



ISSN 0366-502X

# **БЮЛЛЕТЕНЬ ГЛАВНОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА**

Выпуск  
**189**

**НАУКА**



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

# **БЮЛЛЕТЕНЬ** **ГЛАВНОГО** **БОТАНИЧЕСКОГО** **САДА**

Основан в 1948 году

Выпуск

# **189**



УДК 58  
ББК 28.5лб  
Б98

Ответственный редактор  
академик *Л.Н. Андреев*

Редакционная коллегия:

*Ю.К. Виноградова, Б.Н. Головкин, Ю.Н. Горбунов, А.С. Демидов* (зам. отв. редактора),  
*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 *В.Ф. Семихов*  
кандидат биологических наук *О.Б. Ткаченко*

**Бюллетень Главного ботанического сада** / Гл. ботан. сад им. Н.В. Цицина. – М. : Наука, 1948 – . – ISSN 0366-502X.

**Вып. 189** / [отв. ред. Л.Н. Андреев]. – 2005. – 288 с.: ил. – ISBN 5-02-033460-X.

В выпуске публикуются материалы, посвященные 60-летию Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина Российской академии наук. Подведены итоги научной и просветительской деятельности ГБС за последнее десятилетие, обобщены материалы по интродукции растений в Москве, на Кольском полуострове и Украине, приведен обзор рода кипрей флоры России и сопредельных стран, папоротников и хвощей Нижнего Поволжья, кариологический анализ некоторых кактусов. Изучены вопросы анатомии и морфологии орхидных, двух эпифитных видов папоротника, представителей семейств сосновых и магнолиевых, клонального микроразмножения рододендронов, болезни и вредители жимолости синей в Подмоскowie и хосты – в Литве.

Для интродукторов, систематиков, морфологов, анатомов, физиологов и специалистов по защите растений.

Темплан 2005-I-87

Executive Editor

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

Editorial Board:

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

Reviewed by:

*V.F. Semikhov*, Dr.Sc. (Biol.), *O.B. Tkachenko*, Cand. Sc. (Biol.)

**Bulletin of the Main Botanical Garden** / Main Botanical Garden named after N.V. Tsitsin. – Moscow: Nauka, 1948 – . – ISSN 0366-502X.

**Issue 189** / [ed. by L.N. Andreev]. – 2005. – 288 p.: ill. – ISBN 5-02-033460-X.

The issue is dedicated to the 60th anniversary of the Main Botanical Garden (MBG) named after N.V. Tsitsin of the (Russian Academy of Sciences). It reports the results of the MBG research and educational activities for the last ten years. The materials on the plant introduction into Moscow, Kola Peninsula and the Ukraine are generalized. The survey of the genus *Epilobium* (willow-herb) in the flora of Russia and adjacent countries, ferns and horsetails within the area of the Lower Volga and the carological analysis of several cactuses are presented. The problems, concerning anatomy and morphology of orchids, two epiphytic fern species and species of the families Pinaceae and Magnoliaceae, clonal micropropagation of rhododendrons, diseases and pests of blue honeysuckle in Moscow and hosta in Lithuania, are studied.

For plant introducers, taxonomists, morphologists and anatomists, physiologists and experts in plant protection.

ISBN 5-02-033460-X

© Российская академия наук и издательство “Наука”,  
продолжающееся издание “Бюллетень  
Главного ботанического сада” (разработка,  
художественное оформление), 1948 (год издания), 2005

© Редакционно-издательское оформление. Издательство  
“Наука”, 2005

---

---

**ЮБИЛЕЙНЫЙ ВЫПУСК**  
**“БЮЛЛЕТЕНЯ ГЛАВНОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА”**

**Посвящен 60-летию**  
**Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина**  
**Российской академии наук**

---

---





# ГЛАВНЫЙ БОТАНИЧЕСКИЙ САД ИМЕНИ Н.В. ЦИЦИНА РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

## К 60-ЛЕТИЮ ОСНОВАНИЯ

*Л.Н. Андреев, А.С. Демидов, В.Г. Шатко*

Официальной датой основания Главного ботанического сада считается 14 апреля 1945 г., когда Президиум Академии наук СССР принял решение о строительстве в Москве ботанического сада в системе Академии наук. Этому решению предшествовало Постановление Совета Народных Комиссаров СССР (№ 128 от 21 января 1945 г.) “Об ознаменовании 220-летия существования Академии наук СССР”, где наряду с другими мероприятиями было решено организовать новый ботанический сад в столице. В 1991 г. Постановлением Президиума Академии наук СССР Главному ботаническому саду присвоено имя академика Н.В. Цицина – первого директора сада, который руководил им со дня основания в течение 35 лет.

Ныне Главный ботанический сад – ведущий сад страны, входящий как научно-исследовательский институт в Отделение биологических наук РАН. Главная задача сада – разработка научных основ сохранения биоразнообразия растений природной флоры и интродукции растений с целью наиболее эффективного использования мировых растительных ресурсов. В соответствии с этой тематикой научно-исследовательская работа ведется по шести основным направлениям: разработка теоретических основ и общих вопросов интродукции и акклиматизации растений; научные основы сохранения генофонда растений природной флоры *ex situ*; разработка научных основ декоративного садоводства и озеленения; разработка теоретических основ отдаленной гибридизации с целью создания новых видов и форм растений; разработка теоретических основ иммунитета и методов защиты интродуцируемых растений от вредителей и болезней.

В последние годы большое развитие получили исследования по сохранению разнообразия растений природной и культурной флоры. ГБС участвует в разработке двух программ РАН “Научные основы сохранения биоразнообразия” и “Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами”.

Выполнению задач сада подчинена его структура, включающая 17 научных структурных подразделений (9 отделов, 5 самостоятельных лабораторий и 3 лаборатории в составе отделов, а также Чебоксарский филиал): отдел флоры, отдел дендрологии, отдел тропических и субтропических растений, отдел декоративных растений, отдел культурных растений, отдел защиты растений с карантинной службой, отдел отдаленной гибридизации (в его составе три лаборатории), лаборатория-гербарий, лаборатория семеноведения и мобилизации растительных ресурсов, лаборатория физиологии и биохимии растений, лаборатория физиологии иммунитета растений, лаборатория ландшафтной архитектуры и садоводства, отдел внедрения научно-технических разработок, отдел научно-технической информации.

В настоящее время в саду работают 126 научных сотрудников, в том числе 1 академик РАН, 15 докторов и 68 кандидатов наук.

В саду собраны богатейшие коллекции живых растений практически со всех континентов Земли, насчитывающие около 17 000 таксонов (10 тыс. видов, разновидностей и форм, и 7 тыс. сортов) [1]. Они распределены между отделами следующим образом:

| Отдел, экспозиция                     | Площадь                             | Число видов, форм, сортов в настоящее время | Число видов, форм, сортов, прошедших испытание за 60 лет |
|---------------------------------------|-------------------------------------|---|--|
| Флоры                                 | 30 га                               | 2156  | Свыше 7000   |
| Дендрологии                           | 75 га                               | 2020  |  |
| Тропических и субтропических растений | 5000 кв.м                           | 5273  | Свыше 8000   |
| Декоративных растений                 | 17,5 га<br>2500 кв.м<br>(оранжереи) | 6055 (в том числе 1345 видов, 4710 сортов)  | Около 25 000   |
| Культурных растений                   | 18 га                               | 712 видов, 1576 сортов                      | Свыше 4500   |
| Внедрения                             | 1,5 га                              | 210 видов, 212 сортов                       | 1200 видов, 1500 сортов                                  |
| Чебоксарский филиал                   | 176 га                              | Около 1400                                  |  |

Коллекции растений открытого и закрытого грунта являются крупнейшими в стране. Особенно следует отметить широкую представленность природных видов, что имеет важное значение для сохранения генофонда растений. Объем коллекционных фондов ГБС, наличие в нем широкого спектра жизненных форм растений из разных регионов Земли, а также раритетов делают сад не только научным центром, но и музеем живой природы, имеющим большое научно-просветительское значение.

В ГБС собран крупный гербарий: 501,6 тыс. листов сосудистых растений и 35,5 тыс. образцов мохообразных.

Результаты научной деятельности находят отражение в многочисленных публикациях. С 1948 г. издается "Бюллетень Главного ботанического сада", к настоящему времени вышли в свет 188 выпусков общим объемом около 2000 п.л., в которых опубликовано более 4.5 тыс. статей сотрудников ботанических учреждений России и всех республик бывшего СССР, а также из Болгарии, Великобритании, Венгрии, Дании, Италии, Китая, Польши, Словакии, США, Чехии и других стран. "Бюллетень ГБС" рассылается в 24 организации в пределах Российской Федерации, в 11 стран СНГ, 26 зарубежных стран.

