после завядания, %
Аленький Цветочек	8 ч 50 мин	94
Амазонка	7 ч 05 мин	54
Вилора	12 ч 00 мин	100
Десертная	8 ч 25 мин	86
Зарянка	10 ч 35 мин	100
Земляничная	11 ч 00 мин	100
Зурна	7 ч 50 мин	74
Идиллия	6 ч 40 мин	65
Иностраница	8 ч 55 мин	85
Награда	8 ч 25 мин	71
Обильная	8 ч 15 мин	90
Оленька	7 ч 55 мин	75
Отличница	8 ч 20 мин	86
Пионерка	6 ч 50 мин	46
Пурпуровая	7 ч 35 мин	68
Румяная Зорька	8 ч 20 мин	80
Селена	7 ч 50 мин	87
Субхи Ранняя	7 ч 40 мин	83

водоудерживающей способностью при быстрой водоотдаче метаболические процессы не успевают в достаточной степени перестроиться, что в итоге приводит к быстрому обезвоживанию.

Низкая восстановительная способность после завядания наблюдалась у сортов, ткани листьев которых отдают 40% воды уже после 6–7 часов завядания (табл. 1), – это сорта Амазонка, Идиллия, Пурпуровая, Пионерка. Высокая способность листьев к восстановлению тургора отмечена у сортов Десертная, Иностраница, Обильная, Отличница, Субхи Ранняя, Селена. Наиболее высокой оказалась способность тканей листьев к восстановлению у сортов Вилора, Зарянка, Земляничная, Аленький Цветочек.

В течение вегетации у растений под воздействием почвенной и атмосферной засухи часто наблюдаются видимые повреждения листьев. В условиях засухи причиной преждевременного опадания листьев является нарушение водного баланса, вследствие чего происходит оттягивание воды листьями верхних ярусов кроны влаги из листьев нижних ярусов, из-за чего они в первую очередь желтеют и опадают [2]. Усугубляет действие засухи резкое снижение интенсивности транспирации, что приводит к повреждению листьев высокими температурами (ожогам). Визуальная оценка повреждений листьев засухой может служить дополнительным показателем диагностики засухоустойчивости сортов алычи, особенно при массовой оценке большого набора сортов.

Сильные повреждения засухой и высокими температурами отмечены у сортов Амазонка, Идиллия, Пурпуровая (табл. 2).

Общее состояние этих растений было оценено в 2–3 балла за счет обильного опадания листьев (50% и более) у сортов Зурна, Пурпуровая и их сильного

Таблица 2
Визуальный учет поврежденных листьев сортов алычи

Сорт	Пожелтевшие листья, %	Опавшие листья, %	Общее состояние растения по 5-балльной шкале
Аленький Цветочек	13	3	4
Амазонка	35	40	2
Вилора	3	27	4
Десертная	8	21	4
Зарянка	2	3	5
Земляничная	1	0	5
Зурна	5	62	3
Идиллия	23	10	3
Иностранка	10	5	4
Награда	9	42	3
Обильная	5	48	3
Оленька	9	37	4
Отличница	4	8	4
Пионерка	11	50	3
Пурпуровая	7	70	2
Румяная Зорька	9	31	4
Селена	7	10	4
Субхи Ранняя	6	46	3

пожелтения (Амазонка, Идиллия). В меньшей степени сказалось действие неблагоприятных условий вегетационного периода на сорта Аленький Цветочек, Десертная, Иностранка, Оленька, Отличница, Селена. Практически не пострадали от действия почвенной и атмосферной засухи и действия высоких температур сорта Вилора, Зарянка, Земляничная. Остальные сорта занимают промежуточное положение.

Наряду с исследованиями засухоустойчивости необходимо также изучение жаростойкости растений. Устойчивость к повышенной температуре определяется генетическими особенностями каждого сорта, однако она меняется в течение вегетации в зависимости от действия внешних факторов среды. Менее устойчивые сорта в связи со своими генотипическими особенностями не становятся жаростойкими даже в экстремальных условиях.

При засухе действие высоких температур выражается в появлении на листьях некротических пятен. Существует ряд методов оценки жароустойчивости, авторы которых показали преимущество метода флуоресценции перед методом некроза, так как с его использованием можно быстро определять устойчивость к высоким температурам и проводить это на нативных объектах [6, 7].

В результате статистического анализа установлено, что наиболее устойчивыми к быстрому нагреву по среднему значению показателей были листья сортов Вилора, Оленька, Пурпуровая, Пионерка (табл. 3). Наиболее низкие показатели оказались у сортов Субхи Ранняя, Идиллия, Румяная Зорька, Зурна. Разница в показателях температуры, по которым велись расчеты устойчивости к нагреву, составляла для контрастных сортов 2–3°, а в некоторых случаях достигала 4°.

Таблица 3
Устойчивость к нагреву сортов алычи

Сорт	Температура пика флуоресценции, °C	Сорт	Температура пика флуоресценции, °C
Субхи Ранняя	36,0±2,7	Иностранка	37,7±1,7
Румянная Зорька	36,8±0,9	Обильная	37,8±1,4
Идиллия	37,0±0,7	Аленький Цветочек	38,8±0,9
Зурна	37,2±0,6	Вилора	38,1±4,0
Десертная	37,3±1,9	Олењка	38,3±1,1
Селена	37,5±1,9	Пионерка	38,5±1,2
Награда	37,5±1,2	Пурпуровая	40,2±1,5

Реакция растений на действие высоких температур выражается в появлении различных приспособительных функций. Сильная чувствительность к нагреву и засухе проявляется в преждевременном сбрасывании листьев, например у сорта Пурпуровая, хотя устойчивость к нагреву и пожелтению сохраняется высокой. Некоторые сорта (Идиллия, Иностранка) однозначно реагируют на термостресс пожелтением листьев в результате слабой термоустойчивости их тканей.

Согласно данным по стойкости листьев изученных нами сортов алычи к обезвоживанию и способности к восстановлению тургора (табл. 1), наиболее высокой комплексной устойчивостью к засухе и повышенной температуре обладают сорта Аленький Цветочек, Вилора, Олењка.

В результате проведенных исследований выявлено, что наиболее засухоустойчивые сорта обладают способностью к стабилизации процессов водного режима (оводненность, водоудерживающая способность, стойкость к завяданию) в экстремальных условиях среды, что дает им возможность в меньшей степени повреждаться засухой и высокими температурами.

В течение вегетации водный обмен растений алычи имеет различную интенсивность. Это зависит от биологических особенностей сортов и действия факторов внешней среды.

Из числа изученных сортов различного происхождения выявлены генотипы алычи с различной устойчивостью к атмосферной и почвенной засухе. Это дает нам основание вести селекцию крупноплодной алычи на повышенную засухоустойчивость с целью использования наиболее устойчивых сортов в сорторайонировании и создании интенсивных садовых насаждений, а также в качестве классификаторов при изучении сортового разнообразия по признаку засухоустойчивости.

ЛИТЕРАТУРА

- Лищук А.И. Эколо-физиологические особенности засухоустойчивости плодовых культур. М., 1990. 192 с. Деп. в ВИНИТИ, № 3614-Б-90.
- Еремеев Г.Н., Лищук А.И. Отбор засухоустойчивых сортов и подвоев плодовых растений. Ялта, 1974. 18 с.
- Лищук А.И. Методика определения водоудерживающей способности к обезвоживанию плодовых культур // Физиологические и биофизические методы в селекции плодовых культур: Методические рекомендации. М., 1991. С. 33–36.
- Иващенко Ю.В., Семин В.С. Зависимость интенсивности флуоресценции листьев некоторых многолетних растений от скорости и амплитуды нарастания температуры // Физиология и биохимия культурных растений. 1991. Т. 23, № 2. С. 112–117.

5. Иващенко Ю.В. Методика флуоресцентного анализа устойчивости листьев плодовых культур к нагреву // Физиологические и биофизические методы в селекции плодовых культур: Методические рекомендации. М., 1991. С. 48–52.
6. Schreiber V., Berry J.A. Heat-induced changes of chlorophyll fluorescence in intact leaves correlated with damage of the photosynthetic apparatus // Plant. 1977. Vol. 136. P. 233–238.
7. Smillie R.M., Nott R. Heat injury in leaves of alpine, temperature and tropical plants // Austral. J. Plant Physiol. 1979. N 6. P. 135–141.

SUMMARY

Ivashchenko Yu.V., Pilkevich P.A. Physiological-biochemical approaches to evaluation of cherry-plum resistance to unfavorable environmental conditions

There is an unique collection of cherry-plum cultivars in Nikita Botanical Garden. The objective and detailed estimation of resistance of cultivars to environmental factors was carried out. The results of investigation are presented.

УДК 635.051.8 : 57.086.3

ЭЛЕКТРОНИО-МИКРОСКОПИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ СТРУКТУРНЫХ ИЗМЕНЕНИЙ ПЛАСТИД У ПЕСТРОЛИСТНЫХ ФОРМ ВЕЧНОЗЕЛЕНЫХ РАСТЕНИЙ

Л.И. Улейская, Г.В. Куликов

До сих пор не ослабевает интерес к феномену пестролистности, широко распространенному в растительном мире. Особое внимание по-прежнему вызывают многочисленные садовые формы с пестрой окраской листа (культивары) вечнозеленых древесных растений. На ультраструктурном уровне продолжаются исследования структурно-анатомических особенностей пластид, их модификаций, трансформаций. В клетках пестрых листьев покрытосеменных растений обнаружены самые разные комбинации хлоропластов, лейкопластов, хромопластов, а также гетеропластидные клетки [1–3].

Метаморфизированные хлоропласти пестролистных растений характеризуются упрощенной структурой тилакоидов и ламелл, уменьшением числа гран или их полным отсутствием, увеличением осмиофильных глобул, зачастую расширенными тилакоидами – везикулами. Можно различать гранальный, ламellarный, везикулярный, смешанный типы структур пластид химерных тканей. Возможна трансформация всех типов пластид в хлоропласти. Основные причины перестройки этих структур обсуждались нами ранее [4], в данной работе мы попытались понять, как реализуется преадаптационный механизм на клеточном и субклеточном уровнях организации пестролистных растений с диффузно пульсирующей структурой химерных тканей [4] у *Aucuba japonica* 'Variegata' и локально миграционным типом у *Elaeagnus pungens* 'Maculata'.

Материал для исследований брался с объектов, растущих в арборетуме Никитского ботанического сада. Заготовка для электронной микроскопии была стандартной: 3–4-часовая фиксация 3%-ным глутаровым альдегидом (рН 7,4 фосфатный буфер) после промывки материала в буфере сменялась 15-часовой

Таблица 1

**Сравнительная количественная ультраструктурная характеристика
хлоропластов клеток хлоренхимы листа зеленой
и пестрой форм аукубы японской**

Форма	Размер хлоропластов, мкм ²	Объем от парциального объема хлоропаста, %			Число		
		везикулярных пузырьков	осмио-фильного вещества	крахмальных зерен	гран в хлоропласте	ламелл в гране	осмио-фильных глобул
Зеленая	21,84	—	2,37	10,22	26	41	17
Пестро-листная (желтая часть)	19,09	4,43	13,86	10,77	2	5	21
Пестро-листная (зеленая часть)	24,0	—	3,7	7,18	30	34	21

фиксацией в 2%-ной осмиевой кислоте. Дегидратацию материала осуществляли в серии спиртов и ацетонов, в качестве заливочной среды использовали эпон. Полученные на ультратоме срезы окрашивали уранил-ацетатом и цитратом свинца. Наблюдения и съемку проводили на электронном микроскопе JEM-7A в лаборатории анатомии и морфологии БИН РАН¹ (Санкт-Петербург). Снимки были подвергнуты морфометрической обработке согласно методикам, разработанным для цитологических объектов [5, 6].

Клетки зеленолистной ткани листа аукубы японской демонстрируют максимальное развитие ультраструктур (табл. 1).

Цитоплазма пристенная, средней плотности. Ядро крупное, богатое хроматином, круглое, несколько приплюснутое параллельно клеточной поверхности. В ядре иногда видны белковые кристаллы, имеющие расплывчатые очертания. Хлоропласти (рис. 1, а) линзообразной формы, размер их в среднем 21,84 мкм². Хлоропласти находятся в контакте с митохондриями и пероксисомами. На один хлоропласт приходится в среднем 3–4 митохондрии и 1–2 пероксисомы. Наличие таких контактов имеет, по-видимому, определенный функциональный смысл: появляется возможность непосредственного обмена информационными и метаболическими соединениями между этими органеллами [7]. Митохондрии округлой, редко овальной формы. Величина митохондрий – 3,21 мкм², пероксисом – 4,16 мкм². Митохондрии имеют обычную структуру. Система пластинчатых крист умеренно развита. Структура пероксисом однообразна. Особенно хорошо развита мембранныя система хлоропластов (в среднем 26 гран и 41 тилакоид в гране). Среди включений стромы выделяются пластоглобулы – 17 на хлоропласт, их объем от парциального объема хлоропласта составляет 2,4%. Крахмальные зерна встречаются не всегда, однако в среднем в данном варианте их объем от парциального объема хлоропласта составляет 10,22%.

¹ Мы искренне благодарны Е.М. Бармичевой, Ю.В. Гамалей за оказанную помощь в проведении данных исследований.



а



б



в



г

Рис. 1. Хлоропласты в палисадной ткани

а – *Aucuba japonica* ($\times 10000$), б – *A. japonica* 'Variegata' (зеленая часть, $\times 15000$), в – *A. japonica* 'Variegata' (желтая часть, $\times 15000$), г – *A. japonica* 'Variegata' (переходная часть, $\times 20000$)

Электронно-микроскопическое исследование клеток и хлоропластов химерных тканей пестролистных листьев аукубы японской показало, что в зеленой ткани листа цитоплазма клеток такая же, как и в клетках типично зеленого листа. Хлоропласти сплюснуты параллельно клеточной поверхности, их максимальная величина – 24 мкм². Много гран (рис. 1, б); в среднем 30 на хлоропласт, каждая из которых состоит из 34 тилакоидов. Крахмальных зерен и осмиофильного вещества меньше, чем в хлоропластах клеток желтой ткани, ко-

Таблица 2

Сравнительная количественная ультраструктурная характеристика хлоропластов клеток хлоренхимы листа зеленой и пятнистой форм лоха колючего

Форма	Размер хлоропластов, мкм ²	Объем от парциального объема хлоропаста, %			Число		
		везикулярных пузырьков	осмио-фильного вещества	крахмальных зерен	гран в хлоропласте	ламелл в гране	осмио-фильных глобул
Зеленая	11,0	—	1,62	8,80	17	6	7
Пятнистая (желтая часть)	12,08	8,33	3,77	5,36	0	0	26
Пятнистая (зеленая часть)	12,01	—	1,13	3,90	9	6	8

личество пластоглобул такое же, но они мельче. Величина митохондрий и пероксисом, как и в предыдущем варианте.

Особый интерес представляли клетки и хлоропластины желтых тканей. Цитоплазма клеток без видимых изменений, средней плотности. Ядро крупное с ядрышком, богато хроматином. Форма хлоропластов изменяется: наблюдаются инвагинации внутренней мембранны (рис. 1, в). Появляется большое количество везикулярных пузырьков на месте бывших тилакоидов гран, которые имеют правильную форму. Сохраняются комплексы хлоропластов с митохондриями. Пероксисом не обнаружено. Величина везикулярных пузырьков – 4,4 мкм². Пластоглобул в среднем 21 на хлоропласт, но иногда их число достигает 50.

Полученные фотографии пластид клеток переходных (желто-зеленых) тканей демонстрируют у аукубы смешанный (ламеллярно-везикулярный тип) (рис. 1, г). Подобную картину наблюдали в трансформирующемся пластиде из белой ткани обвертки (петалоидной гипсофиллы) у *Spathiphyllum wallisii* при по-зеленении [8]. По мнению авторов, тилакоиды образуются при делении везикул. Причем процесс зависит от внутренних структурных предусловий пластида. Везикулы эти имеют различное происхождение: частично это осколки отложения, привязанного к мемbrane [9], и отчасти они происходят из внутренней оболочки пластиды. Согласно Palandri [9] и Dott [10] они также могут происходить из "проламеллярного тела". Ламеллы не имеют четкой ориентации в пластиде.

Кроме пластид ламеллярно-везикулярного типа, в клетках переходных тканей пестрого листа аукубы встречаются пластиды с гранальной структурой. Однако ни образующиеся граны, ни полностью превращенные пластиды не выглядят идентично хлоропластам типично зеленых листьев.

Судя по литературным данным, трансформирующиеся пластиды способны к фотосинтезу. Более того, немецкие ученые [8] обнаружили, что внутренний слой пластидной оболочки, участвующий в образовании везикул, имеет высокую фотосинтетическую активность.

Пластиды клеток желто-зеленых тканей аукубы содержали рибосомы, осмиофильтные глобулы, крахмальные зерна и находились в контакте с митохондриями.



a

b



c



d

Рис. 2. Хлоропласти в мезофилле

a – *Elaeagnus pungens*, $\times 15000$, *б* – *E. pungens 'Maculata'* (зеленая часть, $\times 15000$), *в* – то же (желтая часть, $\times 17000$), *г* – то же (переходная часть, $\times 12000$)

Клетки зеленолистных тканей лоха колючего также обнаруживают максимальное развитие структур. Цитоплазма клеток пристенная, узкая, плотная, с большим числом свободных рибосом, занимающая небольшой объем. Ядро крупное с крупным ядрышком. Хлоропласти мельче, чем у пестрого листа (11 мкм^2). Ядро имеет уплотненную структуру, богато хроматином. Хлоропласти линзообразной формы (рис. 2, *а*) находятся в контакте с митохондриями и пероксисомами. Максимальное количество гран в хлоропласте – 20, среднее – 17 (табл. 2).

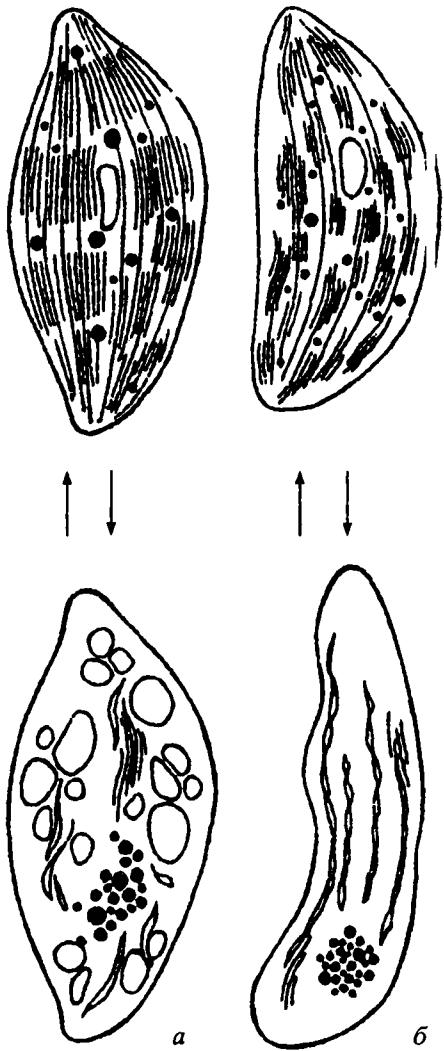


Рис. 3. Трансформация пластид в клетках химерных тканей пестрых листьев *Aucuba japonica* 'Variegata' (а) и *Elaeagnus pungens* 'Maculata' (б)

Граны состоят из 5–6 тилакоидов. Митохондрии и пероксисомы имеют величину $3,59 \text{ мкм}^2$ и $3,42 \text{ мкм}^2$ соответственно. Объем осмиофильного вещества от парциального объема хлоропласта составил 1,62%, а крахмальных зерен 8,8%.

В клетках зеленых тканей пятнистого листа лоха цитоплазма плотная. Ядро таких же размеров, богато хроматином. Хлоропластины имеют величину $12,01 \text{ мкм}^2$. Сохраняется их линзообразная форма, но намечается тенденция к инвагинациям (рис. 2, б). Сохраняются контакты с митохондриями и пероксисомами. Крахмальных зерен почти нет, мало пластоглобул.

У лоха колючего пятнистого (желтая часть) цитоплазма клеток заметно просветлена за счет сокращения числа свободных рибосом и снижения плотности гиалоплазмы. Цитоплазма пристенная. Объем ядра такой же, как и в предыдущих вариантах, но оно менее насыщено хроматином. Величина хлоропластов несколько больше, чем в типичном зеленом листе и меньше, чем в зеленой части тканей пятнистого листа. Форма их становится причудливой. Наблюдаются инвагинации (рис. 2, в). Контакты с митохондриями не нарушаются, но поч-

ти нет пироксисом. Резко возрастает количество осмиофильного вещества. Граны отсутствуют. Появляются везикулярные пузырьки, которые при малом увеличении выглядят идентично периферическому ретикулуму. Изредка наблюдаются крахмальные зерна. В метаморфизованных хлоропластах сохраняется в некоторых случаях ламеллярный тип тилакоидной системы.

Пластиды клеток переходных участков тканей пятнистого листа лоха колючего четко демонстрируют ламеллярный тип структуры (рис. 2, г) с хорошо развитым периферическим ретикулумом. Подобная картина наблюдалась у трансформирующихся пластид клеток оранжевых гипсофилл *Heliconia aurantiaca* [8] при позеленении. В отличие от трансформированных пластид акубры ламеллы лоха строго ориентированы вдоль длинной оси пластиды, содержат рибосомы, осмиофильные глобулы собраны в центральные лакуны. Крахмальные зерна отсутствуют. Они появляются в пластидах с гранальной структурой.

Таким образом, видоспецифические особенности тонкой структуры хлоропластов в клетках тканей типично зеленых листьев выражаются в более гра-

нальной структуре пластид у теневыносливой акубры японской по сравнению с более светолюбивым лохом колючим.

Пластиды желтых тканей пестрых листьев вечнозеленых растений показывают типичное строение: в них меньше гран (или они совсем отсутствуют), больше осмиофильных глобул и зачастую расширенные тилакоиды – везикулярные пузырьки. Однако некоторые метаморфизированные хлоропласты сохраняют ламеллярный тип структуры. Разные морфотипы пестролистности (рис. 3) характеризуются своеобразием пластидного аппарата. Все ультраструктурные изменения хлоропластов у акубры ярче выражены и демонстрируют везикулярный тип метаморфизированных хлоропластов по сравнению с ламеллярным типом пластид химерных тканей лоха.

Пластиды клеток переходных (желто-зеленых) тканей демонстрируют смешанный ламеллярно-везикулярный тип пластид, у лоха – ламеллярный. Возможно, ламеллярный тип пластид более лабилен и обратим в хлоропlastы. Это подтверждается тем, что этот тип структур чаще встречается в переходных зонах пестрых тканей у древесных. Однако, по мнению немецких ученых [8], образование тилакоидов происходит из деления везикул. С появлением везикулярных пузырьков, очевидно, увеличивается ассимилирующая поверхность этих структур, что способствует поддержанию фотосинтезирующих возможностей ультраструктур на уровне, если и не высоком, то достаточном для реализации потенциального фотосинтеза.

ЛИТЕРАТУРА

1. Хагеманн Р. Плазматическая наследственность. М.: Изд-во иностр. лит. 1962. 112 с.
2. Белецкий Ю.Д., Разорителева Е.К. Нехромосомные мутации подсолнечника. I. Цитологический анализ пестролистности // Генетика. 1972. Т. 8. № 1. С. 17–22.
3. Прихоженко Э.Я., Белецкий Ю.Д. Электронно-микроскопическое изучение структурных изменений пластид у некоторых пластомных пестролистных мутантов подсолнечника // Цитология и генетика. 1979. Т. 13. С. 467–470.
4. Улейская Л.И. Биологические особенности пойксилофильных древесных растений при их интродукции на Южный берег Крыма: Дис. ... канд. биол. наук. Ялта, 1992. 195 с.
5. Weibel E.R. Stereological principles for morphometry in electron microscopic cytology // Intern. Rev. Cytol. 1969. Vol. 26. P. 235.
6. Христолюбова Н.Б., Шилов А.Г. Возможности применения стереологического анализа в изучении структурной организации клеток и тканей // Применение стереологических методов в цитологии. Новосибирск, 1974. С. 54–62.
7. Wellburn A.B., Hamp R. Movement of labelled metabolism from mitochondria to plastids during development // Planta. 1976. Vol. 131. P. 17–20.
8. Weidner M., Franz A., Napp-Zinn K. Plastid ultrastructure and photosynthesis in greening petaloid hypsophylls // Ibid. 1985. Vol. 163. P. 164–174.
9. Palandri M. Modificazioni ultrastrutturali presentate dai plastidi della spata nel corso dell'inverdimento i Spathiphyllum Wallisii Regel // Caryologia. 1967. Vol. 20. P. 273–295.
10. Dorr I. Die Aktivität der Triosephosphat-Dehydrogenasen bei verschiedenen Pflanzengruppen und Organen und ihre Beeinflussung durch Licht und Inhibitoren: Diss. Darmstadt, 1971.

SUMMARY

Uleiskaya L.I., Kulikov G.V. Study on structura changes in plastids of evergreen plant forms with variegated leaves by electron microscope

The differences between diffusion-pulsatile structure of chimerical tissue in leaves of *Aucuba japonica* 'Variegata' and *Elaeagnus pungens* 'Maculata' were established. These plants present two types of chloroplast metamorphism: vesicular type and lamellar one, respectively. Plastid structure is typical in yellow tissue: it comprises only few granae (or they are quite absent), osmiophil substances are localized in lacunae, peripheral reticulum is well developed. The lamellar type of chloroplasts is more peculiar to transitional (green-yellow) tissue.

ОСОБЕННОСТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ ПЛОДОВЫХ И ОРЕХОПЛОДНЫХ КУЛЬТУР НА СКЕЛЕТНЫХ ПЛАНТАЖИРОВАННЫХ ПОЧВАХ КРЫМА

H.E. Опанасенко

Мощность и архитектоника корневой системы плодовых и орехоплодных культур – важный морфологический признак, отражающий не только наследственную природу плодового дерева, но и приспособление растений к условиям почвенной среды. Неодинаковые эдафические условия для роста корней в различных по свойствам почвогрунтах отражаются на росте и развитии надземной части плодовых и орехоплодных деревьев и их урожайности [1–8].

Особенностям распространения корневой системы плодовых и орехоплодных культур на скелетных почвах посвящено много работ, но они в основном раскрывают характер размещения корней в зависимости от глубины залегания подстилающих почву галечниковых наносов с акцентом на плотность их сложения. О комплексном влиянии других свойств скелетных почв на ризосферу деревьев сведения ограничены и носят описательный характер [9–16].

Нами изучалась корневая система абрикоса, персика, черешни, груши, яблони, греческого ореха и миндаля на различных по степени скелетности, развитости почвенного профиля и плодородию в целом плантажированных южных и обыкновенных предгорных карбонатных черноземах, аллювиальных и коричневых почвах Крыма. В исследования включены наиболее распространенные или перспективные подвойа плодовых и орехоплодных культур, а их корневая система на средне- и сильноскелетных мощных, средне- и маломощных почвах сравнивалась между собой не только на этих почвенных видах, но и сопоставлялась с таковой на мелкоземистых почвах. Часть результатов исследований корневой системы плодовых деревьев была опубликована ранее [17–19]. По некоторым же сортам и подвоям этих культур потребовались дополнительные исследования корневой системы и иная интерпретация уточненных результатов, которые позволили на количественной основе выявить новые закономерности.

Методом “реза” В.А. Колесникова [20] изучена корневая система 100 деревьев плодовых и орехоплодных культур на различных по генезису почвах и почвообразующих породах степного и предгорного Крыма.

Архитектонику корневой системы деревьев, прежде всего, определяют техногенные воздействия на почву – предпосадочная плантажная вснашка и междурядная обработка почв. Общеизвестно, что рыхлый гумусированный плантажный слой – наиболее благоприятная для корней деревьев среда. Чем глубже проведена плантажная вспашка, тем формируется более мощная корневая система: между мощностью плантажированного гумусированного слоя и количеством в нем корней деревьев установлена прямая достоверная корреляция ($r = 0,72 \dots 0,93$). В верхнем часто обрабатываемом слое почв междурядий корней почти нет. Учитывая, что скелетные почвы подвержены меньшему, чем мелкоземистые почвы, уплотнению техникой, междурядную зяблевую вспашку и культивации следует, как показала практика ряда хозяйств, проводить не глубже 15–12 см, что позволит на 5–7 см увеличить корнеобитаемый слой.

Таблица 1

Распространение и количество "резов" корней плодовых и орехоплодных культур по профилю скелетных плантажированных почв Крыма

Порода, сорт, подвой, возраст деревьев, число определений (n)	Почвенный вид	Тип корней	Всего корней, шт.	В том числе в горизонтах			
				<i>Hpk</i> _{плант.}		<i>Phk+Pk</i>	
				шт.	%	шт.	%
Чернозем обыкновенный предгорный карбонатный							
Яблоня, Ренет	Среднескелетный	Вс.*	434	288	66	146	34
Симиренко, дикая лесная яблоня, 26 лет, n = 10	мощный	Пр.*	14	8	57	6	43
Черешня, Дрогана желтая, черешня, 26 лет, n = 8	Сильноскелетный	Вс.	211	113	54	98	46
	среднемощный	Пр.	16	11	69	5	31
Орех грецкий семенного происхождения, 18 лет, n = 6	Среднескелетный	Вс.	428	270	63	158	37
	среднемощный	Пр.	17	13	76	4	24
	Сильноскелетный	Вс.	255	145	57	110	43
	среднемощный	Пр.	13	10	77	3	23
Миндаль, Выносливый, миндаль горький, 12 лет, n = 3	Сильноскелетный	Вс.	346	235	68	111	32
	мощный	Пр.	25	23	92	2	8
	Сильноскелетный	Вс.	173	114	66	59	34
	среднемощный	Пр.	12	10	83	2	17
Миндаль, Выносливый, миндаль, 12 лет, n = 1	Сильноскелетный	Вс.	347	255	73	92	27
	маломощный	Пр.	16	13	81	3	19
	Сильноскелетный	Вс.	278	204	73	74	27
	среднемощный	Пр.	14	12	86	2	14
	Сильноскелетный	Вс.	249	147	59	102	41
	маломощный	Пр.	12	9	75	3	25
Чернозем южный карбонатный							
Груша, Кюре, дикая лесная груша, 18 лет, n = 8	Среднескелетный	Вс.	448	263	59	185	41
	мощный	Пр.	20	15	75	5	25
Персик, Микула, миндаль, 18 лет, n = 2	Сильноскелетный	Вс.	206	126	61	80	39
	мощный	Пр.	13	13	100	0	0
Черешня, Советская, антилка, 18 лет, n = 6	Среднескелетный	Вс.	451	287	64	164	36
	мощный	Пр.	14	12	86	2	14
	Среднескелетный	Вс.	318	213	67	105	33
	мощный	Пр.	10	9	90	1	10
Абрикос, Краснощекий Никитский, абрикос, 9 лет, n = 8	Среднескелетный	Вс.	506	262	52	244	48
	среднемощный	Пр.	23	12	52	11	48
	Среднескелетный	Вс.	334	172	51	162	49
	мощный	Пр.	15	14	93	1	7

Таблица 1 (окончание)

Порода, сорт, подвой, возраст деревьев, число определений (<i>n</i>)	Почвенный вид	Тип корней	Всего корней, шт.	В том числе в горизонтах			
				<i>Hpk</i> плант.		<i>Phk+Pk</i>	
				шт.	%	шт.	%
Абрикос, Приусадебный, абрикос, 9 лет, <i>n</i> = 2	Среднескелетный	Вс.	490	434	89	56	11
	среднемощный	Пр.	18	15	83	3	17
	Среднескелетный	Вс.	415	354	85	61	15
	маломощный	Пр.	11	11	100	0	0
Абрикос, Буревестник, абрикос, 9 лет, <i>n</i> = 2	Среднескелетный	Вс.	395	349	88	46	12
	среднемощный	Пр.	30	22	73	8	27
	Среднескелетный	Вс.	355	189	53	166	47
	маломощный	Пр.	12	7	58	5	42
Коричневая карбонатная							
Персик, Золотой юбилей, миндаль, 15 лет, <i>n</i> = 8	Среднескелетная	Вс.	257	166	65	91	35
	мощная	Пр.	16	13	81	3	19
	Сильноскелетная	Вс.	186	115	62	71	38
	среднемощная	Пр.	10	7	70	3	30
Черешня, Наполеон розовый, антипика, 18 лет, <i>n</i> = 4	Среднескелетная	Вс.	329	208	63	121	37
	мощная	Пр.	20	18	90	2	10
	Сильноскелетная	Вс.	203	130	64	73	36
	мощная	Пр.	14	14	100	0	0
Аллювиальная луговая карбонатная мощная							
Яблоня, Сары Синап, сейнцы Синапа, 28 лет, <i>n</i> = 3	Сильноскелетная	Вс.	456	264	58	192	42
		Пр.	25	19	76	6	24
	Очень	Вс.	302	102	34	200	66
	сильноскелетная	Пр.	15	8	53	7	47

* Вс. – всасывающие (обрастающие), Пр. – проводящие (скелетные) корни.

Корневая система плодовых деревьев в большей массе локализована в планктном слое скелетных почв, где сосредоточено в среднем по культурам 63–68% всасывающих и 75–82% проводящих корней от общего их числа (табл. 1, рис. 1–5). Исключение составляет сорт яблони Сары Синап на сейнцах Синапа на очень сильноскелетной луговой аллювиальной почве, где в планктном слое находилось только 34% от общего числа всасывающих корней, что объясняется высокой скелетностью (55%) этого слоя и адекватно сниженными в нем запасами мелкозема, близостью грунтовых вод, сильнорослостью подвоя.

Всасывающие корни деревьев интенсивнее осваивают горизонты почвообразующей породы при наличии на корнедоступной глубине грунтовых вод, верховодки (пусть и временно возникающей), плотных подстилающих глин. Это наблюдалось на аллювиальной почве в яблоневом саду, где грунтовые воды летом были на глубине 180 см; на среднемощном сильноскелетном обыкновенном предгорном черноземе, где корни лесной яблони достигали периодически возникающей на конгломератах (в условиях транзитного ланд-

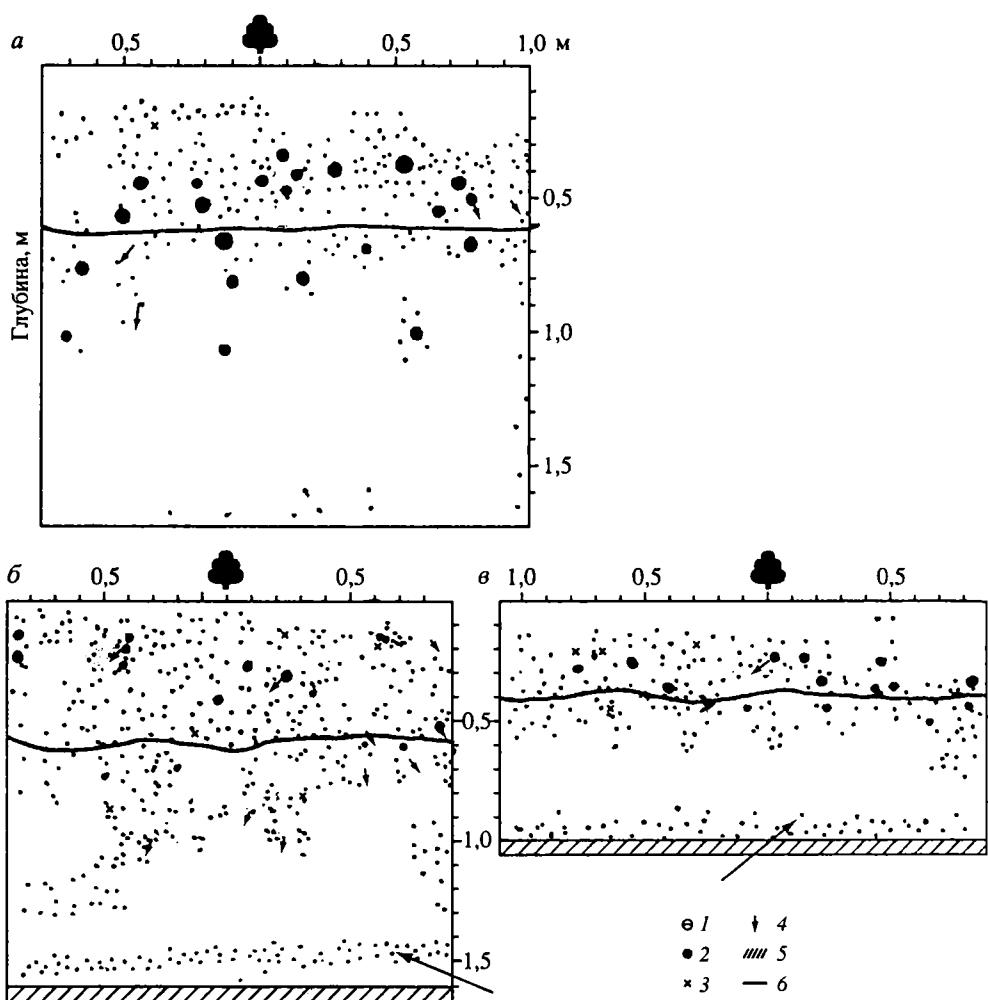


Рис. 1. Архитектоника корневой системы яблони по профилю обыкновенного предгорного карбонатного плантажированного мощного мелкоземистого (а), среднескелетного (б) и среднemoщного сильноскелетного (в) чернозема на аллювиально-пролювиальных отложениях древних речных террас. Сорт Ренет Симиренко на дикой лесной яблоне. Возраст 26 лет (колхоз им. Суворова Белогорского района, 1983 г.)

1 – срезы обрастающих (васывающих) корней; 2 – срезы проводящих (скелетных) корней; 3 – погибшие корни; 4 – направление роста корней; 5 – плотные подстилающие породы или сцементированные галечники; 6 – граница плантажированного гумусированного слоя; стрелками обозначено: б – *Hrk* (погребенный), в – верховодка

шахта) верховодки, а также в черешневом саду на скелетных карбонатных южных черноземах, подстилаемых плиоценовыми глинами (см. табл. 1, рис. 1, 2, II, 3).

Последний случай, на первый взгляд, парадоксален. Действительно, плиоценовые глины, с одной стороны, в силу высокой плотности сложения (объемная масса $> 1,6 \text{ г}/\text{см}^3$) труднодоступны для корней деревьев. С другой – глины обладают высокой влагоемкостью, низкой водопроницаемостью, ярко выраженной капиллярной системой и представляют естественный “резервуар”, влага которого при иссушении расположенных выше горизонтов по капилля-

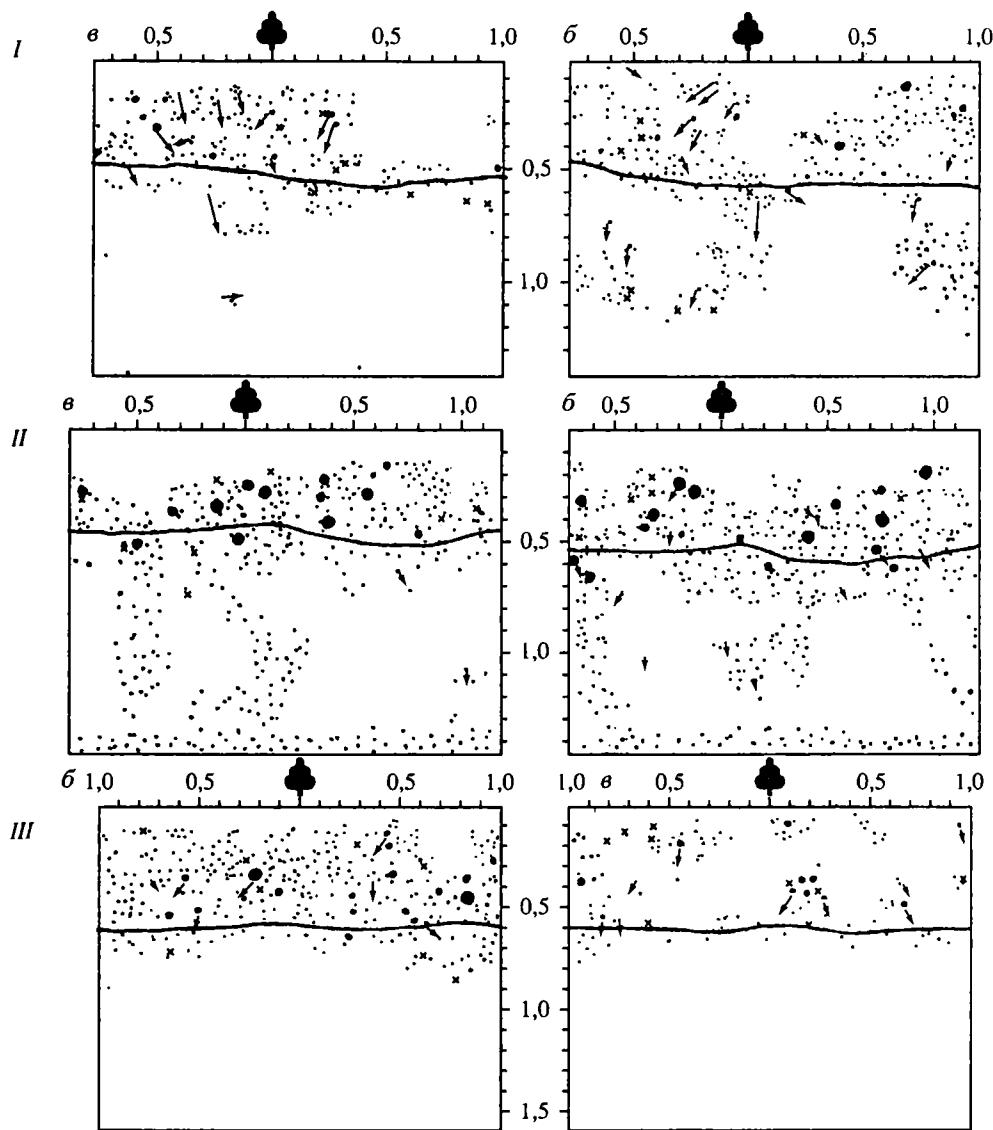


Рис. 2. Архитектоника корневой системы персика (I), черешни (II) и груши (III) на черноземе южном карбонатном плантажированном средне- (а) и сильноскелетном (б) мощном. Сорт персика Микула на миндале, сорт черешни Советская на антипке, сорт груши Кюре на дикой лесной груше. Возраст деревьев 18 лет (совхоз "Прибрежный" Черноморского района, 1980 г.)

рам перемещается вверх и в первую очередь увлажняет почвообразующую породу. Так, влажность мелкозема скелетных южных черноземов в черешневом саду в июле за 3 года наблюдений в среднем ($n = 18$) составляла в слоях 0–50 см – 15,8%, 50–100 см – 16,2%, 100–150 см – 16,8%, а таковая плиоценовой глины в слое 150–200 см равнялась 18,5%. На рядом расположеннем абрикосовом участке на таких же почвах, но подстилаемых плитой известняка с глубины 120–140 см, влажность мелкозема по всему профилю в те же сроки не превышала 12%.

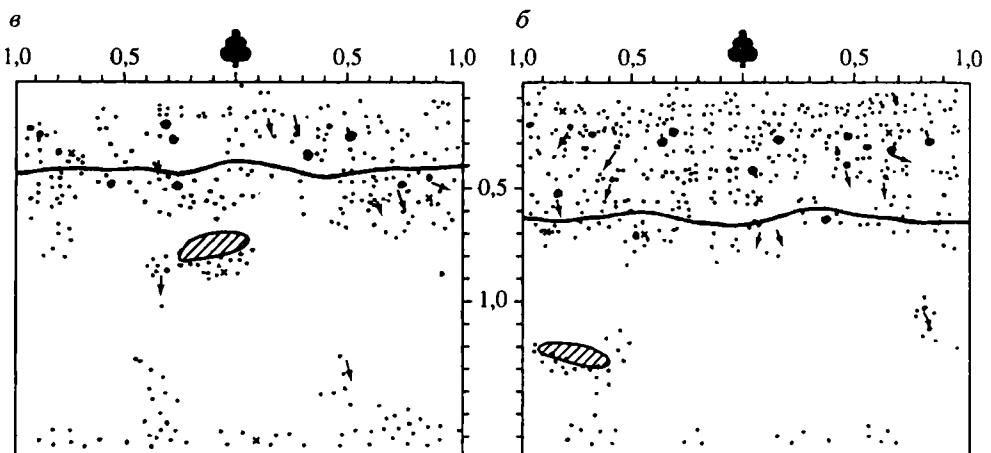


Рис. 3. Архитектоника корневой системы яблони по профилю аллювиальной луговой карбонатной плантажированной сильно- (б) и очень сильно скелетной (в) почве. Сорт Сары Синап на сеянцах Синапа. Возраст 28 лет (колхоз им. Ильича Бахчисарайского района, 1981 г.)