За 60 лет сотрудниками сада опубликовано 320 монографий, сборников и брошюр (общим объемом около 5000 п.л.) и свыше 7500 статей и тезисов.

Результаты научной деятельности ГБС за 50 лет были подведены в 1995 г. [2], поэтому в настоящей статье обобщены материалы за последнее десятилетие.

Подведены итоги изучения генофонда древесных растений различных ботанико-географических зон в природе и при интродукции. Результатом

явилась монография “Древесные растения Главного ботанического сада. 60 лет интродукции” [3]. Оценено состояние древесных растений старинных парков и населенных пунктов центральной России, разработана классификация парков, даны рекомендации по их сохранению и восстановлению [4]. Выделены перспективные для интродукции в Москве древесные культуры, разработаны технологии их размножения и выращивания в условиях городской среды [5]. Созданы две новые экспозиции “Вересковый сад” и “Сад декоративных форм древесных”.

Проведена большая работа по разработке научных основ скрининга полезных (прежде всего, лекарственных) растений. В результате этих исследований издан трехтомный справочник “Биологически активные вещества растительного происхождения” [6], включающий информацию о 1500 соединениях, содержащихся в 6000 видах растений большей частью тропического и субтропического происхождения.

Продолжены работы по разработке научных основ интродукции декоративных растений, направленные на сохранение и обогащение культурной флоры России. Созданная на их основе крупнейшая в стране коллекция цветочно-декоративных растений насчитывает свыше 6000 наименований [7]. Получены авторские свидетельства на 20 сортов цветочно-декоративных культур. Завершен многолетний опыт изучения вегетативного размножения сирени, дана оценка его эффективности.

Проведено комплексное изучение лекарственных и эфирномасличных растений по биологическим и хозяйственно ценным признакам. Доказана перспективность выращивания эфирномасличных растений в Нечерноземной зоне России, отобраны перспективные виды, формы и сорта [8], которые прошли полупроизводственные испытания в областях Нечерноземной зоны РФ.

Проанализирован опыт работы ботанических садов России в области сохранения генофонда редких и исчезающих видов растений *ex situ*. Определены современные методы формирования живых коллекций, обеспечивающие длительное сохранение генофонда видов данных категорий. Опубликовано “Стратегия ботанических садов России по сохранению биоразнообразия растений [9].

По итогам многолетних исследований опубликована двухтомная сводка “Флора мхов средней части европейской России” [10], в которой приведены данные о строении каждого из 460 видов, их распространении и экологии, сопровождаемые оригинальными иллюстрациями. Предложена новая система рода *Valeriana* флоры России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). Изучены морфология и анатомия генеративных и вегетативных органов, числа хромосом, продуктивность подземных органов и содержание в них действующих веществ [11]. Выделены виды, перспективные для использования в медицине. Подведены итоги многолетнего изучения жимолости подсекции *Caerulea* (морфология, экология, гибридизация, тератология, изменчивость таксономических признаков, химический состав плодов и др.). Предложена оригинальная таксономическая концепция подсекции, обсуждены вопросы путей эволюции голубых жимолостей, особенности создания новых сортов, вопросы культивирования и размножения [12].

За прошедшие десять лет в Главном ботаническом саду активно продолжались физиологические исследования. Поскольку проблема интродукции и акклиматизации растений носит комплексный характер, то основное направ-

ление этих исследований связано с разработкой физиологических основ устойчивости интродуцируемых растений к неблагоприятным факторам среды и с оптимизацией их жизнедеятельности. Главная задача исследований состояла в выработке наиболее общих, интегральных критериев оценки устойчивости растений к стрессовым факторам среды и в определении адаптивного потенциала растений на основе физиолого-биохимических признаков, отражающих изменения состояния растений в годичном цикле и в онтогенезе. В качестве объектов исследования использовали растения озимой пшеницы, пшенично-пырейных гибридов, тритикале, многолетней пшеницы, эфирно-масличных, лекарственных и декоративных растений.

Изучение устойчивости сортов хлебных злаков, созданных в Отделе отдаленной гибридизации ГБС РАН, позволило разработать концепцию об автотрофных свойствах генеративной сферы растений, ее эволюционном происхождении и физиологической роли в онтогенезе растений. Сформулировано понятие онтогенетического пигментного потенциала (ОПП) генеративных органов (пыльников, семезачатков и формирующихся зерновок); предложена методика количественного определения ОПП. Установлена достоверная положительная корреляция между ОПП генеративной сферы и урожаем зерна. Сделан вывод о целесообразности использования ОПП в качестве интегрального критерия оценки продуктивности и экологической пластичности сортов. Создана исходная коллекция линий хлебных злаков с высоким ОПП генеративной сферы.

Испытано действие около 20 регуляторов роста отечественного и зарубежного производства (альтацид, фитон, ХЭФК, эль, эпин, кампозан, культар и др.) на укоренение черенков, ризогенез, рост и цветение некоторых видов и сортов растений из родов мята, лаванда, роза, гладиолус, хризантема, гелениум и др. Установлена эффективность использования новых экологически чистых антистрессовых регуляторов, циркона и суперстрима, для стимулирования образования корней у черенков ценных декоративных древесных и травянистых растений. Разработана схема применения этафона в качестве препарата, повышающего устойчивость цветonoса гиацинтов к полеганию и способствующего формированию компактной структуры надземных органов растений при выгонке.

С помощью атомно-абсорбционного анализа определено содержание тяжелых металлов (ТМ) в почвах Сада. Выявлена значительная вариабельность этого показателя. На основе коэффициента концентрации каждого изучаемого химического элемента и определения суммарного показателя загрязнения проведена оценка почв по степени загрязнения. Установлено, что в почвах большинства экспозиций происходит заметное накопление ТМ. У растений различных таксономических групп отмечены неспецифические симптомы токсического действия ТМ. Наблюдали повышенную восприимчивость растений к инфекциям разного рода, обусловленную избытком микроэлементов в тканях растений. Изучена способность разных тканей и органов растений к накоплению определенных химических элементов.

Проведено изучение состава и динамики микроэлементов в естественных популяциях 50 дикорастущих видов лекарственных растений, используемых в официальной и народной медицине. Лишь незначительная часть (от 2 до 8%) растений накапливала отдельные микроэлементы в концентрациях, превышающих допустимые для пищевых продуктов.

Изучена возможность клонального микроразмножения *in vitro* мяты. Определены оптимальные состав среды и условия для быстрого воспроизводства растений из меристем апикальных и латеральных почек. Побегов растений-регенерантов сохраняют способность максимального накопления эфирных масел в листьях и соцветиях в фазе бутонизации. Проведена сравнительная оценка регенерационной активности меристем пяти сортов роз, относящихся к разным садовым группам, в годичном цикле микроразмножения *in vitro*. Установлена достоверная сортовая специфичность значения коэффициента размножения и последующего роста регенерантов в зависимости от степени ювенильности экспланта, состава антиоксидантов в питательной среде, возраста материнского растения и эндогенных физиологических ритмов его развития. Показано, что использование регуляторов роста позволяет задержать наступление апоптоза и сохранить изученные сорта роз в коллекции.

Для изучения биологического разнообразия растений методами биохимии используется систематический принцип, в соответствии с которым исследуются таксоны разного ранга, имеющие широкое распространение в природе. Обобщение результатов многолетних исследований по аминокислотному составу семян однодольных растений из 47 родов и 24 семейств позволило установить, что злаки дивергировали так же сильно, как и остальные изученные семейства однодольных. Сравнение однодольных с гипотетическим предком злаков на основе индекса удаленности привело к предположению, что многие семейства однодольных начали свое развитие с аминокислотным составом семян, сходным с таковым у гипотетического предка злаков. Это дало основание рассматривать семейства *Arecaceae*, *Cyperaceae*, *Juncaceae* как наиболее близкие к злакам по происхождению. Аналогичные исследования, проведенные на растениях 82 родов из 67 семейств, 48 порядков, 8 подклассов двудольных обнаружили четкое проявление дивергентных процессов в ходе эволюции аминокислотного состава. Сравнение аминокислотного состава между всеми парами изученных таксонов выявило значительное сходство, что свидетельствует о достоверной параллельной изменчивости аминокислотного состава семян в процессе эволюции двудольных растений, относящихся к разным порядкам и подклассам.

Особое внимание уделялось исследованиям адаптивной роли проламинов, специфических белков злаков, в эволюции и распространении злаков. Еще в 1970-е гг. сотрудниками Сада была разработана оригинальная концепция адаптивной роли проламинов. В последнее десятилетие получило дальнейшее развитие представление о степени биохимической специализации проламинов и их полифилетическом происхождении в процессе эволюции белкового комплекса семян злаков. Выделено семь адаптивных типов проламинов. Разработка проблем специализации, происхождения и эволюции проламинов может иметь не только теоретическое, но и прикладное значение, например при решении проблемы усиления адаптивного потенциала интродуцируемых растений.