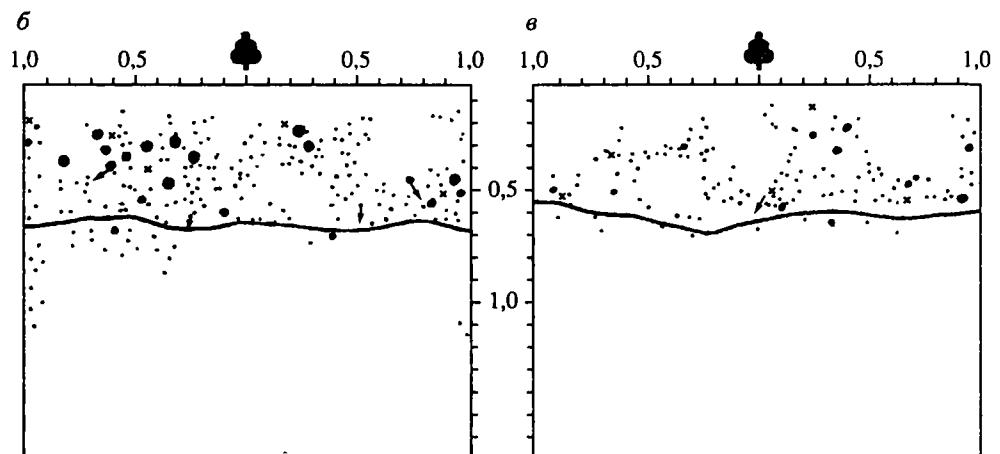


Рис. 4. Архитектоника корневой системы черешни по профилю коричневой карбонатной плантажированной средне- (б) и сильно скелетной (в) почвы. Сорт Наполеон розовый, подвой антипика. Возраст 18 лет (совхоз "Качинский", Севастополь, 1987 г.)

В аллювиально-пролювиальных и элювиальных почвообразующих породах очень часто встречаются крупные скелетные отдельности (камни, валуны), нижнюю часть которых облегают корни деревьев (см. рис. 3, 5). Такое явление – свидетельство интенсивной конденсации парообразной влаги на поверхности плотных горных пород в силу их низкой теплопемкости и высокой теплопроводности (в сравнении с мелкоземом). Разумеется, что температурный градиент будет больше с нижней стороны отдельности, где и конденсируется влага. Также интенсивно осваиваются корнями погребенные гумусированные горизонты, часто встречающиеся в почвах древних речных террас (см. рис. 1, б).

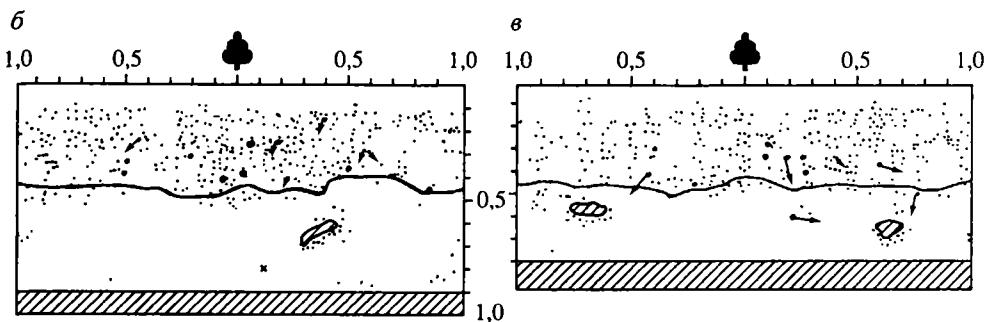


Рис. 5. Архитектоника корневой системы абрикоса по профилю южного карбонатного плантажированного среднескелетного среднемощного (в) и маломощного (б) чернозема. Сорт Приусадебный на абрикосовом подвое. Возраст 9 лет (совхоз "Евпаторийский" Сакского района, 1991 г.)

Подстилающие почву известняки и сцементированные галечники недоступны для корней деревьев, а потому по верхней границе их залегания устанавливается мощность корнеобитаемого слоя. Когда речь идет о мощности корнеобитаемого слоя, ограниченного плотными глинами (плиоценовыми, майкопскими), то, памятую о влагоперекачке, подразумевается условность отнесения глин к корненепроницаемым экранам. Вместе с тем факты недоступности плотных глин для корней изученных плодовых культур (чerryши, персика, груши) неоспоримы и дают основание по глубине обнаружения верхней границы плотных глинистых отложений устанавливать мощность рыхлого ("активного") корнеобитаемого слоя. Это необходимо для расчета в нем запасов мелкозема, гумуса, влаги и других показателей для объективного суждения о плодородии различных по степени скелетности и развитости почв в увязке с количественной характеристикой ризосферы плодовых и орехоплодных деревьев.

В этой связи подсчеты на сравниваемых стенах разрезов показали, что больших различий в количестве корней деревьев соответствующих сортоподвойных комбинаций плодовых и орехоплодных культур на мелкоземистых, слабоскелетных и среднескелетных мощных почвах почти нет, но проникают корни на этих почвах несколько глубже, а их распределение по профилю почвогрунтов равномерное. На средне- и, особенно, на сильноскелетных средне- и маломощных почвах корни локализуются в частях профиля, свободных от скелета, и такое распространение характерно преимущественно для всасывающих корней в почвообразующих породах (см. рис. 1-5).

Сравнение корневой системы нормально развитых деревьев на среднескелетных, мощных и среднемощных почвах, с одной стороны, и на сильноскелетных и маломощных почвах угнетенных деревьев, с другой, показало, что во всех случаях на первых трех почвенных видах изученных типов почв количество всасывающих и проводящих корней в среднем по всем плодовым и орехоплодным культурам на 30% больше (с колебаниями по сортам и подвоям от 54 до 10%), чем на двух последних (см. табл. 1).

Главные причины различий в характере размещения и в количестве корней при равных прочих условиях вызваны неодинаковым уровнем плодородия скелетных почв, что подтвердилось корреляцией количества корней деревьев с содержанием скелета, мощностью плантажированного гумусированного и корнеобитаемого слоев, запасами гумуса, азота, фосфора [19], однако такая зависимость не во всех случаях была достоверной.

Таблица 2

Запасы мелкозема и гумуса, количество "стрезов" корней плодовых деревьев в корнеобитаемых слоях скелетных почв Крыма и зависимость между ними

Города, сорт, половой, возраст деревьев и число определений (n)	Почвенный вид	Запасы в корнеобитаемом слое, т/га		Число всасывающих и проводящих корней, шт.	Зависимость количества корней от запасов ($r \pm m$)	
		мелкозема	гумуса		мелкозема	гумуса
Чернозем обыкновенный предгорный карбонатный. Колхоз им. Суворова Белогорского района						
Яблоня, Ренет Симиренко, лесная яблоня, 26 лет, n = 10	Среднескелетный мощный	12520±4258	185±41	446±41	0,72±0,16	0,66±0,19
	Сильноскелетный среднемощный	5760±1148	115±40	227±25		
	Среднескелетный мощный	11975±3019	191±17	445±106	0,83±0,12	0,68±0,20
Черешня, Дрогана желтая, черешня, 26 лет, n = 8	Сильноскелетный среднемощный	7225±1391	136±12	268±47		
Чернозем южный карбонатный. Совхоз "Прибрежный" Черноморского района						
Персик, Микула, миндаль, 18 лет, n = 12	Среднескелетный мощный	11800±1183	152±29	465±95	0,83±0,09	0,64±0,18
	Сильноскелетный мощный	10156±1668	120±18	328±26		
Груша, Кюре, лесная груша, 18 лет, n = 8	Среднескелетный мощный	12310±1431	149±7	468±16	0,44±0,30 (лия слоя 0–50 см)	0,84±0,11
	Сильноскелетный мощный	11733±773	124±5	219±22	0,81±0,13)	

Персик, Золотой юбилей, миндаль, 15 лет, $n = 8$	Коричневая карбонатная. Совхоз им. Софьи Перовской, Севастополь
Среднескелетная мощная	8825±1125
Сильносkeletalная среднемощная	5650±980

Абрикос, Краснощекий Никитский, абрикос, 9 лет, $n = 8$	Чернозем южный карбонатный. Совхоз "Евпаторийский" Сакского района
Среднескелетный среднемощный	11125±1698
Среднескелетный маломощный	8100±294

Миндаль, Выносливый, на 10 подвоях в целом, 12 лет, $n = 30$	Чернозем обыкновенный предгорный карбонатный. Колхоз им. 60-летия Советской Украины Бахчисарайского района
Сильносkeletalный мощный	10610±1862
Сильносkeletalный среднемощный	7667±1597
Сильносkeletalный маломощный	5421±683

Таблица 3

*Реально оптимальные и минимально необходимые запасы мелкозема
и гумуса для корней плодовых культур и миндаля в степной
и предгорной зонах Крыма*

Порода, сорт, подвой, условия увлажнения	Запас мелкозема, т/га		Запас гумуса, т/га	
	Параметр			
	допустимый	реально оптимальный	допустимый	реально оптимальный
Предгорная степь				
Яблоня, Ренет Симиренко, дикая яблоня, орошается	9140	10830	150	168
Черешня, Дрогана Желтая, черешня, орошается	9600	11100	160	173
Миндаль, Выносливый, миндаль, не орошается	7900	9200	75	82
Персик, Золотой Юбилей, миндаль, не орошается	7240	8033	118	125
Южная степь				
Абрикос, Краснощекий, ябрикос, не орошается	9600	10400	131	134
Груша, Кюре, дикая груша, не орошается	12000	12200	137	143
Персик, Микула, миндаль, не орошается	11000	11400	137	145

С накоплением экспериментального материала и установлением интегральных показателей, отражающих плодородие скелетных почв в целом, была выявлена зависимость числа корней плодовых и орехоплодных деревьев от запасов мелкозема и гумуса в корнеобитаемом слое почв (табл. 2). В случае с грушей проявилась только тенденция к зависимости количества корней от запасов мелкозема в корнеобитаемом слое, но корреляция сравниваемых показателей в слое 0–50 см оказалась весьма тесной, как оказалась она наиболее высокой и с количеством гумуса в первом полуметровом слое ($r = 0,88 \pm 0,10$). Это значит, что корневая система груши наиболее “чувствительна” к недостатку мелкозема и гумуса в планктажном слое, что подтверждается значительным уменьшением на сильноскелетной почве обрастающих корней (на 52%) относительно среднескелетного вида (см. табл. 1, рис. 2, III).

Недостоверная зависимость числа корней абрикосовых деревьев от запасов гумуса в корнеобитаемом слое свидетельствует, что относительная обедненность среднескелетных маломощных почв органическим веществом не является главным лимитирующим фактором для корней 9-летних деревьев. В этом возрасте рост и развитие корней в большей мере зависят от запасов мелкозема и водного режима скелетных почв ($r = 0,81 \pm 0,10$).

Таким образом, архитектоника и мощность корневой системы плодовых и орехоплодных культур формируется в соответствии с почвенно-геолого-гидрологическими условиями скелетных почв и техногенными на них воздействиями,

проявляя при этом биологические особенности подвоя, породы. Принимая во внимание достоверную корреляцию числа корней с агрономически значимыми показателями свойств скелетных почв, а также с окружностью штамба и урожайностью деревьев [18], мы, казалось, приблизились к тому, чтобы на количественной регрессионной основе установить допустимые и реально оптимальные параметры свойств почв, определяющие их садопригодность.

В табл. 3, как пример, приведены запасы мелкозема и гумуса, обеспечивающие хорошо развитую корневую систему деревьев, а значит и их фитосферу.

С учетом почвенно-климатической зоны, условий увлажнения, плодовой породы и подвоя эти (и другие) показатели плодородия почв различны и указывают на необходимость их установления для каждой культуры и сорто-подвойной комбинации в конкретных экологических условиях.

По приведенным параметрам в общих чертах можно считать, что на скелетных почвах Крыма наиболее устойчивы к их неблагоприятным свойствам миндаль и персик на миндале горьком, абрикос на абрикосе. Яблоню на лесной яблоне, черешню на черешне и грушу на лесной груше надо размещать на более плодородных скелетных почвах и при орошении.

Но проводить такую оценку садопригодности скелетных почв по допустимым параметрам свойств почв, полученным по результатам изучения только корневой системы деревьев, нельзя по следующим причинам. Во-первых, фитосфера плодовых деревьев подвержена значительно большему воздействию погодных условий, чем ризосфера, а потому корреляция корней таких культур, как абрикос и миндаль, например, с урожайностью деревьев не всегда достоверна. Во-вторых, метод "реза" дает представление не обо всей, а о части корневой системы с какой-то одной стороны междурядий, а проводить массовые раскопки всей корневой системы трудоемко, к тому же гибельно для деревьев.

Эффективность метода "реза" проявилась в установлении сравнительной устойчивости корневой системы плодовых и орехоплодных культур на различных по плодородию скелетных почвах. Количество корней из-за снижения плодородия сильноскелетных и маломощных почв относительно слабо-, среднескелетных мощных или среднемощных видов у груши уменьшилось на 54%, яблони – на 51%, грецкого ореха – на 50%, черешни – на 37%, персика – на 28%, миндаля – на 10–20% и абрикоса – на 10–15% (см. табл. 1, 2). Наиболее устойчивой к неблагоприятным свойствам сильноскелетных и маломощных почв оказалась корневая система абрикоса на абрикосе, миндаля и персика на миндале горьком, а наименее устойчивой она была у груши на лесной груше, яблони на лесной яблоне и грецкого ореха семенного происхождения. Черешня на антипке и черешне по этому признаку заняла промежуточное положение, причем антипка как подвой оказалась устойчивее черешни.

На примере абрикоса и миндаля (см. табл. 1) установлено, что привой (сорт) оказывает меньшее влияние на корневую систему деревьев, чем подвой. Если на худших по плодородию скелетных почвах количество всасывающих корней абрикоса уменьшилось по сортам от 10 (сорт Буревестник) до 15% (сорт Приусадебный), то у сорта миндаля Выносливый на маломощной почве относительно среднемощного вида число корней на миндалевом подвое снизилось на 10%, а на персиковом подвое – на 36%. Биологические особенности подвоев и их различная устойчивость к неблагоприятным свойствам скелетных почв очевидны и их, как и эдафические факторы, необходимо учитывать.

Миндалевый опытно-производственный сад заложен на черноземе обыкновенном предгорном карбонатном скелетном в бывшем колхозе им. 60-летия Со-

Таблица 4

Число всасывающих (Вс.) и проводящих (Пр.) корней миндаля сорта Выносливый на различных подвоях в зависимости от мощности корнеобитаемого слоя сильносkeletalных обыкновенных предгорных карбонатных плантажированных черноземов Крыма (колхоз им. 60-летия Советской Украины Бахчисарайского района, 1979–1980 гг.)

Почвенный вид	Генетический горизонт и его мощность, см	Миндаль	
		Вс.	Пр.
Мощный	<i>Hpk</i> (пл.) 0–63	255	13
	<i>Phk</i> 64–90	68	3
	<i>Pk</i> 91–145	24	0
	0–145	347	16
	% к контролю	100	100
Среднемощный	<i>Hpk</i> (пл.) 0–60	204	12
	<i>Phk</i> 61–80	43	2
	<i>Pk</i> 81–105	31	0
	0–105	278	14
	% к контролю	100	100
Маломощный	<i>Hpk</i> (пл.) 0–58	147	9
	<i>Phk</i> 59–73	52	2
	<i>Pk</i> 74–80	50	1
	0–80	249	12
	% к контролю	100	100

Таблица 5

Число всасывающих (Вс.) и проводящих (Пр.) корней сорта миндаля Выносливый на различных подвоях в зависимости от мощности корнеобитаемого слоя сильносkeletalных обыкновенных предгорных карбонатных плантажированных черноземов Крыма (колхоз им. 60-летия Советской Украины Бахчисарайского района, 1979–1980 гг.)

Почвенный вид	Генетический горизонт и его мощность, см	<i>F₃ 2702</i>	
		Вс.	Пр.
Мощный	<i>Hpk</i> (пл.) 0–63	233	12
	<i>Phk</i> 64–90	57	2
	<i>Pk</i> 91–145	18	1
	0–145	308	15
	% к контролю	89	94
Среднемощный	<i>Hpk</i> (пл.) 0–60	180	8
	<i>Phk</i> 61–80	47	33
	<i>Pk</i> 81–105	22	0
	0–105	249	11
	% к контролю	90	79
Маломощный	<i>Hpk</i> (пл.) 0–58	125	7
	<i>Phk</i> 59–73	77	3
	<i>Pk</i> 74–80	23	1
	0–80	225	11
	% к контролю	90	92

F ₂ 2687		F ₁ 2682		F ₁ 2755		F ₂ 2147	
Vс.	Пр.	Vс.	Пр.	Vс.	Пр.	Vс.	Пр.
285	16	270	15	248	12	240	13
74	4	72	3	65	3	60	2
27	0	25	0	23	0	21	0
386	20	367	18	336	15	321	15
111	125	106	113	97	94	93	94
247	14	258	13	203	10	195	9
40	3	330	3	39	2	45	3
22	0	6	1	223	1	20	2
309	17	294	17	265	13	260	14
110	121	105	121	95	93	94	100
170	9	165	10	143	9	134	8
77	4	64	5	58	3	64	2
31	1	35	2	42	1	33	0
278	14	264	17	253	13	231	10
115	115	106	142	91	93	93	83

F ₂ 2689		F ₁ 2752		F ₁ 8455		Персик	
Vс.	Пр.	Vс.	Пр.	Vс.	Пр.	Vс.	Пр.
221	11	205	12	163	9	170	10
50	33	47	4	56	6	45	4
15	0	17	1	22	0	30	3
286	14	269	17	241	15	245	17
82	88	78	106	69	94	71	106
175	8	168	6	143	6	150	6
30	2	33	3	24	2	49	3
18	1	20	1	28	0	19	1
223	11	221	10	195	8	198	10
80	79	79	91	70	73	71	71
124	6	101	7	86	7	96	6
42	5	63	2	52	3	37	3
40	0	35	1	32	0	46	2
206	11	199	10	171	10	179	11
83	92	80	83	69	83	72	92

ветской Украины Бахчисарайского района в 1970 г. с целью агробиологического изучения районированных и перспективных подвоев для миндаля, полученных профессором А.А. Рихтером. В саду было заложено 75 разрезов и по глубине залегания сцепментированных галечников выделены мощные, средне- и маломощные виды, которые по содержанию щебня и хряща в слое 0–50 см отнесены к сильноскелетным почвам. Запасы мелкозема и гумуса в корнеобитающих слоях мощных, среднемощных и маломощных почв равнялись соответственно 10610 и 88, 7667 и 72, 5421 и 56 т/га.

Изучение корневой системы сорта миндаля Выносливый на 10 подвоях показало, что основная масса корней на всех подвоях локализуется в планктажном слое (до 75%) и примерно четвертая их часть концентрируется в горизонтах *Pk* (19–15%) и *Pk* (7–8%) мощных и среднемощных почв (табл. 4, 5). На маломощной почве в планктажном слое из-за большой его иссушаемости сосредоточено 58%, в переходном 26% и в почвообразующей породе 16% от общего числа корней. Среднее под подвоям число корней миндаля на сравниваемых стенках разрезов на мощной почве было 327 шт. (100%), на среднемощной – 264 шт. (81%) и маломощной – 236 шт. (72%), что указывает на прямую зависимость мощности корневой системы миндаля от степени развитости почвенного профиля и уровня плодородия скелетных почв.

Сравнивая перспективные подвои с контрольным миндалем горького установлено, что на всех почвах более мощной ризосферой выделились подвой *F₂* 2687 и *F₁* 2682 и это превышение количества корней в процентном выражении по отношению к контролю составило 6–25%. Подвой *F₁* 2755 и *F₂* 2147 по численности всасывающих и проводящих корней на всех почвах, как и подвой *F₂* 8455 на мощном виде, незначительно уступали районированному подвою. Все другие испытываемые подвои, как и персик, на скелетных почвах в сочетании с привоем – сортом Выносливый – уступали контрольному подвою.

Если сравнить корни миндалевого подвоя на маломощной почве с таковыми подвоев *F₂* 8455 и персика на мощной, то не увидим больших различий в численности корней, но убедимся в отличиях устойчивости подвоев к неблагоприятным свойствам скелетных почв и в необходимости в контексте наших исследований речь вести о конкретной сорто-подвойной комбинации плодовой или орехоплодной культуры на конкретном почвенном виде.

ВЫВОДЫ

Архитектоника и мощность корневой системы плодовых и орехоплодных культур формируется в соответствии с почвенно-геологическими и гидрологическими условиями скелетных почв, техногенными воздействиями и биологическими особенностями подвоя, сорта.

Плотные подстилающие известняки, сцепментированные галечники (каингломераты), плиоценовые и майкопские глины с объемной массой мелкозема более 1,60 г/см³ недоступны для корней плодовых и орехоплодных деревьев.

Планктажированный гумусированный слой автоморфных скелетных почв – наиболее благоприятная эдафическая сфера для корней деревьев, и чем он глубже, тем мощнее ризосфера.

Ярусность архитектонике корней деревьев придают иогребенные гумусовые горизонты, капиллярная кайма грунтовых вод и верховодки, очаги интенсивной конденсации влаги.

Мощность корневой системы плодовых и орехоплодных культур зависит от степени развитости почвенного профиля и запасов в нем мелкозема и гумуса

как интегральных показателей плодородия скелетных почв, предельные и реально оптимальные количественные параметры которых различны для каждой породы и ее сорто-подвоя в конкретных экологических условиях.

Наиболее устойчивы к свойствам скелетных почв миндаль на миндале горьком, на F₂ 2687, F₁ 2682, F₁ 2755, F₂ 2147, абрикос на абрикосе, персик на миндале, а потому они рекомендуются для промышленного садоводства. В условиях орошения на скелетных почвах можно размещать черешню на антипке, яблоню на лесной яблоне, грушу на лесной груше. Яблоня и груша особенно хорошо растут по долинам рек на луговых аллювиальных галечниковых почвах.

ЛИТЕРАТУРА

1. Андронов И.Г., Асеева П.Г. Особенности размещения корневой системы яблони в почвогрунте с близким залеганием галечниковых отложений // Тр. Казах. с.-х. ин-та. 1974. Т. 7, вып. 7. С. 106–109.
2. Гриненко В., Умиров А. Значение условий почвенной среды в активности и развитии корней яблони на галечниковых приречных террасах // Проблемы садоводства Северного Кавказа. Краснодар, 1970. С. 89–197.
3. Джавакянц Ж.Л., Сайдалиев У.С. Развитие корневой системы яблони на галечниковых землях Ферганской долины в связи с внесением удобрений // Тр. НИИ садоводства, виноградарства и виноделия им. Р.Р. Шредера. 1976. Вып. 37. С. 83–93.
4. Канивец И.И. Почвенные условия и рост яблони. Кишинев, 1958. 498 с.
5. Кардашев А.Т., Газиев М.А. Мощность корнеобитаемого слоя почвы и урожайность абрикоса // Садоводство. 1974. № 9. С. 26–27.
6. Кварацхелия Т.К. Материалы к биологии корневой системы плодовых деревьев // Изв. Абхаз. с.-х. опыт. станции. 1927. № 34. С. 34.
7. Рихтер А.А. Миндаль // Тр. Никит. ботан. сада. 1972. Т. 57. С. 1–110.
8. Hardy F. Root growth // Trop. Agr. 1974. Vol. 5, N 2. P. 272–278.
9. Асарагов А.Х. Освоение наносов речных террас под плодовые насаждения // Садоводство Кабардино-Балкарии. Нальчик, 1966. С. 78–107.
10. Денисов В.П., Рихтер А.А., Коломиец Л.О. Формирование корневой системы миндаля в степных условиях Крыма // Тр. Никит. ботан. сада. 1971. Т. 52. С. 67–86.
11. Драгавцев А.П. Сады на почвах, подстилаемых галечниковыми отложениями // Сад и огород. 1956. № 1. С. 55–59.
12. Драгавцев А.П. Горное плодоводство. М., 1958. 431 с.
13. Кузнецов В.В. Плодовые культуры Ферганской долины. Ташкент, 1971. 227 с.
14. Пешкова В.В. Влияние почвенных условий на размещение корневой системы вишни // Тр. Урал. НИИ сел. хоз-ва. 1974. Т. 13. С. 108–111.
15. Умиров А.М. Значение воды и корневого питания в развитии яблони на галечниковых землях: Автограф. дис.... канд. биол. наук. Фрунзе, 1971. 19 с.
16. Шогенов Б.Н. Распространение корневой системы яблони в почвах с близким залеганием галечника и влияние на него орошения // Тр. Кабардино-Балкар. опыт. станции садоводства. 1977. Вып. 1. С. 224–234.
17. Опанасенко Н.Е. Яблоня на каменисто-щебенчатых и галечниковых почвах Крыма // Тр. Никит. ботан. сада. 1977. Т. 71. С. 36–48.
18. Опанасенко Н.Е. Агрономическая характеристика скелетных почв Крыма и их пригодность под сады: Автограф. дис.... канд. с.-х. наук. Харьков, 1981. 22 с.
19. Опанасенко Н.Е. Корневая система плодовых культур на скелетных почвах Крыма // Тр. Никит. ботан. сада. 1981. Т. 84. С. 63–69.
20. Колесников В.А. Методы изучения корневой системы древесных растений. М., 1972. С. 56–68.

SUMMARY

Opanasenko N.E. Characteristics of root system distribution in fruit-tree and nut-tree plantings on skeletal trenched soils in the Crimea

The study was carried out on skeletal carbonate trenched chernozem, cinnamomic soils and alluvial ones. The vigor and architecture of root system was found to be in accordance with soil-geological and hydrological conditions, biological characteristics and anthropic changes. The types of skeletal soils, the most promising ones for horticulture, and the stocks, the most promising ones for cultivation on skeletal soils, were established.

СЕЛЕКЦИЯ, ОТДАЛЕННАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ

УДК 634.2:631.527

ОТДАЛЕННАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ КОСТОЧКОВЫХ ПЛОДОВЫХ РАСТЕНИЙ В КРЫМУ

Е.П. Шоферистов, Е.Г. Шоферистова, Л.Д. Комар-Темная,
И.Г. Чернобай, В.М. Горина

Одним из приоритетных направлений в селекционной практике современного садоводства является выведение высокопродуктивных сортов растений, обладающих высокими пищевыми, технологическими, декоративными качествами, устойчивых к неблагоприятным факторам среды, грибным заболеваниям и вредителям. Ряд этих проблем успешно решается путем использования в селекции методов отдаленной гибридизации косточковых плодовых растений, которая имеет большое теоретическое и практическое значение. Известно значительное число ценных спонтанных и синтетических межродовых и межвидовых гибридов подсемейства *Prunoideae* Focke.

Основной целью селекционной работы с косточковыми плодовыми растениями в отделе южного плодоводства Никитского ботанического сада–Национального научного центра (НБС–ННЦ) является получение сортов, максимально адаптированных к экологическим условиям региона возделывания. Предусмотрено выделение из селекционного фонда не только новейших сортов, но и лучших генотипов нектарина, персика декоративного, миндаля, абрикоса и алычи для дальнейшей гибридизации, создания самоплодных форм позднего срока цветения, устойчивых к зимним морозам и весенним заморозкам, к мучнистой росе, курчавости листьев, клястероспориозу, монилиозу. Использование отдаленных гибридов в качестве клоновых и семенных подвоев для персика обыкновенного, нектарина, миндаля обыкновенного, алычи крупноплодной, абрикоса обыкновенного и декоративных форм персика в целях озеленения – также актуальная задача сегодняшнего дня в условиях Крыма и аналогичных регионах юга Украины и России.

Для успешного решения поставленных задач наряду с внутривидовой гибридизацией применяется межродовая и межвидовая гибридизация в пределах различных таксонов подсемейства *Prunoideae* Focke.

Исходным материалом для проведения исследований послужили лучшие генотипы персика обыкновенного и его дикие сородичи, культивируемые сорта миндаля обыкновенного и его далекие дикорастущие предки, сорта абрикоса обыкновенного из различных эколого-географических очагов происхождения, а также отдельные виды сливы.

В работе использованы общепринятые в плодоводстве методы селекции и первичного сортоизучения, апробированные на наших объектах в условиях Крыма [1–8].

Участки исходных родительских форм и гибридов расположены в западном южнобережном субтропическом районе на высоте 195–200 м над ур. моря. Климат средиземноморский, засушливый с мягкой зимой. Среднегодовая температура воздуха составляет 12–14°, абсолютный минимум – 15–17°. Годовое количество осадков – 550 мм, в вегетационный период выпадает 260 мм.

СЕЛЕКЦИЯ НЕКТАРИНА НА ОТДЕЛЬНЫЕ СПЕЦИФИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ С ПРИМЕНЕНИЕМ ОТДАЛЕННОЙ ГИБРИДИЗАЦИИ

Сортимент нектарина – *Persica vulgaris* subsp. *nectarina* (Ait.) Shof. [syn.: *Prunus persica* subsp. *nectarina* (Ait.) Shof.; *Prunus persica* subsp. *nucipersica* Dipp.] – с известными его разновидностями: с розовидным типом цветка – var. *roseflorae* Rjab. и колокольчатым типом цветка – var. *campanuleflorae* Rjab. является исходным материалом для селекции. В коллекционно-селекционных насаждениях Никитского ботанического сада произрастает 261 сорт и перспективная элитная форма нектарина. Сюда входят генотипы нашей селекции и интродуцированные из 20 стран мира.

Генофонд разновидности нектарина var. *roseflorae* включает следующие эколого-географические и помологические группы: северокитайскую, южнокитайскую и пин-ту. Сортимент нектарина разновидности var. *campanuleflorae* состоит также из трех эколого-географических и помологических групп: иранской, южнокитайской и пин-ту. В каждую из этих эколого-географических групп двух упомянутых разновидностей нектарина включены по две помологические подгруппы: подгруппа обыкновенные нектарины столового типа (мякоть плода слабоволокнистая или тающая) и подгруппа хрящевые нектарины консервного типа (мякоть плода нетающая, плотная). В каждую из перечисленных подгрупп двух разновидностей нектарина входят местные экотипы – среднеазиатские и закавказские, испанские и индийские, китайские и среднеазиатские сорта.

Мировой генофонд нектарина создан, главным образом, на узкой генетической основе крупноплодных американских сортов персика обыкновенного (*Persica vulgaris* Mill.). Практически все эти сорта нектарина, за редким исключением, сильно поражаются мучнистой росой и курчавостью листьев персика. Восприимчивость они унаследовали от поражаемых этими болезнями генотипов персика обыкновенного.

Не вовлекали в гибридизацию с нектаринами диких сородичей культивируемых сортов и многочисленные разновидности персика обыкновенного. Не были задействованы для этих целей и отдельные таксоны рода миндаль. Все это затрудняло, а зачастую и не позволяло вести селекцию нектарина на отдельные специфические признаки.

Следовательно, совершенствование сортимента нектарина, используя мировой генетический потенциал различных таксонов рода *Persica* Hill. и родственного персику рода *Amygdalus* L. – актуальная задача.

В результате проведенной отдаленной гибридизации созданы новые генотипы межродовых гибридов между различными таксонами родов *Persica* Hill. и *Amygdalus* L., представляющие интерес не только для изучения в качестве подвоев в условиях Крыма, но и как исходные родительские формы для селекции нектарина и персика на иммунитет к мучнистой росе, курчавости листьев и клястероспориозу, озеленения, создания самосовместимых форм миндаля обыкновенного с длительным периодом вынужденного зимнего периода покоя и поздним сроком цветения. В их числе следующие гибриды:

гетерозисный тройной голоплодный гибрид нектарина с персиком Давида и миндалем обыкновенным [*P. vulgaris* subsp. *nectarina* (Ait.) Shof. × *Persica davidiana* Carr.) × самоопыление] × *Amygdalus communis* L. × свободное опыление;

сложные опущенные гибриды персика обыкновенного с миндалем низким, нектарином и персиком Давида {[*(P. vulgaris* × *Amygdalus nana* L.) × самоопыление] × *P. vulgaris*} × (*P. vulgaris* subsp. *nectarina* × *P. davidiana*) × свободное опыление;

гетерозисные голоплоидные и опущенные гибриды нектарина с миндалем обыкновенным (*P. vulgaris* subsp. *nectarina* × *A. communis*); (*P. vulgaris* subsp. *nectarina* × *A. communis*) × самоопыление;

гетерозисный тройной опущенный гибрид нектарина с гибридной формой персика мира и миндаля обыкновенного 24-72 [*(P. vulgaris* subsp. *nectarina* × [*P. mira* (Koehne) Koval. et Kostina] × *A. communis*) × *A. communis*];

гибриды персика Давида с персиком плакучим [*P. davidiana* × *P. vulgaris* var. *pendula* (Dipp.) Holub] (бесплодные, могут быть использованы в качестве клоночных подвоев);

гибриды нектарина с персиком Ганьсу *F*₁ [*P. vulgaris* subsp. *nectarina* × *P. kansuensis* (Rehd.) Koval. et Kostina], *F*₂ (*P. vulgaris* subsp. *nectarina* × *P. kansuensis*) × самоопыление (бесплодные и плодовитые, голоплодные и опущенные);

гибрид персика Давида с персиком Ганьсу (*P. davidiana* × *P. kansuensis*) цветет очень рано (в феврале), в связи с этим плодоносит крайне редко – представляет ценность как клоновый подвой;

гибрид персика мира с нектарином 337-87 [*P. mira* × 140-75 (*P. vulgaris* subsp. *nectarina* × *P. mira*) × самоопыление] бесплодный, интересен для изучения в качестве клонового подвоя;

гибрид персика мира с персиком ферганским [*P. mira* × *P. vulgaris* subsp. *ferganensis* (Kostina et Rjab.) Rjab.] частично плодовитый;

гетерозисные голоплодные и опущенные гибриды нектарина с персиком Давида (*P. vulgaris* subsp. *nectarina* × *P. davidiana*) × самоопыление; (*P. vulgaris* subsp. *nectarina* × *P. davidiana*) × свободное опыление;

гетерозисные голоплодные и опущенные гибриды нектарина с персиком мира (*P. vulgaris* subsp. *nectarina* × *P. mira*) × самоопыление; (*P. vulgaris* subsp. *nectarina* × *P. mira*);

тройные голоплодные краснолистные гибриды нектарина с персиком краснолистным и персиком Давида {[*P. vulgaris* subsp. *nectarina* × *P. vulgaris* var. *atropurpurea* (Schneid.) Holub] × самоопыление} × (*P. vulgaris* subsp. *nectarina* × *P. davidiana*) × самоопыление;

голоплодные гибриды нектарина с персиком ферганским (*P. vulgaris* subsp. *nectarina* × *P. vulgaris* subsp. *ferganensis*) × самоопыление;

голоплодные и опущенные гибриды нектарина с персиком плоским (*P. vulgaris* subsp. *nectarina* × *P. vulgaris* var. *compressa* Loud.) × самоопыление;

голоплодные и опущенные гибриды нектарина с персиком карликовым [*(P. vulgaris* subsp. *nectarina* × *P. vulgaris* var. *densa* (Makino) Holub] × самоопыление;

слаборослые голоплодные и опущенные гибриды персика плакучего с нектарином (*P. vulgaris* var. *pendula* × *P. vulgaris* subsp. *nectarina*) × самоопыление (форма кроны плакучая, цветки простые, окраска лепестков розовая и пурпурно-красная, пятилепестковые, встречаются генотипы с раскидистой или округлой кроной и полумахровыми цветками).

Перечисленные отдаленные гибриды представляют интерес для практического использования в качестве семенных и клоновых подвоев, а также селек-

ционного совершенствования. В ряде случаев подобные аналоги полученных нами генотипов отдаленных гибридов косточковых плодовых растений в мировой селекционной практике стран СНГ и на Украине, кроме Никитского ботанического сада, в печати неизвестны.

СЕЛЕКЦИЯ ДЕКОРАТИВНЫХ ФОРМ ПЕРСИКА С ПОМОЩЬЮ ОТДАЛЕННОЙ ГИБРИДИЗАЦИИ

Отдаленная гибридизация занимает ведущее место в селекции декоративных сортов персика. Это связано прежде всего с тем, что существующий в СНГ сортимент этой культуры в значительной степени относится к одному виду – персiku обыкновенному (*P. vulgaris* Mill.), обладает сходными морфологическими характеристиками цветка, восприимчивостью к гибридным болезням и при близкородственных скрещиваниях дублирует признаки родителей в пределах узкого диапазона генотипов, не оставляя возможности для формообразования.

Источники ценных признаков в селекции декоративных персиков

Вид, отдаленный гибрид	Оригинальная форма цветка	Сверхраннее цветение	Раннее цветение
Персик Ганьсу		+	
Персик Давида		+	
Персик мира	+		
Персик мира гибридный		+	
П. мира самооп. F ₁ 3261		+	
Нектадиана 26-76	+		
Нектамира 81-75	+		
П. мира × Вальдо F ₁ 3094	+		+
П. мира × минд. 17 F ₁ 2105	+	+	
П. мира × миндаль 2 23/9	+		+
П. мира × миндаль (I 2/3)			+
П. мира × персик F ₂ 64-844	+		
Персиковник F ₃ 11 1/8	+		
Персиковник 66-904			
Рогани Гоу × миндаль F ₁ 3669	+		+
Рочестер × п. мира 2 23/10	+		+
Рочестер × п. мира 2509			
Рочестер × миндаль 16			
Рочестер × п. мира F ₁ 2523			
Франция × миндаль 1672а	+		+
Франция × п. мира F ₁ 2138			+
Франция × п. мира 1 с. II т. 2/7			+
Франция × п. мира F ₁ 1679			+
Эльберта × минд. F ₁ 2136 свободное опыление	+		+
Эльберта × смесь миндаля F ₁ 5478			

* Отмечалось поражение средней степени в отдельные годы; ** незначительное поражение в отдельные годы.

Включение в гибридизацию диких видов персика мира, п. Давида, п. Ганьсу, миндаля обыкновенного и гибридов с их участием позволило создать новые оригинальные сорта и формы, существенно отличающиеся от имеющихся по ряду ценных хозяйственных и биологических признаков.

Широкое включение в гибридизацию диких видов рода *Persica* Hill. и отдаленных гибридов в селекции декоративных персиков объясняется еще и тем, что оно бывает успешным по многим показателям уже в первом поколении. Это связано с высокой адаптивностью диких форм, большим запасом генов, контролирующих создание хозяйственно важных морфологических структур, отличных от таковых у сложившихся культурных сортов, а также с незначительной негативной ролью при выведении декоративных форм некоторых доминирующих признаков дикарей, удлиняющих селекционный процесс создания сортов плодового назначения.

Особенно перспективной отдаленная гибридизация оказалась в селекции на декоративность, получение формового разнообразия декоративных форм по цветкам и устойчивость к грибным болезням. Среди наиболее результативных

Позднее цветение	Устойчивость к мучнистой росе	Повыш. устойчивость к мучнистой росе	Устойчивость к курчавости листьев	Повыш. устойчивость к курчавости листьев	Устойчивость к монилиозу
+			+		
+				+	
		+		+	
				+	
				+	
					*
					+
					+
					+
					*
					+
					+
					+
					+
					+
					+
					+
					+
					+
					+
					**
					**
					**
					**

комбинаций по выходу сеянцев в элиту можно назвать варианты скрещивания персика мира, п. Ганьсу и Нектадианы 26-76, в происхождении которой участвовал персик Давида, и других с полумахровыми чашевидными сортами. Так, цветки гибридов персика мира и чашевидных полумахровых сортов в F₁ унаследовали отличительные черты дикого вида: крупную бурого цвета чашечку с пятью чашелистиками, округлые, гофрированные по краю лепестки, неопущенные, опадающие до раскрытия бутонов почечные чечули. Кроме того, махровые сеянцы характеризовались хризантемовидной формой цветка, но не с овальными или яйцевидными, как это наблюдается у большинства типичных сортов, а с широкояйцевидными, широкоокруглыми лепестками, хорошо выраженной цветоножкой, благодаря которой цветки несколько свисают. Это сильнорослые, крупноцветковые деревья, что может быть проявлением гетерозиса, с узкой, плоской листовой пластинкой с гладкими краями.

При использовании персика мира в качестве отцовской формы получили гибрид F₁ с более мелкими цветками с приподнятыми чашелистиками, идентичными по форме цветкам персика мира, что также представляет интерес. Интересно, что при скрещивании пятилепесткового персика мира с махровыми и полумахровыми сортами получаются гибриды как с простыми цветками, так и с имеющими различное число дополнительных лепестков. Такие результаты в отношении числа лепестков были отмечены в потомстве от скрещивания с пятилепестковыми персиком Ганьсу и Нектадианой 26-76.

Среди гибридов F₁ персика Ганьсу с декоративными формами персика встречались интересные формы с мелкими цветками, как у самого дикого вида. Как и в семьях персика мира, среди них выявлены частые случаи раннего и даже сверхраннего цветения растений, что позволило расширить спектр цветения декоративных сортов на 7–15–25 дней (в зависимости от хода температур).

Гибриды с Нектадианой 26-76 оказались ценными с яркой бурой чашечкой и крупными карминовыми пыльниками, унаследованными от персика Давида, придающими окраске цветка особую контрастность. Примечательно, что чашечка и пыльники такого цвета встречались и у гибридов с белой, точнее пурпурно-белой окраской цветка (с возрастом пластинки их лепестков становятся еще более светлыми, а ноготки и тычиночные нити – пурпурными). При этом побеги также содержали антоцианы и имели зеленовато-бурую окраску, в то время как у других белоцветковых сортов коллекции белая окраска сочетается с желтыми пыльниками и зелеными побегами.

В семьях с участием персика Ганьсу и Нектадианы 26-76 отмечен большой выход потомства, устойчивого к мучнистой росе. Большинству гибридов персика мира передалась повышенная устойчивость этого вида к мучнистой росе и курчавости листьев [9, 10].

В результате использования диких видов и отдаленных гибридов персика были выведены декоративные сорта Сольвейг, Жизель, включенные в Государственный реестр сортов растений Украины, Рутения, Лель, проходящие Госсортоиспытание, и некоторые другие [11–13].

Создание ярких, оригинальных, устойчивых к болезням декоративных форм с привлечением в селекцию диких видов побудило нас искать новые источники ценных в декорации отношениях структур и особенностей цветка, кроны дерева, других ценных хозяйственных и биологических признаков среди отдаленных гибридов персика. Наиболее перспективные из них указаны в таблице.

ОТДАЛЕННАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ В СЕЛЕКЦИИ МИНДАЛЯ

Практически все существующие ныне сорта рода *Amygdalus* L. принадлежат к одному виду – *Amygdalus communis* L., центром происхождения которого являются горные районы Малой и Средней Азии. Почвенно-климатические условия региона оказали значительное влияние на формирование биологических признаков вида, в том числе и хозяйственными значимых. Для миндаля характерно быстрое прохождение генеративными почками VII–X стадий органогенеза и вследствие этого раннее цветение и большая вероятность повреждения цветков и завязей поздневесенними заморозками. Актуальным в селекции миндаля обыкновенного является:

получение сортов с глубоким периодом покоя генеративных почек;
создание сортов, сочетающих позднее цветение с ранним созреванием плодов, учитывая отрицательную корреляцию между указанными признаками;

получение сортов с повышенной онтогенетической адаптивностью, обладающих регулярным плодоношением;

получение самосовместимых сортов;

подбор и выведение сортов, устойчивых к грибным и вирусным заболеваниям;

подбор и выведение подвоев для миндаля, устойчивых к корневому раку (*Bacterium tumefaciens* Smith et Towns.), приспособленных к возделыванию в тяжелых почвенных условиях с недостаточной аэрацией.

Использование в селекционных программах методов межродовой и межвидовой гибридизации может оказать существенное влияние на успешное решение поставленных задач.

Межвидовая гибридизация миндаля. Сравнительное изучение кариотипов показало, что большинство исследованных видов миндаля (*A. communis* L., *A. bucharica* Korsh., *A. spinosissima* Bunge, *A. scoparia* Spach, *A. georgica* Desf., *A. petunikowii* Litv.) обладают идентичными кариотипами с 16 мелкими хромосомами. Сходство в числе и структуре хромосом создает благоприятные условия для нормального протекания мейоза у полученных межвидовых гибридных форм. Этим объясняется легкая скрещиваемость между собой видов миндаля с образованием фертильных гибридов F_1 .

Изучение межвидовых гибридов миндаля, полученных в НБС–ННЦ, на протяжении нескольких десятилетий показало, что повышенную зимостойкость проявляют межвидовые гибриды миндаля обыкновенного при использовании в качестве отцовских и материнских форм морозостойких видов *A. ledebouriana* Schlecht., *A. nana* L. Часто такие гибриды F_1 по внешнему виду мало отличаются от материнских форм [14]. Скрещивания *A. communis*, используемого в качестве материнской формы, с *A. bucharica*, *A. fenzliana* (Fritsch) Lipsky, *A. spinosissima* закрепляют в потомстве раннее созревание плодов. В комбинации скрещивания с *A. spinosissima*, кроме того, – глубокий зимний покой и зимостойкость генеративных почек.

Межродовая гибридизация миндаля с видами персика. Скрещивание *Persica mira* с *Amygdalus communis* позволило выделить в гибридном потомстве F_1 растения, склонные при самоопылении образовывать плоды.

Для получения форм миндаля, иммунных к *Monilia cinerea* Bon. в качестве одной из родительских форм используют *Persica davidiana*.

Образование широкого спектра морфологической изменчивости сеянцев обычно наблюдается при скрещивании *Amygdalus communis* с *Persica vulgaris* [14, 15].

Несмотря на определенные достижения по изучению наследования признаков у отдаленных гибридов, многие стороны этой проблемы требуют дальнейшего изучения. В этой связи представляет интерес изменчивость фенотипических признаков и биологических особенностей сеянцев, полученных в результате скрещивания раннецветущей формы *Amygdalus communis* с *Persica vulgaris*. Проведение подобных скрещиваний позволяет надеяться на получение гибридных форм миндаля с глубоким периодом зимнего покоя, поздним цветением и высокой зимостойкостью. Кроме того, это один из путей получения самосовместимых сортов миндаля обыкновенного, что весьма актуально.

Исследованиями предусмотрено также изучение наследования основных хозяйствственно значимых признаков – сроков цветения, урожайности, продолжительности цветения, качества плодов, устойчивости к монолиозу у гибридов миндаля с персиком обыкновенным.

Выявлено, что по габитусу кроны, расположению ветвей, форме и размеру листовой пластинки сходны с персиком обыкновенным 50% растений F_1 , фенотипически близки к миндалю обыкновенному 21%. Остальные 29% растений сочетают признаки обоих исходных родительских форм. Практически все гибриды миндаля с персиком обыкновенным и дикими видами персика отличаются розовидным типом цветка, интенсивно-розовой окраской лепестков, близкой к окраске лепестков персика обыкновенного. Интерес представляет тот факт, что характерные черты строения плодов миндаля обыкновенного свойственны большей части гибридов F_1 . Орехи при этом имеют разную степень бороздчатости и усыхающий в период созревания опущенный и растрескивающийся по брюшному шву и у вершины околоплодник.

Наблюдения свидетельствуют, что при скрещивании миндаля обыкновенного с персиком обыкновенным и его дикими сородичами в подавляющем большинстве случаев образуются fertильные гибриды F_1 . Среди исследованных гибридных растений F_1 лишь одна форма Т-9/10 в течение всех лет наблюдений не образовывала цветки. Эта форма может быть использована для изучения в качестве клонового подвоя.

Анализ результатов фенологических наблюдений позволил выделить в гибридной семье от скрещивания миндаля обыкновенного с персиком обыкновенным растения, имеющие ранние и очень ранние сроки цветения, а также позднецветущие гибридные формы. Среди последних наибольший практический интерес представляет гибрид раннего срока созревания (Т-9/27), завязываемость плодов у которого при самоопылении составила 12%. Следует также отметить, что некоторая часть гибридных форм имеет растянутые сроки цветения, что, несомненно, является положительным признаком. Вследствие крайней неустойчивости погоды в период цветения миндаля обыкновенного сорта со сжатым сроком цветения часто оказываются без урожая.

Наблюдения показывают, что у межвидовых гибридов миндаля с персиком обыкновенным продолжительность сроков цветения положительно коррелирует с показателями урожайности. Как наиболее урожайные выделены следующие гибридные формы F_1 миндаля обыкновенного с персиком обыкновенным: Т-9/7, Т-9/12, Т-9/25, Т-9/27, три из которых, кроме Т-9/27, отличались длительным периодом цветения.

Таким образом, практическим результатом проведенной работы явилось получение ценных гибридов F_1 миндаля обыкновенного с персиком обыкновенным, сочетающих в себе ряд ценных хозяйственных и биологических признаков, пригодных для использования в дальнейшей селекционной работе, а также в качестве семенных и клоновых подвоев для персика, нектарина и миндаля.

ПЕРСПЕКТИВЫ ОТДАЛЕННОЙ ГИБРИДИЗАЦИИ В СЕЛЕКЦИИ АБРИКОСА И АЛЫЧИ

Межродовая гибридизация позволяет повысить зимостойкость и создать самоплодные, иммунные к грибным заболеваниям сорта абрикоса – *Armeniaca vulgaris* Lam. и алычи – *Prunus cerasifera* Ehrh.

Использование сливы альпийской – *Prunus brigantiaca* Vill. в качестве исходной родительской формы является актуальным направлением в селекции этих косточковых плодовых растений.

Целью проводимых исследований явилось изучение перечисленных выше показателей у гибридов сливы альпийской с абрикосом (*P. brigantiaca* × *A. vulgaris*) и у гибридов сливы альпийской с алычой (*P. brigantiaca* × *P. cerasifera*).

Коллекция, созданная К.Ф. Костиной в Никитском ботаническом саду, насчитывает 60 гибридов абрикосового типа и 73 гибрида алычowego типа.

Практически все изученные гибриды обладают поздним сроком цветения, что позволяет им в условиях юга Крыма и аналогичных регионов Украины не попадать под отрицательное воздействие весенних заморозков. Отобраны позднецветущие гибридные формы сливы альпийской с абрикосом (7794, 8117, 8124, 8116 и т.д.), которые зацветают на 1–2 нед позже культивируемых сортов абрикоса.

Среди гибридов сливы альпийской с алычой интерес представляют формы 87-8, 87-19, 20-85, 15-85 и т.д., зацветающие на 1,5–3 нед позже районированных и перспективных сортов алычи.

Методом искусственного промораживания генеративных почек на разных стадиях их морфогенеза установлено, что большинство изученных гибридов более морозостойкие, чем сорта абрикоса обыкновенного и алычи. Выделены перспективные по этому показателю гибриды сливы альпийской с абрикосом обыкновенным (7401, 7462, 7592, 8116, 8140, 8138 и т.д.) и с алычой (7457, 7673, 7519, 2-86, 89-95 и т.д.). Все они характеризуются хорошей стабильной урожайностью.

Изучение повреждаемости гибридов (*P. brigantiaca* × *A. vulgaris*) и (*P. brigantiaca* × *P. cerasifera*) монилией проводили в наиболее эпифитотийные (1996–1999) годы. В результате были выделены иммунные гибридные формы – 7462, 7592, 7699, 8094, 8140 и т.д. абрикосового типа и гибриды – 7463, 7615, 11099, 11098 и т.д. алычового типа. Все они не имели повреждений монилиозом и характеризовались вполне хорошей урожайностью – 3–5 балла (по 5-балльной шкале).

Большое значение для стабильного плодоношения сортов абрикоса, алычи и их гибридных форм имеет самоплодность. Отобраны самофERTильные формы у гибридов сливы альпийской с абрикосом – 8091, 8108, 8100, 8094 и т.д. (завязываемость плодов у них составила от 2,8 до 6,5%, а также гибриды сливы альпийской с алычой – 7598, 7329, 7672, 7519 (завязываемость плодов отмечена от 4,5 до 36,7%) [4].

Многие изученные гибриды сливы альпийской с алычой унаследовали от *P. brigantiaca* низкое качество плодов. Наряду с этим отобраны две формы (7615 и 7671), которые по качеству плодов близки к алыче. Одна из них характеризуется частичной самоплодностью. Среди гибридов сливы альпийской с абрикосом обыкновенным выделены 5 форм абрикосового типа (7589, 7690, 8098, 8099, 8112), которые по качеству плодов близки к абрикосу. Они характеризуются яркими крупными плодами и довольно хорошим вкусом – 3,8 балла.

Таким образом, гибридизация сливы альпийской с абрикосом обыкновенным и алычой является приоритетным и перспективным направлением в селекции на позднее цветение, повышенную морозостойкость, самоплодность и устойчивость к монилиозу.

ВЫВОДЫ

Получены многочисленные ценные отдаленные гибриды: [(нектарин × персик Давида) × миндаль обыкновенный]; [(персик обыкновенный × миндаль низкий) × (нектарин × персик Давида)]; нектарин × миндаль обыкновенный; [(нектарин × персик мира) × миндаль обыкновенный]; (персик Давида × персик плаучий); (нектарин × персик Ганьсу); (персик Давида × персик Ганьсу); (персик мира × нектарин); (персик мира × персик ферганский); (нектарин × персик Давида); (нектарин × персик мира); [(нектарин × персик краснолистный) × персик Давида]]; (нектарин × персик ферганский); (нектарин × персик плоский); (нектарин × персик карликовый); (персик плаучий × нектарин); (персик мира × персик обыкновенный); (персик мира × миндаль обыкновенный); (персик обыкновенный × миндаль низкий); (персик обыкновенный × персик мира); (персик обыкновенный × миндаль обыкновенный); (миндаль обыкновенный × персик обыкновенный); (миндаль Ледебура × миндаль обыкновенный); (миндаль низкий × миндаль обыкновенный); (миндаль обыкновенный × миндаль Фенцля); (миндаль обыкновенный × миндаль колючайший); (миндаль обыкновенный × миндаль бухарский).

В результате привлечения в селекционный процесс диких видов и отдаленных гибридов персика выведены декоративные сорта Сольвейг, Жизель, включенные в Государственный реестр сортов растений Украины. Приняты на государственное сортоиспытание сорта Рутения, Лель и др.

Гибридизация сливы альпийской с абрикосом обыкновенным и алычой является перспективным и приоритетным направлением в селекции на позднее цветение, самоплодность, повышенную морозостойкость и устойчивость к монилиозу.

Отдаленные гибриды подсемейства *Prunoudeae* Focke представляют теоретический интерес и практическую ценность в качестве семенных, клоновых подвоев и исходных родительских форм для дальнейшей селекционной работы. В ряде случаев аналогов созданных нами отдаленных гибридов косточковых плодовых растений в мировой практике садоводства нет.

ЛИТЕРАТУРА

1. Программа и методика сортоизучения плодовых, ягодных и орехоплодных культур. Мичуринск, 1980. 595 с.
2. Рябов И.Н. Сортоизучение и первичное сортоиспытание косточковых плодовых культур в Государственном Никитском ботаническом саду // Сортоизучение косточковых плодовых культур на юге СССР. М., 1969. С. 5–84.
3. Интенсификация селекции плодовых культур / Под ред. В.К. Смыкова, А.И. Лищука. Ялта, 1999. 216 с.
4. Смыков В.К., Горина В.М. Селекция алычи в южной зоне садоводства // Интенсификация селекции плодовых культур: Сб. науч. тр. Ялта, 1999. Т. 118. С. 73–78.
5. Шоферистов Е.П. Использование отдаленной гибридизации в селекции нектарина // Отдаленная гибридизация и ее роль в интенсификации садоводства: Сб.: науч. тр. ЦГЛ им. И.В. Мичурина. Мичуринск, 1989. С. 76–81.
6. Шоферистова Е.Г., Шоферистов Е.П. Селекция нектарина на отдельные специфические признаки // Вісник аграрної науки Південного регіону. Одеса: СМІЛ, 2000. С. 119–121.

7. Шоферистов Е.П., Шоферистова Е.Г. Гибридизация и полиплоидия нектарина и отдельных представителей подсемейства *Prunoideae* Focke // Проблемы и перспективы отдаленной гибридизации плодовых и ягодных культур: Тез. докл. и сообщ. XX Мичуринских чтений / Под ред. Н.И. Савельева. Мичуринск, 2000. С. 18.
8. Шоферистов Е.П., Шоферистова Е.Г. Отдаленные, внутривидовые гибриды и полиплоиды нектарина и персика // Улучшение сортимента косточковых плодовых культур для высокопродуктивных садов. Крымск, 2002. С. 136–140.
9. Темная Л.Д., Овчаренко Г.В. Устойчивость к мучнистой росе декоративных персиков и возможности ее повышения // Тез. докл. 13-го рабочего совещ. руководителей служб. защиты растений ботсадов СССР. Саласпилс, 1989. С. 114–115.
10. Комар-Темная Л.Д. Опыт выведения декоративных персиков, устойчивых к мучнистой росе // Материалы V Междунар. конф. "Проблемы дендрологии, цветоводства, плодоводства". Ялта, 1997. Ч. 3. С. 90–94.
11. Комар-Темная Л., Смыков В. Цветок – как пачка балерины // Огородник. 2000. № 4. С. 33.
12. Комар-Темная Л.Д. Результаты селекции декоративных персиков в Никитском ботаническом саду // Современные научные исследования в садоводстве: Материалы VIII Междунар. конф. по садоводству. Ялта, 2000. Ч. 1. С. 84–87.
13. Комар-Темная Л., Смыков В. Песня Леля – песня весны // Огородник. 2002. № 4. С. 29.
14. Ядров А.А., Попок Н.Г., Чернобай И.Г. Селекция миндаля // Интенсификация селекции плодовых культур. Ялта, 1999. С. 151–156.
15. Рихтер А.А. Миндаль // Тр. Никит. ботан. сада. 1972. Т. 57. С. 1–110.

SUMMARY

Shoferistov E.P., Shoferistova E.G., Komar-Temnaya L.D., Chernobay I.G., Gorina V.M.
Remote hybridization of Prunoidea fruit cultivars in the Crimea

The results of intergeneris and interspecific hybridization are presented. The list of cultivars, which cultivation has been permitted in the Crimea and in the South Ukraine, is given. The most promising cultivars and elite hybrid forms are especially described.

УДК 581.5:634.1.2 + 323.28 + 574

АДАПТИВНАЯ СЕЛЕКЦИЯ И ЗАЩИТА РАСТЕНИЙ ДЛЯ ОБЕСПЕЧЕНИЯ УСТОЙЧИВОГО РАЗВИТИЯ САДОВОДСТВА ЮГА УКРАИНЫ

*В.И. Митрофанов, В.К. Смыков, И.В. Митрофанова,
 О.В. Митрофанова, А.В. Смыков*

Для вывода промышленного плодоводства южного региона Украины из его нынешнего состояния необходимо понимание коренных мировых тенденций его развития, чтобы не допускать впоследствии поспешных перестроек. Особенность рассматриваемого момента состоит в том, что впервые в развитии этносферогенеза наступает этап, который в его истории никогда ранее глобально не возникал, ограничиваясь региональным уровнем, – прекращение активного демографического роста численности населения планеты и выход ее, по разным оценкам, на максимальный уровень – 7,4 млрд человек к 2003 г. или 9,1 млрд человек к 2008 г. Однако не следует смешивать это явление с описанными ранее процессами этногенеза, которые стоят на порядок ниже, но которые также оказываются свое влияние [1, 2]. Это означает, что до сих пор человечество развивалось по популяционному закону самоусиления и положительной обратной связи с поддерживающей его окружающей средой обитания, а начиная с момента

установления “нулевого роста”, оно вступает во взаимоотношения с ней на основе функциональных принципов замедления и отрицательной обратной связи, что придает этому естественному процессу уязвимость, т.е. в определении дальнейшего пути развития человечества на первый план выходят не потребности, а учет возрастающей роли замедляющего противодействия элементарных всеобщих законов экологии, иными словами, проблема выживания.

В основе этого прогноза лежат среднестатистическая продолжительность жизни и уровень рождаемости населения, которое в сложившихся социальных условиях обеспечено продуктами сельскохозяйственного производства значительно ниже генетически обусловленных показателей. Совокупность этих сдерживающих рост населения факторов именуют предельным уровнем поддерживающей емкости среды, который в настоящее время способна обеспечить наша планета при условии очевидного сокращения невозобновляемых ресурсов. При их общей ограниченности напряженность в обеспечении необходимой сельскохозяйственной продукцией населения планеты усугубляется повышенной зависимостью новых перспективных сортов от флуктуаций природных условий и уровня агротехнического ухода. Одной из причин большей, чем раньше, экологической уязвимости и нестабильности сельскохозяйственного производства является побочное следствие “зеленой революции”, вызванной успешной селекцией высокурожайных промышленных сортов интенсивного типа, требующих дополнительных энерговложений в виде орошения, удобрений, пестицидов и интенсивной эксплуатации сельскохозяйственных машин для реализации их генетической программы.

Но по мере уменьшения доступности и увеличения стоимости энергоносителей становится все труднее обеспечивать агроэкосистемы дополнительной энергией, из-за чего урожайность интенсивных сортов снижается более значительно, чем это наблюдается у “старых”, менее продуктивных сортов и сортов народной селекции с менее вариабельной генетической программой, малоотзывчивой на искусственную интенсификацию агрофона. Подобная интенсификация предусматривает использование методов прямого управления ростом и продуктивностью, ориентируясь на максимально достижимый уровень, и недопонимаются при этом меры регулирования для стабилизации достигнутой урожайности, особенно в многолетнем растениеводстве.

Неразвитость обратных связей и других, в том числе и демографических механизмов, которые поддерживали бы оптимальный уровень численности населения планеты, возвращает во многих странах повышенное общественное внимание к факторам, замедляющим дальнейшее развитие цивилизации, к необходимости определения социальных интересов в терминах выживания, а не потреблении. Это нашло отражение в документе 47-й сессии Генеральной ассамблеи ООН “Повестка дня на 21 век: сбалансированное развитие”, или “Программа выживания”, принятом в 1993 г. [3]. Для ее реализации странами-членами ООН, подписавшими этот документ, были созданы национальные Комитеты по устойчивому развитию.

По многочисленным оценкам экспертов, если не проводить мероприятия по защите сельскохозяйственных культур, потери урожая от вредителей, болезней и сорняков могут достигать от 20–50 до 100%. За последние 100 лет защита растений пережила период бурного прогресса от применения минеральных и органо-химических политоксичных до современных биохимических технологических средств третьего поколения, основанных на химии природных соединений. К последним относятся биологически активные вещества информационно-функционального типа (феромоны, гормоны), обладающие высокой избира-

тельностью действия. Достижения прежде всего в области этих веществ, регулирующих рост, развитие, размножение и поведение насекомых, позволяют впервые реально ставить задачи по разработке и освоению методов регулирования процессов, протекающих в агроэкосистемах.

Анализируя итоги борьбы с вредными организмами за 100-летний период следует обратить внимание на другой неожиданный, на первый взгляд, феномен – стабильность средних относительных потерь на примере ведущих культур вне зависимости от степени индустриального развития страны и культуры земледелия, отрасли растениеводства, географического положения и продолжительности анализируемого периода при проведении защитных мероприятий. Для такого анализа использована американская литература [4], статистические публикации Украинского Института защиты растений [5] и Краснодарского НИИ биометода [6], основанные на мировых сводках. Из них следует, что общая сумма потерь урожая, несмотря на активно проводимые мероприятия по защите от вредителей, болезней и сорняков, оцениваются неизменно с колебаниями около 30–35% ежегодно в США и Европе, начиная со времени проведения первых оценок в 1920-х годах до настоящего времени.

И все это на фоне значительного прогресса в производстве высокоэффективных средств подавления, усложнения технологий их применения, разработки и внедрения более совершенных методов учета потерь и определения эффективности проводимых мероприятий. В итоге это может означать следующее.

1. Достигнут предел биологической (технической) эффективности химического метода. Подобное имеет место в медицинской эпидемиологии в результате внедрения сверхэффективных антибиотиков, когда бактерии и грибы, ставшие устойчивыми к ранее высокоэффективным лекарственным средствам, становятся причиной смертности людей и увеличения медицинских расходов во всем мире [7].

2. Рост объемов производства сельскохозяйственной продукции достигнут преимущественно благодаря успехам в селекции и внедрению все более продуктивных и отзывчивых на дополнительные энерговложения сортов. Таким образом, роль защиты растений в настоящее время сводится не к дальнейшему снижению потерь, а ценой резко возрастающих затрат и непрерывного обновления сортимента пестицидов к удержанию уровня, достигнутого в период первоначального внедрения химического метода, дающего в первые годы использования новых препаратов максимальный экономический эффект, превосходящий все прочие методы, но уступающий им в долговременной перспективе (“пестицидный синдром”).

3. В результате применения политоксичных препаратов высшая точка чистой продуктивности (оптимум рентабельности) достигается раньше, чем об этом можно судить по величине валового урожая. В этом кроется одна из главных причин постепенного снижения качества продукции в случае какой-либо задержки с обновлением сортимента пестицидов, провоцирующим резкое усиление резистентности к ним у вредных организмов.

Крутой рост расходов пропорционально интенсификации производства приводит к тому, что в США, начиная с 1970 г., урожай полевых и многих плодовых и овощных культур не повышаются, а скорее снижаются, несмотря на растущее использование минеральных удобрений и пестицидов. Так, по оценкам ФАО, только за 20-летний период (1965–1984 гг.) степень увеличения всех расходов составила 5%, в том числе на средства защиты растений 11%, тогда как новышение фактической урожайности не превысило 3,5% в пересчете на денежные средства [8].

4. Фактически защита растений не решает проблему дефицита продовольственной продукции и сырья, а с трудом удерживает достигнутые позиции в обеспечении качества сохраняемой доли валового урожая. Каждый рывок урожайности при сохранении процента потерь на практике означает рост абсолютных потерь, т.е. равные относительные потери при изменении массы урожая в абсолютном измерении обеспечиваются величиной продуктивности, а не прибавкой эффективности защиты растений. Интенсификация производства, возможная, в первую очередь проведением мероприятий по защите растений, способствует снижению экономического порога вредоносности. Этот показатель лежит тем ниже, т.е. культура выдерживает тем меньшее число вредителей, чем выше ее стоимость, а часто и ее восприимчивость. Таким образом, при более интенсивном ведении хозяйства экономический порог вредоносности может снизиться настолько, что культура вообще перестанет быть рентабельной [8], что может рассматриваться экономическим дефолтом интенсификации, которая не беспредельна и регулируема разнообразием банка генов и генетической программы, конъюнктурой рынка и законами экологии. Все это существенно поднимает социальную значимость защиты растений, ставя ее в ряд с медициной. Основой такого сближения являются общие проблемы эпидемиологии и фитофармакологии. Закономерно, что мировое производство пестицидов находится в руках фармацевтических фирм, чего нет пока на Украине.

5. Интенсивное (индустриальное) земледелие мира способно функционировать в том случае, если оно имеет надежную промышленную основу, но даже безграничные затраты энергии могут обеспечить лишь ограниченные урожаи. Замедляющим фактором является интегрированный показатель – поддерживающая емкость окружающей среды. Упомянутый выше феномен есть действие биосферного механизма гомеостазиса в агрозоисистемах. Потери урожая с каждого третьего–четвертого гектара сельскохозяйственных угодий – это минимальный размер “дани”, которую человечество вынуждено возвращать природе хотя бы для частичного возмещения вещества и энергии, ежегодно изымаемых с урожаем. В этом заключается реальное проявление действия отрицательной обратной связи природного механизма стабилизации в саморегулирующихся экосистемах по мере удаления от их равновесного состояния. С этим фактом все более приходится считаться и вносить соответствующие корректизы в долгосрочные программы развития отраслей сельского хозяйства, особенно многолетних культур и обращаться к идеи адаптивного растениеводства и ландшафтного земледелия.

Распространенная аристократическая традиция рассматривать экологию агроценоза без учета сопротивления среды, без замедляющей реакции взаимодействия всех компонентов его естественного биоразнообразия, не оправдывается практикой. Ибо все прочие организмы ценоза культурных растений обеспечивают его устойчивость, нормальное функционирование как целого со своей внешней и внутренней средой. Лимитирующие (абиотические) факторы при этом являются лишь ареальным фоном в пределах существования видов, вдоль градиентов влажности меридионально и температуры широтно, тогда как внутри ареала замедляющие (регулирующие скорость) влияния на рост популяций оказываются факторами, зависимыми от плотности, и антагонистами.

Синусоиды годичного и многолетнего повышения фона инфекционной и инвазионной нагрузки в плодовом агроценозе отражают двойственный ход сезонного и онтогенетического процессов увеличения числа свободных экологических ниш в длительной жизни древесных растений и протяженной сукцессии характерного для них ценотического биоразнообразия. Здесь ежегодно созда-

ются благоприятные условия нового старта сезонного цикла роста популяций сопутствующих видов от достигнутого в предшествующем году уровня к своему пределу емкости среды, тогда как в севообороте однолетних культур онтогенетическая и сезонная динамика количества свободных ниш совпадают между собой и исходная численность популяций этих видов из года в год держится вблизи фонового (среднегодового) значения.

ЗАДАЧИ ПО ОБЕСПЕЧЕНИЮ УСТОЙЧИВОГО РАЗВИТИЯ

Недостатком существующих программ по защите растений, в том числе в селекции на иммунитет, в области применения пестицидов, в биологической защите и др., является односторонняя ориентация на способы борьбы, направленные лишь на уменьшение исходной численности инокулюма (популяции) и ликвидацию патогенов и вредителей. Становится очевидным, что такое давление отбора является одним из наиболее важных факторов, работающих на повышение адаптационной способности популяций патогенов и вредителей. Поэтому на нынешнем этапе остро стоит проблема выравнивания крена в развитии сельского хозяйства путем разработки мер повышения адаптационных способностей (устойчивости) самих культурных растений и стабильности (устойчивости) агроценозов в целом на основе программ, обеспечивающих замедление скорости релаксационного увеличения численности популяций патогенов и вредителей.

Поскольку природные самоорганизующиеся системы управляются двумя типами обратных связей – положительной и отрицательной, следует признать, что человек в своих планах и действиях для достижения поставленных целей до сих пор чаще полагался на эффект от положительной обратной связи (философия максимализма). Ранее это способствовало усилению его власти над природой, росту технических возможностей и эксплуатации ресурсов. Однако этот процесс может привести к снижению качества жизни и разрушению окружающей среды, если не будут найдены пути управления с помощью отрицательной обратной связи для создания программ сбалансированного развития.

Отсюда напрашивается вывод, что управление методом прямого воздействия на процесс производства продукции по аналогии с тем, как это делается в промышленности, в растениеводстве иллюзорен, ибо он ограничен влиянием среды и генетической программой роста и плодоношения культурных растений. Их воспроизводство и потенциал продуктивности полностью зарегулированы системами селекции, семеноводства и питомниководства, чего нельзя сказать об остальной биоте, включающей причиняющие ущерб виды с их ничем не ограниченным панмиксисом и естественным отбором. Они составляют существенный элемент агробиоценоза, и на них могут быть распространены лишь меры регулирования биотического потенциала (замедление жизненного цикла, темпа воспроизведения, изменение демографической структуры, снижение уровня жизнеспособности). Необходимы технологии долгосрочного и устойчивого развития сельскохозяйственного производства, так называемые постиндустриальные технологии, учитывающие элемент рекреации. К этому следует добавить, что половой процесс – мощный генератор расообразования вообще, и у простейших грибов, растений и беспозвоночных в особенности. А моногенная изменчивость в природе связана с продуктивностью как общий фактор r -стратегической защиты от лимитирующих, а не от замедляющих факторов K -отбора.

Всякие мероприятия, проводимые для уничтожения вредителей и возбудителей болезней растений, отражаются на динамике популяций. Успешность мероприятий по ускорению сокращения численности популяций вредителя и огра-

ничению их роста в долговременной перспективе позволяет достичь желаемого результата разными путями. Возможны два пути. Во-первых, прямое сокращение исходной численности популяции вредителя или количества инокулюма патогена. Эта программа интенсификации защиты растений известна под названием "Lutte dirigée", или управляемая борьба, фитосанитария. Ее осуществление основывается на представлении о положительной обратной связи, и она не требует жестокого соблюдения экономических порогов вредоносной численности (ЭПВЧ, или просто ЭПЧ), которые могут показаться даже искусственно придуманными для усложнения жизни агронома при возделывании интенсивных сортов и культур. Во-вторых, замедление скорости увеличения численности популяции или количества инокулюма в период вегетации. Эта программа получила название "Integrated pest management", "Programme intégré", или интегрированное регулирование. Ее выполнение согласуется с представлением об отрицательной обратной связи, и без учета экономического критерия пороговой вредоносности (ЭПВ) и эколого-экономического порога целесообразности (ЭЭПЦ) борьбы она просто немыслима. Обе программы взаимоисключаемы и могут лишь подготовить условия для перехода с одной программы на другую в зависимости от приоритетности ближайших или перспективных целей. Первая вызывает побочный эффект уничтожения полезных видов и использует эффект наследования расоспецифической устойчивости сортов, что в итоге предрасполагает к новому возникновению эпифитотий резистентных рас. Вторая сохраняет естественные механизмы саморегуляции и имеет противоинвазионную и антиэпифитотийную направленность, позволяющую снижать интенсивность защитных мероприятий в результате стабилизации фитосанитарной обстановки. Поэтому различны методы и средства (пестициды и проч.) реализации этих программ.

Очевидна необходимость сохранения работ, традиционно направленных на "раздвижение рамок" емкости окружающей среды для культурных растений, но не для его патогенного окружения из-за внедрения интенсивных сортов, характеризующихся моно- и олигогеной однотипностью по главному гену вертикальной устойчивости, (например, реакция сверхчувствительности) отзывчивых на дополнительные энерговложения, ценных по показателям продуктивности, а также обладающими другими хозяйственными ценными и моногенно наследуемыми признаками, такими как низкорослость (карликость). Комбинационная селекция на все эти признаки достигается расщеплением по Менделью с передачей и с закреплением главных генов от донора ценного признака улучшаемому сорту с помощью серий насыщающих (дублирующих) скрещиваний. Сорта с вертикальной (расоспецифической) устойчивостью, на основе физиологически активного моно- и/или олигогенного иммунитета гибридного происхождения, как и пестициды универсального применения, не предотвращают возможности возникновения в будущем эпифитотий и инвазий. Как и пестициды широкого спектра действия, они направлены лишь на снижение исходной численности популяций вредных организмов в период начального внедрения таких сортов и препаратов в производство и потому лишь отодвигают сроки массового размножения вредных организмов, провоцируя для этого соответствующие условия. Именно это нежелательное побочное действие вынуждает к частой ротации сортов-клонов одного вегетативного поколения. В мировой практике давно пришли к выводу, что для стабилизации фитосанитарной обстановки важно не только сокращение исходной численности (инокулюма), но и подавление биотического потенциала и снижения скорости возобновляемого роста популяции до достижения экономического порога вредоносности. Это создает потребность в сортах с новыми характеристиками, отвечающими требованиям постиндустри-

альных технологий с усилением значений антиэпифитотийных и противоинвазионных (адаптивных) направлений в селекции на устойчивость, базирующейся на разумном балансе принципов положительной и отрицательной обратной связи в защите растений в целом. В селекции на устойчивость к системным (вирусным, бактериальным), а также грибным сосудистым заболеваниям использование преимуществ полученной горизонтальной устойчивости – это, возможно, наиболее успешный путь отбора и снижения вредоносности.

Всякое экологическое взаимодействие типа “растение-паразит” и “хозяин-паразит”, включающее практически весь спектр патовзаимоотношений от иммунитета и репеллентности до аттрактивности и совместимости, является многоэтапным со своим главным геном или системой генов на каждом из этапов в паразитохозяйственных взаимоотношениях: распознавания, проникновения, инфицирования, пролиферации, размножения и проч., что в конечном итоге выражается в многовариантности биохимических взаимодействий, детерминирующих поведение и жизнедеятельность всех компонентов биоценоза (растений, беспозвоночных и микрофлоры) на всех этапах взаимодействия. Последние достижения в области химии природных соединений, генетики и селекции, биотехнологии, эпифитотиологии, химической и популяционной экологии и математического моделирования межвидовых взаимодействий позволяют ставить следующие задачи: с одной стороны, разработку методов выведения сортов на основе полигенности, с другой – создание объединенной электронно-биохимической системы управления жизненными циклами организмов с помощью материальных носителей информации и природных коммуникационных систем в сочетании с уже созданными электронными программами функционального моделирования нежелательных в агроценозе популяций вредителей и патогенов их антагонистов. В настоящее время предпринимаются небезуспешные усилия по раскрытию природы биохимического кодирования экологических сигналов-регуляторов и разрабатываются биотехнологические методы накопления этих веществ путем направленной селекции защищаемых растений в культуре *in vitro*.

Для повышения устойчивости садоводства к биотическим стрессам необходимо следующее.

1. Постепенный или частичный отказ от методов быстрого подавления политоксичными пестицидами вредных и сопутствующих им организмов в высокотоварных коллективных и фермерских агроценозах при одновременном создании сопредельных микрозаповедников полезной фауны. Это, однако, не означает, что препараты с широким спектром действия не могут быть успешно применены в мелкотоварном хуторном и приусадебном хозяйствовании, где отрицательные экологические последствия их применения локальны и минимальны и где полезная роль этих средств защиты будет еще долго сохранять значение, обеспечивая спрос на эту химическую продукцию (фосфорорганические соединения, карбаматы, пиретроиды и проч.).

2. Разработка мероприятий, позволяющих сократить сезонный и онтогенетический рост числа свободных ниш, что равносильно снижению уровня поддерживающей емкости среды, методов большей “компоновки” этих ниш в промышленных агроэкосистемах, чтобы добиться этим снижения биотического потенциала и скорости размножения целевых вредных организмов, на основе перевода промышленного садоводства на слаборослые подвои, сохранения полезной и индифферентной фауны и флоры и насыщения агроценоза новыми видами, высадки нектароносных растений, применения функциональных БАВ и прочих средств избирательного действия (химических, биологических, биотехнических и проч.), а также путем создания сортов нового типа с дополнительны-

ми преимуществами, которые открывает горизонтальный (полигенный, нерасспецифический) тип устойчивости, при котором значимость всех генов равнозначна за свой этап патопроцесса. Последние разработки в области теории эпифитотиологии и концепция о патосистемах, учитывающие паритетную роль естественного отбора в биосистемах патотипа (растения) и патодема (паразита-животного или микроорганизма), освоение методов нетрадиционной селекции для той же цели на основе биотехнологических методов ДНК – рекомбинаций, генной инженерии и гибридизации для ограничения роли полового процесса в культуре органов, клеток и тканей, использующих свойства тотипотентности и модульности растений, являются средствами практического применения преимуществ отрицательной обратной связи. “Основой биотехнологической индустрии в 1970-х годах послужило открытие того, что живые клетки получают инструкции при посредничестве гормонов и факторов роста. ... Сегодня новое поколение биотехнологических компаний интересуется внутриклеточными коммуникационными путями, активизирующими после взаимодействия поверхностных рецепторов с внешними сигнальными агентами (например, фактором роста)” [9].

3. Важно подчеркнуть, что уровень эффективности программы “Integrated Pest Management” находится в полной зависимости от территориальной масштабности, не ограниченной мелким землевладением. Первое концептуальное изложение системы мер регулирующего воздействия получило наименование прогнозируемой защиты в силу ее ориентации на эколого-экономический прогноз-расчет. Разработкой экологической концепции прогнозируемой защиты Никитский ботанический сад занимается более четверти века [10, 11] совместно со многими институтами бывшего Союза. Она согласуется с представлением о том, что экология может стать прогнозирующей наукой, если ей удастся разработать методы предсказания будущего; она станет управляющей наукой, когда это будущее будет ею определяться [12]. Итоги этой работы в Крыму опубликованы в серии методических рекомендаций для производства [13].

4. Оперативное регулирование динамики популяций вредных видов на ее основе осуществляется через коммуникационные системы и информационные каналы связи вредных организмов с культурными растениями конкретной агроэкосистемы, через которые осуществляются также и природные регуляторные взаимодействия между компонентами биологических систем. Этому служат синтетические аналоги природных биологически активных веществ сигнального типа (феромоны, гормоны и другие вещества изопренOIDного класса соединений), которые можно рассматривать в качестве хемомедиаторного и хемоэффекторного блока реализации команд. В перспективе возможно соединение этого блока опосредовано через человека с электронным блоком принятия оптимальных решений (аналитико-интеллектуальный блок программирования кинетики популяций на ЭВМ) на основе теории риска.

Задачи, стоящие перед защитой растений от вредителей и болезней, являются экологическими. Для их решения необходимо создание теории регуляции биотических взаимодействий в агроэкосистемах как в особых малокомпонентных хронически пионерных сообществах. Базой для этого служат исследования по биотехнологии культивирования растений, животных и микроорганизмов в искусственных условиях [14].

Все это необходимо для более успешного продвижения в решении жизненно актуальной проблемы устойчивого развития плодоводства. И в этом направлении важно объединить усилия лучших научных сил, располагающих соответствующими интеллектуальным и материальным потенциалом.

ЛИТЕРАТУРА

1. Жирмунский А.В., Кузьмин В.И. Критические уровни роста численности населения мира // Изв. РАН. Сер. биол. 1994. № 5. С. 839–842.
2. Одум Ю. Экология. М.: Мир, 1986. Т. 1. 328 с.; Т. 2. 376 с.
3. Пил Дж. Проект-21: Сбалансированное развитие // В мире науки. 1993. № 1. С. 90–91.
4. Робертс Д.А. Основы защиты растений. М.: Колос, 1981. С. 13–15.
5. Васильев В.П. Значение интенсификации защиты растений в научно-техническом прогрессе сельскохозяйственного производства // Защита растений. 1986. Вып. 33. С. 3–10.
6. Соколов М.С., Монастырский О.А., Пикишова Э.А. Экологизация защиты растений. Пущино: ОНТИ ПИНЦ РАН, 1994. 462 с.
7. Бердсли Т. Потерянный рай // В мире науки. 1993. № 1. С. 78–79.
8. Франц Й., Криг А. Биологические методы борьбы с вредителями. М.: Колос, 1984. 352 с.
9. Эриксон Д. Переход к информации // В мире науки. 1993. № 1. С. 86–87.
10. Методические рекомендации по прогнозируемой системе защиты плодовых культур (яблони) от вредителей / Сост. И.З. Лившиц, Н.И. Петрушова. Ялта, 1977. 62 с.
11. Танский В.И., Булгак В.Д. Эффективность применения экономических порогов вредоносности яблонной плодожорки *Laspeyresia pomonella* L. (Lepidoptera Tortricidae) и паутинных клещей (Acarina, Tetranychidae) в Крыму / Энтомол. обозрение. 1981. Т. 60, вып. 2. С. 241–251.
12. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология особи популяции, сообщества. М.: Мир, 1989. Т. 2. С. 97.
13. Mitrofanov V., Sekerskaya N., Trikoz N., Fadeev Y. Prognosticated protection of perennial crops from peste in Crimea // Conf. proc. ANPP-4th Intern. conf. on pests in agriculture, Montpellier, 6–8 Jan. 1997. Paris: Acta, 1997. Т. 2. Р. 331–337.
14. Великанов Л.Л., Сидорова И.И. Экологические проблемы защиты растений от болезней. М., 1988. 143 с. (Итоги науки и техники. Защита растений, № 6).

SUMMARY

Mitrofanov V.I., Smykov V.K., Mitrofanova I.V., Mitrofanova O.V., Smykov A.V.
Adaptive selection and plant protection for maintenance of stable horticulture in the South Ukraine

The problems of agriculture in the South Ukraine are discussed. The special attention is paid to new methods of anti-epiphytotic and anti-invasion selection. The stable development of horticulture needs application of biotic factors in postindustrial technologies on the basis of the universal ecological principles.

УДК 635.9:582.734.4:631.527.631.588.2

ЗАВЯЗЫВАЕМОСТЬ СЕМЯН ПРИ МЕЖВИДОВЫХ СКРЕЩИВАНИЯХ РОЗ ПОД ВОЗДЕЙСТВИЕМ ГАММА-РАДИАЦИИ

К.И. Зыков, З.К. Клименко, Н.М. Тимошенко

Отдаленная гибридизация – это один из важнейших факторов эволюции и ведущий метод получения новых видов и форм растений. В связи с выявлением возможности осуществления ее у роз нами были проведены межвидовые скрещивания с участием 9 видов и форм роз по несколько неполной дигалльской схеме (в 66 комбинациях). В опыте использовали следующие виды и формы: *R. albertii* Regel, *R. amblyotis* C.A. Meyeg, две формы *R. canina* L. (форма 1, с розовыми цветками и форма 2, с бледно-розовыми цветками), *R. fedtschenkoana* Regel, *R. foetida* Neumann, *R. indica* L., *R. multiflora* Thunberg и *R. spinosissima* L.

Таблица 1

Результаты завязываемости плодов и семян при межвидовых скрещиваниях роз

Отцовская форма	Материнская форма		
	<i>R. canina</i> 1	<i>R. canina</i> 2	<i>R. albertii</i>
Пион древовидный	18,1*	26,1	0,00
	0,32**	0,83	0,00
Кастрация цветков без опыления	50,0	3,50	41,6
	3,90	0,43	2,50
Свободное опыление	52,6	56,5	6,80
	13,5	9,10	1,20
<i>R. spinosissima</i>	40,0	8,70	8,70
	4,40	0,57	0,61
<i>R. foetida</i>	50,0	11,5	34,7
	4,70	0,77	1,30
<i>R. indica</i>	82,6	29,1	26,1
	6,70	2,10	1,30
<i>R. amblyotis</i>	78,2	18,1	50,0
	8,80	3,30	1,90
<i>R. fedtschenkoana</i>	90,9	8,70	78,2
	22,0	1,20	12,4
<i>R. canina</i> 1	0,00	8,70	70,8
	0,00	1,80	8,30
<i>R. canina</i> 2	74,1	8,70	90,0
	15,5	1,10	19,4
<i>R. albertii</i>	82,6	9,50	47,6
	3,90	2,10	6,80
<i>R. multiflora</i>	86,9	25,0	41,5
	14,7	4,40	1,90

* Процент цветков, завязавших плоды; ** среднее число семян на один опытный цветок (*R*).

Изучали завязываемость плодов и семян в этих скрещиваниях. Кроме этого, все виды и формы проверяли на способность к апомиктичному завязыванию семян путем опыления цветков чужеродной пыльцой *Paeonia suffruticosa* Andr. (пиона древовидного) или изоляции кастрированных цветков без опыления.

Совсем не завязали семена во всех осуществленных комбинациях скрещиваний *R. spinosissima*, *R. foetida*, *R. indica*, *R. fedtschenkoana* и *R. multiflora*. У *R. indica* и *R. multiflora* иногда наблюдали партенокарпическое развитие плодов. Например, у *R. indica* при свободном опылении такие плоды завязали 25% цветков, а у *R. multiflora* при самоопылении – 35% цветков. *R. amblyotis* дала семена только при свободном опылении и при скрещиваниях с *R. spinosissima*. *R. albertii*, и обе формы *R. canina* образовали плоды и семена во всех проведенных комбинациях скрещиваний, за исключением (*R. canina* 1 × *R. canina* 1) и (*R. albertii* × *Paeonia suffruticosa*) (табл. 1). О семенной продуктивности различных вариантов опыта мы судим по среднему числу завязавшихся семян, приходящихся на один опытный цветок, – *R*. По семенной продуктивности *R. canina* 1 значительно пре-восходила *R. canina* 2 (в среднем приблизительно в 2,5 раза). Наибольшее количество семян (22 на один цветок) получено при скрещиваниях *R. canina* 1 с *R. fedtschenkoana*; форма *R. canina* 2 больше всего семян (9,1 на один цветок) образовала при свободном опылении. Это преимущество формы 1 над формой 2

подтверждается также результатами следующего года (табл. 2). *R. albertii* больше всего семян образовала при опылении ее пыльцой *R. canina* 2 и *R. fedtschenkoana* (19,4 и 12,4 на один цветок соответственно). Эти комбинации скрещиваний были одними из самых продуктивных и в следующем году.