Исследования теоретических основ иммунитета растений в последние годы были сосредоточены на двух направлениях: разработка новых методических подходов в определении устойчивости к грибным патогенам природного и созданного на его основе культурного генофонда растений и определение иммунорегулирующего действия вновь разрабатываемых препаратов-

иммуностимуляторов, рекомендуемых для использования с целью повышения устойчивости культивируемых растений. Объектами исследования служили различные патосистемы. Исследование патосистемы “облепиха – возбудитель вертициллезного вилта” на первых этапах патогенеза позволило выявить приоритетные первичные механизмы защиты растений. При микологическом исследовании пораженных растений облепихи установлено, что основным возбудителем является *Verticillium duhaliae* Kleb. Показано, что адаптация патогена проявлялась на фенотипическом уровне и характеризовалась широким полиморфизмом. Установлено, что в устойчивости растений при поражении возбудителем сосудистых микозов большое значение имеет первая линия обороны, определяемая структурными особенностями коры корня растения, а также мембранной проницаемостью их клеток, обуславливающих качественные и количественные характеристики корневых выделений. На примере патосистемы “флокс – мучнистая роса” подтверждено значение гормонального аспекта взаимоотношений растения и патогена в качестве ведущего фактора патогенеза. Выявлена защитная роль абсцизовой кислоты, способствующей снижению повреждающего действия инфекции и участвующей в поддержании гомеостаза растения и процессах его адаптации к неблагоприятным условиям среды.

Изучение защитных реакций растений на первой фазе взаимоотношений растения-хозяина и патогена, проведенное на примере различных гибридов пшеницы с видами *Agropyron* и *Aegilops*, показало, что наиболее универсальным тестом на устойчивость к проникновению возбудителя мучнистой росы *Erisiphe graminis* DC. f. sp. *tritici* Marchal являются степень адгезионного взаимодействия между патогеном и растением и характер дифференциации первичных инфекционных структур. В большинстве случаев наблюдалась положительная корреляция между относительным количеством нормально сформированных инфекционных структур патогена на первой фазе инфекционного процесса и характером внешних симптомов инфекции. Показано, что фактором устойчивости, наиболее перспективным в селекции пшеницы, является устойчивость к проникновению паразита. Устойчивость к проникновению коррелирует с низкой активностью цитоплазматических реакций растения-хозяина. Разработанные критерии устойчивости могут быть рекомендованы для использования в исследованиях иммунологического потенциала хлебных злаков. Отмечена различная природа устойчивости к мучнистой росе у пшенично-эгилопсных и пшенично-пырейных линий. Создана шкала для выявления иммунологического потенциала пшеничных гибридов к заражению мучнистой росой, позволяющая объективно оценить иммунологическое состояние растений. Изучение устойчивости к грибной патогенной флоре нескольких видов эгилопса (род *Aegilops*) выявило семь типов реакции на заражение мучнистой росой. Предложена схема определения степени устойчивости различных видов эгилопса по совокупности морфометрических данных. Определены виды эгилопса, обладающие наиболее высоким иммунным потенциалом и перспективные для селекции на устойчивость.

Исследование влияния лектинов и моносахаридов на изменение скорости нециклического транспорта электронов в хлоропластах (реакция Хилла) при инфицировании пшеницы возбудителями мучнистой росы и фузариоза (*Erisiphe graminis tritici* и *Fusarium* sp.) выявило, что в условиях окислитель-

ного стресса происходит повышение активности лектинов растворимой и легко связанной мембранной фракции в корнях и листьях пшеницы. Из листьев пшеницы выделены белковые вещества лектиновой природы, способные подавлять нециклический транспорт электронов в хлоропластах. Установлена возможность участия лектин-лигандных взаимодействий в регуляции циклического фосфорилирования в хлоропластах пшеницы, инфицированной возбудителем мучнистой росы. Лектины разной углеводной специфичности оказывали различное воздействие (ингибирующее или стимулирующее) на циклическое фосфорилирование при инфицировании.

В результате мониторинга фитосанитарного состояния коллекций открытого и закрытого грунта ГБС РАН выявлен комплекс вредителей и болезней и разработаны практические рекомендации по контролю уровня их вредоносности и сохранению коллекционных фондов. Проведенная иммунологическая оценка растений родовых комплексов барбарис, вяз, клен, лиственница, сосна, шиповник, ясень позволила выявить виды, устойчивые к вредителям и болезням.

Исследованы процессы, протекающие в интродукционных популяциях растений различных систематических групп (представители семейств мятликовых, сложноцветных, розоцветных и линейных), пораженных трансмиссивными инфекциями.

Выявлены паразитарные комплексы, доминирующим компонентом которых являются вирусы, а также их структурные модификации. Установлен уровень распространения в них специализированных и несвойственных возбудителей. Получены данные по фитотипическому проявлению вирусов на изучаемых растениях в условиях одновидовой и смешанной инфекции. На примере вируса желтой карликовости ячменя (BYDV) определены факторы, регулирующие динамику эпифитотийных процессов у трансмиссионных возбудителей. Установлены наиболее агрессивные биотипы переносчиков трех штаммов возбудителей, изучены особенности их переноса разными видами тли. Впервые установлена адаптация пяти видов тли к передаче BYDV с ячменя на кукурузу.

На декоративных луковичных культурах впервые идентифицировано 10 новых, ранее не описанных вирусов из шести таксономических групп.

С целью повышения эффективности микоинсектицидных препаратов изучали природные изоляты энтомофильных грибов, выделенных в разных эколого-географических зонах и, предположительно, обладающих ксеро- и термотолерантными свойствами. Исследована возможность применения штаммов с ксеро- и термотолерантными свойствами в защите растений от вредителей. В результате проведенной селекционной работы получены клоны энтомофильных грибов с усиленными по сравнению с исходными природными изолятами свойствами ксеро- и термотолерантности. Определены границы температурных оптимумов развития клонов. Применение суспензий полученных клонов сдерживало численность популяции насекомых при относительной влажности воздуха 70–75% и при этом не оказывало токсического действия на растения.

Зарегистрирован новый для России возбудитель снежной плесени, психотолерантный аскомицет *Sclerotinia nivalis* I. Saito, ранее считавшийся эндемиком японской флоры. Отмечено широкое распространение этого гриба в некоторых районах европейской части России и Сибири. С помощью SDS-



электрофореза отмечены различия в спектре альбуминов нескольких азиатских и европейских изолятов. Впервые в азиатской части России найден опасный психрофильный патогенный гриб *Typhula ishkariensis* Imai. Круг растений-хозяев данного гриба дополнен 15 новыми видами.

Продолжалась разработка биологических ловушек для защиты растений в закрытом грунте от белокрылок, трипсов и сциарид. Усовершенствованы разработанные ранее клеевые цветочные ловушки, представляющие эффективный и экологически чистый метод борьбы с наиболее опасными вредителями растений в оранжереях и теплицах и позволяющие контролировать численность вредителей в течение длительного времени. Организован серийный выпуск цветочных ловушек для внедрения в тепличные цветочные и агропромышленные хозяйства Москвы и других регионов страны. Подготовлены к внедрению новые синергические биологические ловушки, привлекающие вредителей и цветом, и запахом. Разработанные в ГБС РАН безопасные и эффективные биологические ловушки в 4–7 раз дешевле импортных ядохимикатов, соответствуют по своему научно-техническому уровню мировым стандартам и даже превосходят их по ряду показателей. Они созданы исключительно из отечественных материалов и не имеют аналогов в российской промышленности [13, 14].

Разработка теоретических принципов и методов отдаленной гибридизации и создание на этой основе перспективных гибридных форм и сортов культурных растений является одним из основных направлений научной работы Главного ботанического сада с момента его организации. За прошедшее десятилетие выполнены обширные исследования в этой области. Получили дальнейшее развитие работы по созданию вторичных пшенично-ржаных амфидиплоидов и выяснению возможностей регулирования направленности формообразовательного процесса в их потомстве. В результате многолетних испытаний созданы два озимых сорта пшенично-пырейных гибридов (тритикале) – ‘Феникс’ и ‘Неждана’. Они представляют интерес для практического использования в качестве зернофуражной культуры. Оба сорта прошли стадию стационарных испытаний и готовы к передаче на Государственное сортоиспытание. Средняя урожайность этих сортов составила 50–60 ц/га, что превышает стандарт на 9–13 ц/га. Выделены новые уникальные формы тритикале с выполненным зерном, натурная масса которых значительно выше, чем у обычных сортов тритикале, и находится на уровне пшеницы. Помимо этого они обладают высокой зимостойкостью и скороспелостью. Созданный сорт Снегиревский 699 включен Государственной комиссией РФ по испытанию и охране селекционных достижений при Министерстве сельского хозяйства России как сорт-эталон в методику проведения испытаний на отличимость, однородность и стабильность по зерновым культурам (раздел тритикале).

Изучение промежуточных пшенично-пырейных гибридов (ПППГ), полученных в результате применения различных схем скрещивания и отбора, позволило выявить ряд перспективных линий, представляющих научный и практический интерес. Выделены наиболее ценные гибриды с урожайностью зеленой массы за два укоса – 412–464 ц/га, отличающиеся стабильно высокоозерненным колосом (свыше 100 семян на колос), крупными семенами (масса 1000 зерен свыше 38–40 г) и превзошедшие стандарт (озимая пшеница ‘Заря’) по общим технологическим и хлебопекарным свойствам (на 0,4 балла) и по содержанию белка в зерне (на 2–7%). В результате работ по созданию ценных

в селекционном отношении гибридных форм 42-хромосомных озимых пшенично-пырейных гибридов (ППГ) выделен ряд высокопродуктивных линий, неполегающих, устойчивых к снежной плесени, мучнистой росе, бурой ржавчине, септориозу, вирусной патологии, обладающих относительной стабильностью по урожайности: Лютесценс 147, ППГ-89, ППГ-103, ППГ-151. Такими же свойствами обладает и пшенично-элимусный гибрид (ПЭГ) ПЭГ-149. Установлено, что озимые ППГ по содержанию белка в зерне находятся в основном на уровне стандартов – ‘Заря’ (11,57%) и ‘Мироновская 808’ (11,06%), Выделены лучшие номера по содержанию белка (ППГ-105) и по технологическим свойствам зерна (ПЭГ-149). Пшенично-элимусный гибрид 149 подготовлен для передачи на Государственное сортоиспытание.

Исследование сливо-алычовых (САГ) и сливо-алычово-абрикосовых гибридов (СААГ), полученных в результате географически отдаленной гибридизации, подтвердило их хорошую зимостойкость даже при неблагоприятных для косточковых культур условиях зимовки. Большинство гибридов имеет высокую урожайность. Их плоды сочетают отличные вкусовые и технологические качества. Многие гибриды обладают комплексом хозяйственно ценных признаков, включающим хорошие показатели скороплодности, зимостойкости, плодовитости, быстрого и мощного роста, восстановительной способности, развития корневой системы, устойчивости к вредителям и болезням. Полученные гибридные формы стабильны и соответствуют сорту. Выделены формы с приобретенными новыми ценными признаками и усиленными прежними признаками, унаследованными от родителей. Увеличение генотипической изменчивости полученных гибридных форм представляет большую селекционную ценность. Проведены успешные испытания САГ и СААГ в условиях Московской области и в более северных регионах, а также успешные испытания САГ на Алтае и в Восточно-Казахстанской области.

На протяжении всех лет существования в Главном ботаническом саду проводятся работы по освоению новых и совершенствованию существующих технологий выращивания и приемов размножения цветочно-декоративных растений в открытом грунте. В последнее десятилетие освоена технология контейнерного выращивания посадочного материала декоративных деревьев, кустарников и травянистых растений в пленочных теплицах “Versa Quonset” производства США. Эта технология позволяет в 1,5–2 раза сократить период выращивания растений, существенно повысить их качество. Производство саженцев с закрытой корневой системой (в контейнерах) обеспечивает их легкую транспортировку и высокую жизнеспособность при пересадке в любое время вегетационного сезона. В течение всех лет эксперимента отмечали успешную зимовку растений в климатических условиях Москвы. Условия в пленочных теплицах являются оптимальными для роста и развития как лиственных, так и хвойных древесных растений, а также травянистых многолетников. Одновременно с освоением новой технологии выращивания происходит и совершенствование ассортимента декоративных растений, пригодных для быстрого размножения и выращивания в пленочных теплицах, и отработка основных этапов технологического цикла выращивания (способы размножения, субстраты для укоренения и выращивания, режимы температуры, влажности и освещенности, особенности минерального питания, способы зимнего укрытия и т.д.).

Разработаны способы размножения в закрытом грунте декоративных растений открытого грунта: усовершенствована технология вегетативного размножения древесных растений, создана новая технология выращивания посадочного материала с закрытой корневой системой. Проведен подбор подвоев и отработаны приемы окулировки и подращивания привитой сирени в контейнерах. Разработан метод зимней прививки в условиях оранжереи древесных растений открытого грунта, позволяющий получить новые декоративные формы растений и существенно повысить приживаемость прививок. Использование метода зимней прививки оказалось весьма успешным для роз, сирени, рябины, яблони, боярышника, караганы, дуба, березы, айвы.

Проводилось традиционное пополнение, совершенствование и изучение коллекции редких тропических и субтропических растений, рекомендуемых для озеленения интерьеров [15]. Для выращивания в закрытом грунте предложена новая для нашей страны срезочная и горшечная культура – лизиантус. Проведенные исследования выполнены на современном научном уровне и представляют несомненный интерес для озеленения и промышленного цветоводства.

Разработка экономически эффективных технологий и методов клонального микроразмножения полезных растений остается важным направлением научных исследований. Для многих растений, особенно для редких в природе видов и форм, до сих пор не разработаны приемы надежного получения растений-регенерантов из эксплантов. В результате опытов по выяснению роли генотипа в процессе клонального микроразмножения некоторых интродуцированных сортов черники, голубики высокой и брусники обыкновенной установлено, что коэффициент размножения достоверно зависит от видовой и сортовой принадлежности растения, а также от состава питательной среды. Определен оптимальный состав среды для всех изученных генотипов. Оптимизированы питательные среды для некоторых представителей семейства розоцветных: ряда сортов малины красноплодной (Скромница, Маросейка, Малаховка, Солнышко и др.), ежевики (Агавам, Дарроу, Тонфри), малино-ежевичных гибридов (Тайбери, Логанберри). Установлено, что для успешного культивирования данных растений необходимо чередовать циклы, различающиеся уровнем фитогормонов. Особый интерес представляют приемы, разработанные для размножения *in vitro* форм ремонтантной малины, получение посадочного материала которой в обычных условиях затруднено. Экспериментально доказана возможность эффективного размножения таких сортов, как Бабье Лето-2, Геракл и другие. Определены факторы, влияющие на процесс репродукции, и подобраны оптимальные условия для размножения в культуре *in vitro* различных генотипов растений из семейств маслинные, вересковые, лилейные, розоцветные, лютиковые, жимолостные. Установлено, что для успешного культивирования растений необходимо использование питательных сред с пониженным содержанием цитокининов, разбавление минеральной основы питательной среды и увеличение числа субкультивирований.

В целях сохранения биоразнообразия растений разработаны способы длительного хранения регенерантов при пониженных температурах, что позволило создать банк из более 600 генотипов стерильных культур ценных видов растений, относящихся к 82 родам и 31 семейству. Получены и вклю-

чены в цикл микроклонального размножения стерильные культуры 47 редких и исчезающих видов покрытосеменных растений из 14 семейств.

Большая работа проделана сотрудниками сада по совершенствованию ассортимента растений, используемых для городского озеленения. Проведена комплексная интегральная оценка 265 видов древесных растений, применяемых в современном городском озеленении. Установлено, что только 72% видов растений весьма зимостойки, 89% видов дают зрелые семена, а 3,5% видов даже не цветут. Не цветущие виды растений предложено исключить из городских посадок, заменив их растениями сходного внешнего облика, но более устойчивыми и декоративными. Изучение 230 видов древесных растений, произрастающих в условиях сильного техногенного загрязнения, показало, что растения 165 видов являются устойчивыми и относительно устойчивыми, 57 – среднеустойчивыми, 8 – малоустойчивыми. Эти данные позволили дифференцированно подойти к подбору ассортимента растений для разных типов городских посадок с учетом степени конкретных мест произрастания и устойчивости растений к загрязнителям. Для уличных насаждений рекомендованы растения 110 наименований (например, клен приречный, тополь черный, китайский и бальзамический, кизильник блестящий), для скверов – 194 наименования, для бульваров – 167. Составлена картотека перспективных для городского озеленения видов древесных растений с указанием мест произрастания маточных экземпляров.

Для создания нетрадиционных типов городских насаждений (контейнеры, скальные сады, вертикальное озеленение) разработан ассортимент новых, редких, декоративных и устойчивых в городе растений. Ассортимент растений скальных садов включает 11 видов лиственных и 7 видов хвойных растений. Для вертикального озеленения рекомендовано 14 видов лиан, для контейнеров – 3 вида хвойных и 12 видов лиственных растений. Для всех отобранных растений характерны высокая зимостойкость, декоративность листьев, цветков и плодов, легкость размножения, устойчивость к городским экологическим факторам. На основе ассортимента, разработанного для контейнерного озеленения городских объектов, созданы многоярусные насаждения из древесных растений с неглубокой корневой системой и не требующих сильного увлажнения почвы.