Все три отмеченные формы образовали семена и при изоляции кастрированных цветков без опыления или при опылении их пыльцой пиона древовидного. Полученные при этом семена имеют, видимо, апомиктическую природу. Известно, что в семействе Rosaceae, к которому относится род *Rosa*, встречаются все типы апомиктического размножения. При этом реже всего зарегистрирован автономный апомиксис, а наиболее характерна псевдогамия, т.е. сингамия без каригамии [1]. Хотя у роз, по литературным данным [2], не обнаружены случаи регулярного естественного размножения этими путями, склонность к индуцированному апомиктическому завязыванию семян наблюдалась у них неоднократно [3].

В описываемом опыте больше всего апомиктических семян (3,9 на один цветок) образовалось при изоляции кастрированных цветков без опыления у *R. canina* 1. Интересно, что эта форма лучше образует апомиктические семена при изоляции кастрированных цветков без опыления, чем при опылении их пыльцой пиона древовидного, а *R. canina* 2, наоборот, лучше завязывает семена при опылении цветков чужеродной пыльцой, чем в случае их кастрации без опыления. Эта особенность двух указанных форм подтверждается также и данными повторного опыта. *R. albertii* апомиктические семена завязала в первом году при изоляции кастрированных цветков без опыления, а во втором году и при опылении их пыльцой пиона древовидного.

Способность к апомиксису наблюдалась нами ранее и для садовых роз. Так, в табл. 3 представлены усредненные за 3 года данные по образованию апомиктических семян, а также семян от самоопыления у некоторых сортовых роз. Вообще для видов и сортов, склонных к индуцированному апомиксису и указанных в табл. 1–3, в большинстве случаев (6 из 9) завязываемость апомиктических семян при опылении чужеродной пыльцой была больше, чем при изоляции кастрированных цветков без опыления. Видимо, у роз возможен и апомиксис, индуцированный родственной пыльцой при отдаленной гибридизации и, особенно, при самоопылении. Вопрос о стимулировании апомиксиса собственной пыльцой или пыльцой других форм роз и вкладе его в общую семенную продуктивность требует дальнейшего тщательного изучения.

При повторном опыте были проведены скрещивания с участием в качестве материнских форм *R. canina* 1, *R. canina* 2, *R. albertii* и *R. indica*, а также нового вида *R. blanda* Aiton. Отцовскими видами были *R. blanda*, *R. canina* 1, *R. canina* 2, *R. indica*, *R. albertii*, *R. fedtschenkoana* и *R. spinosissima*. В скрещиваниях использовали обычную и облученную в дозах 0,5, 3 и 10 даГР пыльцу. Всего осуществлена 121 комбинация скрещиваний, не считая опыления пыльцой пиона древовидного, а также изоляции кастрированных цветков без опыления. Схема опыта с результатами изучения семенной продуктивности приведена в табл. 2. В 24 комбинациях скрещиваний, проведенных как в первом, так и во втором годах, получены хорошо согласующиеся результаты, что уже отмечалось выше (см. табл. 1 и 2). Как и в первом году, у *R. canina* и *R. albertii* имело место апомиктическое образование семян. Можно только добавить, что повторный опыт был более благоприятным для завязывания семян у *R. indica* (больше всего семян получено при опылении ее пыльцой *R. fedtschenkoana*), но как и в первом опыте, она не проявила способности к апомиксису.

Таблица 2

Результаты завязываемости семян (среднее число семян на один опытный цветок, R) при межвидовых скрещиваниях с использованием облученной пыльцы

Материнская форма	Кастрация цветков без опыления	Отцовская форма		
		Свободное опыление	Пион древовидный	R. canina 1
R. canina 1	1,44		0,69	27,6
R. canina 2	0,10	0	3,30	
R. indica	0	0	0	0 0 0 0
R. blanda	0	18,7	0	12,5 2,36 1,09 0,06
R. albertii	0,67	8,80	2,40	13,2 13,5 12,4 6,2

*1, *2, *3, *4 Пыльца облучалась в дозах 0, 0,5, 3, 10 даГр.

Для того чтобы сравнить степень влияния на изменчивость семенной продуктивности (R) изменчивость таких факторов, как материнский родитель (O), отцовский родитель (□) и доза облучения пыльцы (d), а также их взаимодействий (O□, Od и □d), мы воспользовались методом дисперсионного многофакторного анализа. Были получены следующие индексы детерминации η^2 (квадраты корреляционных отношений): $\eta_{O\Box}^2 = 0,395 \pm 0,070$; $\eta_{\Box}^2 = 0,166 \pm 0,034$; $\eta_O^2 = 0,145 \pm 0,027$; $\eta_{d\Box}^2 = 0,099 \pm 0,145$; $\eta_{dO}^2 = 0,041 \pm 0,103$ и $\eta_d^2 = 0,025 \pm 0,025$.

Видно, что семенная продуктивность определяется прежде всего взаимодействием отцовского и материнского родителей, т.е. комбинацией скрещивания, и в несколько меньшей степени выбором отца или матери. Достоверность влияния этих факторов на изменчивость величины R установлена при уровне значимости не большем, чем 0,05. Влияния же дозы облучения пыльцы (в используемом интервале доз) и взаимодействия дозы с отцовским или материнским факторами являются гораздо меньшими (особенно дозы облучения), и уровень значимости этих влияний больше 0,05.

В зависимости от комбинации скрещиваний семенная продуктивность изменилась от 0 (R. indica × R. canina 1) до 32,5 (R. indica × R. fedtschenkoana). Наиболее эффективными комбинациями скрещиваний, кроме указанной выше, являются

Отцовская форма

<i>R. canina</i> 2	<i>R. indica</i>	<i>R. blanda</i>	<i>R. albertii</i>	<i>R. jedischenkoana</i>	<i>R. spinosissima</i>
14,2* ¹	14,1	23,2	25,9	11,4	5,40
8,86* ²	13,0	15,5	28,0	9,38	7,73
5,31* ³	15,1	10,6	9,0	9,56	5,30
9,59* ⁴	23,8	13,0	15,9	9,80	10,1
4,90	0,80	6,40	9,1	20,0	1,50
	2,00	8,90	20,2		1,50
	2,90	9,00	9,20	21,0	3,89
	0,78	5,50	21,5	25,3	1,20
0	0,37	9,36	0,10	54,3	0,14
0		4,45	0,20	21,8	0,07
0,10		8,00	0	34,7	0,10
0		6,00	0	19,3	0
0,90	14,2	0	4,64	21,1	10,8
0	12,3		2,55	0	11,4
0	12,6		5,55	1,30	3,3
0	9,44		4,00	0,70	10,9
	7,09	12,4	14,0	12,7	2,55
	12,9	5,10		0,10	2,10
	2,54	3,40		13,4	11,80
	6,70	4,75		0,10	7,50

ются следующие: *R. canina* 2 × *R. fedtschenkoana* ($R = 22,1$), *R. canina* 1 × *R. albertii* (19,7), *R. canina* 1 × *R. inidca* (17,2), *R. canina* 1 × *R. blanda* (15,6) и *R. canina* 2 × *R. albertii* (15,0). В среднем для всех материнских форм лучшими опылителями являются *R. fedtschenkoana* и *R. alcrtii* (R равно соответственно 15,0 и 9,99), а худшими – *R. canina* 2 и *R. spinosissima* (3,37 и 4,86). В среднем для всех отцовских форм завязываемость семян у материнских видов возрастает в следующей последовательности: 5,67 (*R. blanda*), 6,36 (*R. indica*), 7,83 (*R. albertii*), 8,78 (*R. canina* 2) и 13,8 (*R. canina* 1).

Способность к завязыванию семян при самоопылении оказалась наибольшей у *R. canina* 1 и *R. albertii* (R равно соответственно 27,6 и 14,0), средней – у *R. canina* 2 (4,90) и наименьшей – у *R. indica* и *R. blanda* (0,37 и 0,00). У *R. canina* 1 и *R. albertii* семенная продуктивность при скрещиваниях их со всеми указанными выше видами никогда не превышала семенной продуктивности при самоопылении. Эти же виды опять выявили некоторую склонность к апомиксису, так как они завязывали небольшое количество семян при кастрации цветков без опыления (R равно 1,44 и 0,67 соответственно) и при опылении их чужеродной пыльцой пиона древовидного (0,69 и 2,40). Хотя *R. canina* 2 образовала очень мало семян при кастрации цветков без опыления (0,10), в случае опыления ее пыльцой пиона семенная продуктивность оказалась весьма значительной (3,30).

Таблица 3
Завязываемость семян (*R*) у сортовых роз

Сорт	Вариант опыта		
	кастрация цветков без опыления	опыление чужеродной пыльцой	самоопыление
Ялтинский Сувенир	0,11	0,65	21,6
Кордес Зондермельдунг	0,23	1,22	17,6
Флорадора	0,25	1,00	13,1
Бэби Шато	0,00	0,00	8,33
Кубиночка	0,00	0,00	6,30
Украинская Зорька	0,00	0,00	3,62

Эта особенность диких видов, способных к индуцированному апомиксису, обладать большой семенной продуктивностью и при самоопылении справедлива и для садовых роз. Так, по данным трехлетних наблюдений, апомиксис отсутствовал у сортов Бэби Шато, Кубиночка и Украинская Зорька и имел место у сортов Кордес Зондермельдунг, Флорадора и Ялтинский Сувенир. В первой группе сортов средняя завязываемость семян в расчете на один цветок при самоопылении колебалась от 3,62 до 8,33, а во второй группе – от 13,1 до 21,6 (см. табл. 3).

Обращает на себя внимание тот факт, что при самоопылении семена у диких видов завязываются (за исключением *R. blanda*), но не всходят, т.е. они не жизнеспособные. Это наводит на мысль, что полученные семена в своем большинстве (если не все) являются результатом не самооплодотворения, а индуцированного собственной пыльцой апомиксиса, а именно партеногенеза или гиногенеза. При этом образуются гаплоидные (или амфигаплоидные) зиготы и далее зародыши и семена, обладающие у перекрестно опыляющихся культур (каковыми являются розы) очень низкой жизнеспособностью вследствие влияния вредных рецессивных генов, которые в гаплоидном состоянии “не прикрывают” доминантными аллелями, обусловливающими хорошую жизнеспособность диплоидных (или амфидиплоидных) материнских растений.

Как уже отмечалось, роза – это культура, перекрестно опыляющаяся при помощи насекомых или иногда ветра. У нее имеются особенности, затрудняющие самоопыление: гетеростилия и дихогамия (протерогиния или протерандрия), при которых собственная пыльца растений не может попасть на рыльца пестиков вообще или в периоды времени, когда они способны воспринимать пыльцу [3]. Известны и формы, самостерильность которых обусловлена, видимо, аллелями гена несовместимости *S*. Не исключено, что и при скрещивании различных видов действуют механизмы, генетически предопределяющие невозможность оплодотворения. В обоих этих случаях (при самоопылении или межвидовой гибридизации) пыльца, попавшая на рыльца пестиков, может стимулировать, видимо, тем или иным способом развитие неоплодотворенной редуцированной яйцеклетки. В сущности массовое появление нежизнеспособных семян при самоопылении, которые, вероятнее всего, являются апомиктическими, косвенно свидетельствует о существовании у роз генов несовместимости *S*, препятствующих в конечном итоге тем или иным способом кариогамии. При ее отсутствии может происходить также разрастание нуцеллуса семяпочки и возникновение партенокарпических бессемянных плодов. Это явление мы также наблюдали при межвидовой гибридизации, что отмечалось выше.

Как уже упоминалось, апомиктические семена могут появиться у роз и при кастрации цветков без опыления, но в большинстве случаев при участии чужеродной пыльцы пиона древовидного завязываемость семян была гораздо большей. Логично предположить, что при опылении более родственной пыльцой (другого вида или даже собственной), но при отсутствии кариогамии, завязываемость апомиктических семян должна еще увеличиться.

Реципрокные скрещивания были проведены с участием видов *R. canina* 2, *R. indica*, *R. blanda* и *R. albertii* (см. табл. 2). Сравнение результатов таких скрещиваний *R. canina* с *R. indica*, *R. blanda* и *R. albertii* показало, что использование *R. canina* (особенно формы 1) в качестве материнского родителя гораздо более эффективнее, чем в качестве опылителя. Например, в комбинации скрещивания (*R. canina* 1 × *R. indica*) завязалось 17,2 семени на один опыленный цветок, в то время как в обратной комбинации (*R. indica* × *R. canina* 1) семян совсем не образовалось.

При скрещиваниях *R. blanda* с *R. indica*, а также *R. albertii* с *R. indica* и *R. blanda* для получения большего количества семян виды *R. blanda* и *R. albertii* также лучше использовать в качестве материнских родителей, чем в качестве отцовских.

В реципрокных же скрещиваниях *R. indica* с *R. canina*, *R. blanda* и *R. albertii* больше семян завязывалось при использовании *R. indica* в качестве отцовского родителя. Например, при скрещивании (*R. indica* × *R. albertii*) $R = 0,075$, а при обратном скрещивании (*R. albertii* × *R. indica*) $R = 7,31$.

Более эффективно также использование *R. blanda* в качестве отцовского родителя, чем в качестве материнского, при скрещиваниях ее с *R. canina* и *R. albertii*.

В общем можно отметить, что при скрещиваниях указанных видов между собой целесообразно использовать в качестве материнских родителей *R. canina* и *R. albertii*. Только в отдельных случаях *R. albertii* более эффективна в качестве отца. Наоборот, *R. indica* и *R. blanda* целесообразно использовать в качестве опылителя. Только в отдельных скрещиваниях *R. blanda* более эффективна в качестве матери.

Реципрокные различия в выживаемости гибридов обычны при межвидовой гибридизации, и, по мнению ряда авторов, основной причиной этого является плохая совместимость генов какого-то одного вида, взятого в качестве отцовского родителя, с цитоплазмой яйцеклетки другого вида, являющейся материнским родителем, в то время как при обратном скрещивании соответствующая совместимость лучше [4]. Например, при реципрокных скрещиваниях *R. blanda* с *R. indica* оказалось, что *R. blanda* завязывает в 1,74 раза больше семян, чем *R. indica*.

Однако из полученных нами данных следует, что при реципрокных скрещиваниях видов, у которых нами наблюдалось завязывание семян при кастрации цветков без опыления или при опылении их чужеродной пыльцой пиона древовидного (видов типа А: *R. canina* 1, *R. canina* 2 и *R. albertii*), с видами, у которых апомиктического образования семян не было (видами типа В: *R. indica*, *R. blanda*), семенная продуктивность в прямых скрещиваниях (R_{AB}) всегда сильно превосходила семенную продуктивность в обратных скрещиваниях (R_{BA}). В среднем по всем проведенным комбинациям реципрокных скрещиваний величина $M = R_{BA}/R_{AB}$ составила 0,132 при диапазоне ее изменчивости от 0 до 0,653. Это позволяет предположить, что основной (или хотя бы значительный) вклад в семенную продуктивность видов типа А в указанных скрещиваниях вносит апомикис. Это подтверждается также и тем, что виды типа А завязывают семена пра-

ктически во всех комбинациях скрещиваний, т.е со всеми используемыми в нашем опыте отцовскими видами.

Наибольшая вероятность получения именно гибридных семян имеет место в скрещиваниях (*R. albertii* × *R. blanda*) и (*R. canina* 1 × *R. blanda*), так как для этих пар видов величины M наибольшие, а именно 0,653 и 0,256. Они сопоставимы с величиной M , равной 0,575, для рассмотренного выше случая гибридизации видов *R. indica* и *R. blanda*, оба из которых не проявили способности к апомиксису без участия в опыте пыльцы самих роз. Для остальных же рассмотренных нами пар видов, участвующих в реципрокных скрещиваниях, величины M меньше на порядок.

О степени влияния на завязываемость семян γ -облучения пыльцы, используемой в скрещиваниях, мы судили по величине отношения семенных продуктивностей в случае облучения и без него ($L = R_\gamma/R_k$). Эту величину, как и завязываемость семян, мы подвергли дисперсионному анализу и получили следующие индексы детерминации ее от указанных выше факторов: \circlearrowleft , \square , d и их взаимодействий: $\eta_{\circlearrowleft}^2 = 0,320 \pm 0,035$; $\eta_{\square}^2 = 0,205 \pm 0,050$; $\eta_{d\square}^2 = 0,066 \pm 0,140$;

$\eta_{d\circlearrowleft}^2 = 0,044 \pm 0,084$; $\eta_d^2 = 0,015 \pm 0,023$ и $\eta_{\square\circlearrowleft}^2 = 0,000 \pm 0,127$. Бросается в глаза очень низкая и статистически малодостоверная степень влияния на изменчивость L варьирования дозы облучения в используемом диапазоне от 0,5 до 10 даГр. Оказывается, что изменчивость L связана не столько с варьированием d , сколько с выбором родителей, достоверность чего установлена при $k = 0,05$. Удивительно также, что влияние гамма-облучения пыльцы на завязываемость семян сильно зависит от выбора не только отцовского родителя, пыльца которого облучается, но и от выбора материнского родителя, и даже в большей степени материнского, чем отцовского.

Облучение пыльцы оказалось в большинстве случаев ингибирующее действие не завязываемость семян в межвидовых скрещиваниях. Семенная продуктивность уменьшалась по сравнению с контролем в 66,2% комбинаций скрещиваний, а увеличивалась только в 32,5% комбинаций. Хотя варьирование дозы облучения в указанных пределах мало изменяло выход семян по сравнению с варьированием других указанных выше факторов, но все-таки наибольшее число случаев стимулирования (44% от всех их) приходилось на дозу 0,5 даГр, несколько меньшее (36%) – на 3 даГр, а самое маленькое (20%) – на 10 даГр. Соответствующие частоты ингибирующего эффекта зависят от дозы облучения противоположным образом, а именно: 41,2% при дозе 10 даГр, 33,3% при 3 даГр и 25% при 0,5 даГр.

В количественном отношении величина L изменялась в зависимости от варианта опыта в широких пределах от 0 до 4,63. Наибольшее стимулирование семенной продуктивности наблюдали, например, в следующих комбинациях скрещиваний: *R. canina* 2 × *R. indica*, 0,5 даГр ($L = 2,5$), *R. canina* 2 × *R. spinosissima*, 3 даГр ($L = 2,59$), *R. albertii* × *R. spinosissima*, 10 даГр ($L = 2,94$), *R. canina* 2 × *R. indica*, 3 даГр ($L = 3,62$) и *R. albertii* × *R. spinosissima*, 3 даГр ($L = 4,63$). Полное же отсутствие семян после облучения пыльцы ($L = 0$) наблюдали, например, в следующих комбинациях скрещиваний: *R. blanda* × *R. canina* 2, 0,5, 3 и 10 даГр; *R. blanda* × *R. fedtschenkoana*, 0,5 даГр и *R. indica* × *R. albertii*, 3 даГр.

В среднем по всем отцовским родителям стимулирующее действие γ -радиации на семенную продуктивность наблюдали у материнских видов *R. canina* 2 и *R. albertii* (L равно соответственно 1,65 и 1,07), а угнетающее действие имело

Таблица 4

Сравнение средних семенных продуктивностей (R)^{*} различных материнских видов

Вид	R , среднее по всем вариантам при			Среднее отношение R_y/R_k
	гибридизации	самоопылении	апомиксисе	
<i>R. blanda</i>	5,91	0,00	0,00	0,432
<i>R. indica</i>	6,61	0,37	0,00	0,593
Среднее	6,26	0,18	0,00	0,513
<i>R. albertii</i>	7,52	14,0	1,53	1,07
<i>R. canina</i> 2	8,98	4,90	1,70	1,65
<i>R. canina</i> 1	13,2	27,6	1,06	0,894
Среднее	9,90	15,5	1,43	1,20

* R – среднее число семян, приходящееся на один опытный цветок, R_y – облучение пыльцы, R_k – контроль.

место у видов *R. canina* 1, *R. indica* и *R. blanda* (L равно соответственно 0,864, 0,593 и 0,432).

В табл. 4 сделано сравнение средних по всем вариантам опыта семенных продуктивностей (R) при гибридизации, самоопылении и апомиксисе, а также средних величин L для различных материнских видов. Хорошо видно, что виды, способные к индуцированному апомиксису, имеют большую семенную продуктивность не только при самоопылении, что уже отмечалось, но и при гибридизации по сравнению с видами, у которых апомиксис не наблюдался. Из табл. 4 видно также, что у первых видов может иметь место стимулирование завязываемости семян в случае γ -облучения пыльцы, используемой при опылении, а при отсутствии склонности к апомиксису облучение пыльцы приводит к ингибированию завязываемости семян. Видимо, значительный вклад в увеличение выхода семян при γ -облучении пыльцы, используемой в скрещиваниях, вносит усиление у нее под действием γ -радиации способности к индуцированию апомиксиса.

В среднем по всем материнским родителям величины L для различных отцовских видов располагаются в следующем убывающем порядке: 1,38 (*R. spinosissima*), 1,35 (*R. indica*), 1,02 (*R. albertii*), 0,743 (*R. blanda*), 0,527 (*R. fedtschenkoana*), 0,542 (*R. canina* 1) и 0,278 (*R. canina* 2). Указанный порядок хорошо согласуется со степенью полидиности пыльцы. У видов *R. canina* 1, *R. canina* 2 и *R. blanda* пыльца гаплоидная и поэтому очень чувствительна к угнетающему действию γ -радиации на ее жизнеспособность и фертильность. Средняя величина L для этой группы составляет 0,491. У видов же *R. spinosissima*, *R. indica* и *R. albertii* пыльца, видимо, амфигаплоидная и поэтому более радиоустойчивая. Для этой группы средняя величина L составила 1,26, т.е. γ -радиация в этом случае в среднем не угнетает, а даже стимулирует жизнеспособность пыльцы. Прямая зависимость радиоустойчивости пыльцы роз от степени их полидности наблюдалась нами и ранее [5].

Интересно, что наиболее сильно стимулируется завязывание семян при использовании в скрещиваниях облученной пыльцы *R. spinosissima*, наиболее систематически отдаленной от всех используемых в опыте материнских видов. Это свидетельствует о перспективности использования γ -облученной пыльцы при проведении трудноосуществимых отдаленных скрещиваний. Ранее нами было установлено, что именно в интервале 0,5–10 даГр может иметь место сти-

мулирование жизнеспособности пыльцы, выражющееся в увеличении процента прорастающих на рыльце пестиков пыльцевых зерен и интенсивности роста пыльцевых трубок [5]. Эти данные хорошо согласуются с изложенными выше результатами настоящей работы. Кроме того, можно предположить возможность еще большего стимулирования образования апомиктических семян пыльцой после ее облучения.

Всего от материнских видов, указанных в табл. 2, в различных вариантах опыта получено более 11 тыс. семян, однако после их высева взошли только 74, полученные от *R. blanda* и *R. indica*. Из сеянцев, полученных из этих семян, выжили только 24. Они относятся к следующим комбинациям скрещиваний: *R. indica* × *R. blanda* (6 шт.), *R. blanda* × *R. indica* (10 шт.), *R. blanda* × *R. canina* 1 (7 шт.) и *R. blanda*, свободное опыление (1 шт.). Видно, что из изученных в данной работе диких видов самыми совместимыми при скрещиваниях оказались *R. indica* и *R. blanda*, которые обладают, очевидно, наибольшим генетическим сродством. Большое значение при скрещиваниях имела, видимо, одинаковая степень полидности у них, а именно диплоидность. Неполноценность семян, полученных в других вариантах опыта, связана, видимо, прежде всего с их апомиктической природой. Это относится прежде всего к скрещиваниям, в которых материнскими формами были виды *R. canina* и *R. albertii*. Но и гибридные семена, если такие получались, должны были обладать низкой жизнеспособностью [4].

Итак, из приведенных данных следует, что при скрещиваниях использованных нами видов между собой образуется довольно много семян, увеличению количества которых может существенно способствовать γ-облучение в дозах 0,5–10 даГр пыльцы, используемой в скрещиваниях. Лучшими материнскими формами являются *R. canina* 1, *R. canina* 2 и *R. albertii*, а лучшими отцовскими – *R. indica*, *R. blanda* и *R. albertii*. При опылении первыми наиболее полно может проявиться и стимулирующее действие γ-радиации на семенную продуктивность. Указанные материнские виды обладают, видимо, способностью к зачленению апомиктических семян под действием пыльцы (собственной или другого вида) в результате индуцирования ею развития редуцированных неоплодотворенных яйцеклеток (склонностью к гаплоидному партеногенезу или гиногенезу). Гамма-радиация способствует, видимо, увеличению выхода прежде всего именно таких семян. Апомиктические или гибридные семена обладают низкой жизнеспособностью и в большинстве случаев даже не всходят. Для увеличения выхода из них растений следует, видимо, применять биотехнологические методы их выращивания. Получение апомиктических гаплоидных (или амфигаплоидных) растений также представляет большой интерес для изучения генотипа исследуемых форм роз, так как у этих растений генотип полностью соответствует фенотипу.

Наиболее совместимыми видами из изученных нами являются *R. indica* и *R. blanda*. Для увеличения выхода гибридных растений следует, наверное, использовать γ-радиацию в комплексе с другими способами повышения эффективности межвидовой гибридизации: предварительное вегетативное сближение и выравнивание полидностей скрещиваемых видов, метод посредника, биотехнологические способы выращивания растений и другие [4]. Вероятность получения жизнеспособных гибридов увеличивается также с увеличением объема скрещиваний в желаемой комбинации. Следует иметь в виду, что взятые в скрещивание разные особи видов могут давать различные гибриды, поскольку каждая особь представляет лишь один из многих возможных вариантов генома данного вида.

ЛИТЕРАТУРА

1. Петров Д.Ф., Сухарева Н.Б. Трансформация как возможная причина передачи наследственной информации регулярным апомиктам *Fragaria* при опылении их пыльцой, облученной тяжелыми дозами ионизирующей радиации // Теоретические основы селекции / Ред. Д.Ф. Петров. Новосибирск: Наука, 1985. С. 141–151.
2. Krüssman G. Rosen, Rosen. Berlin; Hamburg, 1974. S. 185.
3. Клименко З.К. Жизнеспособность пыльцы и восприимчивость рылец пестиков роз флорибунда на разных стадиях развития цветка // Бюл. Никит. ботан. сада. 1971. Вып. 1(15). С. 30–33.
4. Цицын Н.В. Отдаленная гибридизация как фактор эволюции и важнейший метод создания новых видов, форм и сортов растений // Генетические основы селекции растений / Ред. Н.П. Дубинин. М.: Наука, 1971. С. 89–111.
5. Клименко З.К., Зыков К.И. К использованию γ -облученной пыльцы садовых роз при гибридизации // Радиобиология. 1977. Т. 17, вып. 1. С. 78–81.

SUMMARY

Zykov K.I., Klimenko Z.K., Timoshenko N.M. Seed setting as a result of interspecific crossing of roses and effect of γ -radiation

The best crossing combinations were revealed among nine rose species under study. Some of the species showed a tendency to apomictic seed setting, probably, on account of haploid (or amphihaploid) parthenogenesis. Apomixis, induced by spontaneous or interspecific pollination, was supposed to be an important factor of gross seed productivity in case of spontaneous pollination or in case of inter-specific hybridization. In both cases the dose 0,5–10 daGr of γ -radiation can stimulate or inhibit seed productivity. Its effect depends on parent forms. Radiation is believed to stimulate apomictic seed setting in the first place. The viability of seeds, obtained as a result of spontaneous pollination and inter-specific one, is low. This limitation should be got over by biotechnological methods.

УДК 635.9:582.584:631.527.51

ФОРМООБРАЗОВАНИЕ ПРИ ИНБРИДИНГЕ У КАННЫ САДОВОЙ

T.A. Шолохова

Цель нашей работы заключалась в изучении формообразования и наследования некоторых признаков в инбредных потомствах канны садовой сорта *Wendgausen* для получения определенного представления о генетических особенностях сорта при использовании инбридинга как метода в селекции канны [1–3].

Семена инбредных потомств двух изучаемых линий (А – I₁, I₂, I₃ и Б – I₁, I₂, I₃) были получены в результате искусственного самоопыления в пределах одного соцветия при строгой изоляции растений. В течение трех лет (1990–1992 гг.) проводили самоопыление каждого поколения внутри линий. При этом развивались полноценные семена. Инбредное потомство проанализировано по 17 биологически ценным признакам, а именно по высоте растения, длине и ширине листа, окраске цветоноса и цветка, высоте цветка, диаметру 1 цветка (расстояние между α - и γ -стаминодиями), диаметру 2 цветка (расстояние между β -стаминодиями и губой), ширине α -, β -, γ -стаминодиев, ширине губы, ширине тычинки-лепестка, ширине пестика, количеству завитков, количеству генеративных и вегетативных

Таблица 1

Завязываемость плодов в инбредных линиях сорта *Wendgauen*

Поколение	Год	Число, шт.		Завязываемость плодов, %	Общее число семян, шт.
		опыленных цветков	завязавшихся плодов		
Линия А					
I ₁	1990	864	187	21,6	658
I ₂	1991	1172	293	25,0	836
I ₃	1992	1329	191	14,4	551
Линия Б					
I ₁	1990	620	165	26,6	635
I ₂	1991	801	263	32,8	933
I ₃	1992	2878	473	16,4	1469

тивных побегов. Данные обработаны методами математической статистики. Для каждого признака определяли среднее арифметическое (\bar{X}), стандартное отклонение (σ) и коэффициент вариации ($V, \%$).

Сравнительное изучение инбредных линий А и Б сорта *Wendgauen* позволило нам выявить, что разные линии сильно отличаются одна от другой не только по фенотипическим признакам, но и по завязываемости плодов – локулицидных коробочек (табл. 1). Следовательно, инбридинг вызвал дифференциацию исходного материала. При инбридинге одновременно с увеличением гомозиготности произошло генетическое расщепление, в результате которого разные линии получили различные наборы генов.

Генетические различия между двумя инбредными линиями сорта *Wendgauen*, возможно, обусловлены также тем, что они происходят от разных исходных растений вегетативно размножаемой культуры.

В результате исследований установлено, что завязываемость семян варьирует в ряду поколений. Повышение процента завязываемости семян во втором поколении обеих линий (А I₂ – 25,0%, Б I₂ – 32,8%) по сравнению с первым (А I₁ – 21,6%, Б I₁ – 26,6%) объясняется более благоприятными погодными условиями 1991 г., чем 1990 г. Сумма осадков в июле–августе 1991 г. составила 66,9 мм, а в эти же месяцы 1990 г. – 40,8 мм. Большее количество осадков в период проведения искусственного опыления в 1991 г. явилось причиной увеличения процента завязывания плодов в линии А на 3,4%, линии Б на 6,2%. В целом нами отмечена тенденция снижения завязываемости семян от первого к третьему поколению. Для линии А показатели снизились от 21,6% в I₁ до 14,4% в I₃, для линии Б – от 26,6% в I₁ до 16,4% в I₃, что, вероятно, вызвано более или менее сильными нарушениями в прохождении фаз мейоза при инбридинге [4].

Для исходного *Wendgauen* характерны такие показатели: высота растений – 100–110 см, зеленая окраска цветоноса и листа, длина листа – 35,0 см, ширина листа – 14,5 см, окраска цветка желтая с равномерной красной точечной пигментацией, высота цветка – 10,0–10,5 см, диаметр 1 – 10,0 см, а диаметр 2 – 9,0 см, ширина стаминодиев – 4,0–4,5 см, число завитков в соцветии – 18–20.

Таблица 2

Распределение сеянцев канны сорта Wendgausen по классам окраски цветка (1990–1992 гг.)

Инбредное поколение	Число растений, шт.	Окраска цветка по классам, %				
		1	2	3	4	5
Линия А						
I ₁	161	7,5	29,8	41,0	12,4	9,3
I ₂	86	5,8	37,2	38,4	12,8	5,8
I ₃	54	3,7	44,5	33,3	16,7	1,8
Линия Б						
I ₁	95	5,3	23,2	44,2	21,1	6,2
I ₂	119	6,7	24,4	30,3	19,3	19,3
I ₃	29	6,9	51,7	34,5	0	6,9

Размер листьев у инбредных потомств несколько меньше, чем у исходной формы. У сеянцев линии А длина листа колеблется от 24,32 до 27,30 см, у сеянцев линии Б – от 21,43 до 27,08 см. Коэффициент вариации данного признака средний – от 11,91 до 17,57%. Ширина листьев в поколениях линии А практически не отличается от ширины листьев исходного сорта. В поколениях линии Б она меньше и составляет 10,29, 12,29, 13,22 см.

Общее число побегов у сеянцев линий А и Б – 2–4. Среднее арифметическое варьирует у сеянцев линии А от 3,07 до 3,87, у сеянцев линии Б – от 2,87 до 3,39. Коэффициент вариации данного признака высокий. Его значения приблизительно сравнимы у сеянцев инбредных потомств двух линий и составляют для линии А – 30,0...34,4%; для линии Б – 29,55...35,26%.

Окраску цветоноса идентифицировали по разработанной нами шкале, которая включает 3 класса, а именно: 1 – зеленая, 2 – зеленая с фиолетовыми штрихами, 3 – фиолетовая. Коэффициент вариации в инбредных потомствах по этому признаку очень высокий – от 41,19 до 51,87%.

Отбор сеянцев по окраске цветков, производимый по органолептическим критериям, был затруднен. В связи с этим возникла необходимость создания универсальной шкалы оценки окраски цветков канны. Шкала, разработанная нами, включает для сорта *Wendgausen* 5 классов в порядке усиления интенсивности окраски пигментации и изменения характера ее распределения на элементах цветка. Этот прием позволил нам привести непараметрический признак к параметрической оценке.

Выявлено, что классы 2, 3 и 4 близки к исходному сорту. Таких сеянцев в инбредных линиях преобладающее большинство. Число сеянцев, отличающихся по распределению пигментации от родительской формы, в линии А равномерно снижается по годам: 1-й класс – от 7,5 в I₁ до 3,7% в I₃; 5-й класс – от 9,3 в I₁ до 1,8% в I₃. В линии Б наблюдается некоторая тенденция увеличения доли сеянцев этих классов в ряду поколений. Процент сеянцев 1-го класса возрастает постепенно: от 5,3 в I₁, 6,7 в I₂ до 6,9 в I₃, а 5-го класса скачкообразно: от 6,2 в I₁, 19,3 в I₂ до 6,9 в I₃. Самым многочисленным в первом и втором поколениях инбредных линий А и Б является 3-й класс, а в третьем поколении таковым становится 2-й класс, составляя 44,5% для линии А и 51,7% для линии Б. Частота встречаемости сеянцев по классам представлена в табл. 2.

Таблица 3

Наследование признаков цветка двух инбредных линий сорта *Wendgauen*

Поколение	Показатель	Окраска цветка, класс	Высота цветка, см	Диаметр 1 цветка, см	Диаметр 2 цветка, см	Ширина стаминоидия, см			Ширина губы, см	Число завитков, шт
						α	β	γ		
Линия А										
I_1	\bar{X}	2,88	8,40	8,89	8,14	3,65	3,78	3,88	3,48	16,84
	σ	1,05	0,95	1,63	1,42	0,45	0,49	0,49	0,51	4,39
	$V, \%$	36,42	11,30	18,33	17,43	12,37	12,97	12,61	14,80	26,08
I_2	\bar{X}	2,76	8,42	7,75	7,59	3,89	3,94	3,93	3,60	13,74
	σ	0,96	1,01	1,76	1,57	0,60	0,65	0,58	0,50	2,89
	$V, \%$	34,73	11,99	22,69	20,75	15,38	16,39	14,88	13,95	21,03
I_3	\bar{X}	2,69	8,58	7,83	7,32	3,61	3,70	3,79	3,20	14,19
	σ	0,86	0,92	1,31	1,11	0,54	0,63	0,54	0,68	3,59
	$V, \%$	32,21	10,72	16,75	15,13	14,95	16,98	14,12	21,29	25,33
Линия Б										
I_1	\bar{X}	3,01	9,46	9,22	8,55	3,79	3,77	3,72	3,51	11,64
	σ	1,02	0,98	1,30	1,28	0,39	0,49	0,46	0,43	2,79
	$V, \%$	33,85	10,31	14,05	15,00	10,28	13,04	12,49	12,29	23,95
I_2	\bar{X}	3,20	8,84	8,25	7,61	3,69	3,82	3,95	3,51	19,22
	σ	1,20	0,97	1,50	1,43	0,42	0,48	0,49	0,50	4,27
	$V, \%$	37,62	10,93	18,15	18,77	11,36	12,55	12,44	14,16	22,21
I_3	\bar{X}	2,48	8,45	7,57	6,88	3,76	3,83	3,89	3,49	12,76
	σ	0,91	1,32	1,52	1,58	0,60	0,58	0,61	0,39	3,47
	$V, \%$	36,70	15,61	20,03	22,96	15,88	15,03	15,59	11,08	27,20

В целом у инбредного потомства линий А и Б по окраске цветка отмечен высокий коэффициент вариации 32,21...36,42% и 33,85...37,62% соответственно. Группа признаков, характеризующих размеры и декоративность цветка, а именно диаметр 1, диаметр 2, ширина губы, также высоко вариабельна (табл. 3).

Так, для линии А коэффициенты вариации по перечисленным признакам колеблются от 13,95 до 22,69%, для линии Б – от 14,05 до 22,96% (см. табл. 3).

По высоте цветка, ширине α -, β -, γ -стаминоидов показатели $V (\%)$ ниже и колеблются у сеянцев: линии А в пределах 10,72...11,99; 12,37...15,38; 12,97...16,98 и 12,61...14,88%; линии Б – 10,31...15,61; 10,28...15,88; 12,55...15,03 и 12,44...15,59%.

К признакам с высоким коэффициентом вариации относится число завитков в соцветии – признак, от которого зависит численность цветков и продолжительность цветения соцветия канны. У сеянцев линии А коэффициент вариации составляет 21,03...26,08%, у линии Б – 22,21...27,20%.

Изучение наследования признаков цветка в инбредных линиях канны на примере сорта *Wendgauen* показало, что по ряду из них коэффициент вариации весьма высокий. Особый интерес представляют низкорослые формы. Среди них есть такие, которые в 2 раза меньше по высоте, чем исходный сорт. Это да-

ет возможность получить богатый исходный материал с благоприятным сочетанием признаков для последующего отбора, вегетативного закрепления и размножения наиболее ценных сортобразцов.

В инбредном потомстве двух линий наблюдается уменьшение высоты растений. Так, у сеянцев линии А высота колеблется от 68,09 до 70,91 см, у сеянцев линии Б – от 56,72 до 71,13 см. Стандартное отклонение в потомстве I₁, I₂ и I₃ линии А приблизительно одинаковое: 18,58; 18,31; 17,20. В потомстве I₁ и I₃ линии Б этот показатель значительно ниже и составляет 11,39 и 14,86 соответственно. В потомстве I₂ этой же линии стандартное отклонение приближается к показателям потомства линии А и составляет 17,55. Коэффициенты вариации (V, %) значительные и колеблются от 19,79 до 26,89.

Количественный признак – высота растения – для данной культуры очень важен.

От него зависит ее использование в оформлении скверов, парков, балконов, террас, интерьеров. К сожалению, низкорослых сортов канны очень мало и полученные инбредные низкорослые формы представляют интерес для дальнейшей селекционной работы.

Взаимосвязь высоты растения с основными декоративными признаками при инбридинге. Помимо общих параметров эмпирических распределений и в связи с вариабельностью изучаемых показателей, а также для более точной характеристики их взаимозависимости, был использован многофакторный регрессионный анализ.

Для определения факторов, влияющих на признак “высота растения”, нами были рассчитаны уравнения множественной линейной регрессии с применением метода пошаговой регрессии. Последовательное исключение из расчета незначимых признаков позволило выделить те из них, которые оказывают наибольшее влияние на высоту растения. Уравнение линейной регрессии характеризует не только отдельный признак, выбранный в качестве результативного параметра (высота растения), но количественно характеризует фенотипическую ассоциацию всех признаков в потомстве. С помощью регрессионного анализа нами проведено распределение по отдельным факторам общего влияния всех изучаемых признаков на высоту растения в ряду поколений и в пределах двух инбредных линий сорта *Wendhausen*. Из 17 изучаемых признаков в результате расчета множественной линейной пошаговой регрессии для I₁ линии А нами получено следующее уравнение, наименования переменных которого приведены в табл. 4:

$$Y = -28,521 + 1,989x_1 + 10,734x_2 + 1,760x_3 - 1,604x_4 - 2,211x_5 + 1,510x_6, \quad (1)$$

где Y – фенотипическая величина результативного признака (высота растения, см); x₁, x₂, x₃, x₄, x₅, x₆ – факторные признаки (табл. 4).

Расчет фенотипической величины результативного параметра показал, что при совокупном взаимодействии комплекса изучаемых признаков наиболее существенное влияние на высоту растения в первом поколении инбридинга оказывает число завитков – 30,2% (см. табл. 4). На долю влияния остальных факторных признаков – 25,3%, из них доля влияния признака: ширина β-стаминоидия – 16,5%, длина листа – 3,9%, ширина листа – 2,3%. Суммарная доля влияния комплекса признаков составляет 55,5%, удельное влияние неучтенных факторов – 44,5%.

Для I₂ линии А в результате проведения расчетов методом пошаговой множественной регрессии с последовательным исключением незначимых факто-

Таблица 4

Результаты определения взаимосвязи высоты растения и комплекса факторных признаков в I₁ линии А сорта Wendgausen

Признак	Обозначение в уравнении регрессии, x_i	Коэффициент регрессии, b_i	Стандартная ошибка коэффициента регрессии	Доля удельного влияния признака, %
Число завитков, шт.	x_1	1,989	0,271	30,2
Ширина β-стаминонодия, см	x_2	10,734	2,545	16,5
Длина листа, см	x_3	1,760	0,385	3,9
Ширина листа, см	x_4	-1,604	0,712	2,3
Окраска цветка, классы	x_5	-2,211	1,079	1,4
Ширина губы, см	x_6	1,510	0,740	1,2
Коэффициент множественной корреляции $R = 0,745$				
Коэффициент детерминации $R^2 = 0,555$				
Стандартная ошибка уравнения регрессии $m_{yx} = 12,773$				

ров получено уравнение, наименования переменных которого представлены в табл. 5:

$$Y = 16,673 + 2,924x_1 + 2,779x_2 - 4,458x_3, \quad (2)$$

где Y – фенотипическая величина результативного признака (высота растения, см); x_1, x_2, x_3 – факторные признаки (табл. 5).

Вычисление фенотипической величины результативного параметра (высота растения) показало (см. табл. 5), что наибольшее влияние на высоту растения при совокупном воздействии оказывает признак 'ширина листа' (13,6%). Доля удельного влияния остальных признаков незначительна и составляет: диаметр 1 цветка – 5,2%, окраска цветка – 2,6%. Коэффициент детерминации ($R^2 = 21,4\%$) во втором поколении значительно ниже, чем в первом.

Расчет взаимосвязи между высотой растения и комплексом других признаков для I₃ линии А выражен в виде следующего уравнения:

$$Y = -55,765 + 6,856x_1 + 1,873x_2 + 4,060x_3 + \\ + 1,106x_4 + 0,738x_5 - 4,840x_6 + 2,964x_7, \quad (3)$$

где Y – фенотипическая величина результативного признака (высота растения, см); $x_1, x_2, x_3, x_4, x_5, x_6, x_7$ – факторные признаки (табл. 6).

Анализ данных, представленных в табл. 6, показал, что суммарная доля влияния комплекса факторных признаков (60,8%) в третьем поколении инбридинга превысила показатели предыдущих двух поколений (для I₁ – 55,5%, для I₂ – 21,4%). Доля удельного влияния ширины губы составила 28,2%, длины листа – 17,6%, диаметра 1 цветка – 6,4%, на долю влияния остальных факторных признаков приходится 8,6%, неучтенных факторов – 39,2%.

Анализ рассчитанных характеристик в ряду поколений линии А выявил, что начиная с I₁ два признака – ширина листа и окраска цветка – входят в

Таблица 5

Взаимосвязь высоты растения и комплекса факторных признаков в I₂ линии А сорта Wendgausen

Признак	Обозначение в уравнении регрессии, x_i	Коэффициент регрессии, b_i	Стандартная ошибка коэффициента регрессии	Доля удельного влияния признака, %
Ширина листа, см	x_1	2,924	1,067	13,6
Диаметр 1 цветка, см	x_2	2,779	1,133	5,2
Окраска цветка, класс	x_3	-4,458	1,996	2,6
Коэффициент множественной корреляции $R = 0,463$				
Коэффициент детерминации $R^2 = 0,214$				
Стандартная ошибка уравнения регрессии $m_{yx} = 17,534$				

комплекс факторных признаков, оказывающих существенное влияние на высоту растения. В I₂ к этим признакам присоединяется еще один – диаметр 1 цветка.

В I₃ уравнение регрессии, рассчитанное для высоты растения, включает комплекс факторных признаков, три из них – ширина листа, окраска цветка и диаметр 1 цветка – те же, что и в I₂. Хотя доля удельного влияния каждого в отдельности невелика, но то, что три аналогичных признака входят в состав комплекса факторных признаков двух последующих поколений (I₂ – I₃) инбредной линии А, оказывающих существенное влияние на величину результативного параметра, позволяет сделать вывод о комплементарном типе взаимодействия генов.

На примере инбредной линии А сорта *Wendgausen* проведена практическая оценка закономерностей изменчивости и наследования признака 'высота растения' в совокупной зависимости от ряда декоративных признаков.

Анализ рассчитанных характеристик в ряду поколений линии Б выявил, что в I₁, I₂ два признака – длина листа и общее число побегов – входят в комплекс факторных признаков, оказывающих существенное влияние на высоту растения. Причем величина доли удельного влияния первого признака в разных поколениях отличается незначительно – 46,2% и 42,8% соответственно. В I₂ к этим признакам присоединяется ширина γ-стаминоидия и число генеративных побегов. В I₃ уравнение регрессии, рассчитанное для высоты растения, включает комплекс трех факторных признаков, 2 из них – общее число побегов, число генеративных побегов – те же, что и в I₂. Доля удельного влияния этих признаков невелика, но они входят в состав комплекса факторных признаков двух последующих поколений (I₂ – I₃) инбредной линии Б, оказывающих существенное влияние на величину результативного параметра. Проведенные расчеты выявили, что в инбредном потомстве двух линий сорта *Wendgausen* при наследовании признаков имеет место комплементарное взаимодействие генов, контролирующих по крайней мере два признака. В потомстве линии А такими признаками являются окраска цветка и ширина листа, в потомстве линии Б – длина листа и общее число побегов.

Взаимосвязь окраски цветка и комплекса факторных признаков при инбридинге. Поскольку окраска цветка для канны – определяющий признак

Таблица 6

Результаты определения взаимосвязи высоты растения и комплекса факторных признаков в I₃ линии А сорта Wendgausen

Признак	Обозначение в уравнении регрессии, x_i	Коэффициент регрессии, b_i	Стандартная ошибка коэффициента регрессии	Доля удельного влияния признака, %
Ширина губы, см	x_1	6,856	2,791	28,2
Длина листа, см	x_2	1,873	0,596	17,6
Диаметр 1 цветка, см	x_3	4,060	1,638	6,4
Ширина листа, см	x_4	1,106	1,000	3,4
Число завитков, шт.	x_5	0,738	0,494	1,7
Окраска цветоноса, классы	x_6	-4,840	2,737	1,7
Окраска цветка, классы	x_7	2,964	2,058	1,8
Коэффициент множественной корреляции $R = 0,780$				
Коэффициент детерминации $R^2 = 0,608$				
Стандартная ошибка уравнения регрессии $t_{yx} = 11,558$				

декоративности сорта, на который и ведется селекционная работа, нами предприняты попытки определить комплекс признаков, взаимодействующих с ним. Аналитическим выражением многофакторных связей 17 декоративно ценных признаков являются уравнения множественной линейной регрессии для каждого инбредного потомства. Для определения факторов, оказы-вающих существенное влияние на окраску цветка, нами были рассчитаны уравнения регрессии для трех поколений каждой инбредной линии сорта *Wendgausen*.

Полученные результаты для I₁ линии А имеют следующий вид:

$$Y = 1,288 + 0,100x_1 + 0,342x_2 - 0,009x_3, \quad (4)$$

где Y – фенотипическая величина результативного признака (окраска цветка, класс); x_1, x_2, x_3 – факторные признаки (табл. 7).

Вычислена удельная доля влияния при совокупном воздействии всех переменных для признака 'количество завитков' составила 16,6%, окраска цветоноса – в 2 раза меньше (8,1%), высота растения – 1,4%.

Суммарная доля влияния 3 признаков составляет 26,1%, а на долю неучтен-ных факторов приходится 73,9%. К последним можно отнести почвенно-климатические условия, приемы агротехники выращивания культуры и предвари-тельно комплементарное взаимодействие генов, которое при данной постанов-ке опыта невозможно учесть.

Для I₂ линии А рассчитано следующее уравнение регрессии:

$$Y = 1,174 + 0,958x_1 + 0,232x_2 - 0,008x_3 + 0,237x_4, \quad (5)$$

где Y – фенотипическая величина результативного признака (окраска, цветка, класс); x_1, x_2, x_3, x_4 – факторные признаки (табл. 8).

Таблица 7

Взаимосвязь окраски цветка и комплекса факторных признаков в I₁ линии A сорта Wendhausen

Признак	Обозначение в уравнении регрессии, x_i	Коэффициент регрессии, b_i	Стандартная ошибка коэффициента регрессии	Доля удельного влияния признака, %
Число завитков, шт.	x_1	0,100	0,020	16,6
Окраска цветоноса, класс	x_2	0,132	0,092	8,1
Высота растения, см	x_3	-0,009	0,005	1,4
Коэффициент множественной корреляции $R = 0,511$				
Коэффициент детерминации $R^2 = 0,261$				
Стандартная ошибка уравнения регрессии $m_{yx} = 0,914$				

Таблица 8

Взаимосвязь окраски цветка и комплекса факторных признаков в I₂ линии A сорта Wendhausen

Признак	Обозначение в уравнении регрессии, x_i	Коэффициент регрессии, b_i	Стандартная ошибка коэффициента регрессии	Доля удельного влияния признака, %
Число завитков, шт.	x_1	0,958	0,035	12,6
Число вегетативных побегов, шт.	x_2	0,232	0,111	2,4
Высота растения, см	x_3	-0,008	0,005	2,6
Окраска цветоноса, класс	x_4	0,237	0,166	2,0
Коэффициент множественной корреляции $R = 0,443$				
Коэффициент детерминации $R^2 = 0,196$				
Стандартная ошибка уравнения регрессии $m_{yx} = 0,878$				

Проведенное с помощью регрессионного анализа распределение по отдельным факторам общего влияния всех изучаемых признаков на проявление класса окраски цветка показало, что в наших исследованиях суммарная доля влияния наиболее значимых факторов для I₂ линии А составила 19,6%, при этом наибольшая доля удельного влияния приходится на признак 'количество завитков' – 12,6% (см. табл. 8).

Доля влияния неучтенных факторов на окраску цветка в I₂ линии А, как и в I₁, высокая – 80,4%.

Полученные результаты обработки данных методом регрессионного анализа для I₃ линии А представлены в виде уравнения множественной линейной регрессии:

$$Y = 0,971 + 0,456x_1 + 0,016x_2, \quad (6)$$

Таблица 9

Результаты определения взаимосвязи окраски цветка и комплекса факторных признаков в I₃ линии А сорта Wendgausen

Признак	Обозначение в уравнении регрессии, x_i	Коэффициент регрессии, b_i	Стандартная ошибка коэффициента регрессии	Доля удельного влияния признака, %
Окраска цветоноса, класс	x_1	0,456	0,177	16,5
Высота растения, см	x_2	0,016	0,006	1,8
Коэффициент множественной корреляции $R = 0,428$				
Коэффициент детерминации $R^2 = 0,183$				
Стандартная ошибка уравнения регрессии $m_{yx} = 0,797$				

где Y – фенотипическая величина результативного признака (окраска цветка, класс); x_1, x_2 – факторные признаки (табл. 9).

Коэффициенты регрессии переменных в порядке их важности для проявления результативного фактора Y (окраска цветка) в I₃ линии А, а также доля удельного влияния двух факторных признаков, выражающая степень взаимосвязи окраски цветка с ними, представлены в табл. 9.

Вычисление фенотипической величины результативного параметра показало, что при совокупном взаимодействии всех переменных наибольшее влияние в I₃ линии А оказывает окраска цветоноса 16,5%. Доля удельного влияния высоты растения составляет 1,8%, доля влияния неучтенных факторов – 81,7%. В результате проведенных расчетов выявлено, что при наследовании окраски цветка в ряду инбредных поколений линии А доля влияния неучтенных факторов закономерно возрастает в I₁ – 73,9%, I₂ – 80,4%, I₃ – 81,7%. Объяснить данную тенденцию увеличения влияния последних, ссылаясь только на факторы среды, нельзя. Таким образом, расчетами подтверждено предположение о комплементарном взаимодействии генов при наследовании ряда изучаемых признаков.

По результатам изучения закономерностей наследования окраски цветка в потомстве I₁, I₂, I₃ инбредной линии Б выявлена тесная взаимосвязь этого признака и двух факторных признаков. Факторные признаки, включенные в уравнение регрессии, начиная с I₁ и до I₃, изменяются количественно и по составу. Постоянными остаются только два признака: окраска цветоноса и общее число побегов. Расчетами подтверждена для линии Б тесная связь в наследовании трех изучаемых признаков: окраска цветка, окраска цветоноса и общее число побегов.

Закономерное увеличение доли влияния неучтенных факторов в ряду поколений инбредных линий А и Б представляет интерес для дальнейшего изучения типа взаимодействия генов. В селекции канны садовой для создания низкорослых и высокодекоративных форм следует использовать метод инбридинга.

ЛИТЕРАТУРА

1. Феофилова Г.Ф., Гостев А.А., Шолохова Т.А., Мудрик И.А. Цитогенетические основы селекции канн // Бюл. Никит. ботан. сада. 1990. Вып. 71. С. 113–115.
2. Шолохова Т.А. Результаты использования инбридинга у канны садовой // Материалы VI Междунар. конф. "Проблемы дендрологии, цветоводства, плодоводства". Ялта, 1998. Ч. 2. С. 165–167.
3. Щудро-Шолохова Т.А. Анализ наследования признаков в инбредном потомстве канны садовой // Інтродукція рослин. 1999. № 3/4. С. 135–139.
4. Мюнцинг А. Генетика: Пер. с англ. М.: Мир, 1967. 610 с.

SUMMARY

Sholokhova T.A. Origin of forms under inbreeding in garden canna

The quantitative and qualitative characteristics of the progeny, obtained as a result of the cultivar *Wendgausen* inbreeding, have been analysed.

ФИЗИОЛОГИЯ, БИОХИМИЯ

УДК 557.1:573.4:664

БИОХИМИЧЕСКОЕ ОБОСНОВАНИЕ НАПРАВЛЕНИЙ ПЕРЕРАБОТКИ РАСТЕНИЙ ДЛЯ ПОЛУЧЕНИЯ ЛЕЧЕБНО-ПРОФИЛАКТИЧЕСКИХ ПРОДУКТОВ

B.H. Ежов, A.K. Полонская

Растения в процессе своей жизнедеятельности синтезируют биологически активные вещества, которые не только обеспечивают питание человека, но и обладают лекарственными свойствами. Большое количество растений, разрешенных к применению с целью лечения, а также включенных в Государственные фармакопеи, считаются официальными (от лат. officina – аптека), или фармакопейными. Однако большинство растений, не имеющих статуса лекарственных, обладают высокой биологической ценностью и могут рассматриваться как потенциальный источник лечебно-профилактических продуктов. Изучение растительных объектов с данной позиции является тем более актуальным, что в силу интенсивного использования синтетических фармакологических препаратов, экологической загрязненности, психологического напряжения, гиподинамии и других факторов современной цивилизации, отрицательно воздействующих на организм в целом, внимание людей с надеждой обращается к традиционным естественным источникам питания и поддержания здоровья. В практике профилактики здоровья приоритетное место занимают продукты растительного происхождения, обладающие множественным эффектом воздействия на различные системы и органы человека. Наибольшую ценность среди них имеют продукты, полученные с максимальным сохранением биологических структур компонентов живого растения.

Химические соединения, формирующиеся в растениях в их онтогенезе, условно делят на вещества первичного обмена – это белки, жиры, углеводы, макро- и микроэлементы, на которых основывается пищевая ценность данного растения, и на биологически активные природные соединения, обладающие специфическим действием на организм человека и животного, – это фенольные вещества, каротиноиды, витамины, фитонциды, эфирные масла и другие вещества, которые обуславливают выраженную физиологическую активность [1–4]. Человек и растительный мир органически тесно взаимодействуют в общей экосистеме планеты. Поскольку все растения синтезируют сложный комплекс веществ, обусловленный их генетической задачей, то целесообразным представляется максимально сохранять естественную их совокупность при переработке растений на те или иные виды продукции, используемой в пищевых и лечебно-профилактических целях.

Основным направлением научных исследований отдела биохимии растений Никитского ботанического сада в настоящее время является осуществление

комплексной биохимической оценки различных видов естественной флоры, плодовых и технических культур с целью получения на их основе продуктов пищевого, лечебно-профилактического и технического назначения. Для достижения требуемого качества продукции применяются технологические, биохимические, микробиологические приемы. Особое внимание уделяется при этом методам, способным прямо или опосредованно установить биологическую ценность продукта по отношению к человеку. Некоторым аспектам указанного направления исследований посвящена данная работа.

В процессе исследований пользовались общепринятыми в биохимии растений и виноделии методами [5, 6]. Компонентный состав эфирного масла и фенольных веществ определяли методами газожидкостной хроматографии. Изучение качественного состава органических кислот соков проводили методом высокоэффективной жидкостной хроматографии (ВЭЖХ). Элементарный состав определяли методом атомно-абсорбционной спектрофотометрии. Энергопотенциал растительного сырья и готовых продуктов определяли методом газоразрядной визуализации [7, 8]. Антиокислительные свойства растительных экстрактов и вина изучали ускоренно-кинетическим методом на модели термического автоокисления олеиновой кислоты – по ингибированию ими процесса перекисного окисления [9].

Биохимическое обоснование комплексного подхода к переработке плодового сырья на лечебно-профилактическую продукцию заключалось в исследовании пищевого и терапевтического потенциала плодовых культур НБС-ННЦ, закономерностей перехода биологически активных веществ (БАВ) в готовый продукт, изучении целенаправленного регулирования количественного содержания и качественного их состава при помощи специальных приемов. Наибольший интерес исследователей представляли наряду с традиционно перерабатываемыми нетрадиционные культуры, введение которых в статус технических культур для промышленной переработки значительно расширит ассортимент продукции: алыча, нектарин, мушмула, опунция и др. В качестве дополнительного источника БАВ изучали листья плодовых растений, лекарственные и эфирномасличные культуры.

Так, алыча представляет интерес как перспективная техническая культура для консервной промышленности. Ежегодное обильное плодоношение, продолжительный период поступления плодов, разнообразных по вкусу и окраске, позволяют рекомендовать алычу для широкой технологической переработки. Ценность плодов алычи определяется комплексом биологически активных веществ (табл. 1).

Плоды различных сортов алычи содержат 0,7–1,6% пектинов, до 990 мг/100 г антицианов. Содержание сахаров варьирует от 8 до 21%. Высокая титруемая кислотность (ТК) плодов (до 3,2%) существенно снижает вкусовую гармонию, влияет на кислотность организма, что ограничивает их потребление в свежем и консервированном виде. Так, в натуральном соке из алычи сохраняется 90% органических кислот. Изучение методом ВЭЖХ качественного состава органических кислот соков из сортов Быстричка Афаска (TK 0,64%), Земляничная (TK 1,12%), Пионерка (TK 0,79%), относящихся к таврической, гибридной и типичной разновидностям соответственно, показало наличие 11 кислот с подавляющим (18–23%) преобладанием винной, молочной и яблочной кислот (табл. 2).

Наибольшее разнообразие кислотного состава отмечено для типичной алычи Пионерка. Для снижения содержания органических кислот существуют химические, биологические и технологические способы. С целью сохранения кис-

Таблица 1
Химический состав сырой массы различных сортов алычи

Сорт	Сумма сахаров, %	Аскорбиновая кислота мг/100 г	Титруемая кислотность, %	Антоцианы, мг/100 г	Пектиновые вещества, %
Отличница	11,4	2,0	1,7	308	0,8
Амазонка	8,0	1,9	3,2	452	0,9
26-59В					
Победа × Румяное яблочко	13,0	6,0	1,9	374	0,8
Олењка	15,4	4,8	2,0	440	1,3
Сеянец Риони	21,8	4,6	1,3	623	0,7
Раджаби	12,4	5,9	2,2	880	1,2
Быстричка	16,4	6,6	0,7	528	1,1
Афаска					
Земляничная	13,2	4,6	1,7	572	1,3
Обильная	10,6	7,0	2,5	990	1,6

Таблица 2
Содержание кислот в алычевом соке

Сорт	Органическая кислота, % от общего содержания					
	щавелевая	винная	яблочная	молочная	янтарная	лимонная
Быстричка	—	29,8	28,9	25,6	2,0	1,8
Афаска						
Земляничная	8,9	28,5	15,9	27,7	2,4	2,6
Пионерка	22,0	24,0	23,0	26,0	0,2	0,1

лотного разнообразия нами рекомендовано производство нектаров из алычи, предполагающих коррекцию кислотности с помощью технологических приемов: сепаж или купаж контрастных по качеству сортов, добавление сиропа и т.д. Технология предусматривает также увеличение выхода, повышение органолептических свойств и биологической ценности продукции путем применения современных ферментных препаратов мацерирующего, пектолитического и эстезиального действия.

Выявлены наиболее перспективные в этом отношении ферментные препараты фирм "Ново-Нордиск" (Швейцария) и "Дюхлер" (Германия). Наиболее эффективными ферментными препаратами в плане фильтрации алычевого сока оказались Ультразим, Винифлов и Фруктозим Р (рис. 1).

Получение нектара является частью комплексной малоотходной технологии переработки алычи. Технология является гибкой, зависит от химического состава поступивших на переработку плодов и предусматривает получение, помимо нектара, пасты и плодового уксуса. Комплексная технология была апробирована на переработке алычи сортов Красномясая, Красавица-51, Василиса, Люша Желтая, Десертная, Пурпуровая.

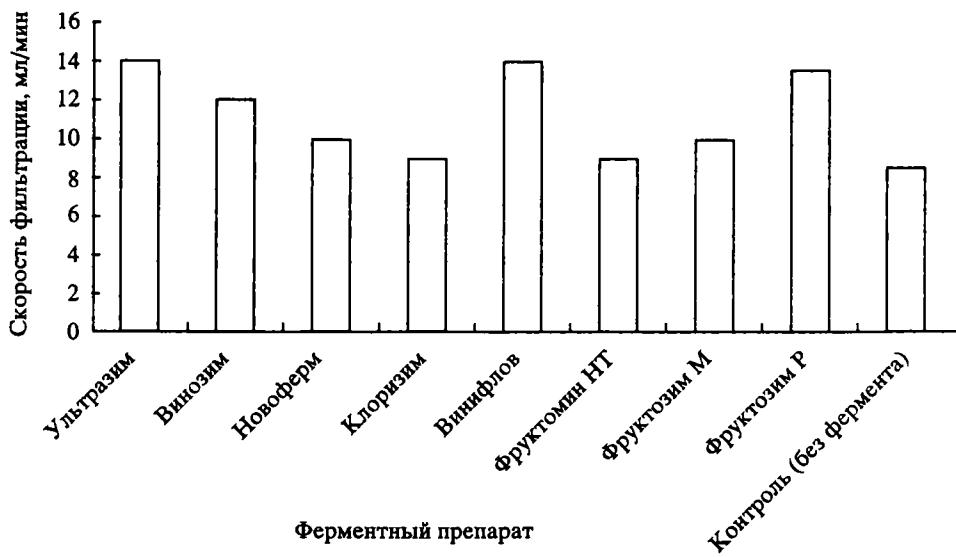


Рис. 1. Влияние ферментов на скорость фильтрации сока из алычи

На основе сброшенного купажа алычи сортов Земляничная, Аштаракская № 1 и Крымская Шаровидная получен экспериментальный образец уксуса, не уступающий по качеству яблочному, с более высоким содержанием фенольных и пектиновых веществ (табл. 3). Дегустационная комиссия отметила хорошие вкусовые качества уксуса.

Предыдущими работами установлено, что пектиновые вещества алычи отличаются высокой комплексообразующей способностью [10]. Пектин алычи по своим физико-химическим свойствам отличается от пектина других плодов [11]. Так, молекулярная масса пектина из алычи составляет 29 000 в сравнении с 13 200 пектина абрикоса и 7260 пектина персика; степень этерификации – 93,6%, содержание метоксильных групп – 10% в сравнении с 3,4% пектина абрикоса и 5,3% пектина персика. Степень зрелости плодов также имеет значение: в стадии технической зрелости масса пектина почти вдвое выше, чем в стадии физиологической зрелости и в перезревших плодах. Лечебно-профилактическое действие пектина связывают с его способностью связывать металлы [11, 12], зависящей от источника и способа его выделения, влияющих на физико-химические характеристики [13]. Так, 1 г пектина из различных сортов алычи связывает 217–286 мг свинца и 138–194 мг меди. Высокие комплексообразующие свойства показали пектины из айвы, персика, абрикоса, зизифуса, хеномелеса, что позволяет рекомендовать их и продукты на их основе для повседневного, профилактического и лечебного питания.

Одним из наиболее важных лечебно-профилактических свойств алычи наряду с биологическими свойствами, обусловленными содержанием пектина, является антиоксидантная активность (АОА), определяемая по термическому окислению олеиновой кислоты (OK) в сравнении с ионолом (пробу спиртового экстракта плодов вносили в концентрациях 0,2% и 1,0% по отношению к OK). Показатель АOA для 17 различных сортов алычи варьировал в диапазоне

Таблица 3

Химический состав уксуса из алычи в сравнении с яблочным уксусом

Происхождение уксуса	Летучая кислотность, %	Антоцианы, мг/см ³	Лейкоантоцианы, мг/см ³	Пектин, %
Яблоки	6,0	0	0,08	0,16
Алыча (сортосмесь)	6,2	0,5	0,5	0,28

16–65% при концентрации пробы 0,2% и 51–90% при максимальной концентрации. Наибольшая активность при минимальной концентрации наблюдалась в сортах Карамельная (65%) и Пурпуровая (61%).

В настоящее время изучается корреляция АОА с содержанием фенольных веществ и витаминов антиоксидантного ряда, динамика изменения АОА в процессах переработки сырья из алычи. На основе данных исследований планируется получение концентрированного лечебно-профилактического продукта из алычи с высокими антиоксидантными свойствами.

Ученые-селекционеры Никитского ботанического сада (НБС–ННЦ) работают над созданием современных сортов нектарина. Проводится работа по биохимической характеристике плодов новых сортов и обоснованию их использования в пищевой и лечебно-профилактической продукции, что позволит в итоге расширить площади их посадок и насытить отечественный рынок свежими плодами и продукцией на их основе. В связи с чем проведена комплексная биохимическая оценка 11 сортов нектарина и получены результаты, свидетельствующие о широком диапазоне свойств, позволяющих использовать их в свежем виде и различных видах продукции. Так, сорт Кримсон Голд отличается сравнительно высоким содержанием аскорбиновой кислоты (40 мг/100 г сырой массы), в то время как другие сорта содержат 7,5–14,5 мг/100 г. Концентрация сухих веществ в зависимости от сорта варьирует в пределах 9,7–21,7%, титруемых кислот – 0,5–1,4%, лейкоантоцианов – 110–640 мг/100 г, антоцианов – 11–77 мг/100 г, плоды существенно различаются по содержанию сахаров и пектина, что формирует их вкусовые, цветовые и терапевтические свойства. Определена антиокислительная активность экстрактов из плодов некоторых сортов нектарина по термическому окислению олеиновой кислоты в сравнении с ионолом: сорт Кримсон Голд отличался высоким показателем – 83,6%. Анализ химических свойств различных сортов нектарина дал основание для приготовления нескольких видов продукции. Изучается биологическая ценность полученных продуктов.

Заслуживающими внимания исследователей объектами явились некоторые нетрадиционные плодовые культуры, используемые на юге Украины как декоративные.

Мушмула японская дает плоды, внешне напоминающие маленькие желтые яблочки (от 2 до 8 см в диаметре), по форме они бывают шаровидные, овальные, грушевидные. На юге Украины и России мушмулу японскую культивируют как декоративное растение. Однако изучение нами химического состава плодов мушмулы свидетельствует о целесообразности использования ее плодов в пищу в свежем виде и в виде разнообразной продукции – мармелада, пасты, джема, варенья, компотов, сиропов, соков и других безалкогольных и алкогольных напитков. Так, плоды содержат 10–32% сухого вещества; 23% сахаров, 17%

моносахаров; 8,5–16 мг/100 г аскорбиновой кислоты; 0,5–1,0% титруемых кислот, представленных в основном яблочной и лимонной кислотами; 300 мг/100 г лейкоантоцианов; а также пектиновые вещества, слизи, фитонциды. Изучение химического состава листьев мушмулы показывает возможность использования их для лечебно-профилактических и медицинских целей. Так, в различные периоды вегетации листья накапливают макроэлементы: 1,4–2,1% Ca, 15–19% K, 1,3–1,7% Mg, 0,07–0,11% Na и микроэлементы: 65 мг/кг Fe, 5 мг/кг Cu в пересчете на сухую массу. Изучается химический состав листьев в динамике годовой вегетации. По предварительным данным, листья и кора мушмулы японской обладают антиоксидантными свойствами.

На основании данных исследований можно заключить, что мушмула японская является перспективной культурой южных регионов наших стран, плоды и листья которой могут стать источником продуктов пищевого и лечебно-профилактического назначения.

Очень разнообразный род *Opuntia* семейства *Cactaceae* насчитывает свыше 250 видов. В Никитском ботаническом саду, где представители этого семейства изучаются традиционно со времени его основания (1812 г.), интродуцировано около 30 видов, из них три вида – *O. pseudotulipe*, *O. thigelmannii*, *O. camanchica* – являются холодостойчивыми. До сих пор опунции рассматривались отечественными учеными в основном как декоративные растения, однако обильное быстрое плодоношение некоторых видов опунции в условиях НБС-ННЦ вызвали интерес к исследованию пищевой и лечебно-профилактической ценности плодов и других вегетативных частей опунции, немногочисленные сведения о которых имеются в мировой литературе. Изучен химический состав плодов 7 видов *Opuntia*, собранных в состоянии технической зрелости. Плоды, имеющие широкую палитру окраски от оранжевой до рубиновой, различаются между собой по содержанию сухих веществ (11,6–26,2%), сумме сахаров (3,7–10,4%), содержанию моносахаров (3,2–10,6%), титруемых кислот (0,1–1,5%), аскорбиновой кислоты (29–75 мг/100 г), лейкоантоцианов (7–9 мг/100 г), антоцианов (66–363 мг/100 г), водорастворимого пектина (60–140 мг/100 г), протопектина (280–780 мг/100 г), что позволяет рассматривать возможность использования их в качестве источника пищевых и лечебно-профилактических продуктов.

Традиционным в отношении переработки на различную консервную продукцию является яблочное сырье. Авторами ранее была разработана комплексная технология переработки яблочного сырья с получением, кроме сока, концентрата вина, ряда таких биологически ценных продуктов из яблочных выжимок, как пектин и кормовой белок [14–16]. В настоящее время актуальным является обогащение пищевой продукции, в частности напитков, биологически активными веществами. Мы выполняли эту задачу путем ее ароматизации ингредиентами лекарственных и эфирномасличных растений [3, 2, 17]. Так, на основе биохимического исследования 10 технических культур из коллекции НБС-ННЦ создана композиция натуральных растительных ингредиентов. Технология апробирована в процессе ароматизации яблочного вина.

Данные по содержанию в сырье фенольных веществ, полисахаридов, макроэлементов свидетельствуют о широких возможностях внесения вклада каждого растения в общую вкусовую, цветовую, ароматическую гамму, а также фитотерапевтические свойства (табл. 4).

Известна существенная роль этих биологически активных веществ в деятельности человеческого организма. Так, полисахариды являются хорошим источником энергии и входят в состав различных органических тканей, содержание их колеблется в зависимости от вида сырья в диапазоне 93–643 мг/дм³.

Таблица 4

Биохимические показатели исходных растительных экстрактов*

Растение	Массовая концентрация фенольных веществ, мг/дм ³		Массовая концентрация полисахаридов, мг/дм ³	Макроэлемент, мг/дм ³			
	сумма	мономеры		K	Na	Ca	Mg
Фенхель	692	666	93	2110	270	29	66
Шалфей	1988	1032	265	1430	113	15,5	98
мускатный							
Роза	6480	1879	249	1035	138	0	2,4
Лаванда	1564	1052	248	1305	54	4,5	18
Чабрец	3644	2318	261	830	112	64	111
Душица	4317	2444	643	1055	62	1,5	10
Мелисса	1992	1067	162	1315	21	14,3	78
Бессмертник	3104	925	328	325	275	0	4,5
Тысячелистник	1176	1176962	254	2400	41	5,3	3
Полынь лимонная	1610	747	133	605	20	1,3	109

* Содержание эфирных масел в исходном сырье варьирует от 0,1% (фенхель) до 0,8% (лаванда).

Известно, что почти все макроэлементы функционируют в организме человека как структурные компоненты и электролиты, поэтому определение их содержания в наших экстрактах очень важно. Так, содержание калия колеблется от 325 мг/дм³ в экстракте бессмертника до 2110 мг/дм³ в экстракте фенхеля; натрия – от 20 мг/дм³ в полыни лимонной до 275 мг/дм³ в бессмертнике; кальция – от полного отсутствия в бессмертнике до 64 мг/дм³ в чабреце; магния – от 4,5 мг/дм³ в бессмертнике до 111 мг/дм³ в чабреце. Общее содержание фенольных веществ колеблется от 692 мг/дм³ в фенхеле до 6480 мг/дм³ в розе. Многочисленные формы фенольных веществ в организме человека выполняют ряд жизненно важных функций, одной из которых ученые-медики придают очень большое значение. Это антиоксидантные свойства, изучению которых посвящена часть наших исследований.

Результаты изучения антиоксидантной активности исходного сырья для композиции ингредиентов свидетельствуют о проявлении антиоксидантного эффекта практически всеми исследуемыми растениями в той или иной степени. Экстракт растений вносился в реакционную среду в концентрации 0,2% и 1,0% по отношению к олеиновой кислоте. Высокую антиоксидантную активность имели душица (60% и 95%), шалфей (75% и 94%), тысячелистник (82% и 96% соответственно).

Отработан оптимальный способ экстрагирования БАВ из сырья, на основе органолептических оценок дегустаторов и использования математического потенциала, в частности метода конкордации [18], был разработан состав композиции тонизирующего направления.

Полученная композиция по данным ВЭЖХ содержит в качестве основных компонентов производные кофейной кислоты, специфические флавоны полыни и флаваноны душицы (рис. 2, табл. 5). Состав фенольных веществ композиции свидетельствует, что большинство компонентов перешли в нее

Таблица 5

*Компонентный состав фенольных веществ ароматической композиции
растительных ингредиентов*

Номер пика	Процент	Время, мин	УФ _{макс.}	Вещество
1	0,66	28	300, 330	Хлорогеновая кислота
2	0,99	31	300, 330	Кофеиновая кислота
3	0,66	35	280, 300	Флаванон
4	5,96	37	288, 330	
5	3,64	3	300, 330	Криптохлорогеновая кислота
6	5,79	41	288, 330	Флаванон
7	1,82	43	278, 315	
8	1,82	45	300, 330	Изохлорогеновая кислота
9	23,51	46	300, 330	То же
10	2,48	48	300, 330	"
11	5,13	52	276, 348	Специф. флавон полыни
12	5,13	53	288, 330	Флаванон
13	3,97	55	300, 330	1,5-Дикофеилхинная к-та
14	4,97	56	278, 342	Специф. флавон полыни
15	10,26	57	276, 346	То же
16	5,96	59	278, 334	
17	4,47	61	278, 334	
18	7,28	62	276, 346	
19	2,98	63	280, 330	Флаванон
20	0,83	65	296	Продукты окисления
21	1,66	70	270, 300	То же

из исходных экстрактов, компоненты и состав которых был предварительно изучен, без структурных изменений и сохраняют ту же биологическую активность, что и исходные экстракты. В соответствии с технологией получения яблочного крепкого ароматизированного вина, получившего название "Долина Салгира", в виноматериал вносили 1,9% композиции ингредиентов.

Хроматографический анализ позволил выявить новые ароматические компоненты – α -терpineол, тимол, карвакрол, значительное содержание линалоола (рис. 3), которые обеспечивают в совокупности с другими летучими компонентами характерный букет нового вина, который дегустационная комиссия охарактеризовала как "ярко выраженный аромат трав с преобладанием оттенков полыни".

Энергопотенциал ароматизированного вина был на 100 пикселей выше, чем неароматизированного вина, что позволяет прогнозировать его лечебно-профилактический эффект. Антиоксидантная активность ароматизированного вина составила 41% при минимальном внесении в реакционную среду по сравнению с 29% АОА в неароматизированном вине. Антимикробная активность, определяемая по ингибированию роста штаммов стафилококка, опытного вина была на 50% выше контрольного (табл. 6).

Особое внимание в наших исследованиях уделяется антиоксидантной активности (АОА) растительного сырья и продукции из него [19]. Исследования состава биологически активных веществ плодовых, в том числе субтропических,

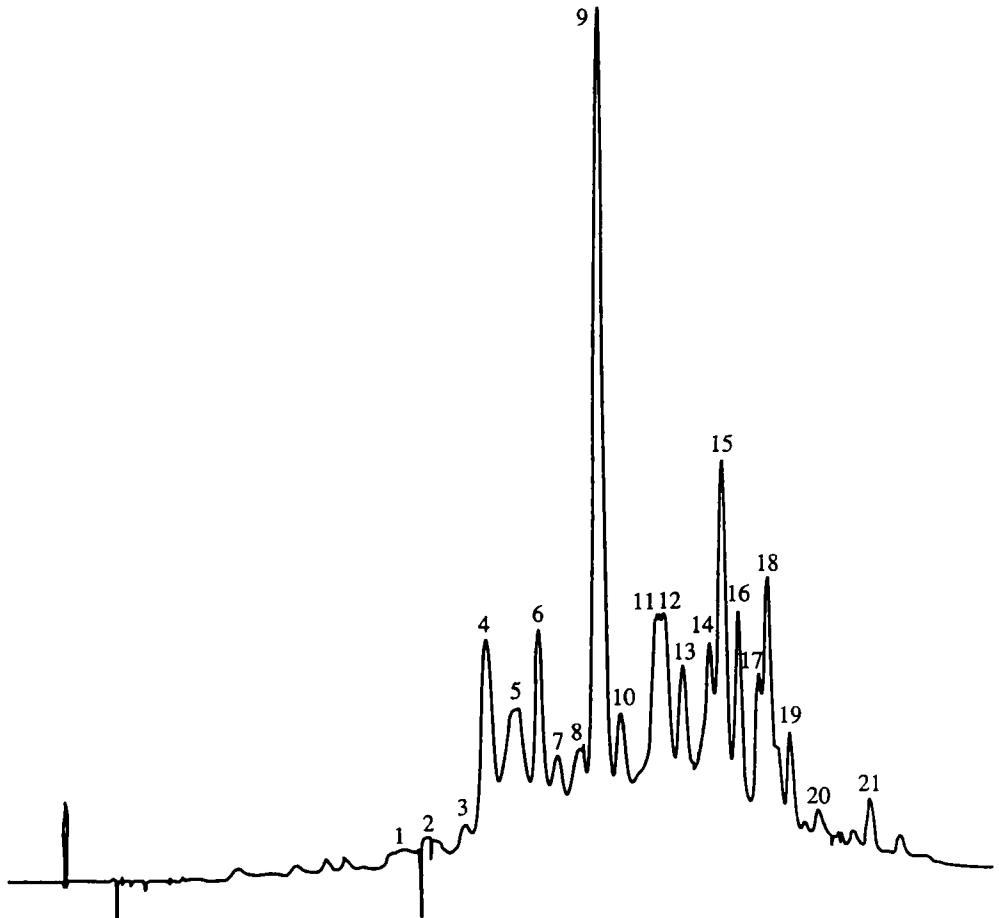


Рис. 2. Хроматограмма компонентного состава фенольных веществ ароматической композиции растительных ингредиентов

культур, показали, что наиболее высокой АОА обладают из 17 исследуемых сортов (ИС) алычи – сорта Карамельная (65%) и Пурпуровая (61%); из 40 ИС абрикоса – сорта № 8096, 8097, 8112, 8113 (89–94%); из 24 ИС нектарина – гибридный сорт № 166–88 (70%); из 26 ИС инжира – сорта Синеплодный Сары Морус (75%) и Фикс ложнокарийский (73%); из 11 ИС хурмы – виды Кавказская (89%) и Виргинская (80%), сорта Мечта (81%) и Сидлесс (79%); из 10 ИС зизифуса – сорта Да-бай-цао (64%) и Суан-цао (60%); из 32 ИС фейхоа – сорта № 16/8 (84%) и № 5/3 (80%); самой высокой АОА обладали все 8 ИС маслины (80–100%), гранат (91%), грецкий орех (99–100%). Начаты исследования по определению АОА данных плодов в процессе их переработки и хранения.

Из исследованных с этой целью 300 образцов свежего растительного сырья приведем несколько наиболее значимых величин АОА: душица обыкновенная (97–99%), зверобой продырявленный (97%), мятة длиннолистная (96%), бузина черная (94%), девясил высокий (89%) и другие (для ионола в этих условиях АОА = 100%).

Таким образом, исследования широкого спектра растений Крыма (порядка 15%) позволили выявить наиболее перспективные из них по показателю АОА.

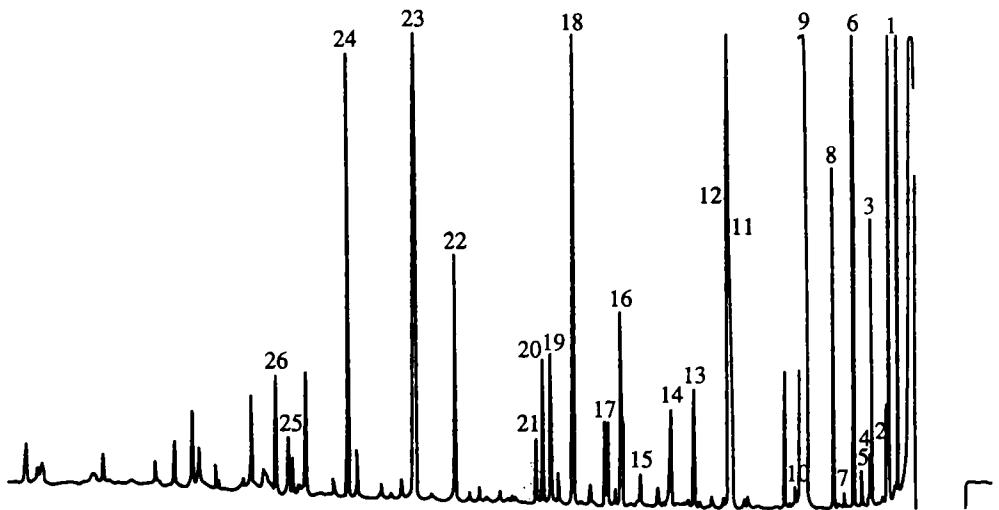


Рис. 3. Хроматограмма летучих соединений ароматизированного яблочного вина

1 – этилацетат; 2 – этилпропионат; 3 – этилбутират; 4 – этил-2-метилбутират; 5 – этил-3-метилбутират; 6 – изобутанол; 7 – изоамилацетат; 8 – бутанол; 9 – изоамиловый спирт; 10 – этилкапронат; 11 – этиллактат; 12 – гексанол; 13 – этилкаприлат; 14 – уксусная кислота; 15 – бензальдегид; 16 – линолеол; 17 – этилкапринат; 18 – масляная кислота; 19 – изовалериановая кислота; 20 – диэтилсукцинат; 21 – α -терpineол; 22 – капроновая кислота; 23 – фенилэтиловый спирт; 24 – каприловая кислота; 25 – тимол; 26 – карвакрол

для использования в свежем виде, в продуктах переработки, а также в качестве источников получения препаратов натуральных биоантоксидантов.

К числу перспективных объектов относится можжевельник, отличающийся повышенным содержанием эфирных масел, фитонцидным, противовоспалительным, обезболивающим действием, издавна употребляемый в качестве пряно-вкусового продукта, а также в алкогольной промышленности для ароматизации напитков.

Нами изучены антиоксидантные свойства экстрактов из шишкоядов 1-го и 2-го года зрелости и хвои четырех видов произрастающих в Крыму можжевельников: полушиаровидного (*Juniperus hemisphaerica*), высокого (*J. excelsa*), колючего (*J. oxycedrus*) и казацкого (*J. sabina*). Антиоксидантную активность (АОА) определяли на модели термического окисления олеиновой кислоты в сравнении с ионолом при концентрации вносимого в реакционную среду спиртового экстракта растительного объекта – 0,2% и 1%. Внесение минимальной дозы экстрактов исследуемых проб в реакционную среду показало разброс величин АОА от 6,4% в плодах можжевельника казацкого 2-го года до 97,8% в плодах можжевельника высокого 1-го года созревания; внесение 1% пробы выявило колебания АОА от 32,6% в хвое можжевельника казацкого до 62–100% во всех частях можжевельников колючего, высокого и полушиаровидного. Можжевельник казацкий отличался низким уровнем АОА, который составлял в шишкоядах 1-го, 2-го года и в хвое соответственно 12,8, 6,4, 2,5% при концентрации пробы 0,2% и 58,6, 84,6, 32,6% при концентрации пробы 1%. По всем четырем видам можжевельников наибольшей АОА обладали шишкояды 1-го года созревания, потеря активности ко 2-му году созревания составляла в можжевельнике казацком – 50%, в можжевельнике полушиаровидном – 61%, можжевельнике колючем – 63%, в можжевельнике высоком – 98%. Самыми высокими анти-

Таблица 6

Показатели биологической активности и органолептическая оценка продуктов

Наименование образца	Антиоксидантная активность, %	Антимикробная активность, %	Энергопотенциал, пиксель
Ароматическая композиция	77	100	6209
Виноматериал яблочный	29	50	6176
Ароматизированное вино	41	100	6268

оксидантными свойствами всех исследуемых частей растения обладал м. колючий – от 44% в шишкоягодах 2-го года до 98% в шишкоягодах 1-го года и в хвое при минимальной концентрации пробы в реакционной среде. АОА хвои во всех образцах можжевельников значительно уступала этому показателю в шишкоягодах 1-го года, исключением являлся лишь м. колючий, в котором АОА хвои преобладала над этим показателем в шишкоягодах. Таким образом, антиоксидантную активность хвои и особенно шишкоягод 1-го года крымских можжевельников целесообразно учитывать при разработке лечебно-профилактической продукции из них.

Плоды хурмы издавна используются в свежем, сушеном и консервированном виде как диетический продукт. На Востоке их традиционно употребляют в пищу, а также готовят чай из листьев хурмы, который корейцы называют “кампчха”. Корейские исследователи утверждают, что в листьях хурмы содержится до 1 г/100 г витамина С, что в 20 раз больше, чем в лимоне. Они рекомендуют употреблять этот напиток в тех случаях, когда жажда вызвана диабетом. Из-за высокого содержания кальция в листьях чай предписывают беременным и кормящим матерям. Биохимический состав листьев меняется в зависимости от времени сбора; так, наибольшее содержание кальция отмечено в майских листьях. В отечественной народной медицине порошок сухих листьев хурмы используют как кровоостанавливающее, мочегонное и гипотензивное средства.