Составлен ассортимент из более 1300 наименований декоративных древесных растений, рекомендуемых для озеленения участков с малоэтажной застройкой на территории Московской области. Составлен кадастр декоративных форм хвойных растений, включающий 1700 наименований и отвечающий современным требованиям ботанической номенклатуры, что позволяет уточнить коллекционные фонды зарубежных сортов. Управлению лесопаркового хозяйства Москвы передан разработанный ассортимент декоративных многолетников, устойчивых в городских условиях [16, 17]. На основе данного ассортимента проведено озеленение таких крупных городских объектов, как территория Мострансгаза, Олимпийской деревни, Александровского сада и новая территория Манежа. На последнем из этих объектов впервые в центре города созданы цветники на крыше (крыша торгового комплекса “Манеж”). На основе анализа зарубежного опыта и собственных наблюдений разработаны принципы создания цветников в Москве и составлены рекомендации по улучшению цветочного оформления Москвы [17, 18].

Для определения ассортимента тропических и субтропических растений,

пригодных для озеленения служебных, и жилых интерьеров, заложена базовая коллекция, постоянно пополняемая новыми перспективными видами растений [13].

Изучено накопление тяжелых металлов в почве и фотосинтезирующих органах десяти наиболее распространенных древесных растений, произрастающих в Москве по Бульварному кольцу. Установлено большое накопление тяжелых металлов, особенно свинца, меди и цинка, в грунте и растениях. Выявлены места наибольшего загрязнения (Рождественский, Чистопрудный, Яузский бульвары). Отмечено большее угнетение хвойных древесных растений по сравнению с лиственными. Продолжалось многолетнее энтомо-фитопатологическое обследование состояния древесных растений на 20 постоянных площадках наблюдения, представляющих разные типы городских насаждений и расположенных в различных районах города. Выявлена динамика состояния зеленых насаждений различного назначения, разного породного состава, возраста и местоположения в городе. Оценена приживаемость молодых посадок на некоторых городских объектах. Полученные результаты использованы в практических рекомендациях по улучшению озеленения Москвы и учтены при составлении программы мониторинга зеленых насаждений.

Главный ботанический сад является не только научным, но и культурно-просветительным учреждением, в задачи которого входит пропаганда ботанических, экологических и природоохранных знаний. Ежегодно сад посещают сотни тысяч москвичей и гостей столицы, многие из которых участвуют в организованных тематических экскурсиях. В последние годы сотрудниками сада разработаны специальные образовательные программы для различных групп населения, а также проводятся курсы для повышения квалификации садоводов, озеленителей и др. специалистов.

Большая работа проводится ГБС РАН по объединению и координации деятельности ботанических садов нашей страны. С 1953 г. на базе ГБС РАН активно работает Совет ботанических садов России (до 1992 г. – СССР), а с 1992 г. – Московское отделение Международного Совета ботанических садов по охране растений – организация, объединяющая деятельность более 2500 ботанических садов и дендрариев мира. Под эгидой и с участием этих организаций проводится большинство научных конференций и международных форумов на территории нашей страны для обсуждения различных аспектов деятельности ботанических садов.

Результаты деятельности ученых Главного ботанического сада получили высокую оценку. Академику Н.В. Цпцину дважды присвоено звание Героя Социалистического труда, присуждены Ленинская и Государственная премии СССР, большая золотая медаль имени И.В. Мичурина ВАСХНИЛ и Менделевская медаль университета г. Брно. Доктору биологических наук профессору А.К. Скворцову – звание лауреата Государственной премии СССР, заслуженного деятеля науки Российской Федерации, премия имени В.Л. Комарова РАН, доктору биологических наук профессору К.Т. Сухорукову – звание заслуженного деятеля науки РСФСР, академику Л.Н. Андрееву присуждена золотая медаль имени Н.И. Вавилова РАН, профессорам Ф.Х. Бахтееву, А.И. Купцову и доктору биологических наук В.Ф. Любимовой – премии имени Н.И. Вавилова АН СССР, а доктору биологических наук М.А. Махалину – премия имени Н.В. Цицина.

Научные достижения ГБС отмечены 98 дипломами, 114 аттестатами, 19 золотыми, 122 серебряными и 203 бронзовыми медалями ВДНХ. Представленные на международных выставках экспонаты ГБС получили 34 диплома, 31 золотую, 37 серебряных и 38 бронзовых медалей.

Главный ботанический сад за истекший шестидесятилетний период своего существования стал уникальным ботаническим учреждением страны, а собранные в нем коллекционные фонды растений являются огромным национальным достоянием, имеющим неопределимое научное и практическое значение.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Каталог растений Главного ботанического сада имени Н.В.Цицина Российской академии наук. М.: МСХА. 2001. 348 с.
2. Андреев Л.Н. Итоги научной деятельности Главного ботанического сада Российской академии наук за 50 лет // Бюл. Гл. ботан. сада. 1995. Вып. 171. С. 3–11.
3. Древесные растения ГБС: Итоги интродукции за 60 лет М.: Наука, 2005.
4. Древесные растения парков Подмосковья. М.: Наука, 1979. 236 с.
5. Древесные растения, рекомендуемые для озеленения Москвы. М.: Наука, 1990. 160 с.
6. Головкин Б.Н., Руденская Р.Н., Трофимова И.А., Шретер А.И. Биологически активные вещества растительного происхождения. М.: Наука, 2001–2002. Т. 1–3.
7. Каталог коллекций отдела декоративных растений (ГБС). М.: Алес, 2000. 168 с.
8. Воронина Е.П., Горбунов Ю.Н., Горбунова Е.О. Новые ароматические растения для Нечерноземной зоны России. М.: Наука, 2001.
9. Стратегия ботанических садов России по сохранению биоразнообразия растений. М.: Красная звезда, 2001. 32 с.
10. Игнатов М.С., Игнатова Е.А. Флора мхов средней части Европейской России. М.: КМК, 2003. Т. 1. 608 с.; 2004. Т. 2. 352 с.
11. Горбунов Ю.Н. Валерианы флоры России и сопредельных государств. М.: Наука, 2001.
12. Скворцов А.К., Кукулина А.Г. Голубые жимолости: Ботаническое изучение и перспективы культуры в средней полосе России. М.: Наука, 2001.
13. Козаржевская Э.Ф. Ловушка для белокрылок и трипсов. Пат. 2130720 РФ. № 98103066. Заявл. 13. 02.98.
14. Козаржевская Э.Ф. Ловушка для насекомых. Пат. 127050 РФ. № 98104378. Заявл. 13. 02.98.
15. Энциклопедия комнатного цветоводства. М.: Нар. творчество, 2001. 269 с.
16. Карпионова Р.А., Жеребцов Г.П. Рекомендации по цветочному оформлению Москвы. М.: Прима-М, 2002. 48 с.
17. Плотникова Л.С., Демидов А.С., Карпионова Р.А. К концепции озеленения г. Москвы // Бюл. Гл. ботан. сада. 1998. Вып. 176. С. 147–150.
18. Демидов А.С., Карпионова Р.А. Принципы подбора многолетников для городских цветников // Экология большого города: Альманах. М.: Прима-М, 2002. Вып. 6. С. 102–404.

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

Поступила в редакцию 24.11.2004

## SUMMARY

### *Andreev L.N., Demidov A.S., Shatko V.G. The Main Botanical Garden named after N.V. Tsitsin RAS. To the 60th anniversary of foundation*

The principal results of scientific and educational activities of the MBG RAS have been summarized for 60-year existence. The MBG RAS has become a leading botanical garden in the country, an institution of experimental botany, where the most important problems of plant kingdom and its conservation have been settled. The results from scientific activities for the period from the 50th anniversary to the 60th anniversary have been elucidated in detail.

## ИТОГИ ДЕНДРОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ В ГЛАВНОМ БОТАНИЧЕСКОМ САДУ РАН

*А.И. Макридин, Л.С. Плотникова, Ю.Е. Беляева,  
Е.М. Немова, М.С. Александрова*

Отдел дендрологии был организован в ноябре 1948 г., выделившись из отдела флоры. Его руководителем до 1986 г. был член-корреспондент АН СССР П.И. Лапин. С 1986 по 2002 г. работой отдела руководила доктор биологических наук Л.С. Плотникова, а с 2002 г. – кандидат биологических наук А.И. Макридин.