В Никитском ботаническом саду ведутся многолетние исследования биохимических свойств различных видов и сортов хурмы. Установлено, что плоды хурмы содержат 13–20% углеводов; 0,05–0,2% органических кислот; 10–44 мг/100 г витамина С; 1,0–1,5 мг/100 г каротина; 0,3–0,8% белка; 1,0–2,0% пектиновых веществ; 1,0–2,0% фенольных веществ; широкий спектр макро- и микроэлементов. Определена антиоксидантная активность плодов хурмы, которая составляет 80–90% в сравнении с эталоном – синтетическим антиоксидантом исиолом.

Начато изучение биологически активных веществ листьев хурмы. Исследовали листья, собранные осенью, во время сбора урожая плодов. Содержание аскорбиновой кислоты преобладало в листьях хурмы виргинской 281 мг/100г, в то время как хурма кавказская содержала 96 мг/100г, а хурма восточная – 48 мг/100г. Определено также содержание макроэлементов калия, кальция, натрия в листьях, которое составило для хурмы виргинской 23, 17 и 0,2 г/кг соответственно; для хурмы восточной 29, 10 и 0,3 г/кг; для хурмы кавказской 15, 17 и 0,3 г/кг. По предварительным данным, листья хурмы виргинской обладают повышенной С-витаминной и минеральной ценностью по сравнению с другими видами. Планируется провести более детальные исследования их биохимического состава, антиоксидантной активности в динамике роста растения, а также на основе

данных исследований дать рекомендации к использованию в лечебно-профилактической продукции.

В настоящее время неизбежны изучение и использование энергетических резервов природы для усиления жизнеспособности. В данных исследованиях, направленных на биохимическое обоснование разработки лечебно-профилактических напитков на основе лекарственного и эфирномасличного растительного сырья, использовали метод газоразрядной визуализации (ГРВ). В настоящее время пищевые продукты вводят в разряд "биологически ценных" или "лечебно-профилактических", основываясь в основном на количественном содержании условно биологически активных веществ (БАВ). С появлением "GDV-Самера" получена возможность нового, более достоверного подхода к качеству и энергетической ценности продуктов. Данные исследования являются продолжением ранее публикуемых работ авторов [20, 8, 21] в области создания лечебно-профилактической продукции на основе новых принципов осознания их энергетической роли в жизни человека. Проведение сравнительного анализа диких культур лекарственных растений и их культурных аналогов из коллекции НБС-ННЦ не показало однозначно преимущественного энергопотенциала (ЭП) у группы диких растений, что расширяет возможности целенаправленного культивирования лекарственных растений и их применения в изготовлении продукции лечебно-профилактического назначения. Выявлены закономерности изменения ЭП в динамике различных видов экстракции из них БАВ, а также особенности, которые нужно учитывать при приготовлении фитотерапевтических чаев и экстрактов. Особый интерес исследователей вызывало установление синергического эффекта композиций растительных ингредиентов. Все растения вели себя неравнозначно в соотношении 1:1, то увеличивая, то усредняя, то снижая общий ЭП. Еще сложнее картина была при последовательном добавлении нескольких ингредиентов. Такие факторы, как значение ЭП смесей, могут иметь значение при составлении конкретных композиций определенного назначения. В рамках данной работы были проведены исследования ЭП большого количества образцов воды различного происхождения. Это имело как практическое значение в плане выбора воды для приготовления на ее основе ароматизированных безалкогольных напитков, так и теоретическое значение в плане выявления зависимости величины ЭП от других факторов. Получена формула прямой зависимости ЭП от суммы солей в воде, основной вклад в формирование ЭП вносят соли кальция и магния.

Не оставляет сомнений перспективность привлечения возможностей ГРВ биоэлектрографии в оценке энергопотенциала растений и других продуктов при разработке рецептуры пищевых продуктов лечебно-профилактического назначения. В результате проведенных исследований установлена перспективность использования метода газоразрядной визуализации в определении характеристики растительного сырья, экстрактов из него, подхода к разработке рецептур, ароматических композиций. Данные исследования дают принципиально новую позицию в оценке биологических объектов как непосредственных участников в энергетической жизни человека.

Таким образом, дано биохимическое обоснование использования растительного потенциала с позиции приготовления ассортимента пищевой продукции лечебно-профилактического назначения, апробированы методы прямой или косвенной оценки ее биологической ценности.

ЛИТЕРАТУРА

1. Попова Н.В., Городнянская Л.М., Сербин А.Г., Ковалев В.Н. Фармакогнозия. Харьков, 1999. 415 с.
2. Давидюк Л.П., Лыков И.Н., Плахова Н.С. Биологическая активность некоторых видов растений из коллекции Никитского ботанического сада // Биологически активные вещества растений: Сб. науч. тр. Ялта, 1989. С. 27–42.
3. Давидюк Л.П., Баранова С.В., Виноградов Б.А. Биологически активные вещества некоторых пряно-ароматических растений, перспективных для пищевой промышленности // Биологически активные вещества плодовых, пряноароматических и декоративных растений. Ялта, 1981. С. 33–41. (Тр. ГНБС; Т. 83).
4. Криковская Л.В., Донченко Г.В., Чернышов С.И. и др. Природные антиоксиданты. Харьков, 2002. 376 с.
5. Ермаков А.И., Арасимович В.В., Смирнова-Иконникова М.И. и др. Методы биохимического исследования растений. Л.: Колос, 1972. 447 с.
6. Датунашвили Е.Н., Огородник С.Т., Павленко Н.М. и др. Методы техно-химического и микробиологического контроля в виноделии. М.: Пиц. пром-сть, 1980. 144 с.
7. Коротков К.Г. Основы ГРВ биоэлектрографии. СПб., 2001. 356 с. (Выдающиеся ученые ИТМО).
8. Полонская А.К., Ежов В.Н., Семенихин Е.Е. и др. Значение энергопотенциала в оценке жизнедеятельной силы растительного сырья для получения лечебно-профилактических продуктов // Материалы международного семинара "Лесные биологически активные ресурсы". Хабаровск, 2001. С. 187–191.
9. Руководство по методам исследования и технологическому контролю и учету производства в масложировой промышленности / Под ред. В.П. Ржехина, Л.С. Сергеева. Л.: Пиц. пром-сть, 1973. 530 с.
10. Давидюк Л.П., Вишневская Г.Ф. Комплексообразующая способность пектинов плодовых культур // Биохимия плодовых и декоративных культур: Сб. науч. тр. Ялта, 1985. Т. 95. С. 94–103.
11. Баранова С.В., Давидюк Л.П. Влияние ферментного осветления на качество плодовых соков // Тр. Никит. ботан. сада. 1976. Т. 69. С. 53–59.
12. Фан-Юнг А.Ф., Каминская Ф.И. Использование яблочного пектина для профилактических продуктов // Пиц. технология. 1978. № 3. С. 79–82.
13. Арасимович В.В., Балтага С.В., Пономарева Н.П. Методы анализа пектиновых веществ, гемицеллюлоз и пектолитических ферментов в плодах. Кишинев, 1970. 83 с.
14. А.с. 1712402 СССР. Способ безотходной переработки яблочных выжимок / В.Н. Ежов А.К. Полонская, А.С. Луканин, В.В. Лебедев, В.П. Яресъко, Л.В. Головченко, И.И. Ильницкий.
15. Полонская А.К., Сомина Е.Г., Луканин А.С. Пектин, полученный в результате комплексной переработки яблочных выжимок // Тез. докл. Респ. науч.-тех. конф. "Разработка и внедрение высокоеффективных ресурсосберегающих технологий, оборудования и новых видов пищевых продуктов в пищевую и перерабатывающую отрасли АПК", КТИПП, Киев, сентябрь 1991 г. Киев, 1991. С. 24–25.
16. Ежов В.Н., Полонская А.К., Луканин А.С. Биотехнологические основы производства яблочного и виноградного пектина. Ялта, 1992. 48 с.
17. Виноградов Б.А., Бакова Н.П., Работягов В.Д. Влияние экстрактов пряноароматических растений на состав ароматических соединений виноградного вина // Виноградарство и виноделие. 1999. № 1. С. 66–71.
18. Крамер Г. Математические методы статистики. М.: Мир, 1986.
19. Дорофеев А.Н., Хорт Т.П., Русина И.Ф., Хмельницкий Ю.В. Поиск антиоксидантов растительного происхождения и перспективы их использования // Биологически активные вещества растений: Сб. науч. тр. Ялта, 1989. С. 42–52.
20. Семенихин Е.Е., Желтакова И.Н., Чумаченко К.Н. Возможности комплекса "GRV-Camera" для решения вопросов профилактики заболеваний // Междунар. контрол. по биоэлектрографии "Наука. Информация. Сознание". СПб., 2001. С. 27–29.
21. Ануфриева Е.И., Ануфриев В.П., Козлова Н.Н. Влияние эфирных масел на энергетику человека: Исследования методом газоразрядной визуализации // Там же. С. 115.

SUMMARY

Ezhov V.N., Polonskaya A.K. Biochemical substantiation of directions of plant processing for making of medicinal prophylactic products

Biochemical substantiation of various directions of processing of pectic fruit stuff was considered by way of example of cherry-plum. The chemical composition of fruit was analysed in nectarine, medlar and prickly pear. The data on application of different substances for aromatization of wines and drinks are given. Antioxidant activity of a number of species of the Crimean flora was investigated. Method of bioe-electrography proved to be useful for estimation of biological and energy value in plant stuff and products.

ОЦЕНКА БИОЛОГИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ СУММАРНОГО ЭКСТРАКТА ТРИТЕРПЕНОИДОВ *MELILOTOIDES CRETACEA* (BIEB.) SOJAK

А.Е. Палий, Т.Б. Губанова, В.Н. Ежов, Ю.М. Фадеев, П.К. Кинтя

Одной из основных задач современной медицинской и сельскохозяйственной биологии является поиск новых эффективных веществ природного происхождения, обладающих высокой антибиотической активностью, а также средств защиты растений, экологически безопасных и альтернативных пестицидам.

Среди биологически активных веществ растений большой интерес представляет группа сапонинов или тритерпеновых гликозидов (ТТГ). ТТГ обладают гипохолестеринемической и фибринолитической активностями, применяются для коррекции иммунной системы человека. Растительные стерины, тритерпеновые и стероидные гликозиды могут предотвращать всасывание холестерина из желудочно-кишечного тракта животных организмов и вступать в реакции с желчными кислотами, образуя малорастворимые соединения, легко выводящиеся из организма. Механизм действия основан на химическом сходстве растительных стероидов с холестерином, что ведет к возникновению конкурентного антагонизма [1].

Для ТТГ характерны успокаивающее действие, отхаркивающий, противовоспалительный и антимикробный эффекты, антиоксидантное и гемолитическое действие [2–4]. Сапонины препаратов из женьшеня, аралии маньчжурской, календулы входят в состав ряда медицинских средств; они часто встречаются в препаратах так называемой китайской медицины, обусловливая мягкость воздействия и отсутствие нежелательных эффектов [5, 6].

Тритерпеновые гликозиды, проявляя фунгицидную активность, играют важную роль в устойчивости ряда растений к грибным болезням [7]. Семейство бобовых включает в себя ряд интересных в практическом отношении растений кормового и лекарственного значения. В результате исследований на содержание тритерпеновых гликозидов у крымских представителей этого семейства были выделены перспективные растения, в том числе и *Melilotoides cretacea* (Bieb.) Sojak [8, 9]. Монотипный род *Melilotoides* содержит сравнительно высокие количества тритерпеноидов специфической структуры. Содержание тритерпеновых гликозидов в корнях *M. cretacea* составляет 2,0–2,5%.

Целью данной работы явилось изучение антимикробной, фунгицидной и гипохолестеринемической активности препарата из корней *Melilotoides cretacea*.

Melilotoides cretacea (сем. *Fabaceae*) – полукустарничек с сильно разветвленными стеблями, высотой 10–30 см и мощной корневой системой. Произрастает на сухих меловых и известковых склонах и осыпях, на каменистых местах в Крыму и на Северо-Западном Кавказе [10].

Нами были определены (гипохолестеринемическая (антисклеротическая) активность неочищенного экстракта, суммы тритерпеноидов *M. cretacea* и малополярной фракции суммы; антибиотическая и фунгицидная активность суммы тритерпеноидов. Растения собирали в период цветения в окрестностях с. Малого Садового Бахчисарайского района Автономной Республики Крым. При получении неочищенного экстракта воздушно-сухие корни настаивали

в 70%-ном этаноле (гидромодуль 7) при комнатной температуре в течение 5 сут. Основными компонентами неочищенного экстракта являлись тритерпеновые гликозиды, фенольные соединения и полисахариды. Для извлечения суммы тритерпеноидов этанол отгоняли до водного остатка. Водный остаток обрабатывали бутанолом, бутанольный экстракт упаривали досуха. В полученной сумме присутствовали тритерпеновые гликозиды на основе олеаноловой кислоты. Малополярную фракцию суммы, содержащую в основном тритерпеновые агликоны и монозиды, извлекали хлороформом.

Исследование гипохолестеринемической активности вели на нелинейных белых крысах с экспериментальной гипохолестеринемией, вызванной внутрибрюшинным введением Твина-80 в дозах 200 мг на 100 г веса тела животного. Три группы подопытных животных получали неочищенный экстракт, сумму тритерпеноидов и малополярную фракцию перорально из расчета 10 мг препарата на 1 кг живого веса. Контролем служила группа крыс, получавшая в аналогичных условиях воду. Эталоном сравнения гипохолестеринемической активности служил официальный препарат растительного происхождения полиспонин, содержащий стероидные гликозиды, который вводился в дозах 10 мг/кг. Определялось содержание холестерина в крови [11].

Антибиотическую активность суммы тритерпеноидов оценивали по диаметрам зон угнетения роста следующих тест-объектов: *Staphylococcus albus*, *Staphylococcus citreus*, *Streptococcus anhaemoliticus*, *Nesseria meningitides*, *N. flava*, *Shigella flexneri*. Растворы данного препарата готовили из расчета 0,5 мг и 1,0 мг в 1 см³ 20%-ного этилового спирта. В качестве эталона сравнения служил ампициллин, взятый в тех же концентрациях. Бактериальные культуры выращивали на агаризованных питательных средах в чашках Петри по общепринятым в микробиологических исследованиях методам [12]. В чашки Петри с тест-объектами стерильным пинцетом вносили диски фильтровальной бумаги диаметром 5 мм, пропитанные раствором ампициллина или суммы тритерпеноидов в соответствующей концентрации и термостатировали при 37°. Оценку антибиотической активности осуществляли через 24 ч, измеряя диаметр сформировавшихся зон угнетения роста.

Для определения фунгицидной активности нами было изучено влияние суммы тритерпеноидов *M. cretacea* на прорастание спор *Sphaeroteca pannosa* var. *persicae* Woronich. Препарат был взят в тех же концентрациях, что и для определения антибиотической активности. *Sph. pannosa* – obligатный паразит, в искусственноной среде не выращивается. Поэтому с пораженных мучнистой росой растений нектарина Лола отбирали листья со спороносным мицелием. Споры стряхивали на стерильное предметное стекло. Стекло помещали в чашку Петри, на дне которой находился диск фильтровальной бумаги, смоченной 20%-ным спиртовым раствором (контроль). Такое же количество стерильных чашек Петри с дисками фильтровальной бумаги, смоченными 20%-ным спиртовым раствором, содержащим 0,5 мг/см³ или 1,0 мг/см³ суммарного препарата тритерпеноидов, служило опытными образцами. Контрольный и опытные варианты выдерживали 24 ч при 20–22°, оптимальной для прорастания. Фунгицидную активность оценивали по проценту проросших спор по отношению к общему количеству. Повторность опытов десятикратная. Статистическую обработку результатов исследования проводили с применением дисперсионного анализа [13].

Существующие в настоящее время гипохолестеринемические препараты можно разделить на три группы: вещества, препятствующие усвоению холестерина организмом, вещества, ускоряющие распад и выведение липидов, и вещества, влияющие на образование холестерина в организме. Наиболее приемле-

мой представляется первая группа веществ, к которым принадлежат фитостероиды, включая ситостерин, диоспонин и полиспонин, – суммарные препараты стероидных сапонинов из растений рода диоскорея. β -Ситостерин обладает рядом преимуществ перед сапонинами стероидной группы, в частности не вызывает побочных эффектов, но недостаточно активен. Стероидные гликозиды более активны, но использование их в качестве антисклеротических веществ усложнено наличием побочных эффектов. Поиск активного антисклеротического средства, отличающегося в то же время низкой токсичностью, является необходимым этапом в профилактике и лечении заболеваний, связанных с накоплением холестерина.

Наши исследования показали, что неочищенный экстракт, сумма тритерпеноидов *M. cretacea* и малополярная фракция суммы обладают гипохолестеринемической активностью, значительно превышающей эталон сравнения. Результаты опытов приведены в таблице.

*Изменение содержания холестерина
в крови крыс при действии препаратов
из корней *M. cretacea**

Исследуемый препарат	Концентрация холестерина, % к контролю
Сумма гликозидов	42,0
Неочищенный экстракт	40,0
Малополярная фракция суммы	27,7
Полиспонин	11,0

Максимальная активность при искусственной гипохолестеринемии, вызванной введением подопытным животным препарата Твин-80 характерна для суммы тритерпеноидов *M. cretacea* (в 3,8 раза активнее полиспонина). Антисклеротический эффект неочищенного экстракта близок к действию суммы тритерпеноидов. Малополярная фракция была в 1,5 раза менее активна по сравнению с общей суммой.

На основе полученных данных можно сделать вывод, что высокое гипохолестеринемическое действие обусловлено присутствием в препарате тритерпеновых гликозидов, в неочищенном экстракте их доля уменьшается за счет веществ нетriterпеновой природы. Малополярная фракция плохо растворима в воде, что ведет к снижению активности. Поэтому для дальнейшей оценки биологической активности был выбран препарат, содержащий сумму тритерпеноидов *M. cretacea*.

Анализ результатов опытов по определению антибиотической активности двух концентраций суммы тритерпеноидов *M. cretacea* показал высокую эффективность исследуемого препарата по отношению к ряду бактериальных культур.

В случае применения растительного экстракта в концентрации 0,5 мг/см³ (рис. 1) из семи тест-объектов только в двух случаях (*Nesseria flava*, *Salmonella kauffmanni*) антибиотическая активность суммы тритерпеноидов *M. cretacea* оказалась ниже активности ампициллина на 17% и 12% соответственно. Максимальное подавление роста опытных культур исследуемым препаратом выявлено для *Staphylococcus albus* (на 31% выше по отношению к ампициллину, взятому в той же концентрации). В остальных случаях суммарный экстракт обладал

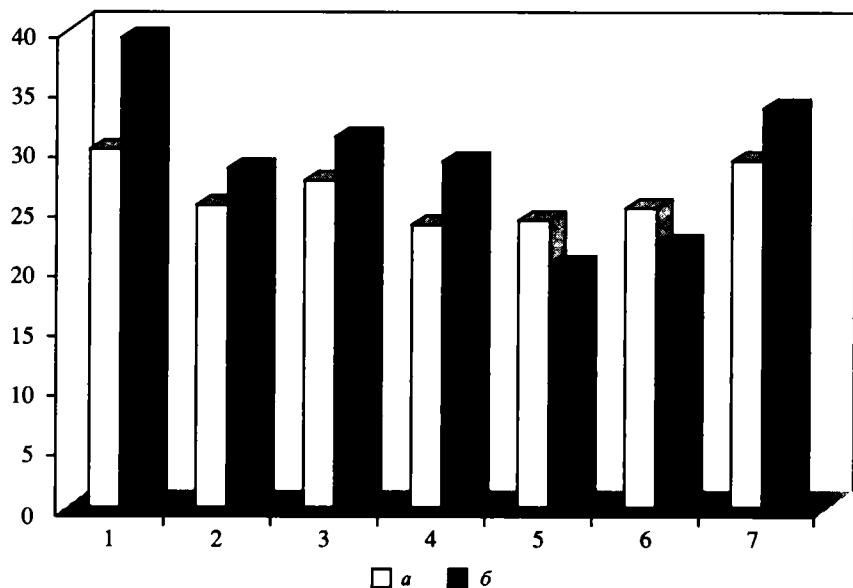


Рис. 1. Диаметр зон угнетения роста бактериальных культур при использовании суммы тритерпеноидов *M. cretacea* и ампициллина в концентрации 0,5 мг/см³

а – ампициллин; б – сумма тритерпеноидов *M. cretacea*; 1 – *Staphylococcus albus*, 2 – *Staphylococcus citreus*, 3 – *Streptococcus anhaemolyticus*, 4 – *Nesseria meningitidis*, 5 – *Nesseria flava*, 6 – *Salmonella kauffmanni*, 7 – *Shigella flexneri*

По оси ординат – диаметр зон угнетения роста бактериальных культур, мм; по оси абсцисс – порядковый номер бактериальной культуры

средней эффективностью и превышал бактерицидный эффект ампициллина на 12–15%.

При увеличении концентрации суммы тритерпеноидов до 1,0 мг/см³ наблюдалось более выраженное угнетающее действие на рост бактериальных культур (рис. 2). Наибольшая активность в этом случае установлена для *Nesseria meningitidis* – 124% в сравнении с ампициллином. Минимальная активность суммарного экстракта установлена в отношении культуры *Nesseria flava* – 89%. В целом можно сделать вывод о высокой эффективности исследуемого препарата. При изучении влияния суммы тритерпенов и ампициллина в концентрации 1,0 мг/см³ на *Staphylococcus citreus* не выявлено достоверных различий, что свидетельствует об одинаковой эффективности исследуемых веществ и ампициллина в отношении данной культуры. В целом бактерицидное действие суммарного препарата при концентрации 1,0 мг/см³ превышало эффективность ампициллина на 11–15%, за исключением культуры *Nesseria flava*. Независимо от концентрации антимикробное действие ампициллина на эту культуру ненамного превышало активность суммы тритерпеноидов *M. cretacea*.

Сравнение двух исследуемых вариантов показало, что бактерицидное действие находится в прямой зависимости от концентрации суммарного экстракта гликозидов (рис. 3).

На основе полученных результатов можно сделать следующий вывод: суммарный экстракт тритерпеновых гликозидов из корней *M. cretacea* обладает широким спектром антибиотического действия, которое наиболее ярко проявляется при концентрации 1,0 мкг/см³. Однако даже в случаях минимальной антибиотической активности наблюдается бактериостатический эффект, близкий к дей-

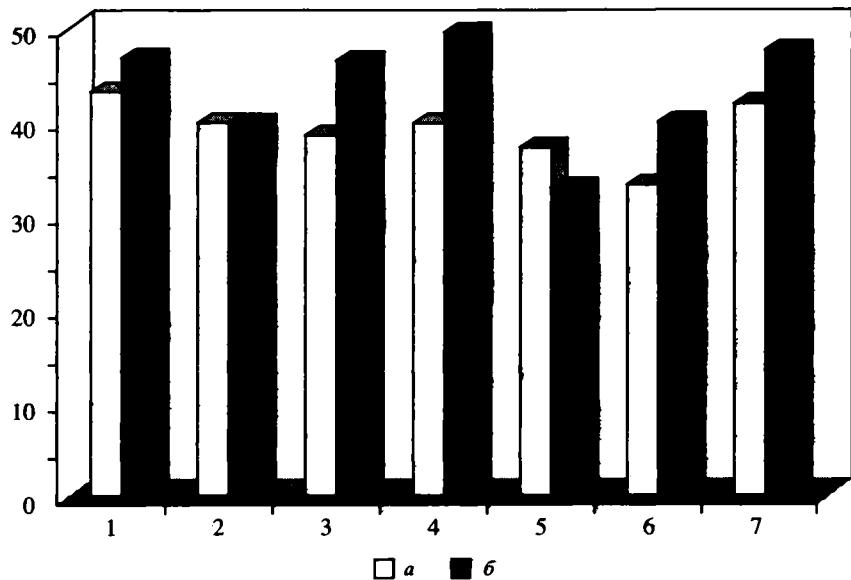


Рис. 2. Диаметр зон угнетения роста бактериальных культур при использовании суммы три-терпеноидов *M. cretacea* и ампициллина в концентрации 1,0 мг/см³

Усл. обозн. см. рис. 1

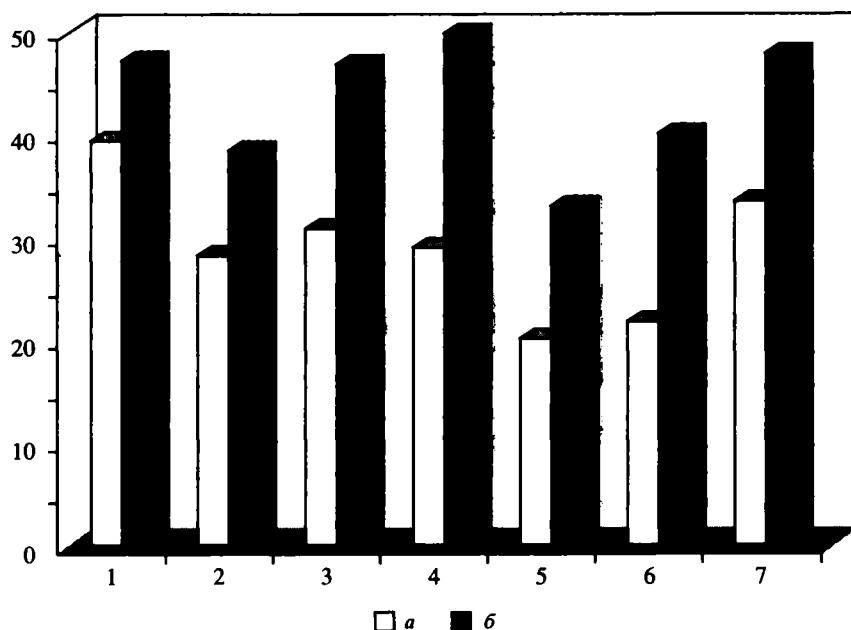


Рис. 3. Диаметр зон угнетения роста бактериальных культур при использовании суммарного экстракта тритерпеноидов *M. cretacea* в концентрации 0,5 мг/см³ и 1,0 мг/см³

Усл. обозн. см. рис. 1

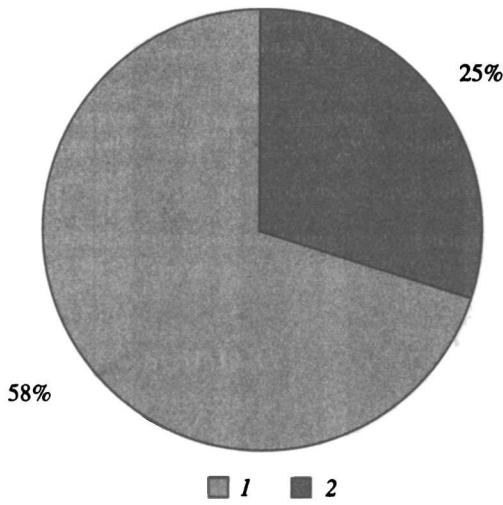


Рис. 4. Влияние суммарного экстракта тритерпеноидов *M. cretacea* на прорастание спор *Sph. pannosa*

Количество (в %) не проросших спор по отношению к контролю: 1 – концентрация 0,5 мг/см³; 2 – 1,0 мг/см³

ствию ампициллина. Наибольшая восприимчивость к экстракту тритерпеноидов характерна для *Staphylococcus albus* и *Shigella flexneri*. Невысокая чувствительность к препарату выявлена для *Nesseria flava*.

В рамках исследования биологической активности было изучено влияние тритерпеновых соединений из корней *M. cretacea* на прорастание спор *Sph. pannosa*. *Sph. pannosa* явля-

ется возбудителем заболевания мучнистой росы и представляет серьезную опасность для персиков и нектаринов. Поражает молодые листья, побеги и завязь. Наиболее распространенным методом борьбы является многократная обработка садов синтетическими фунгицидами [14], что неприемлемо для Южного берега Крыма в связи с близким соседством рекреационных зон.

В результате проведенных экспериментов установлено, что обе исследуемые концентрации суммарного экстракта тритерпеноидов оказывают угнетающее действие на процесс прорастания спор *Sph. pannosa* (рис. 4). Выявлено, что степень воздействия исследуемого экстракта на возбудителя мучнистой росы зависит от его концентрации. Наибольший фунгистатический эффект отмечен для препарата, содержащего 1,0 мг/см³ суммы тритерпеноидов, который снизил количество проросших спор на 58% в сравнении с контрольным вариантом. Разница между контрольным вариантом и суммой тритерпеноидов в концентрации 0,5 мг/см³ составила 25%.

Нами установлено, что препараты из корней *M. cretacea* (неочищенный экстракт, сумма тритерпеноидов и малополярная фракция суммы) обладают широким спектром биологической активности, наиболее активной оказалась сумма тритерпеноидов.

Очевидно, что суммарный экстракт из корней *M. cretacea* может послужить основой для создания экологически чистых, безопасных для окружающей среды и здоровья человека, эффективных препаратов с высокой гипохолестеринемической и антибиотической активностью, а также средств для защиты растений от грибных болезней.

ЛИТЕРАТУРА

1. Фгоер Л., Физэр М. Стероиды. М.: Мир, 1964. С. 189.
2. Кинтя П.К., Фадеев Ю.М., Акимов Ю.А. Терпеноиды растений. Кишинев: Штиинца, 1990. 152 с.
3. Муравьева Д.А. Фармакогнозия. М.: Медицина, 1978. 656 с.
4. Машковский М.Д. Лекарственные средства: В 2 т. Харьков: Торсинг, 1997. Т. 1. 560 с.
5. Молодожникова Л.М., Ровдественская О.С., Сотник В.Ф. Лесная косметика. М.: Экология, 1991. 336 с.
6. Schopke, Hiller K. Triterpenoid saponins. Pt 6 // Pharmazie. 1990. Vol. 45, N 4. P. 313–342.
7. Kabayashi A., Hagihara K., Kajiyama S. et al. Antifungal compounds induced in the dual culture with *Phytolacca americana* callus and *Botryotis fabae* // Ztschr. Naturforsch. 1995. Bd. 50, N 5/6. S. 398–402.

8. Фадеев Ю.М., Голубев В.Н. Распределение тритерпеновых гликозидов в растениях семейства Бобовые флоры Крыма // Биохимия плодовых и декоративных культур. Ялта, 1985. С. 54–61. (Тр. ГНБС: Т. 95).
9. Mosyakin S.L., Fedorovichuk M.M. Vascular plants of Ukraine: A nomenclatural checklist. Kiev, 1999. 210 p.
10. Определитель высших растений Крыма. Л.: Наука, 1972. С. 550.
11. Филиппович Ю.Б., Егорова Т.А., Севастьянова Т.А. Практикум по общей биохимии. М.: Просвещение, 1982. С. 274–275.
12. Лабинская А.С. Микробиология с техникой микробиологических исследований. М.: Медицина, 1977. 392 с.
13. Менcher Э.М., Земшман А.Я. Основы планирования эксперимента с элементами математической статистики в исследованиях по виноградарству. Кишинев: Штиинца, 1986. 238 с.
14. Bouron H. La clozue du peacher // Phytoma. Def. oult. Paris, 1987. P. 29–31.

SUMMARY

Paly A.E., Gubanova T.B., Ezhov V.N., Fadeyev Yu.M., Kintya P.K. Evaluation of biological activity of total triterpenoid extract in *Melilotoides cretacea* (Bieb.) Sojak

Hypocholesterenic, antibiotic and antifungal activity of root extracts has been studied in connection with total content of triterpenoids. Optimal concentration of triterpenoids proved to be 1,0 mg/ml.

УДК 581.121

ОСОБЕННОСТИ ДИНАМИКИ ВОДНОГО РЕЖИМА *ECHINACEA PURPUREA* (L.) MOENCH

O.A. Ильницкий

Эхинация пурпурная – в настоящее время одно из наиболее популярных лекарственных растений, выращиваемых на Украине [1–5]. Данный вид доминирует по своему значению, распространению и степени изученности.

Эхинация пурпурная – многолетнее растение с лекарственными свойствами, которыми обладают как надземная, так и подземная масса [1–5].

Надземная масса содержит цикориевую кислоту (2,8–2,9%), а также водорастворимые полисахариды с молекулярной массой $35\text{--}45 \cdot 10^3$, обладающие имунномодулирующими свойствами [5].

Подземная масса (корневища и корни) содержит изобутиламиды высших полиненасыщенных кислот, обладающих противовоспалительными и иммуностимулирующими свойствами [5].

Уборку надземной массы на сырье проводят на втором году жизни в фазу первой половины массового цветения, а уборку подземной части растения – в конце сентября–начале октября [5].

Несмотря на повышенное внимание к изучению различных процессов жизнедеятельности эхинации пурпурной, до сих пор слабо изучены особенности водного режима этой культуры.

Цель наших исследований заключалась в изучении особенностей динамики водного режима эхинации пурпурной на протяжении вегетационного периода и его взаимосвязь с факторами внешней среды для создания динамической модели этого процесса, имеющей прогностическое значение.

Растения эхинации пурпурной выращивали в вегетационных сосудах емкостью 10 л. Опыты проводили с растениями 1–2-го года посадки в 3-кратной повторности в факторостатных условиях и условиях вегетационного опыта. В климатической камере один из параметров являлся независимой переменной, а остальные – стабилизировались.

Для проведения экспериментов использовали фитометрическую систему “Экоплант” [6–9], позволяющую регистрировать параметры внешней среды и растения. Получаемая информация поступала в базу данных ЭВМ, затем обрабатывалась различными пакетами прикладных математических программ (например, в “Windows-97-Excel” и др.). При этом информация является непрерывной или получаемой с заданной дискретностью, растения не повреждаются, а применяемые методы измерений не оказывают влияния на окружающую среду.

Система позволяет измерять температуру листьев растения, разность температур лист-воздух, относительную скорость [6–9] ксилемного и флоэмного потоков в побегах (стеблях) растений и изменение их тurgесцентности (диаметра), диффузионное сопротивление листа, биоэлектрическую разность потенциалов, водный потенциал листьев, рост различных органов растения в длину, интенсивность CO₂-газообмена и другие параметры.

Кроме фитометрических преобразователей, в систему входит несколько алгоритмических датчиков (измерение суммарной солнечной радиации, диффузионного сопротивления листа, водного потенциала листьев и почвы), расчет показаний которых проводится по специальным программам, включает в себя несколько измерений и требует времени не меньше 600 с. Для измерения устьичного сопротивления листа использовали методы, описанные в [7]. Транспирацию измеряли весовым методом. Из параметров внешней среды система позволяет измерять температуру и влажность воздуха, температуру точки росы, суммарную солнечную радиацию, температуру почвы на глубине 3 и 11 см, водный потенциал почвы.

При проведении экспериментов в условиях вегетационного опыта на протяжении всего периода вегетации мы использовали данные метеостанции Никитского ботанического сада: температура воздуха, °C; суммарные осадки, мм; продолжительность солнечного сияния, ч; температура почвы, °C; относительная влажность воздуха, %.

Исследования проводили на протяжении всего периода вегетации эхинации пурпурной, имеющей следующие фенофазы развития (см. таблицу).

Фенофазы развития эхинации пурпурной

Фенофаза	Средняя дата	Отклонение
Начало отрастания	15/4	±6,0
Бутонизация	13/6	±9,0
Начало цветения	24/6	±6,0
Массовое цветение	6/7	±5
Конец цветения	10/8	±7
Созревание семян	10/9	±8

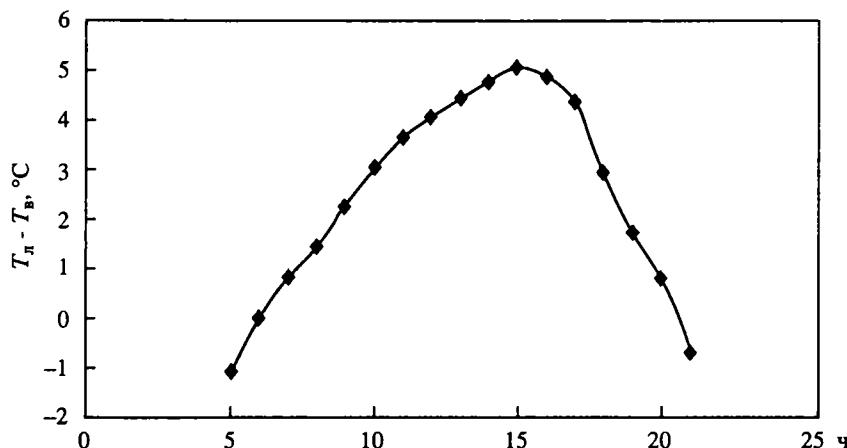


Рис. 1. Изменение разности температур лист–воздух ($T_{\text{л}} - T_{\text{в}}$) за светлое время суток (16.07.1997 г.)

Ранее [7] нами была разработана мультиплекативная динамическая модель транспирации саженцев плодовых культур, которую можно представить в следующем виде:

$$I(t) = I_{\max} \cdot f1(Q) \cdot f2(d_{\text{возд}}) \cdot f3(W_{\text{поч.}}) \cdot f4(d_{\text{кс.}})$$

где

$I(t)$ – текущее значение интенсивности транспирации за исследуемый период времени;

I_{\max} – максимальное значение интенсивности транспирации за исследуемый период времени;

$f1(Q)$ – зависимость приведенной интенсивности транспирации (нормированной к единице) от суммарной солнечной радиации;

$f2(d_{\text{возд}})$ – зависимость приведенной интенсивности транспирации от дефицита влажности воздуха;

$f3(W_{\text{поч.}})$ – зависимость приведенной интенсивности транспирации от влажности почвы;

$f4(d_{\text{кс.}})$ – зависимость приведенной интенсивности транспирации от дефицита влажности ксилемы.

Разработанная модель обладает достаточно высокой точностью (10–15%) и имеет прогностическое значение. Однако полностью применить модель в наших исследованиях мы не смогли из-за отсутствия конструкций датчиков, позволяющих производить измерения $d_{\text{кс.}}$ на травянистых растениях. Вместо этой зависимости мы попытались использовать другую. Известно, что разность температур лист – воздух ($T_{\text{л}} - T_{\text{в}}$) является косвенной характеристикой интенсивности транспирации [7, 8], и мы применили этот параметр в данной модели (см. выше).

На рис. 1 представлен естественный ход этого параметра за светлое время суток.

Из этого рисунка видно, что в утренние часы (5–6) разность температур отрицательна, т.е. лист холоднее воздуха, затем при повышении солнечной радиации лист постепенно нагревается и его температура становится выше температуры воздуха, даже не взирая на охлаждающее воздействие транспирации. Максимальную температуру лист имеет примерно в 15 часов – она выше темпера-

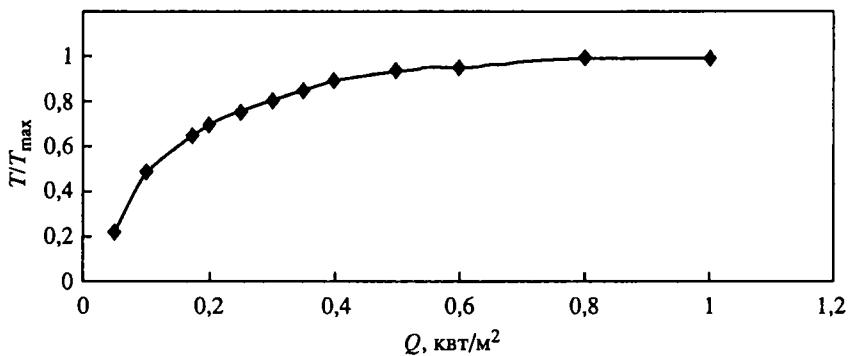


Рис. 2. Зависимость приведенной интенсивности транспирации от освещенности (12.07.1997 г.)

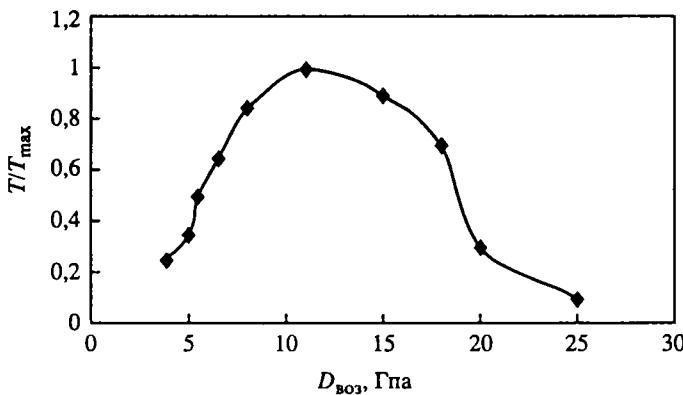


Рис. 3. Зависимость приведенной интенсивности транспирации от дефицита влажности воздуха (15.07.1997 г.)

туры воздуха на 5°. Величина этой разности зависит от особенности строения листа и напряженности всех факторов внешней среды, в первую очередь от влажности почвы [7].

Для построения модели мы провели серию опытов в климатической камере с целью нахождения функций, входящих в описанную выше модель.

На рис. 2 показана зависимость приведенной интенсивности транспирации от освещенности ($Q = f(T/T_{\max})$).

При изучении этой зависимости для исключения влияния остальных факторов внешней среды они были стабилизированы и равнялись: влажность почвы – 90–70% НВ, $T_{\text{возд.}} = 22–24^{\circ}\text{C}$; $h_a = 0,7–0,8$. Из этой зависимости видно, что световая кривая приближается к плато насыщения при освещенности 0,5–0,6 квт/м².

Эта зависимость была аппроксимирована полиномом 5-й степени и были получены следующие коэффициенты: $C_0 = -0,061$; $C_1 = 5,521$; $C_2 = -13,612$; $C_3 = 17,455$; $C_4 = -10,534$; $C_5 = 2,231$.

При изучении этой зависимости влажность почвы в сосудах поддерживали 70–80% НВ, освещенность 0,5 квт/м².

Из полученной зависимости (рис. 3) видно, что максимум интенсивности транспирации на уровне $0,9T/T_{\max}$ соответствует 9–15 Гпа. Затем следует спад и при 25 Гпа T/T_{\max} составляет лишь 0,1.

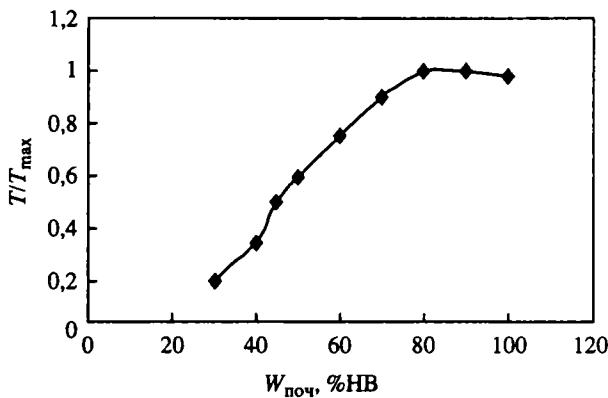


Рис. 4. Зависимость приведенной интенсивности транспирации от влажности почвы (15.07.1997 г.)

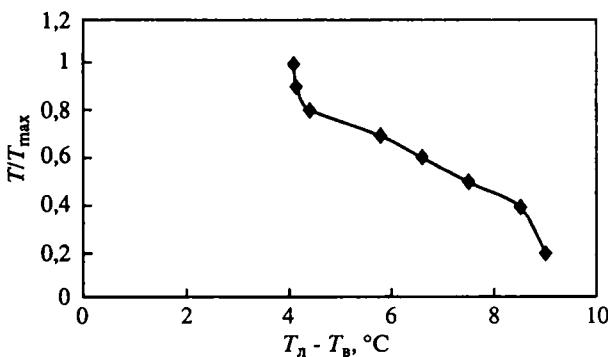


Рис. 5. Зависимость приведенной интенсивности транспирации от разности температур лист–воздух (14.07.1997 г.)

При изучении этой зависимости для исключения влияния остальных факторов внешней среды они были стабилизированы и равнялись: $T_b = 22-24^{\circ}\text{C}$; $h_a = 0,7-0,8$, освещенность $0,5 \text{ квт}/\text{м}^2$.

Из приведенного графика (рис. 4) видно, что T/T_{\max} равно 0,9 при 70% НВ, затем плавно снижается вплоть до значения 0,2 при 30% НВ.

Для изучения зависимости $T_l - T_b = f(T/T_{\max})$, были стабилизированы основные факторы внешней среды: $T_b = 22-24^{\circ}\text{C}$; $h_a = 0,7-0,8$, освещенность $0,5 \text{ квт}/\text{м}^2$, $W_{\text{поч.}} = 70-80\%$ НВ, а для изменения интенсивности транспирации устьица листьев замазывали вазелином или латексом.

Как видно из приведенного графика (рис. 5), при максимальной транспирации и освещенности $0,5 \text{ квт}/\text{м}^2$ перегрев листа составлял $4,1^{\circ}$, затем по мере уменьшения интенсивности транспирации и, следовательно, уменьшения ее охлаждающего воздействия происходил перегрев листа и при $T/T_{\max} = 0,2$ он составил 9° .

Остальные зависимости были также аппроксимированы полиномом 5-й степени и соответственно равнялись:

$$D_b = f(T/T_{\max}); C_0 = -0,595; C_1 = 0,273; C_2 = -0,02; C_3 = 0,002; \\ C_4 = 0; C_5 = 0.$$

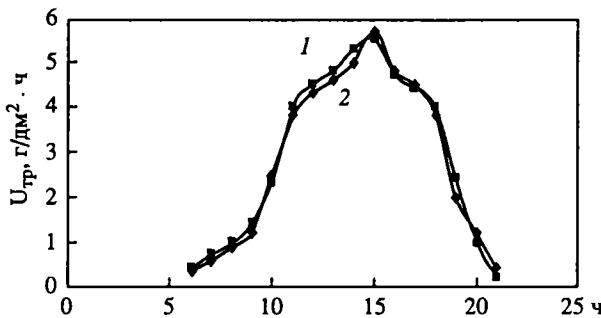


Рис. 6. Изменение интенсивности транспирации эхинации пурпурной за светлое время суток (17.07.1997 г.)

$$W_{\text{ноч.}} = f(T/T_{\max}); C_0 = 1,384; C_1 = -0,133; C_2 = 0,005; C_3 = 0;$$

$$C_4 = 0; C_5 = 0.$$

$$T_{\text{л.}} - T_{\text{в.}} = f(T/T_{\max}); C_0 = 89,188; C_1 = -70,685; C_2 = 22,296;$$

$$C_3 = -3,463; C_4 = 0,26; C_5 = -0,008.$$

Полученные зависимости позволяют рассчитать интенсивность транспирации в любой момент времени с интервалом в 1 ч.

Как видно из приведенного графика (рис. 6), экспериментальная и теоретическая кривые близки по форме, а расчет показывает, что погрешность модели не превышает 15–20%. Такая модель уже может иметь прогностическое значение [7, 10].

При проведении исследований в условиях вегетационного опыта мы также исследовали взаимосвязь между факторами внешней среды и интенсивностью транспирации. В качестве независимых переменных были взяты:

- интенсивность суммарной солнечной радиации, квт/м², – X1;
- влажность воздуха, %, – X2;
- температура воздуха, °С, – X3;
- температура почвы, °С, – X5;
- дефицит влажности воздуха, Гпа, – X4;
- разность температур лист–воздух, °С, – X6.

В процессе эксперимента растения поливали до 90–70% НВ.

Уравнение множественной регрессии для интенсивности транспирации – у (зависимая переменная) – имеет вид:

$$y = 0,870 + 4,4501X1 - 0,00511X2 - 0,0979X3 + 4,664X4 - 4,562X5 + 0,351X6;$$

Коэффициент детерминации: $R^2 = 0,99854$.

Как видно из рис. 7, экспериментальная и теоретическая зависимости очень близки по форме, и эта модель также может иметь прогностическое значение.

Весь период развития эхинации пурпурной (см. таблицу) был разбит нами на 12 декад. Для них были рассчитаны средние за декаду значения параметров внешней среды (данные метеостанции “Никитский сад” и наши измерения): температура воздуха, °С; суммарные осадки, мм; продолжительность солнечного сияния, ч; температура почвы, °С; относительная влажность воздуха, %; разность температур лист–воздух, °С (наши измерения).

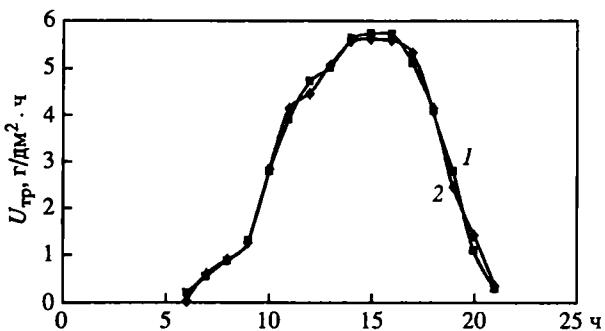


Рис. 7. Изменение интенсивности транспирации эхинации пурпурной за светлое время суток (19.07.1997 г.)

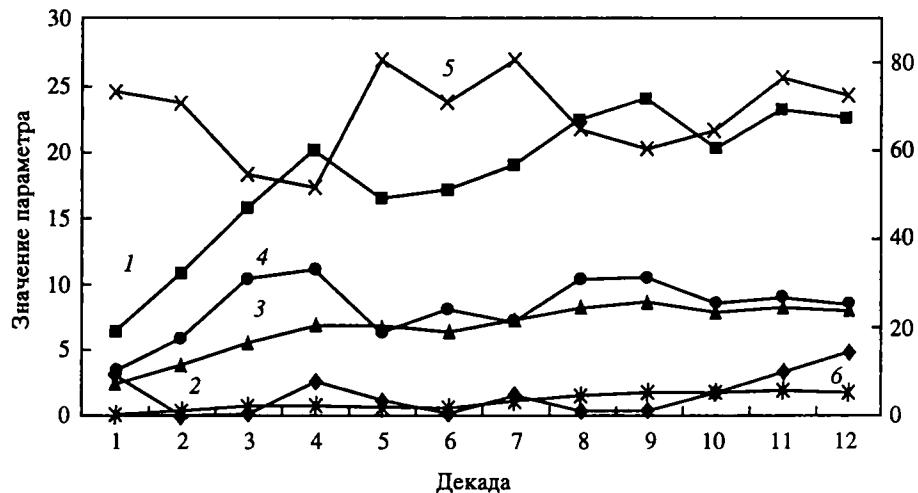


Рис. 8. Естественные изменения (средних за декаду) значений измеряемых параметров окружающей среды на протяжении периода вегетации (1997 г.) эхинации пурпурной

На рис. 8 приведены естественные изменения (средних за декаду) значений измеряемых параметров окружающей среды на протяжении периода вегетации (1997 г.) эхинации пурпурной.

Исходя из этих данных, построили математическую модель (уравнение множественной линейной регрессии) зависимости интенсивности транспирации от факторов внешней среды:

$$y = -0,0233 + 0,4002X_1 - 0,0786X_2 - 0,0297X_3 - 0,292X_4 - 0,00641X_5 + 0,314X_6;$$

Коэффициент детерминации: $R^2 = 0,99543$.

На рис. 9 приведены изменения интенсивности транспирации на протяжении периода вегетации эхинации пурпурной (1997 г.).

Как видно из рис. 9, экспериментальная и теоретическая зависимости не сильно отличаются.

Расчеты показали, что максимальная ошибка модели составляет 20–25%, что для биологических объектов вполне приемлемо.

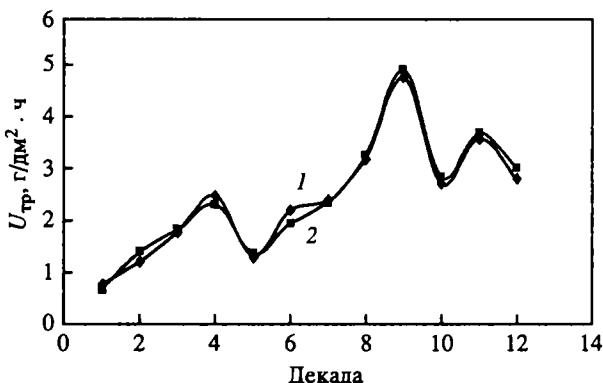


Рис. 9. Изменение интенсивности транспирации на протяжении периода вегетации эхинации пурпурной (1997 г.)

1 – экспериментальная зависимость, 2 – теоретическая зависимость

Проведенные нами исследования по изучению особенностей динамики водного режима эхинации пурпурной в факторостатных условиях и условиях вегетационного опыта позволили изучить зависимость интенсивности транспирации от основных факторов внешней среды, что дало возможность построить динамическую модель этого процесса с интервалом времени в 1 ч. Ошибка модели составила 15–20%, что имеет прогностическое значение.

Подразделение всего периода вегетации эхинации пурпурной на 12 декад и нахождение зависимости между средними за декаду значениями основных факторов внешней среды и интенсивностью транспирации позволило построить динамическую модель водного режима с указанным выше шагом. Точность модели, естественно, ниже (20–25%), однако для биологических объектов она тоже может иметь прогностическое значение.

ЛИТЕРАТУРА

- Бондаренко А.К., Чуб В.Г., Бондаренко Б.С., Овдиенко О.А. Лекарственные растения юга Украины. Киев: Ассоц. укр. экспортеров печат. продукции, 1992. 262 с.
- Гаммерман А.Ф., Кудаев Г.Н., Яценко-Хмелевский А.А. Лекарственные растения. М.: Высш. шк., 1984. 400 с.
- Изучение и использование эхинации: Материалы междунар. науч. конф. Полтава, 1998. 151 с.
- Илиева С. Лекарственные культуры. София, 1981. 262 с.
- Самородов В.Н., Поселов С.В. Эхинация в Украине. Полтава: Верстка, 1999. 51 с.
- Балыков Н.Г. Методы и устройства автоматической регистрации процессов роста древесных растений // Биофизические методы исследований в экофизиологии древесных растений. Л.: Наука, 1979. С. 18–34.
- Ильинский О.А., Лищук А.И., Ушкаремко В.А. Фитомониторинг в растениеводстве. Херсон, 1987. 235 с.
- Клейман Э.И. Водный режим растений при резких изменениях факторов среды: Автореф. дис. канд. биол. наук. Кишинев, 1988. 17 с.
- А.с. 1337645 СССР. Устройство для контроля относительного изменения тurgесцентности / А.Н. Балашов, Д.С. Рубинштейн, Ю.Д. Тон. Опубл. 1987, Бюл. № 34.
- Ильинский О.А., Работагов В.Д., Федорчук М.И. Зависимость роста биомассы эхинации пурпурной от внешних условий и минерального питания // Материалы междунар. науч. конф. "Экологические основы онтогенеза природных и культурных сообществ в дендропарках Евразии". Херсон, 2001. С. 33–35.

SUMMARY

*Il'nitsky O.A. Characteristics of water regimen dynamics in *Echinacea purpurea* (L.) Moench.*

The dynamic model of daily transpiration was developed on the basis of laboratory and field observations. An error of the model was equal to 15–20%. Degree of detail in the model of growing season transpiration was equal to 20–25% only, but it was believed to be quite enough for biological objects.

УДК 582.661.56:632.111.5

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРСТИКА ОСОБЕННОСТЕЙ ВОДНОГО РЕЖИМА ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ПОДСЕМ. *OPUNTOIOIDEAE* В СВЯЗИ С ИХ МОРОЗОСТОЙКОСТЬЮ

Т.Б. Губанова

Подсемейство *Opuntoioideae* K. Sch. объединяет 16 родов и более 500 видов, ареал которых характеризуется различными климатическими условиями. Территория, на которой распространены представители этого подсемейства, простирается от Канады до Патагонии и от океанического побережья до границы вечных снегов в Андах [1].

Коллекция Никитского ботанического сада (НБС) насчитывает около 60 представителей подсем. *Opuntoioideae*. Большинство из них легко размножаются черенкованием и отличаются быстрым ростом. Необычайная жизнеспособность и высокая декоративность в течение всего года позволяют использовать опунции для озеленения склонов и брововых земель в виде создания "кактусовых горок". Однако в настоящее время для круглогодичной экспозиции в парках и рекреационных зонах ЮБК широкое применение имеют лишь четыре вида из рода *Opuntia* Mill. Представители родов *Cylindropuntia* (Eng.) Knuth Emeng. Backb. и *Austrocylindropuntia* Backb. в настоящее время практически не используются в зеленом строительстве, несмотря на их декоративную ценность.

Основным препятствием для увеличения видового разнообразия этих ценных декоративных растений в парках и рекреационных зонах является недостаточная изученность их морозоустойчивости. Как показали наши исследования, представители рода *Opuntia* очень разнятся по степени морозостойкости от -10 до -25° . Сегменты опунций являются водозапасающим органом, и по всей вероятности, особенности водного режима будут являться косвенными показателями степени морозоустойчивости [2].

Поэтому основная задача наших исследований заключалась в выделении информативных физиологических характеристик, которые могут быть использованы с целью диагностики степени морозоустойчивости и разработки рекомендаций для круглогодичной экспозиции опунций.

Исследования проводили на базе коллекции кактусов НБС–ННЦ в период с 1999 по 2002 гг.

Объектами исследований служили представители трех родов из подсем. *Opuntoioideae*: *Austrocylindropuntia subulata* (Muehlhf.) Backb., *Cylindropuntia imbricata* (Haw.) Knuth., *C. tunicata* (Lehm.) Knuth., *C. molesta* (Brand.) Knuth., *Opuntia*

Таблица 1

Максимальные значения критических температур для представителей подсем. Opuntioideae и типы их повреждений при действии отрицательных температур

Вид	Характер повреждений	Значения критических температур
<i>A. subulata</i>	Инфильтрационные пятна	-10
<i>C. imbricata</i>	Неравномерное усыхание	-20
<i>C. molesta</i>	Верхушечное усыхание	-20
<i>C. tunicata</i>	Неравномерное усыхание	-15
<i>O. ficus-indica</i>	Белесый налет, инфильтрационные пятна	-10
<i>O. robusta</i>	Белесый налет, некрозы, инфильтрационные пятна	-15
<i>O. microdasis</i>	То же	-20
<i>O. leucotricha</i>	"	-15
<i>O. phaeacanta</i>	Белесый налет, некрозы	-20
<i>O. engelmannii</i>	То же	-20
<i>O. lindchimerii</i>		-20

ficus-indica (L.) Mill., *O. leucotricha* DC., *O. microdasis* (Lehm.) Pfeiff., *O. robusta* Wendl., *O. phaeacanta* Eng., *O. engelmannii* Eng., *O. lindchimerii* SD.

Морозоустойчивость и характер повреждений оценивали путем визуальных наблюдений за зимующими в незащищенном грунте растениями, а также с помощью метода искусственного промораживания однолетних сегментов. Значения критических температур определяли по методу ступенчатого промораживания в лаборатории с последующим наблюдением за состоянием сегментов [3]. Оценку повреждений в лабораторных опытах осуществляли в течение 2 нед. В табл. 1 приведены средние за 3 года величины критических температур.

В качестве характеристик водного режима были проанализированы динамика общей оводненности тканей и характер распределения воды по высоте сегментов. Общее количество воды в тканях и ее распределение по высоте сегментов определяли один раз в месяц (вторая декада) в период с мая по март, путем прямого высушивания в термостате при температуре 105°.

По данным агрометеостанции "Никитский сад", за годы наблюдений (с 1999 по 2002) зима 2001/2002 г. отличалась жесткими метеоусловиями. В декабре 2001 г. была зафиксирована активная циклоническая деятельность: волны тепла сменялись волнами холода. Абсолютный минимум температуры воздуха наблюдался в январе и составил -10,4°, а на поверхности почвы -14,8°. Поэтому в табл. 2 по динамике общей оводненности тканей и распределению воды по высоте сегментов приведены результаты за 2001–2002 гг., как наиболее показательные.

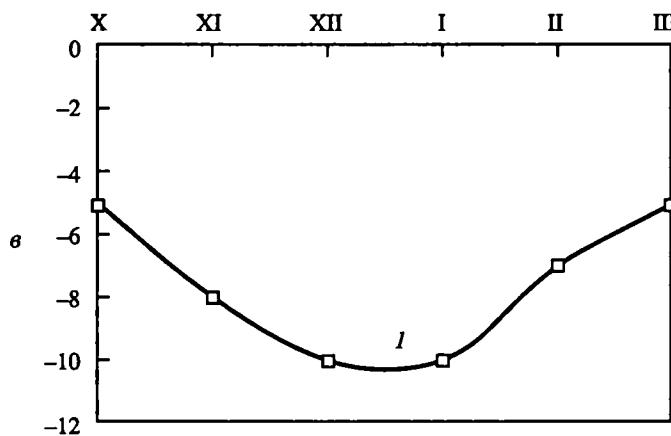
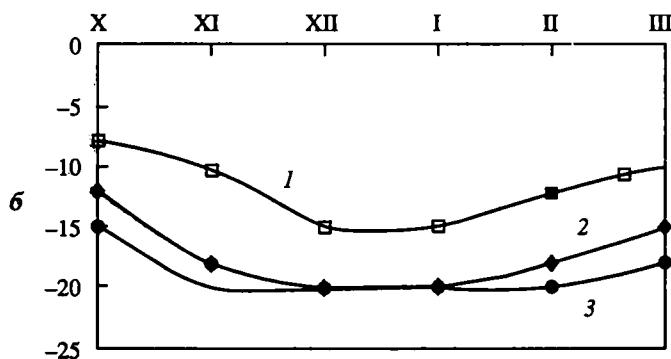
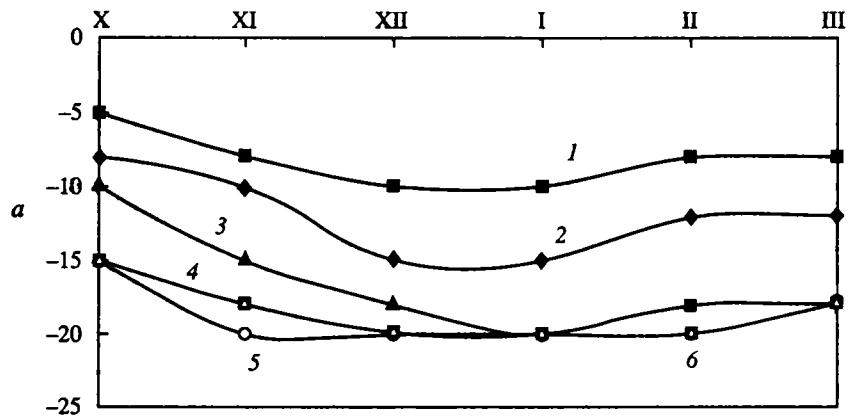
Повторность опытов 3-кратная, материал обработан статистически по методу стандартных отклонений [4]. Средняя ошибка в измерениях не превышала 1,5%. Достоверность различий устанавливали с помощью критерия Стьюдента.

Опыты по искусственному промораживанию однолетних сегментов позволили определить критические значения температур и характер повреждений для каждого из изучаемых видов. Данные приведены в табл. 1.

На основании полученных значений критических температур натурализовавшиеся в Крыму виды рода *Opuntia* – *O. phaeacanta*, *O. engelmanii*, *O. lindheimerii* – следует считать морозостойкими. Низкую степень морозоустойчивости проявили *O. ficus-indica* и *O. robusta* (критическая температура -10°). При этом установлено, что повреждения на сегментах видов рода *Opuntia* появляются по мере нарастания напряженности температурного фактора в следующем порядке: белесый налет ($-3 \div -5^{\circ}$), некрозы ($-10 \div -15^{\circ}$), инфильтрационные пятна ($-10 \div -20^{\circ}$). Микроскопические исследования некрозов показали, что в данном случае повреждены только эпидермальные ткани, целостность паренхимы не нарушена. Несмотря на то что площадь некрозов может занимать до 20% общей поверхности сегмента (*O. microdasys*), такой тип повреждений в целом не влияет на жизнеспособность, но снижает декоративные качества. Появление инфильтрационных пятен связано с повреждением глубоко лежащих паренхимных тканей, и в зависимости от площади поврежденной поверхности может привести к полной гибели сегмента. Более детально эти типы повреждений были описаны ранее [5].

Искусственное промораживание сегментов представителей родов *Cylindropuntia* и *Austrocylindropuntia* показало, что инфильтрационные пятна появляются только у *A. subulata*. Среди видов рода *Cylindropuntia* устойчивыми к действию отрицательных температур оказались *C. imbricata* и *C. molesta* (-20°). Критическая температура для *C. tunicata* равна -15° , что свидетельствует о его низкой морозостойкости. Для видов, относящихся к роду *Cylindropuntia*, характерно неравномерное либо верхушечное усыхание, скорость которого зависит от значения температуры и степени морозоустойчивости.

Общим для изучаемых представителей подсем. *Opuntioideae* является образование на сегментах белесого налета, основной компонент которого составляют соли щавелевой кислоты. Ступенчатое промораживание однолетних сегментов опунций в осенне-зимний период позволило установить, что критические температуры изменялись с течением времени. В начале холодного периода (октябрь) их значения были выше по сравнению с серединой зимы (январь). В начале весны, когда устанавливается относительно теплая погода (среднесуточная температура воздуха составляет $8\text{--}10^{\circ}$), значения критических температур повышались. Причем следует отметить, что чем более морозоустойчив вид, тем раньше устанавливались максимальные значения критических температур. Так, сегменты натурализовавшихся морозостойких видов (*O. phaeacanta*, *O. engelmanii*, *O. lindheimerii*) выдерживали промораживание при температуре -15° в октябре. Критические температуры сегментов, неустойчивых к отрицательным температурам видов (*O. robusta* и *O. leucotricha*), достигали этого уровня в декабре либо погибали при более низких температурах (*O. ficus-indica*, *A. subulata*). В конце холодного периода (март) значения критических температур у морозостойких видов практически не менялись или повышались на 2° , в то время как для видов с низкой морозостойкостью значения критических температур в марте практически не отличались от октябрьских величин. Наблюдаемая динамика критических температур позволила предположить, что вероятность повреждения сегментов видов *A. subulata*, *O. ficus-indica*, *O. robusta* и *O. leucotricha* раннеосенними и поздневесенними заморозками достаточно высока, что необходимо учитывать при интродукции этих растений. Морозостойкость таких видов, как *O. phaeacanta*, *O. engelmanii*, *O. lindheimerii*, *C. imbricata* и *C. molesta*, относительно стабильна, поэтому вероятность повреждения весенними и осенними морозами для них значительно меньше.



Изменение значений критических температур у представителей трех родов подсем. *Opuntioideae* в течение осенне-зимнего периода (октябрь–март)

a – *Opuntia*: 1 – *O. jicus-indica*, 2 – *O. leucotricha*, 3 – *O. microdasis*, 4 – *O. engelmannii*,
5 – *O. phaeacantha*, 6 – *O. lindheimeri*; *b* – *Cylindropuntia*: 1 – *C. tunicata*, 2 – *C. imbricata*, 3 – *C. molesta*;
c – *Austrocylindropuntia*: 1 – *A. subulata*

Результаты наблюдений за изменением величин критических температур в осенне-зимний период демонстрирует рис. 1.

Определение количества воды в тканях в течение вегетации и зимнего периода у видов подсем. *Opuntioideae* показало, что степень морозоустойчивости связана с динамикой общей оводненности сегментов (табл. 2).

Таблица 2

Изменение общей оводненности тканей сегментов видов подсем.
Opuntioideae в течение вегетационного периода 2001/2002 г.

Вид	Количество воды, % по отношению к сырому веществу										
	май	июнь	июль	август	сентябрь	октябрь	ноябрь	декабрь	январь	февраль	март
<i>A. subulata</i>	95	95	90	85	86	83	87	84	98	98	98
<i>C. imbricata</i>	90	86	82	79	78	75	71	70	71	73	77
<i>C. molesta</i>	88	89	82	76	74	73	70	71	68	70	75
<i>C. tunicata</i>	92	88	83	83	76	74	74	71	69	75	78
<i>O. ficus-indica</i>	98	96	93	95	90	95	93	94	98	98	98
<i>O. robusta</i>	98	94	94	86	82	84	80	77	79	75	80
<i>O. microdasis</i>	94	90	87	83	84	78	77	73	72	73	75
<i>O. leucotricha</i>	97	95	93	93	91	85	83	77	75	78	76
<i>O. phaeacantha</i>	86	84	78	74	74	68	65	62	66	65	68
<i>O. engelmannii</i>	89	87	84	80	75	75	76	73	70	71	75
<i>O. lindheimerii</i>	88	89	83	78	74	76	73	71	68	72	77

В период активного роста (май–июнь) у большинства видов опунций в сегментах содержится около 90% воды. Однако следует отметить, что у развивающихся сегментов натурализовавшихся видов (*O. phaeacantha*, *O. engelmannii*) уровень оводненности на 10–12% ниже по сравнению с видами, неустойчивыми к отрицательным температурам. В середине лета (июль) у опунций заканчивается активный рост, опадаютrudиментарные листья, а межвидовые различия в количестве воды в тканях становятся более четкими. Установлено, что в это время в тканях морозостойких видов (*C. molesta*, *O. phaeacantha*, *O. engelmannii*) количество воды уменьшается до 78–84%. Ткани видов с низкой степенью устойчивости (*O. ficus-indica*, *A. subulata*) оводнены на 90–93%.

Особое значение имеет уровень оводненности в начале холодного периода года, когда растения переходят в состояние покоя. У морозостойких видов *C. molesta*, *O. phaeacantha*, *O. engelmannii* отмечено резкое снижение уровня оводненности тканей в ноябре и декабре, в среднем до 65–70%. Такое количество воды в тканях сегментов сохранялось до начала весны (март).

Возрастание оводненности тканей в зимний период, наблюдавшееся у *O. ficus-indica* и *A. subulata*, по нашему мнению, связано с обширной инфильтрацией сегментов (30–60% от общей площади). В марте нами была зафиксирована гибель поврежденных сегментов. Полученные данные согласуются с результатами опытов по искусственно промораживанию. Виды *O. ficus-indica*, *A. subulata* характеризуются минимальной степенью морозоустойчивости (критическая температура -10°), а абсолютный минимум в период исследований составил $-10,4^{\circ}$.

Таким образом, для относительно морозоустойчивых видов характерны более низкая оводненность тканей сегментов и резкое ее снижение в начале зимнего периода. Виды опунций с низкой устойчивостью к действию отрицательных температур сохраняют высокий уровень оводненности тканей в холодное время года.

Таблица 3

Содержание воды в верхушках и основаниях сегментов представителей подсем. Opuntioideae в течение вегетационного периода 2001/2002 г.

Вид		Количество воды, % по отношению к сырому веществу											
		май	июнь	июль	август	сентябрь	октябрь	ноябрь	декабрь	январь	февраль	март	
<i>A. subulata</i>	Верх	98	98	95	93	90	91	87	88	94	98	97	
	Низ	95	94	90	88	84	83	80	80	92	96	97	
<i>C. imbricata</i>	Верх	92	91	88	85	83	78	76	74	73	75	74	
	Низ	86	85	84	82	80	76	75	74	72	73	73	
<i>C. molesta</i>	Верх	91	90	87	83	81	78	75	74	73	74	73	
	Низ	87	85	84	82	79	77	74	75	72	73	71	
<i>C. tunicata</i>	Верх	97	95	92	86	85	80	77	78	76	75	77	
	Низ	91	92	89	83	83	76	74	75	74	73	75	
<i>O. ficus-indica</i>	Верх	98	98	96	93	90	92	89	88	90	96	98	
	Низ	98	96	97	92	83	85	84	83	87	95	97	
<i>O. robusta</i>	Верх	98	95	90	88	86	80	78	76	77	76	79	
	Низ	96	93	87	84	81	76	75	74	75	72	75	
<i>O. microdasis</i>	Верх	97	93	91	86	83	79	76	77	74	77	79	
	Низ	97	91	87	83	81	77	74	75	72	76	77	
<i>O. leucotricha</i>	Верх	98	97	93	89	84	79	80	77	75	79	79	
	Низ	96	94	91	85	81	76	76	73	77	79	76	
<i>O. phaeacantha</i>	Верх	94	90	84	78	77	75	68	65	66	70	70	
	Низ	91	87	82	77	75	74	67	66	67	68	69	
<i>O. engelmannii</i>	Верх	92	90	89	81	78	79	77	75	76	77	80	
	Низ	90	87	86	79	77	77	76	74	74	75	79	
<i>O. lindchimerii</i>	Верх	91	88	85	81	76	76	74	75	75	77	78	
	Низ	89	85	76	76	74	74	73	74	73	75	76	

П р и м е ч а н и е Различия более 1,5% являются значимыми.

Изучение динамики распределения воды по высоте сегментов показало, что практически у всех представителей подсем. *Opuntioideae* в весенне-летний период верхушки сегментов оводнены сильнее по сравнению с основанием (табл. 3). Эти различия уменьшаются осенью, и в начале зимы сохраняются лишь у видов с минимальной морозостойчивостью (*O. ficus-indica*, *A. subulata*). В частности, разница между количеством воды в верхушках и основаниях сегментов у *O. ficus-indica* в ноябре составила 5%. Визуальные наблюдения и результаты опытов по искусственно промораживанию показали, что некрозы и инфильтрационные пятна, вызванные действием отрицательных температур, появляются в верхней части сегментов.

Для *C. molesta* и натурализовавшихся видов *O. phaeacantha*, *O. lindchimerii*, *O. engelmannii*, характеризующихся максимальной морозостойкостью, нами отмечено исчезновение достоверных различий в оводненности верхушки и осно-

вания сегментов уже в августе. Данные фенологических наблюдений показали, что это явление соответствует окончанию активного роста.

Таким образом, результаты исследований динамики содержания воды в тканях и ее распределения по высоте сегментов у интродуцированных на ЮБК представителей подсем. *Opuntioideae* показали, что их степень морозоустойчивости находится в прямой зависимости от уровня оводненности. Виды, содержащие в начале зимы 85–90% воды в тканях сегментов, в большей степени повреждаются отрицательными температурами по сравнению с видами, сегменты которых оводнены в среднем на 68–75%.

Для опунций с низкой степенью морозостойкости характерно сохранение достоверных различий в количестве воды между верхушкой и основанием сегментов в течение всего периода вегетации. Причем более оводненные верхушки сегментов сильнее повреждаются отрицательными температурами по сравнению с их основаниями. Мы считаем, что рассмотренные особенности водного режима видоспецифичны и могут служить косвенными показателями морозоустойчивости опунций при их интродукции.

Анализ полученных данных позволил отнести *O. phaeacantha*, *O. lindheimerii*, *O. engelmannii*, *O. microdasys*, *C. imbricata*, *C. molesta* к группе морозоустойчивых видов и рекомендовать их для круглогодичной экспозиции в открытом грунте на ЮБК.

Автор выражает искреннюю благодарность за помощь в проведении экспериментов и анализе результатов кандидату биологических наук Т.С. Елмановой и Р.Д. Ореховой.

ЛИТЕРАТУРА

1. Backeberg C. Das Kakteenlexicon. Jena: Fischer, 1976. 822 S.
2. Туманов И.И. Физиологические основы зимостойкости культурных растений. М.: Сельхозгиз, 1940. 361 с.
3. Губanova Т.Б., Корсакова С.П., Белоусова О.В. Оценка морозоустойчивости видов рода опунция в условиях ЮБК // Тр. Междунар. конф. "Современные проблемы интродукции растений". Черновцы, 2002.
4. Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высш. шк., 1990. 315 с.
5. Губanova Т.Б., Белоусова О.В. Перспективы использования опунций в озеленении рекреационных зон ЮБК // Тр. Междунар. конф. "Теоретические и прикладные аспекты интродукции". Умань, 2002.

SUMMARY

Gubanova T.B. Comparative characteristics of water regimen in plant species of the subfamily *Opuntioideae* in connection with winter hardiness

The winter hardiness of 11 plant species under study has been found to be in accordance with total water content in tissues and water distribution in segments. The hardy plant species have been recommended to cultivate in parks at the south seashore in the Crimea.

ИЗУЧЕНИЕ ОСОБЕННОСТЕЙ АДАПТАЦИИ *PINUS KOCHIANA* KLOTZSCH ПОД ДЕЙСТВИЕМ ЛИМИТИРУЮЩИХ ФАКТОРОВ

В.П. Коба

В настоящее время изучение особенностей адаптации и пределов толерантности растений в связи с проблемами их охраны и воспроизводства является одной из главных задач заповедного дела. В Крыму наиболее ценными являются хвойные леса, которые в большей части формируются представителями видов рода *Pinus*. Занимая сравнительно небольшую площадь, хвойные леса играют важнейшую почвовлагозащитную роль на южном макросклоне Главной гряды Крымских гор.

В Крыму проходит северная граница распространения лесов из *P. kochiana*. Поэтому при изучении особенностей роста и развития данного вида особый интерес представляют вопросы, связанные с оценкой специфики реакции организма на действие лимитирующих факторов на краевых участках ареала.

Для масштабных полевых исследований жизненного потенциала одним из наиболее перспективных является метод изучения состояния тканей растений посредством оценки электропроводности. Еще в начале прошлого столетия рядом исследователей было установлено, что электропроводность живой ткани на высоких частотах ниже, чем при измерении на низких частотах, сопротивление поврежденных или мертвых клеток не зависит от частоты [1]. В дальнейшем эти характеристики были широко использованы при изучении жизнестойкости различных растений [2, 3, 4].

Работы проводили в естественных лесах *P. kochiana*. На южном макросклоне Главной гряды Крымских гор в пределах высот 500–1250 м над ур. моря по гипсометрическому профилю были заложены 4 пробные площади. После анализа таксационных показателей древостоя на каждой пробной площади было подобрано десять модельных деревьев. У модельных деревьев на высоте груди (1,3 м от земли) в пятикратной повторности измеряли импеданс тканей ствола. Побеги и хвою для анализа брали из средней части кроны с южной стороны. Импеданс тканей побегов измеряли в пятикратной повторности, импеданс тканей хвои – в десятикратной.

Оценку комплексного сопротивления различных структур проводили в осенний период 2002 г., используя портативный прибор, собранный на основе схемы, разработанной Л. Осипковым [5]. При создании прибора были применены современные микросхемы и цифровой индикатор наблюдаемых параметров, что позволило существенно повысить точность и надежность его работы. В медицинированном приборе применяли также наиболее оптимальные для работы с древесными растениями: стандартные электроды от влагомера древесины ЭВ-2К с расстоянием между иглами 1 см. Для более полной оценки качественных характеристик биологического объекта импеданс определяли на низкой (1 кГц) и высокой (1 мГц) частотах.

Количественные результаты обрабатывали на ЭВМ с применением индивидуально разработанных компьютерных программ статистического анализа [6].

Таблица 1

Таксационные характеристики *P. kochiana* по пробным площадям

Номер	Высота над уровнем моря	Средняя высота, м	Средний диаметр, см	Средний возраст, лет
1	500	16,0	39,4	140
2	900	16,1	41,5	142
3	1100	12,3	38,8	123
4	1250	9,5	34,9	130

В Крыму леса из *P. kochiana* произрастают в Бахчисарайско-Ялтинском районе от Ялты до Алушты и приурочены к южному макросклону верхней части Главной гряды гор на высоте 900–1300 м над ур. моря. Отдельные их массивы встречаются на северном макросклоне. *P. kochiana* произрастает на сухих и свежих маломощных бурых и темно-бурых, переходных к дерновым горно-степным почвам в условиях умеренно-прохладного и влажного климата. Важнейшие экологические факторы, определяющие специфику распределения древостоев *P. kochiana* на южном макросклоне Главной гряды Крымских гор, – изменение мощности почв и гидротермического режима, на основании чего формируется экологический ряд, отражающий эколого-фитоценотическую дифференацию насаждений [7].

Деревья пробных площадей № 1, 2 имеют практически одинаковые биометрические и возрастные характеристики (табл. 1). Средняя высота деревьев здесь – 16,1 м, средний диаметр – 39,4 и 41,5 см, средний возраст – 140 и 142 года. С увеличением высоты местопроизрастания над уровнем моря на пробной площади № 3 при некотором снижении возраста древостоев заметно уменьшилась их средняя высота – 12,3 м. На высоте 1250 м, несмотря на увеличение возраста насаждений в сравнении с пробной площадью № 3, тенденция снижения биометрических характеристик сохраняется. Средняя высота здесь составила 9,5 м, средний диаметр – 34,9. Таким образом, влияние ограничивающих факторов, определяющих снижение биометрических характеристик древостоев *P. kochiana*, начинает заметно проявляться с высоты 1100 м над ур. моря, с продвижением вверх по южному макросклону Главной гряды Крымских гор это влияние усиливается.

Анализ динамики биофизических характеристик *P. kochiana* показывает, что наиболее высокие значения импеданса тканей ствола наблюдаются в насаждениях нижнего пояса. На пробной площади № 1 средние значения данного показателя (в кОм) на частоте измерения 1 мГц и 1 кГц соответственно были $62,0 \pm 2,2$ и $82,0 \pm 3,4$ (табл. 2). На высоте 900 м над ур. моря величина импеданса тканей ствола резко снижается, имея средние значения $41,6 \pm 0,9$ на частоте измерения 1 мГц и $51,6 \pm 1,4$ на частоте 1 кГц, что на 32,9% и 37,1% меньше соответствующих значений для пробной площади с высотной отметкой 500 м. В дальнейшем с подъемом по склону импеданс тканей ствола увеличивается, достигая на пробной площади № 4 значений $50,3 \pm 0,9$ на высокой частоте и $61,4 \pm 1,6$ на низкой. По мнению некоторых исследователей, увеличение импеданса характеризует повышение устойчивости растений к действию неблагоприятных факторов [2, 3, 4].

Таким образом, оценивая динамику импеданса тканей ствола деревьев, можно предположить, что популяции *P. kochiana* нижнего пояса южного макроскло-

Таблица 2
Импеданс тканей ствола *P. kochiana*

№	Высота над ур.моря	Показатель импеданса (в кОм) на разных частотах				Коэффициент поляризации	
		мГц		кГц			
		$M \pm m$	V	$M \pm m$	V	$M \pm m$	V
1	500	$62,0 \pm 2,2$	25,1	$82,0 \pm 3,4$	29,8	$1,31 \pm 0,010$	5,5
2	900	$41,6 \pm 0,9$	15,1	$51,6 \pm 1,4$	18,9	$1,23 \pm 0,008$	4,3
3	1100	$47,8 \pm 0,9$	13,7	$60,4 \pm 1,4$	15,4	$1,26 \pm 0,005$	2,7
4	1250	$50,3 \pm 0,9$	18,7	$61,4 \pm 1,6$	20,4	$1,22 \pm 0,010$	4,3

на Главной гряды Крымских гор имеют более высокий уровень толерантности. В среднем поясе, где действие лимитирующих факторов менее выражено, снижается не только величина импеданса, но и дифференциация популяции по этому показателю. Коэффициенты вариации импеданса тканей ствола (мГц) на пробных площадях № 2 и 3 были 15,1 и 13,7%, в то время как по пробным площадям № 1 и 4 они соответственно имели значения 25,1 и 18,7%. Очевидно, величина коэффициента вариации импеданса в той или иной степени отражает уровень гетерогенности популяций *P. kochiana* по данному признаку.

Изменение импеданса тканей ствола деревьев проявляет отрицательную связь с возрастом растений. На 0,1%-ном уровне значимости по критерию Стьюдента коэффициенты корреляции при измерении на высокой и низкой частотах были соответственно равны $-0,245 \pm 0,030$ и $-0,257 \pm 0,030$. Таким образом, по изучаемым деревьям на уровне тенденций наблюдается возрастное снижение их устойчивости к действию неблагоприятных факторов.

Отношение высокочастотного импеданса к низкочастотному дает показатель, который называют коэффициентом поляризации тканей. Впервые он был предложен Б.Н. Тарусовым. Считается, что величина поляризации тканей отражает уровень жизнестойкости растений [2, 8].

Коэффициент поляризации тканей ствола по отдельным деревьям изменился от 1,17 до 1,42 кОм. Минимальные средние значения ($1,22 \pm 0,010$) отмечали на высоте 1250 м над ур. моря, максимальные ($1,31 \pm 0,010$) на высоте 500 м. В среднем поясе произрастания коэффициент поляризации тканей ствола деревьев *P. kochiana* имел промежуточные значения. Общий средний показатель по гипсометрическому профилю равен $1,26 \pm 0,005$. Таким образом, некоторое увеличение коэффициента поляризации тканей ствола (по отношению к среднему по профилю показателю на 4%) свидетельствует о более высокой жизнестойкости особей популяций *P. kochiana* в нижнем поясе произрастания.

Динамика импеданса тканей побегов по пробным площадям имеет несколько иные тенденции в сравнении с изменениями импеданса тканей ствола (табл. 3). Наиболее низкие средние значения импеданса тканей побегов наблюдаются в верхнем и нижнем поясе произрастания *P. kochiana*, т.е. побеги как периферийные структуры в большей степени зависят от условий внешней среды, усиление действия ограничивающих факторов оказывает непосредственное влияние на их биофизические характеристики. Увеличение различия показателей высокочастотного и низкочастотного импеданса (для ствола это различие составляло 11,4–20 кОм, для побегов – 36,6–63,2 кОм) также свидетельствует

Таблица 3
Импеданс тканей побегов *P. kochiana*

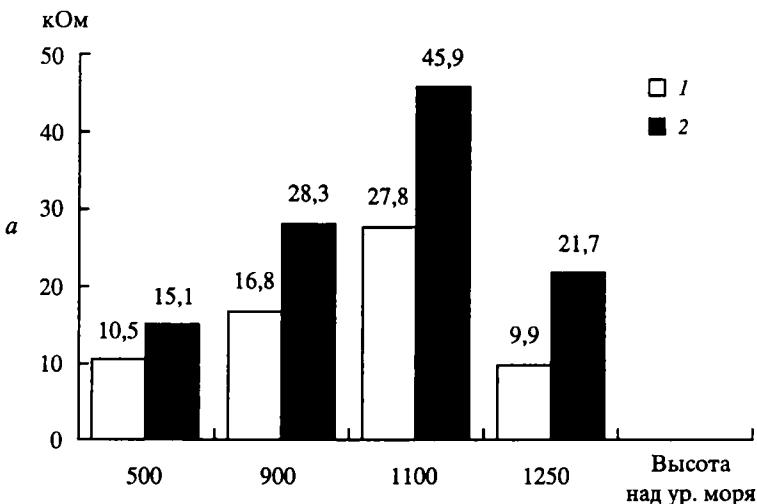
№	Высота над ур. моря	Показатель импеданса (в кОм) на разных частотах				Коэффициент поляризации			
		мГц		кГц					
		$M \pm m$	V	$M \pm m$	V				
Однолетние									
1	500	$97,1 \pm 3,3$	21,4	$141,2 \pm 4,5$	20,3	$1,46 \pm 0,009$	3,9		
2	900	$118,4 \pm 4,3$	25,6	$181,6 \pm 6,8$	26,7	$1,53 \pm 0,004$	1,4		
3	1100	$119,9 \pm 2,1$	13,2	$171,4 \pm 3,5$	14,4	$1,53 \pm 0,006$	2,7		
4	1250	$94,4 \pm 3,1$	24,8	$142,8 \pm 5,7$	26,2	$1,51 \pm 0,006$	1,6		
Двухлетние									
1	500	$86,6 \pm 2,9$	21,3	$126,1 \pm 4,2$	21,2	$1,46 \pm 0,007$	3,2		
2	900	$101,6 \pm 2,6$	25,7	$153,3 \pm 4,2$	27,5	$1,50 \pm 0,005$	3,3		
3	1100	$84,1 \pm 1,5$	12,8	$125,5 \pm 2,6$	14,3	$1,49 \pm 0,005$	2,4		
4	1250	$84,5 \pm 3,7$	21,5	$121,1 \pm 3,6$	26,8	$1,44 \pm 0,010$	3,9		

о повышении уровня реакции изменения электропроводимости в тканях побегов в связи с действием лимитирующих факторов.

Импеданс тканей побегов заметно изменяется с возрастом: у однолетних он выше, чем у двухлетних. Причем в зоне оптимальных условий произрастания *P. kochiana* уменьшение импеданса двухлетних побегов как на высокой, так и на низкой частоте измерения происходит более интенсивно в сравнении с краевыми территориями (см. рисунок, а). Уменьшение различий импеданса тканей однолетних и двухлетних побегов в древостоях нижнего и верхнего пояса, очевидно, отражает снижение интенсивности физиологических процессов в жестких условиях произрастания.