Главное направление работы отдела – интродукция древесных растений с целью обогащения культурной флоры и охраны биологического разнообразия растительного мира *ex situ*. Для выполнения этой задачи сотрудники отдела привлекают в дендрологическую коллекцию сада древесные растения как природной флоры России, так и флоры умеренной зоны зарубежных стран, изучают их реакции на новые условия существования, разрабатывают научную базу прогнозирования и методы оценки перспективности интродукции древесных растений в среднюю полосу европейской части России. На основе длительного комплексного изучения биологических особенностей интродуцированных растений дендрологи проводят отбор ценных для народного хозяйства деревьев и кустарников.

Коллекцию древесных растений – самую крупную экспозицию Сада – начали создавать с 1949 г. С учетом относительно суровых климатических условий Москвы первоначально провели комплекс исследований важнейших флористических областей мира как возможных источников получения растений, перспективных для интродукционного испытания в открытом грунте.

Перспективное задание на строительство дендрария разработали сотрудники отдела под руководством П.И. Лапина. Был разработан ассортимент из 2700 таксонов растений, относящихся преимущественно к флоре Северного полушария. Кроме ассортимента растений, в задании определили научные и ландшафтно-архитектурные принципы размещения экспозиций, методы трансформации существующих на отведенной дендрарию площади естественных насаждений для размещения среди них экспозиций путем гармоничного сочетания в единое целое с остальной территорией Сада.

Подготовленный проект дендрария учитывал и источник привлечения исходного материала, и агротехнические приемы выращивания каждого растения. Принципы, положенные в основу работы по пополнению коллекции, обеспечивают максимальную устойчивость растений в условиях культуры и тем самым обуславливают их длительное существование в культуре.

Поскольку для создания дендрария обычно отводят от 25 до 50% территории ботанического сада [1], в проекте для него была выделена территория площадью 75 га, иростирающаяся от центральной, равнинной части Сада на моренном плато, сложенном валунными суглинками, до нижних надпойменных террас р. Лихоборки. Предварительно при проектировании дендрария



С.Н. Макаровым был подготовлен список растений для экспонирования, учитывающий состав местной флоры, опыт интродукции растений в средней полосе, сведения по экологии намечаемых для интродукции растений. Площади для экспонирования разных типов насаждений в проекте определяли с учетом числа растений и их жизненной формы, при этом выделили девять групп: 3 группы деревьев разной величины, 4 группы кустарников разной величины, полукустарники, лианы. Сделали расчет площадей питания для растений различных жизненных форм и разного возраста, определили число саженцев для получения необходимого количества взрослых растений. Площади экспозиций планировали с учетом их развития в течение длительного времени.

Ландшафтно-архитектурное решение было осуществлено Л.Е. Розенбергом. Микрولандшафты отдельных экспозиций в совокупности должны были образовать единый ландшафт дендрария. Было решено создавать экспозиции трех типов: из отдельно высаженных растений-солитеров, небольших групп по 3–5 экземпляров и крупных сомкнутых групп, внутри которых со временем должна была сформироваться типичная для таких насаждений среда.

В дендрарии проектным заданием намечали разместить около 2700 видов и форм древесных растений. Детальный проект, по которому создавали дендрарий ГБС, приобрел методическое значение, его и в наше время используют как пособие при проектировании новых и реконструкции старых дендрариев в России и зарубежье. К концу 1958 г. в стадии освоения находились 2/3 намеченной площади (50 га), где были высажены 22 тыс. экземпляров растений, относящихся к 950 таксонам. Полностью в соответствии с проектом было закончено создание экспозиций ели, лиственницы, туи, можжевельника, тиса. Часть растений разместили в экспозициях группами различной плотности, что позволило полнее выявить хозяйственные и декоративные особенности растений [2].

Для размещения растений в дендрарии избрали систематический принцип. Виды одного рода и роды одного семейства размещены в непосредственной близости друг от друга. Исключения сделаны с учетом экологических требований некоторых групп растений. Например, влаголюбивые растения рода ольха высажены в пойме р. Лихоборки, тогда как остальные представители семейства березовых – в противоположной, верхней части дендрария, на моренном плато. От систематического принципа отступали и руководствуясь соображениями декоративности. Так, представители семейства сосновых вкраплены в лиственные насаждения, чтобы избежать монотонности.

Размещение растений по систематическому принципу позволяет продемонстрировать общность и различия между близкими в систематическом отношении видами на однородном экологическом фоне, показать многообразие того или иного рода, избежать повторного привлечения растений, что неизбежно при ботанико-географическом принципе размещения растений. К недостаткам строительства дендрария по систематическому принципу следует отнести возможность спонтанной гибридизации близкородственных видов, что весьма нежелательно при обмене семенами между ботаническими садами.

С 1949 г. началось широкое привлечение посадочного материала (семян, черенков, саженцев). Обогащение дендрологической коллекции, выращива-

ние и перенос растений на постоянное место в дендрарий сочетали с тщательной документацией, в которой учитывали происхождение образцов, результаты наблюдений за развитием растений и проверки их ботанической принадлежности. Одновременно происходило накопление интродукционного гербария, отражающего разные стадии онтогенеза растений. Большое значение придавали не только типу исходного материала, численности образцов и экземпляров, представляющих вид, но и происхождению образцов, что должно достаточно репрезентативно отражать генотипическое и экотипическое многообразие вида и обеспечивать его надежную сохранность в культуре. Если на первых этапах строительства дендрария сотрудники стремились к достижению максимального видового разнообразия, привлекая в основном материал, полученный из других ботанических садов, то сегодня многие из этих растений представлены образцами из различных точек природного ареала вида. Разновозрастный состав образцов одного вида позволяет поддерживать видовое разнообразие дендрария. В коллекции постоянно проводят замену старых, поврежденных экземпляров, совершенствуют качественный и количественный состав коллекции за счет привлечения растений из природы и растений местной репродукции. К числу самых старых растений дендрария относятся из хвойных – пихта сибирская (*Abies sibirica* Ledeb.) – 1927 г., сосна кедровая европейская (*Pinus cembra* L.) – 1931 г., тис ягодный (*Taxus baccata* L.) – 1934 г., из лиственных – дерен белый (*Cornus alba* L.) – 1920 г., липа крупнолистная (*Tilia platyphyllos* Scop.) – 1932 г., вяз гладкий (*Ulmus laevis* Pall.) – 1934 г.

Самым большим числом образцов представлены дуб северный (*Quercus borealis* Michx. f.) – 187 экз., аралия высокая (*Aralia elata* (Miq.) Seem.) – 29 экз., жимолость татарская (*Lonicera tatarica* L.) – 18 экз. Именно среди таких видов проводили отбор оптимального для ботанической коллекции числа образцов различного возраста и происхождения.

Обычно для пополнения экспозиций дендрария использовали саженцы, выращенные на коллекционном питомнике. Он создан в 1946 г. на площади 11,2 га, где к 1958 г. размещались растения почти 2000 наименований [3].

В настоящее время питомник отдела дендрологии занимает лишь 0,25 га. Это связано с существенным снижением числа растений, высаживаемых ежегодно в дендрарий.

В питомнике отдела изучают растения на ранних этапах их развития, разрабатывают приемы размножения и выращивания, проводят предварительную проверку их таксономической принадлежности [4].

В питомнике отдела не только выращивают растения для пополнения дендрария и коллекций других ботанических садов, но и содержат часть коллекционных растений, выращивание которых на территории дендрария затруднительно. Это, прежде всего, растения, требующие специальных эдафических условий (кальцефиты, ацидофиты), а также некоторые особо ценные мелкие растения. Небольшое число ценных крупных растений содержат в питомнике в качестве маточников для получения семян и черенков.

С 1957 г. основным способом пополнения дендрария стало привлечение растений из мест их естественного произрастания путем проведения экспедиций. Это обеспечивает генетически более “чистый”, а главное – достоверный в таксономическом отношении материал. Сотрудники отдела многократно предпринимали экспедиции в Среднюю Азию: Тянь-Шань, Памир,

*Состав дендрологической коллекции ГБС*

| Род                          | Число видов | Число подвидов, форм, сортов | Плоды/семена | Цветет | Не цветет |
|------------------------------|-------------|------------------------------|--------------|--------|-----------|
| <i>сем. Aceraceae</i>        |             |                              |              |        |           |
| <i>Acer</i>                  | 33          | 19                           | 27           | 6      | 19        |
| <i>сем. Actinidiaceae</i>    |             |                              |              |        |           |
| <i>Actinidia</i>             | 6           |                              | 3            | 1      | 2         |
| <i>сем. Anacardiaceae</i>    |             |                              |              |        |           |
| <i>Cotinus</i>               | 1           | 1                            | 1            |        | 1         |
| <i>Rhus</i>                  | 2           |                              | 1            | 1      |           |
| <i>Toxicodendron</i>         | 2           |                              | 1            | 1      |           |
| <i>сем. Aquifoliaceae</i>    |             |                              |              |        |           |
| <i>Ilex</i>                  | 2           |                              | 1            |        | 1         |
| <i>сем. Araliaceae</i>       |             |                              |              |        |           |
| <i>Acanthopanax</i>          | 1           |                              | 1            |        |           |
| <i>Aralia</i>                | 2           |                              | 2            |        |           |
| <i>Eleutherococcus</i>       | 4           |                              | 3            |        | 1         |
| <i>Hedera</i>                | 1           |                              |              |        | 1         |
| <i>Kalopanax</i>             | 1           |                              |              |        | 1         |
| <i>сем. Aristolochiaceae</i> |             |                              |              |        |           |
| <i>Aristolochia</i>          | 2           |                              |              | 2      |           |
| <i>сем. Berberidaceae</i>    |             |                              |              |        |           |
| <i>Berberis</i>              | 38          | 12                           | 42           | 2      | 6         |
| <i>Mahonia</i>               | 2           |                              | 2            |        |           |
| <i>сем. Betulaceae</i>       |             |                              |              |        |           |
| <i>Alnus</i>                 | 18          | 2                            | 12           | 1      | 7         |
| <i>Betula</i>                | 38          | 6                            | 38           | 1      | 5         |
| <i>Carpinus</i>              | 6           | 5                            | 4            |        | 7         |
| <i>Corylus</i>               | 10          | 1                            | 6            | 1      | 4         |
| <i>Ostrya</i>                | 2           |                              | 1            |        | 1         |
| <i>сем. Bignoniaceae</i>     |             |                              |              |        |           |
| <i>Catalpa</i>               | 4           | 1                            | 3            | 2      |           |
| <i>сем. Buxaceae</i>         |             |                              |              |        |           |
| <i>Buxus</i>                 | 1           |                              | 1            |        |           |
| <i>сем. Calycanthaceae</i>   |             |                              |              |        |           |
| <i>Calycanthus</i>           | 1           |                              |              | 1      |           |
| <i>сем. Caprifoliaceae</i>   |             |                              |              |        |           |
| <i>Abelia</i>                | 1           |                              | 1            |        |           |
| <i>Diervilla</i>             | 4           |                              | 4            |        |           |
| <i>Kolkwitzia</i>            | 1           |                              | 1            |        |           |
| <i>Lonicera</i>              | 60          | 6                            | 60           | 2      | 4         |
| <i>Sambucus</i>              | 8           | 8                            | 14           | 1      | 1         |
| <i>Symphoricarpos</i>        | 4           | 2                            | 6            |        |           |
| <i>Viburnum</i>              | 14          | 5                            | 15           | 3      | 1         |
| <i>Weigela</i>               | 6           | 3                            | 6            | 2      | 1         |

Таблица (продолжение)

| Род                           | Число видов | Число подвидов, форм, сортов | Плоды/семена | Цветет | Не цветет |
|-------------------------------|-------------|------------------------------|--------------|--------|-----------|
| сем. <i>Celastraceae</i>      |             |                              |              |        |           |
| <i>Celastrus</i>              | 4           | 1                            | 5            |        |           |
| <i>Euonymus</i>               | 23          | 1                            | 19           |        | 5         |
| <i>Tripterygium</i>           | 1           |                              | 1            |        |           |
| сем. <i>Cercidiphyllaceae</i> |             |                              |              |        |           |
| <i>Cercidiphyllum</i>         | 1           |                              | 1            |        |           |
| сем. <i>Cornaceae</i>         |             |                              |              |        |           |
| <i>Cornus</i>                 | 16          | 5                            | 18           | 2      | 1         |
| <i>Swida</i>                  | 2           |                              | 2            |        |           |
| сем. <i>Cupressaceae</i>      |             |                              |              |        |           |
| <i>Chamaecyparis</i>          | 2           | 13                           | 3            |        | 12        |
| <i>Juniperus</i>              | 18          | 12                           | 7            | 1      | 22        |
| <i>Microbiota</i>             | 1           |                              |              | 1      |           |
| <i>Thuja</i>                  | 3           | 27                           | 3            |        | 27        |
| <i>Thujaopsis</i>             | 1           | 1                            |              |        | 2         |
| сем. <i>Elaeagnaceae</i>      |             |                              |              |        |           |
| <i>Elaeagnus</i>              | 3           |                              | 3            |        |           |
| <i>Hippophae</i>              | 1           |                              | 1            |        |           |
| <i>Shepherdia</i>             | 2           |                              | 2            |        |           |
| сем. <i>Ephedraceae</i>       |             |                              |              |        |           |
| <i>Ephedra</i>                | 1           |                              |              |        | 1         |
| сем. <i>Ericaceae</i>         |             |                              |              |        |           |
| <i>Andromeda</i>              | 1           |                              | 1            |        |           |
| <i>Arctostaphylos</i>         | 1           |                              | 1            |        |           |
| <i>Arctous</i>                | 1           |                              |              |        | 1         |
| <i>Bruckenthalia</i>          | 1           |                              | 1            |        |           |
| <i>Calluna</i>                | 1           | 16                           | 1            | 17     | 1         |
| <i>Chamaedaphne</i>           | 1           |                              | 1            |        |           |
| <i>Erica</i>                  | 3           | 7                            | 2            | 8      |           |
| <i>Eubotryoides</i>           | 1           |                              |              |        | 1         |
| <i>Gaultheria</i>             | 2           |                              | 2            |        |           |
| <i>Ledum</i>                  | 4           |                              | 4            |        |           |
| <i>Lyonia</i>                 | 1           |                              | 1            |        |           |
| <i>Menziesia</i>              | 1           |                              | 1            |        |           |
| <i>Rhododendron</i>           | 39          | 1                            | 33           | 7      |           |
| сем. <i>Euphorbiaceae</i>     |             |                              |              |        |           |
| <i>Securinega</i>             | 1           |                              | 1            |        |           |
| сем. <i>Fabaceae</i>          |             |                              |              |        |           |
| <i>Amorpha</i>                | 4           | 2                            | 3            |        | 3         |
| <i>Caragana</i>               | 17          | 2                            | 19           |        |           |
| <i>Chamaecytisus</i>          | 8           | 1                            | 8            | 1      |           |
| <i>Cladrastis</i>             | 1           |                              |              | 1      |           |
| <i>Colutea</i>                | 2           |                              | 2            |        |           |
| <i>Cytisus</i>                | 2           |                              | 2            |        |           |
| <i>Genista</i>                | 8           |                              | 8            |        |           |

Таблица (продолжение)

| Род                          | Число видов | Число подвидов, форм, сортов | Плоды/семена | Цветет | Не цветет |
|------------------------------|-------------|------------------------------|--------------|--------|-----------|
| <i>Gleditsia</i>             | 1           |                              | 1            |        |           |
| <i>Gymnocladus</i>           | 1           |                              |              |        | 1         |
| <i>Laburnum</i>              | 3           | 1                            | 1            | 2      | 1         |
| <i>Lembotropis</i>           | 1           |                              | 1            |        |           |
| <i>Lespedeza</i>             | 1           |                              | 1            |        |           |
| <i>Maackia</i>               | 1           |                              | 1            |        |           |
| <i>Robinia</i>               | 1           | 1                            | 2            |        |           |
| сем. <i>Fagaceae</i>         |             |                              |              |        |           |
| <i>Fagus</i>                 | 3           | 3                            | 1            |        | 5         |
| <i>Quercus</i>               | 13          | 1                            | 2            | 1      | 11        |
| сем. <i>Ginkgoaceae</i>      |             |                              |              |        |           |
| <i>Ginkgo</i>                | 1           |                              |              |        | 1         |
| сем. <i>Grossulariaceae</i>  |             |                              |              |        |           |
| <i>Grossularia</i>           | 16          |                              | 15           | 1      |           |
| <i>Ribes</i>                 | 54          | 8                            | 54           | 6      | 2         |
| сем. <i>Hamamelidaceae</i>   |             |                              |              |        |           |
| <i>Hamamelis</i>             | 2           |                              | 1            | 1      |           |
| сем. <i>Hippocastanaceae</i> |             |                              |              |        |           |
| <i>Aesculus</i>              | 5           | 1                            | 3            | 1      | 2         |
| сем. <i>Hydrangeaceae</i>    |             |                              |              |        |           |
| <i>Deutzia</i>               | 14          | 8                            | 5            | 8      | 9         |
| <i>Hydrangea</i>             | 9           | 1                            | 6            | 4      |           |
| <i>Jamesia</i>               | 1           |                              | 1            |        |           |
| <i>Philadelphus</i>          | 29          | 16                           | 35           | 4      | 6         |
| сем. <i>Hypericaceae</i>     |             |                              |              |        |           |
| <i>Hypericum</i>             | 4           |                              | 4            |        |           |
| сем. <i>Juglandaceae</i>     |             |                              |              |        |           |
| <i>Juglans</i>               | 7           | 1                            | 5            | 1      | 2         |
| <i>Pterocarya</i>            | 2           |                              | 1            |        | 1         |
| сем. <i>Loganiaceae</i>      |             |                              |              |        |           |
| <i>Buddleja</i>              | 3           | 1                            | 1            | 3      |           |
| сем. <i>Magnoliaceae</i>     |             |                              |              |        |           |
| <i>Liriodendron</i>          | 1           |                              |              |        | 1         |
| <i>Magnolia</i>              | 5           |                              |              | 2      | 3         |
| сем. <i>Menispermaceae</i>   |             |                              |              |        |           |
| <i>Menispermum</i>           | 1           |                              | 1            |        |           |
| сем. <i>Moraceae</i>         |             |                              |              |        |           |
| <i>Ficus</i>                 | 1           |                              |              |        | 1         |
| <i>Morus</i>                 | 3           |                              | 2            |        | 1         |
| сем. <i>Myricaceae</i>       |             |                              |              |        |           |
| <i>Myrica</i>                | 1           |                              | 1            |        |           |