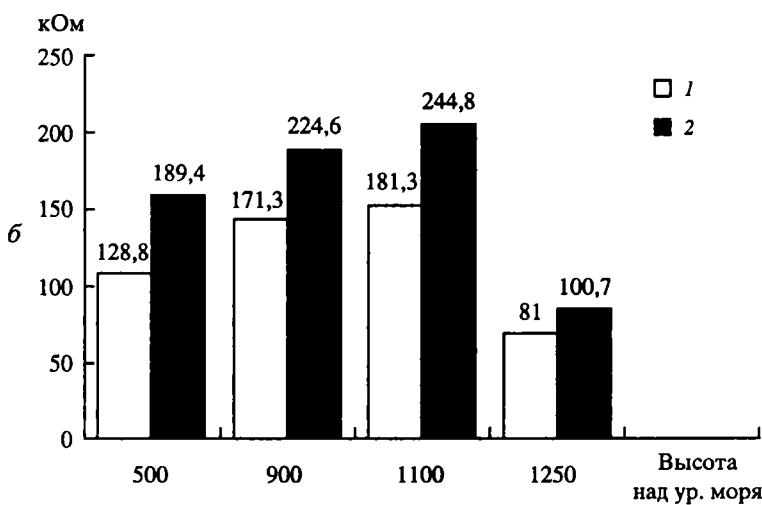
Динамика коэффициента поляризации тканей побегов в связи с условиями произрастания имеет достаточно близкие характеристики в сравнении с динамикой импеданса. Наиболее низкие значения данного коэффициента наблюдаются в нижнем и верхнем поясе, у двухлетних побегов он в целом уменьшается в сравнении с однолетними, при чем более значительно на высотах 1100–1250 м. На пробной площади нижнего пояса коэффициент поляризации тканей характеризуется самым низким уровнем и при этом имеет одинаковые средние значения для побегов первого и второго года вегетации. Очевидно, лимитирующие факторы в нижнем поясе произрастания *P. kochiana* достаточно жестко проявляют свое действие на первых же этапах формирования и развития вегетативных структур, что определяет нивелирование возрастных различий коэффициента поляризации тканей. Можно предположить, что наиболее важным лимитирующим фактором в нижнем поясе является гидротермический.

Импеданс тканей хвои имеет значения на порядок выше в сравнении с импедансом ствола и побегов (табл. 4). На низких частотах он изменялся от 939,6 до 2307,5 кОм, на высоких от 1567,1 до 3449,9 кОм. В целом импеданс тканей хвои проявляет достаточно существенную положительную связь с импедансом тканей побегов. Коэффициент корреляции на 0,1%-ном уровне значимости по *t*-критерию Стьюдента для однолетних побегов и хвои на частоте измерения 1 мГц был $0,574 \pm 0,022$, на частоте 1 кГц – $0,494 \pm 0,025$. Для двухлетних побе-



Возрастная динамика импеданса тканей побегов (а) и хвои (б) в связи с условиями произрастания

1 – мГц, 2 – кГц (по вертикали дана разница показателей импеданса однолетних и двулетних побегов (а), однолетней и двухлетней хвои (б))



гов и хвои эта связь несколько ослабевает, причем наиболее заметно при измерении высокочастотного импеданса, для которого коэффициент корреляции $r = 0,467 \pm 0,026$, в то время как для низкочастотного $r = 0,490 \pm 0,025$. Таким образом, в первый год вегетации уровень реакции физиологических процессов в тканях побегов и хвои в связи с динамикой условий произрастания имеет более высокую синхронность.

С увеличением возраста хвои импеданс ее тканей в отличие от импеданса тканей побегов возрастает (см. рисунок, б). Это, очевидно, связано с тем, что начиная со 2-го года жизни хвои, ее ассимилирующая функция меняется на запасающую [9]. Однако общий ход возрастных изменений импеданса тканей хвои по пробным площадям имеет достаточно близкую характеристику в сравнении с аналогичной динамикой импеданса для тканей побегов. Наиболее высокие

Таблица 4
Импеданс тканей хвои *P. kochiana*

№	Высота над ур. моря	Показатель импеданса (в кОм) на разных частотах				Коэффициент поляризации			
		мГц		кГц					
		$M \pm m$	V	$M \pm m$	V				
Однолетняя									
1	500	1336,7±18,4	12,3	2101,9±28,2	11,9	1,57±0,005	2,9		
2	900	1581,6±24,4	15,4	2465,1±35,7	14,5	1,56±0,004	2,4		
3	1100	1402,9±27,8	19,8	2203±40,9	18,6	1,58±0,004	2,4		
4	1250	1290,6±22,6	16,3	2057,5±36,4	15,8	1,59±0,003	1,2		
Двухлетняя									
1	500	1465,5±26,4	16,1	2291,3±37,3	14,5	1,57±0,004	2,1		
2	900	1752,9±29,1	16,6	2689,7±40,6	15,1	1,54±0,005	3,4		
3	1100	1583,9±35,3	22,3	2447,9±52,0	21,2	1,55±0,005	3,5		
4	1250	1371,6±27,7	17,6	2158,2±42,8	18,6	1,57±0,004	2,3		

возрастные различия импеданса тканей хвои наблюдаются в среднем воясе, наиболее низкие – в верхнем и нижнем.

Особый интерес представляет оценка доли влияния отдельных факторов на уровень динамики импеданса тканей. С использованием двухфакторного дисперсионного анализа были определены характеристики влияния двух наиболее важных факторов – генотипического и экологического (табл. 5). Для тканей побегов критерии Фишера определены на высоком уровне достоверности ($\alpha = 1\%$). Доля влияния генотипического и экологического факторов на данный признак в общем объеме вариации имеет сравнительно большие и примерно одинаковые значения, изменяясь от 18,8 до 20,3%. Причем на низких частотах измерения импеданса более проявляется себя генотипический фактор, на высоких частотах – экологический. Совместное влияние двух факторов на высокой частоте – 34,9%, на низкой – 35,1%, т.е. также достаточно близкие значения. В общем объеме вариансы коэффициента поляризации доля генотипической вариансы (30,0%) более чем в 2 раза превышает экологическую (12,2%), хотя совместное влияние этих факторов (34,8%) незначительно отличается от подобного влияния на уровень вариансы импеданса.

Критерии Фишера для тканей побегов и хвои также были определены на высоком уровне достоверности, за исключением коэффициента поляризации тканей хвои. При оценке влияния генотипического фактора для однолетней хвои критерий Фишера был определен на уровне значимости 5%, для двухлетней – влияние данного фактора недостоверно.

Генотипическая и экологическая составляющие вариансы импеданса тканей однолетних побегов и хвои имеют существенные различия – генотипическая у побегов почти в 4, а у хвои в 2 раза превышает экологическую. Значительно увеличивается совместное влияние этих факторов. Однако в общем объеме вариансы коэффициента поляризации тканей побегов доля влияния экологического фактора (15,3%) превышает генотипический (12,1%), при этом снижается совместное их влияние (26,6%) в сравнении с тканями ствола. Для коэффициента поляризации тканей хвои отмечается достаточно

Таблица 5
Дисперсионный анализ импеданса тканей *P. kochiana*

Вид структур	Частота измерения	Критерий Фишера			Доля влияния фактора, %		
		F_a	F_b	F_{ab}	H_a	H_b	H_{ab}
Ствол	1 мГц	43,1	416,8	39,9	18,8	20,2	34,9
	1 кГц	46,8	400,7	40,4	20,3	19,4	35,1
	Коэф. поляр.	36,6	133,8	21,4	30,0	12,2	34,8
Однолетние							
Побег	1 мГц	64,1	121,4	52,2	30,7	6,5	50,0
	1 кГц	66,9	190,1	59,2	27,8	8,8	49,1
	Коэф. поляр.	5,28	60,2	5,80	12,1	15,3	26,6
Хвоя	1 мГц	25,6	146,2	58,2	12,5	7,9	56,9
	1 кГц	27,7	138,3	58,9	13,4	7,5	57,1
	Коэф. поляр.	2,31	6,47	5,27	5,2	1,6	23,8
Двухлетние							
Побег	1 мГц	41,9	159,4	69,4	18,2	7,7	60,5
	1 кГц	59,3	184,9	80,6	21,6	7,5	58,6
	Коэф. поляр.	3,50	24,2	14,9	6,7	5,2	57,3
Хвоя	1 мГц	27,0	110,3	52,2	14,5	6,6	56,2
	1 кГц	28,4	102,1	49,9	15,7	6,3	55,2
	Коэф. поляр.	1,47	9,80	5,31	—	2,6	23,9

П р и м е ч а н и е. Фактор a – генотипическая изменчивость; фактор b – экологическая изменчивость; число степеней свободы $k_a = 9$, $k_b = 2$, $k_{ab} = 18$, для тканей ствола и побегов $k_e = 120$, для тканей хвои $k_e = 270$.

существенное снижение влияния как генотипического, так и экологического факторов.

С увеличением возраста побегов отмечается некоторое снижение генотипической и нивелирование значений экологической вариансы импеданса тканей, однако совместное их влияние в целом увеличивается. Заметно снижается генотипическая варианса коэффициента поляризации тканей побегов (6,7%) и существенно повышается доля совместного влияния анализируемых факторов (57,3%) на данный признак. У двухлетней хвои, наоборот, доля генотипической вариансы увеличивается при некотором снижении влияния экологического фактора. Совместное влияние данных факторов практически остается неизменным в сравнении с вариансой импеданса тканей однолетней хвои. Влияние генотипической составляющей на уровень поляризации тканей двухлетней хвои не выявлено, воздействие экологического фактора несколько увеличивается в сравнении с однолетней хвойой.

Таким образом, на основании результатов двухфакторного дисперсионного анализа изменчивости импеданса тканей ствола, побегов и хвои *P. kochiana* можно сделать следующие выводы. При изучении специфики процессов адаптации в связи с динамикой условий произрастания использование методов измерения импеданса позволяет на достаточно высоком уровне достоверности выделить долю влияния отдельных факторов. При определении связи биофизических

процессов с действием лимитирующих факторов более полную оценку дает анализ показателей поляризации тканей однолетних побегов, в то время как жизнестойкость на популяционном уровне наиболее адекватно отражает коэффициент поляризации тканей ствола деревьев.

ЛИТЕРАТУРА

1. Биофизические методы исследования / Под ред. Ф. Юбера. М.: Изд-во иностр. лит., 1956. 408 с.
2. Годорига П.Я. Диагностика морозоустойчивости при генетических исследованиях растений // Цитология и генетика. 1968. Т. 2, № 4. С. 237–329.
3. Рутовский И.В. Применение электрофизиологических методов при сортокиспытании тополей // Лесная генетика, селекция и семеноводство. Петрозаводск, 1970. С. 160–164.
4. Яковлева Л.В. Импеданс как фоновый признак в селекции хвойных на быстроту роста // Бюл. Никит. ботан. сада. 1983. Вып. 52. С. 20–23.
5. Осипков Л. Полевой прибор селекционера // Радио. 1968. № 8. С. 55–56.
6. Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высш. шк., 1990. 352 с.
7. Дидух Я.П. Растильность горного Крыма: (Структура, динамика, эволюция и охрана). Киев: Наук. думка, 1992. 256 с.
8. Тарусов Б.Н. Электропроводность как метод оценки жизнеспособности тканей // Арх. биол. наук. 1938. Т. 42, вып. 2. С. 120–124.
9. Физиология сосны обыкновенной. Новосибирск: Наука, 1990. 248 с.

SUMMARY

*Koba V.P. Study on adaptive characteristics of *Pinus kochiana* Klotzsch under the limiting factors*

Several biophysical indices have been investigated in pines at the southern microslope of the Crimean Mountains. The results have been analysed in connection with the weather conditions of growing season.

УДК 633.88 : 582.929.4(477.75)

СОДЕРЖАНИЕ ЭФИРНОГО МАСЛА У ШАЛФЕЯ ЛЕКАРСТВЕННОГО (*SALVIA OFFICINALIS* L.) В ПРЕДГОРНОЙ ЗОНЕ КРЫМА

С.П. Кутько, В.Д. Работягов, Т.И. Орел

Шалфей лекарственный (*Salvia officinalis* L.), семейство яснотковые (*Lamiaceae*) – полукустарник высотой до 50 см с ветвистым четырехгранным стеблем и супротивными длинночерешковыми, густоопущенными серо-зеленого цвета листьями. Шалфей был известен и применялся как лекарственное растение еще древними греками. Культивируется во всех странах Европы, в том числе на Украине. Шалфей достаточно хорошо изучен как лекарственное растение, однако как эфирномасличное он исследован недостаточно. Целью нашего исследования явилось всестороннее изучение содержания эфирного масла в различных частях растения и накопление его по фазам развития.

Для изучения были взяты растения шалфея лекарственного разного возраста (с 1-го по 10-й год жизни), выращенные из семян, полученных от свободного

переопыления растений в полевых условиях. Площадь питания одного растения 0,28 м². Эфирное масло определяли методом гидродистилляции на аппаратах Клевенджера [1] из корней, надземной части и разных частей растений. В период их массового цветения проводили сравнительную оценку по содержанию эфирного масла в различных частях растения. При изучении влияния условий года на массовую долю эфирного масла растений анализ проводили каждый год в одно и то же время (3–11 октября) в течение 5 лет (1998–2002 гг.). Для этих исследований брали растения только первого года жизни. Экспериментальные данные обрабатывали с использованием современных методов и программ по биологической статистике [2].

Анализ литературных источников [3–7] показал, что эфирное масло у шалфея лекарственного в надземной массе содержится в пределах 0,1–0,39% на сырой материал, или 0,5–2,4% на сухое вещество, а в листьях – 0,5–2,5% на сухое вещество. Встречаются единичные литературные данные по массовой доле эфирного масла по хеморассам (внутривидовая изменчивость), в органах растения, а также по фазам их развития. Совершенно нет данных по содержанию эфирного масла в корнях.

Изучение семенного материала шалфея лекарственного по массовой доле эфирного масла показало, что амплитуда изменчивости содержания эфирного масла в надземной массе довольно большая и находится в пределах от 0,2 до 0,9% на сырую массу, или 0,5–2,8% на абсолютно сухую массу. Основное количество растений (60%) накапливает эфирное масло в пределах 0,3–0,5% на сырую массу сырья, или 0,8–1,5% на сухое вещество, 15% растений содержит эфирное масло в пределах 0,2–0,3% на сырую массу сырья, или 0,5–0,8% на сухое вещество, столько же растений (15%) накапливают масло в интервале 1,51–2,0% на сухое вещество. Лишь отдельные растения имеют высокий показатель массовой доли эфирного масла (2,8% на сухое вещество). Кривая распределения растений по массовой доле эфирного масла соответствует нормальному типу.

Структурный анализ по частям растения показал различное содержание эфирного масла в органах (табл. 1). Самое низкое его содержание отмечено в корнях – 0,019–0,025% на сырую массу, или 0,04% на сухое вещество. Более высокое его содержание находится в стеблях (0,25–0,8% на сухую массу), еще больше в соцветиях (0,9–1,8% на сухую массу). Наибольшее его содержание отмечено в листьях – до 2,9% на сухую массу. Исследованием установлено, что количественное соотношение этих частей растения в надземной массе сырья (средняя проба сырья для анализа) очень сильно влияет на общую массовую долю эфирного масла. Выявлено, что цветonoносный побег является балластом в соцветии, а его процентное содержание составляет 53,2%, чем и объясняется низкое содержание эфирного масла. Установлена сопряженная связь между соотношением в сырье листьев, стеблей и цветов. Показано, что чем больше в сырье листьев и меньше стеблей, тем выше массовая доля эфирного масла в растении. Кроме того, определено, чем больше площадь листовой пластиинки и число листьев на растении, тем выше массовая доля эфирного масла. Выявлена также зависимость между числом железок на 1 мм² листа, их величиной и массовой долей эфирного масла в растении. Чем больше количество железок на 1 мм² и больше их диаметр, тем выше содержание эфирного масла. Подобная зависимость нами выявлена и на цветках у шалфея лекарственного. Чем больше число железок на чашечке (на 1 мм² длины межреберья) и диаметр железки, тем выше массовая доля эфирного масла в растении. В результате исследований установлено, что массовая доля эфирного масла зависит от возраста растений.

Таблица 1

Содержание эфирного масла у растений Salvia officinalis разного возраста в фазе массового цветения (2002 г.)

Часть растения	Массовая доля эфирного масла*					
	Год жизни растений					
	2	3	4	5	8	10
Корень	$0,03 \pm 0,020$ $0,05 \pm 0,030$	$0,03 \pm 0,025$ $0,04 \pm 0,030$	$0,02 \pm 0,030$ $0,04 \pm 0,015$	$0,03 \pm 0,025$ $0,04 \pm 0,030$	$0,02 \pm 0,015$ $0,04 \pm 0,021$	$0,02 \pm 0,030$ $0,04 \pm 0,026$
Надзем- ная масса	$0,35 \pm 0,040$ $1,35 \pm 0,110$	$0,40 \pm 0,040$ $1,43 \pm 0,140$	$0,41 \pm 0,050$ $1,57 \pm 0,130$	$0,41 \pm 0,040$ $1,52 \pm 0,130$	$0,40 \pm 0,380$ $1,30 \pm 0,100$	$0,38 \pm 0,030$ $1,22 \pm 0,110$
Стебель	$0,25 \pm 0,040$ $0,60 \pm 0,038$	$1,27 \pm 0,037$ $0,65 \pm 1,040$	$0,30 \pm 0,030$ $0,76 \pm 0,050$	$0,23 \pm 0,030$ $0,65 \pm 0,040$	$1,25 \pm 0,030$ $0,54 \pm 1,040$	$0,24 \pm 0,040$ $0,51 \pm 0,030$
Лист	$0,35 \pm 0,250$ $1,25 \pm 0,08$	$0,55 \pm 0,030$ $1,95 \pm 0,120$	$0,58 \pm 0,040$ $2,18 \pm 0,160$	$0,55 \pm 0,038$ $1,81 \pm 0,170$	$0,60 \pm 0,040$ $1,80 \pm 0,130$	$0,43 \pm 0,040$ $1,67 \pm 0,120$
Соцве- тия	$0,32 \pm 0,040$ $1,28 \pm 0,100$	$0,37 \pm 0,040$ $1,35 \pm 0,150$	$0,31 \pm 0,040$ $1,34 \pm 0,120$	$0,31 \pm 0,040$ $1,32 \pm 0,110$	$0,35 \pm 0,040$ $1,15 \pm 0,110$	$0,39 \pm 0,030$ $1,04 \pm 0,130$

* В числителе – % на сырую массу, в знаменателе – на сухую.

По мере развития растения массовая доля эфирного масла увеличивается, достигая максимума на 4-й год жизни (см. табл. 1), а затем происходит постепенное снижение и минимум наблюдается на 10-й год жизни.

Анализ растений из разных мест произрастания позволил выявить следующую закономерность: у шалфея лекарственного содержание масла изменяется в зависимости от географического места произрастания растений. Сравнительное изучение растений шалфея из разных мест показало разное содержание эфирного масла. Так, например, для шалфея прослеживается тенденция увеличения массовой доли эфирного масла в надземной части растений, произрастающих в южных регионах, по сравнению с растениями северных регионов [8].

У шалфея лекарственного нами была изучена сезонная динамика накопления эфирного масла в надземной части растений (табл. 2).

С целью определения влияния условий года на накопление эфирного масла у растений шалфея лекарственного нами проводилось определение массовой доли эфирного масла в надземной части сырья (лист + стебель) в течение 5 лет. Данные сведены в табл. 3. Анализ данных показал, что массовая доля эфирного масла зависит от условий года. Так, содержание эфирного масла колеблется от 0,34% на сырью массу в 1998 г. до 0,60% в 2002 г., что соответственно на сухое вещество составляет 1,2 и 1,65%. Основными факторами являются температура и количество осадков.

Анализ данных (см. табл. 2) показывает, что в процессе развития растений шалфея лекарственного содержание эфирного масла увеличивалось. Так, в фазе начала отрастания содержание масла было 0,2% на сырью массу сырья, в фазе “полное отрастание” его количество увеличилось до 0,3 (1,18% на сухую массу). Максимальное количество эфирного масла достигло в фазе “массовое

Таблица 2

Динамика накопления эфирного масла по фазам развития Salvia officinalis в зависимости от возраста растений (2002 г.)

Фенофаза	Массовая доля эфирного масла [*]					
	Год жизни растений					
	2	3	4	5	8	10
Отрастание	$0,19 \pm 0,006$ $0,67 \pm 0,077$	$0,26 \pm 0,015$ $0,65 \pm 0,040$	$0,030 \pm 0,018$ $0,81 \pm 0,015$	$0,24 \pm 0,030$ $0,72 \pm 0,040$	$0,23 \pm 0,034$ $0,68 \pm 0,036$	$0,24 \pm 0,022$ $0,65 \pm 0,020$
Бутонизация	$0,22 \pm 0,014$ $0,72 \pm 0,055$	$0,30 \pm 0,042$ $1,81 \pm 0,046$	$0,42 \pm 0,018$ $0,95 \pm 0,078$	$0,30 \pm 0,020$ $0,90 \pm 0,030$	$0,25 \pm 0,020$ $0,81 \pm 0,020$	$0,25 \pm 0,003$ $0,80 \pm 0,012$
Цветение						
начало	$0,32 \pm 0,006$ $0,17 \pm 0,104$	$0,34 \pm 0,029$ $1,11 \pm 0,153$	$0,43 \pm 0,027$ $1,39 \pm 0,070$	$0,40 \pm 0,040$ $1,20 \pm 0,030$	$0,38 \pm 0,050$ $1,17 \pm 0,080$	$0,37 \pm 0,030$ $1,16 \pm 0,092$
массовое	$0,37 \pm 0,009$ $1,42 \pm 0,044$	$0,40 \pm 0,025$ $1,43 \pm 0,081$	$0,49 \pm 0,028$ $1,52 \pm 0,076$	$0,45 \pm 0,020$ $1,39 \pm 0,030$	$0,44 \pm 0,016$ $1,34 \pm 0,075$	$0,42 \pm 0,008$ $1,30 \pm 0,042$
конец	$0,47 \pm 0,010$ $1,30 \pm 0,087$	$0,47 \pm 0,040$ $1,34 \pm 0,045$	$0,62 \pm 0,072$ $1,30 \pm 0,032$	$0,50 \pm 0,020$ $1,20 \pm 0,025$	$0,43 \pm 0,030$ $1,09 \pm 0,010$	$0,42 \pm 0,013$ $1,06 \pm 0,046$

* В числителе – % на сырью массу, в знаменателе – на сухую.

цветение” 1,8% на сухое сырье. Затем в фазе “конец цветения” наблюдается некоторое снижение до 1,5%, а в фазе “созревание семян” – до 1,3% на сухое вещество. Снижение масла объясняется усиленным ростом цветоносного побега и увеличением его массы в общей навеске сырья, а цветонос является балластом, так как содержит всего следы эфирного масла. В фазе “плодоношение” продолжалось дальнейшее снижение содержания эфирного масла до 1,14% на сухое вещество. Как выяснилось, такая закономерность характерна для растений *Salvia officinalis* разного возраста и не зависит от года жизни. Анализ сырья растений различного возраста, проведенный в один год (2002 г.), наглядно свидетельствует об этом.

Таким образом, исследованиями установлено, что в процессе развития растений шалфея лекарственного массовая доля эфирного масла в надземной части растения увеличивалась, достигая максимума в период массового цветения, а окончание цветения сопровождалось его снижением. Что касается содержания эфирного масла в самих листьях по фазам развития растений, то здесь наблюдается та же закономерность, но более четкая, так как нет влияния баллата на массовую долю эфирного масла. Интересно отметить, что максимальное содержание эфирного масла только в листьях несколько сдвинуто и приходится на фазу цветения, затем в течение 8 дней оно сохраняет свой максимум, а в дальнейшем отмечается его снижение. По-видимому, снижение эфирного масла в листьях связано с развитием генеративной сферы, куда идет перекачка энергии. Подтверждением нашей гипотезы являются экспериментальные данные, полученные нами по определению массовой доли эфирного масла по фазам развития шалфея, указывающие на то, что по сравнению с фазой “бутонизация”

Таблица 3

*Изменчивость массовой доли эфирного масла в шалфее лекарственном
(1-й год вегетации) в зависимости от условий года*

Стат. характеристика выборки	Массовая доля эфирного масла*				
	1998	1999	2000	2001	2002
$X \pm S_x$	$0,34 \pm 0,008$	$0,36 \pm 0,008$	$0,48 \pm 0,010$	$0,58 \pm 0,021$	$0,60 \pm 0,013$
	$1,21 \pm 0,020$	$1,53 \pm 0,126$	$1,39 \pm 0,013$	$1,56 \pm 0,030$	$1,65 \pm 0,016$
S^2	<u>0,0004</u>	<u>0,0010</u>	<u>0,0010</u>	<u>0,0020</u>	<u>0,0010</u>
	0,0020	0,0010	0,0010	0,0050	0,0010
$V, \%$	<u>5,60</u>	<u>5,30</u>	<u>4,80</u>	<u>8,30</u>	<u>5,00</u>
	3,60	18,40	2,20	4,40	2,20

* В числителе – % на сырую массу, в знаменателе – на сухую.

в фазе “плодоношение” содержание эфирного масла в листьях снизилось в 2 раза и составляло 1,14%, тогда как в период бутонизации – 2,52%.

Следует отметить, что наши исследования по определению эфирного масла в стеблях шалфея лекарственного указывают на более низкое его содержание по сравнению с листьями.

Полученные данные говорят о том, что шалфей лекарственный имеет довольно высокое содержание эфирного масла и его можно использовать как эфирномасличное растение. Так как в листьях содержится максимум эфирного масла, мы предлагаем производить сбор листьев в период бутонизации, причем стебли срезать на высоту 10 см от поверхности почвы. После жатвы растения снова развиваются и покрываются листьями, что позволяет производить вторую уборку.

ВЫВОДЫ

Изучена изменчивость массовой доли эфирного масла у семенного потомства *Salvia officinalis* L. как по частям растения (корень, стебель, лист, соцветие, цветонос и надземная масса), так и по фенологическим fazам развития. Выявлено влияние условий года и возраста растений на массовую долю эфирного масла. Установлено, что максимальное содержание эфирного масла отмечено у растений четвертого года жизни (1,56% на сухое вещество), затем идет постепенное снижение маслонакопления и минимальное – у растений 10-го года жизни. Максимум массовой доли эфирного масла приходится на fazу массового цветения. Минимальное содержание эфирного масла находится в корнях (0,04%), максимальное – в листьях (2,92% на сухое вещество).

Для шалфея лекарственного характерна высокая степень внутривидовой изменчивости. Биохимическая неоднородность семенного потомства вида свидетельствует о больших возможностях индивидуального отбора внутри вида перспективных для промышленного использования и селекции форм шалфея. Выделены формы с содержанием эфирного масла до 2,96% на сухое вещество, которые представляют интерес для селекции. Отбор на уровне хемоформ позволяет получить устойчивые и воспроизводимые в семенном потомстве растения, что дает основание рассматривать этот путь как перспективный для решения проблемы семенного размножения шалфея.

ЛИТЕРАТУРА

1. Ермаков А.И., Иконников М.И., Луковникова Г.А. и др. Методы биохимического исследования растений. Л.: Сельхозгиз, 1969. 520 с.
2. Афиши А., Эйзен С. Статистический анализ: Подход с использованием ЭВМ. М.: Мир, 1982. 488 с.
3. Илиева С. Лекарственные культуры. София: Земиздат, 1971. 301 с.
4. Кудряшев С.Н. Лекарственный шалфей // Эфирномасличные растения и их культура в Средней Азии. Ташкент: АН УзССР, 1936. С. 195–198.
5. Муравьева Д.А. Фармакогнозия. М.: Медицина, 1981. 656 с.
6. Химический анализ лекарственных растений. М.: Высш. шк., 1983. 176 с.
7. Vincenzi M.de, Mailaetti F., Densi M.R. Monographs on botanical flavouring substances used in foods // Fitoterapia. 1992. Vol. 63, № 4. P. 350.
8. Работягов В.Д., Федорчук М.И. Изучение биохимии эфирного масла *Salvia officinalis* L. // Віс. Полтав. держ. сільськогосподар. ін-ту. 2000. № 5. С. 17–21.

SUMMARY

Kutko S.P., Rabotyagov V.D., Oryel T.I. Study on volatile oil accumulation in Salvia officinalis in foothill zone in the Crimea

The dynamics of volatile oil accumulation in various parts of plant (root, stalk, leaf, inflorescence, floral shoot) has been investigated at different stages of plant development. The effect of weather conditions and plant age has been revealed.

СОДЕРЖАНИЕ

Интродукция и акклиматизация

Логвиненко И.Е., Логвиненко Л.А. Интродукция лекарственных растений на Украине Работягов В.Д., Хлыпенко Л.А., Машанов В.И., Орел Т.И., Дроботов С.А. Интродукция и селекция эфирномасличных растений в Никитском ботаническом саду Смыков В.К., Смыков А.В. Перспективы использования генофонда плодовых культур Никитского ботанического сада Казимирова Р.Н., Евтушенко А.П. Значение эдафического фактора при интродукции хвойных на Южном берегу Крыма	4 10 15 26
---	---------------------

Флористика, систематика, геоботаника

Корженевский В.В., Багрикова Н.А., Рыфф Л.Э., Левон А.Ф. Продромус растительности Крыма (20 лет на платформе флористической классификации) Крайнюк Е.С. Структура травяного покрова сосновых лесов Южного берега Крыма в условиях рекреации Саркина И.С. Новые виды макромицетов заповедника "Мыс Мартын" Маслов И.И. Фитобентос прибрежного аквального комплекса Джангульского оползневого побережья Садогурский С.Е., Белич Т.В., Садогурская С.А., Маслов И.И. Видовой состав фитобентоса природных заповедников Крыма	32 63 73 79 87
---	----------------------------

Анатомия, морфология

Шевченко С.В. Сравнительное изучение мужской и женской генеративной сферы некоторых цветковых растений Захаренко Г.С., Захаренко А.Н. Эндогенная изменчивость шишек у кипариса вечнозеленого (<i>Cupressus sempervirens</i> L.) в Крыму Сытник С.А. Морфоанатомическое строение листовой пластинки некоторых миртовых в условиях интродукции на Южном берегу Крыма Склонная Л.У., Ругузова А.И. Спермогенез у некоторых голосеменных растений в Крыму Иващенко Ю.В., Пилькевич Р.А. Физиолого-биохимические подходы к оценке устойчивости алычи к неблагоприятным факторам среды Улейская Л.И., Куликов Г.В. Электронно-микроскопическое изучение структурных изменений пластид у пестролистных форм вечнозеленых растений Опанасенко Н.Е. Особенности распространения корневой системы плодовых и орехоплодных культур на скелетных плантажированных почвах Крыма	106 121 130 137 147 152 159
---	---

Селекция, отдаленная гибридизация

Шоверистов Е.П., Шоферистова Е.Г., Комар-Темная Л.Д., Чернобай И.Г., Горина В.М. Отдаленная гибридизация косточковых плодовых растений в Крыму	175 261
--	------------

<i>Митрофанов В.И., Смыков В.К., Митрофанова И.В., Митрофанова О.В., Смыков А.В.</i>	
Адаптивная селекция и защита растений для обеспечения устойчивого садоводства юга Украины	185
<i>Зыков К.И., Клименко З.К., Тимошенко Н.М.</i> Завязываемость семян при межвидовых скрещиваниях роз под воздействием гамма-радиации	193
<i>Шолохова Т.А.</i> Формообразование при инбридинге у канны садовой	203
 Физиология, биохимия	
<i>Ежов В.Н., Полонская А.К.</i> Биохимическое обоснование направлений переработки растений для получения лечебно-профилактических продуктов	214
<i>Палий А.Е., Губанова Т.Б., Ежов В.Н., Фадеев Ю.М., Кинтя П.К.</i> Оценка биологической активности суммарного экстракта тритерпеноидов <i>Melilotoides cretacea</i> (Bieb.) Sojak	227
<i>Ильницкий О.А.</i> Особенности динамики водного режима <i>Echinacea purpurea</i> (L.) Moench.	233
<i>Губанова Т.Б.</i> Сравнительная характеристика водного режима представителей подсем. <i>Oriundoideae</i> в связи с их морозостойкостью	241
<i>Коба В.П.</i> Изучение особенностей адаптации <i>Pinus kochiana</i> Klotzsch под действием лимитирующих факторов	248
<i>Кутько С.П., Работягов В.Д., Орел Т.И.</i> Содержание эфирного масла у шалфея лекарственного (<i>Salvia officinalis</i> L.) в предгорной зоне Крыма	255

C O N T E N T S

Introduction and acclimatization

<i>Logvinenko I.E., Logvinenko L.A.</i> Introduction of medicinal plants in the Ukraine	4
<i>Rabotyagov V.D., Khlypenko L.A., Mashanov B.I., Oryel T.I., Drobotov S.A.</i> Introduction and selection of volatile-oil-bearing plants in Nikita Botanical Garden	10
<i>Smykov V.K., Smykov A.V.</i> The prospects of application of fruit planting genofond, collected in Nikita Botanical Garden	15
<i>Kazimirova R.N., Evtushenko A.P.</i> The importance of edaphic factor under introduction of coniferous plants on the Southern Coast of the Crimea	26

Floristics, taxonomy, geobotany

<i>Korzhenevsky V.V., Bagrikova N.A., Ryff L.E., Levon A.F.</i> Prodromus of vegetation of the Crimea (twenty years on the platform of floristic classification)	32
<i>Krainyuk E.S.</i> Structure of grass cover in pine forests on the Southern Coast of the Crimea under the recreation	63
<i>Sarkina I.S.</i> New species of macromycetes in the nature reserve "Cape Martian"	73
<i>Maslov I.I.</i> Phytobenthos of coastal aquatic complex at Dzhangul landslide shore (the Black Sea)	79
<i>Sadogursky S.E., Belich T.V., Sadogurskaya S.A., Maslov I.I.</i> Species composition of phytobenthos in the nature reserves in the Crimea	87

Anatomy, morphology

<i>Shevchenko S.V.</i> Comparative study of male and female reproductive sphere in some angiosperms	106
<i>Zakharenko G.S., Zakharenko A.N.</i> Endogenic variability in Italian cypress (<i>Cupressus sempervirens</i> L.) cones in the Crimea	121
<i>Sytnic S.A.</i> Morphological-anatomical structure of lamina in some species of <i>Myrtaceae</i> under introduction on the Southern Coast of the Crimea	130
<i>Sklonnaya L.U., Ruguzova A.I.</i> Spermiogenesis in some coniferous plants in the Crimea	137
<i>Ivashchenko Yu.V., Pilkevich P.A.</i> Physiological-biochemical approaches to evaluation of cherry plum resistance to unfavorable environmental conditions	147
<i>Uleiskaya L.I., Kulikov G.V.</i> Study on structural changes in plastids of evergreen plant forms with variegated leaves by electron microscope	152
<i>Openasenko N.E.</i> Characteristics of root system distribution in fruit-tree and nut-tree plantings on skeletal trenched soils in the Crimea	159

Selection, remote hybridization

<i>Shoferistov E.P., Shoferistova E.G., Komar-Temnaya L.D., Chernobay I.G., Gorina V.M.</i> Remote hybridization of Prunoidea fruit cultivars in the Crimea	175
<i>Mitrofanov V.I., Smykov V.K., Mitrofanova I.V., Mitrofanova O.V., Smykov A.V.</i> Adaptive selection and plant protection for maintenance of stable horticulture in the South Ukraine	185
	263

Zykov K.I., Klimenko Z.K., Timoshenko N.M. Seed setting as a result of interspecific crossing of roses and effect of γ -radiation	193
Sholokhova T.A. Origin of forms under inbreeding in garden canna	203

Physiology, biochemistry

Ezhov V.N., Polonskaya A.K. Biochemical substantiation of directions of plant processing for making of medicinal-prophylactic products	214
Paly A.E., Gubanova T.B., Ezhov V.N., Fadeyev Yu.M., Kintya P.K. Evaluation of biological activity of total triterpenoid extract in <i>Melilotoides cretacea</i> (Bieb.) Sojak	227
Ilnitsky O.A. Characteristics of water regimen dynamics in <i>Echinacea purpurea</i> (L.) Moench. ..	233
Gubanova T.B. Comparative characteristics of water regimen in plant species of the subfamily <i>Opuntioides</i> in connection with winter hardiness	241
Koba V.P. Study on adaptive characteristics of <i>Pinus kochiana</i> Klotzsch under the limiting factors	248
Kutko S.P., Rabotyagov V.D., Oryel T.I. Study on volatile oil accumulation in <i>Salvia officinalis</i> in foothill zone in the Crimea	255

Научное издание

**Бюллетень
Главного ботанического сада**

Выпуск 186

*Утверждено к печати Ученым советом
Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина
Российской академии наук*

*Зав. редакцией Н.А. Степанова
Редактор Г.П. Панова*

Художественный редактор Ю. Духовская

Технический редактор М.К. Зарайская

*Корректоры Р.В. Молоканова, Т.И. Шеповалова,
М.Д. Шерстенникова*

Подписано к печати 15.12.2003
Формат 70 × 100¹/₁₆. Гарнитура Таймс
Печать офсетная
Усл.печ.л. 22,1. Усл.кр.-отт. 22,4. Уч.-изд.л. 22,0
Тираж 400 экз. Тип. зак. 1302

Издательство "Наука"
117997, Москва, Профсоюзная ул., 90

E-mail: secret@naukaran.ru
Internet: www.naukaran.ru

Санкт-Петербургская типография "Наука"
199034, Санкт-Петербург, 9-я линия, 12

**В ИЗДАТЕЛЬСТВЕ “НАУКА”
ГOTОВИТСЯ К ПЕЧАТИ:**

Борисов В.П.

Владимир Козьмич Зворыкин, 1889–1982 / В.П. Борисов;
Отв. ред. Ю.В. Гуляев. – М.: Наука, 2004. – 147 с.: ил. – (Науч.-био-
граф. лит.) – ISBN 5-02-032954-1

Книга посвящена жизни и деятельности всемирно известного ученого, основоположника современного телевидения В.К. Зворыкина. Сын муромского купца, окончивший Петербургский технологический институт, после революции и гражданской войны вынужден был эмигрировать в США, где более полувека проработал в крупнейших исследовательских лабораториях. Зворыкин – не только автор фундаментальных изобретений, сделавших возможным рождение “чуда XX века” – электронного телевидения, ему принадлежат пионерские разработки в области фотоэлектронных умножителей и электронно-оптических преобразователей, электронной микроскопии, применения электроники в биологии и медицине.

Для читателей, интересующихся развитием мировой науки и техники, а также историей русского зарубежья.

**В ИЗДАТЕЛЬСТВЕ “НАУКА”
ГТОВИТСЯ К ПЕЧАТИ:**

Климат в эпохи крупных биосферных перестроек / Гл. редакторы: М.А. Семихатов, Н.М. Чумаков. – М.: Наука, 2004. – (Тр. ГИН РАН; Вып. 550). – ISBN 5-02-032917-7

Реконструирована палеоклиматическая зональность для 20 стратиграфических уровней палеогена, мезозоя перми, венда и проанализирована динамика климатических изменений. Охарактеризованы основные типы климата Земли: ледниковый и безледниковый, а также переходные климаты. В масштабе зонов выявлена тенденция необратимого похолодания, выражаящаяся в увеличении роли оледенений от эпизодической до периодической. Обнаружена корреляция климатических событий с эндогенной активностью Земли. Показано, что климатические изменения являются элементом всех биосферных перестроек (причина, подготовка или последний толчок). На примере перми и триаса рассматривается актуальная проблема анализа характера событий, происходящих в биосфере при переходе от ледникового климата, подобного современному, к безледниковому климату типа мезозойского.

Для геологов, геофизиков, палеонтологов и экологов.

В ИЗДАТЕЛЬСТВЕ “НАУКА” ГОТОВИТСЯ К ПЕЧАТИ:

Жемчугов В.Е.

Как мы делали химические вакцины. Записки о современных “охотниках за микробами” / В.Е. Жемчугов; Отв. ред. В.Ф. Гальченков. – М.: Наука, 2004. – ISBN 5-02-033056-6 (в пер.).

В книге в интересной литературной форме показана стратегия поиска факторов вирулентности – протективных антигенов возбудителей туляремии и мелиоидоза, подбора соответствующего адьюванта-иммуномодулятора, разработки опытно-промышленной технологии производства препаратов. Обобщен и представлен многолетний личный и коллективный опыт совместной работы нескольких крупнейших биотехнологических и исследовательских организаций Советского Союза. Ярко отражена борьба научного коллектива за сохранение своего института, который занимается важными для безопасности населения работами в сложных экономических и социальных условиях “перестройки” и “строительства капитализма”. Описываются новые эффективные методы профилактики и лечения инфекционных заболеваний: вирусных гепатитов, тяжелых урогенитальных инфекций, а также заболеваний, относящихся к особо опасным.

Для специалистов в области “вакцинной” иммунологии и микробиологии, студентов и молодых ученых.

АДРЕСА КНИГОТОРГОВЫХ ПРЕДПРИЯТИЙ ТОРГОВОЙ ФИРМЫ “АКАДЕМКНИГА” РАН

Магазины “Книга-почтой”

121099 Москва, Шубинский пер., 6; 241-02-52
197345 Санкт-Петербург, ул. Петрозаводская, 7Б; (код 812) 235-40-64

Магазины “Академкнига” с указанием “Книга-почтой”

- 690088 Владивосток, Океанский пр-т, 140 (“Книга-почтой”); (код 4232) 45-27-91
antoli@mail.ru
- 620151 Екатеринбург, ул. Мамина-Сибиряка, 137 (“Книга-почтой”); (код 3432)
50-10-03 KNIGA@SKY.ru
- 664033 Иркутск, ул. Лермонтова, 298 (“Книга-почтой”); (код 3952) 42-96-20
- 660049 Красноярск, ул. Сурикова, 45; (код 3912) 27-03-90
AKADEMKNIGA@KRASMAIL.RU
- 220012 Минск, проспект Ф. Скорины, 72; (код 10375-17) 232-00-52, 232-46-52
- 117312 Москва, ул. Вавилова, 55/7; 124-55-00 akadkniga@voxnet.ru
<http://akadkniga.nm.ru>
- 117192 Москва, Мичуринский пр-т, 12; 932-74-79
- 103054 Москва, Цветной бульвар, 21, строение 2; 921-55-96
- 113105 Москва, Варшавское ш., 9, Книж. ярмарка на Тульской (5 эт.); 737-03-33,
737-03-77 (доб. 50-10)
- 630901 Новосибирск, Красный пр-т, 51; (код 3832) 21-15-60 akademkniga@mail.ru
- 630090 Новосибирск, Морской пр-т, 22 (“Книга-почтой”);
(код 3832) 30-09-22 akdmn2@mail.nsk.ru
- 142290 Пущино Московской обл., МКР “В”, 1 (“Книга-почтой”);
(код 277) 3-38-80
- 443022 Самара, проспект Ленина, 2 (“Книга-почтой”); (код 8462) 37-10-60
- 191104 Санкт-Петербург, Литейный пр-т, 57 (код 812) 272-36-65 ak@akbook.ru
- 199164 Санкт-Петербург, Таможенный пер., 2 (код 812) 328-32-11
- 194064 Санкт-Петербург, Тихорецкий пр-т; 4 (код 812) 247-70-39
- 199034 Санкт-Петербург, Васильевский остров, 9-я линия, 16;
(код 812) 323-34-62
- 634050 Томск, Набережная р. Ушайки, 18; (код 3822) 51-60-36
akademkniga@mail.tomsknet.ru
- 450059 Уфа, ул. Р. Зорге, 10 (“Книга-почтой”); (код 3472) 24-47-74
- 450025 Уфа, ул. Коммунистическая, 49; (код 3472) 22-91-85

Коммерческий отдел, г. Москва
Телефон 241-03-09
E-mail: akadem.kniga@g 23.relcom.ru
akadkniga@voxnet.ru
Склад, телефон 291-58-87
Факс 241-02-77

*По вопросам приобретения книг
государственные организации
просим обращаться также
в Издательство по адресу:
117997 Москва, ул. Профсоюзная, 90
тел. факс (095) 334-98-59
E-mail: [initiat @ naukaran.ru](mailto:initiat@naukaran.ru)
Internet: www.naukaran.ru*