Таблица (продолжение)

| Род                       | Число видов | Число подвидов, форм, сортов | Плоды/семена | Цветет | Не цветет |
|---------------------------|-------------|------------------------------|--------------|--------|-----------|
| сем. <i>Oleaceae</i>      |             |                              |              |        |           |
| <i>Chionanthus</i>        | 1           |                              | 1            |        |           |
| <i>Fontanesia</i>         | 2           |                              | 2            |        |           |
| <i>Forestiera</i>         | 1           |                              | 1            |        |           |
| <i>Forsythia</i>          | 6           | 7                            | 10           | 3      |           |
| <i>Fraxinus</i>           | 19          | 8                            | 12           |        | 15        |
| <i>Ligustrum</i>          | 7           | 2                            | 4            | 1      | 4         |
| <i>Syringa</i>            | 14          | 1                            | 14           |        | 1         |
| сем. <i>Pinaceae</i>      |             |                              |              |        |           |
| <i>Abies</i>              | 19          | 4                            | 5            |        | 18        |
| <i>Larix</i>              | 10          | 5                            | 12           | 1      | 2         |
| <i>Picea</i>              | 19          | 19                           | 12           |        | 26        |
| <i>Pinus</i>              | 19          | 5                            | 14           | 2      | 8         |
| <i>Pseudotsuga</i>        | 1           | 1                            | 2            |        |           |
| <i>Tsuga</i>              | 3           |                              | 1            |        | 2         |
| сем. <i>Platanaceae</i>   |             |                              |              |        |           |
| <i>Platanus</i>           | 1           |                              |              |        | 1         |
| сем. <i>Polygonaceae</i>  |             |                              |              |        |           |
| <i>Polygonum</i>          | 1           |                              | 1            |        |           |
| сем. <i>Ranunculaceae</i> |             |                              |              |        |           |
| <i>Atragene</i>           | 2           |                              | 2            |        |           |
| <i>Clematis</i>           | 15          | 1                            | 13           | 1      | 2         |
| <i>Paeonia</i>            | 3           |                              | 3            |        |           |
| сем. <i>Rhamnaceae</i>    |             |                              |              |        |           |
| <i>Frangula</i>           | 1           |                              | 1            |        |           |
| <i>Rhamnus</i>            | 12          | 1                            | 12           |        | 1         |
| сем. <i>Rosaceae</i>      |             |                              |              |        |           |
| <i>Amelanchier</i>        | 14          |                              | 12           |        | 2         |
| × <i>Amelasorbus</i>      | 1           |                              | 1            |        |           |
| <i>Amygdalus</i>          | 4           |                              | 4            |        |           |
| <i>Armeniaca</i>          | 2           | 1                            | 2            | 1      |           |
| <i>Aronia</i>             | 3           |                              | 3            |        |           |
| × <i>Cerapadus</i>        | 1           |                              | 1            |        |           |
| <i>Cerasus</i>            | 16          | 2                            | 16           | 2      |           |
| <i>Chaenomeles</i>        | 3           |                              | 2            | 1      |           |
| <i>Cotoneaster</i>        | 28          |                              | 22           | 1      | 5         |
| × <i>Crataegosorbus</i>   | 1           |                              | 1            |        |           |
| <i>Crataegus</i>          | 74          | 6                            | 65           | 3      | 12        |
| <i>Cydonia</i>            | 1           | 1                            | 2            |        |           |
| <i>Exochorda</i>          | 4           |                              | 3            | 1      |           |
| <i>Holodiscus</i>         | 1           | 1                            | 2            |        |           |
| <i>Kerria</i>             | 1           | 1                            |              | 2      |           |
| <i>Laurocerasus</i>       | 1           | 1                            | 2            |        |           |
| <i>Malus</i>              | 31          | 4                            | 31           | 2      | 2         |

Таблица (продолжение)

| Род                             | Число видов | Число подвидов, форм, сортов | Плоды/семена | Цветет | Не цветет |
|---------------------------------|-------------|------------------------------|--------------|--------|-----------|
| <i>Mespilus</i>                 | 1           |                              | 1            |        |           |
| <i>Neillia</i>                  | 1           |                              | 1            |        |           |
| <i>Oemleria</i>                 | 1           |                              | 1            |        |           |
| <i>Padellus</i>                 | 1           |                              | 1            |        |           |
| <i>Padus</i>                    | 8           | 4                            | 12           |        |           |
| <i>Pentaphylloides</i>          | 4           | 1                            | 5            |        |           |
| <i>Photinia</i>                 | 2           |                              | 2            |        |           |
| <i>Physocarpus</i>              | 9           | 1                            | 10           |        |           |
| <i>Prinsepia</i>                | 1           |                              | 1            |        |           |
| <i>Prunus</i>                   | 11          |                              | 8            | 2      | 1         |
| <i>Pyracantha</i>               | 1           |                              | 1            |        |           |
| <i>Pyrus</i>                    | 16          | 1                            | 4            | 4      | 9         |
| <i>Rosa</i>                     | 77          | 2                            | 68           | 4      | 7         |
| <i>Rubus</i>                    | 9           | 2                            | 9            | 2      |           |
| <i>Sibiraea</i>                 | 1           |                              | 1            |        |           |
| <i>Sorbaria</i>                 | 3           | 2                            | 4            |        | 1         |
| × <i>Sorbaronia</i>             | 2           | 1                            | 2            |        | 1         |
| × <i>Sorbocotone-<br/>aster</i> | 1           |                              | 1            |        |           |
| <i>Sorbus</i>                   | 52          | 19                           | 51           | 3      | 17        |
| <i>Spiraea</i>                  | 53          | 16                           | 58           | 8      | 3         |
| <i>Stephanandra</i>             | 2           |                              | 2            |        |           |
|                                 |             | сем. <i>Rubiaceae</i>        |              |        |           |
| <i>Cephalanthus</i>             | 1           |                              | 1            |        |           |
|                                 |             | сем. <i>Rutaceae</i>         |              |        |           |
| <i>Orixa</i>                    | 1           |                              |              |        | 1         |
| <i>Phellodendron</i>            | 4           | 2                            | 5            |        | 1         |
| <i>Ptelea</i>                   | 4           | 2                            | 3            | 1      | 2         |
| <i>Zanthoxylum</i>              | 1           |                              |              |        | 1         |
|                                 |             | сем. <i>Salicaceae</i>       |              |        |           |
| <i>Chosenia</i>                 | 1           |                              | 1            |        |           |
| <i>Populus</i>                  | 21          | 2                            | 10           | 3      | 10        |
| <i>Salix</i>                    | 47          | 2                            | 29           | 9      | 11        |
|                                 |             | сем. <i>Schisandraceae</i>   |              |        |           |
| <i>Schisandra</i>               | 1           |                              | 1            |        |           |
|                                 |             | сем. <i>Staphyleaceae</i>    |              |        |           |
| <i>Staphylea</i>                | 5           | 1                            | 5            |        | 1         |
|                                 |             | сем. <i>Styracaceae</i>      |              |        |           |
| <i>Halesia</i>                  | 1           |                              | 1            |        |           |
|                                 |             | сем. <i>Taxaceae</i>         |              |        |           |
| <i>Taxus</i>                    | 5           | 7                            | 3            | 1      | 8         |
|                                 |             | сем. <i>Thymelaeaceae</i>    |              |        |           |
| <i>Daphne</i>                   | 3           |                              | 3            |        |           |



Таблица (окончание)

| Род                      | Число видов | Число подвидов, форм, сортов | Плоды/семена | Цветет | Не цветет |
|--------------------------|-------------|------------------------------|--------------|--------|-----------|
| сем. <i>Tiliaceae</i>    |             |                              |              |        |           |
| <i>Tilia</i>             | 15          | 4                            | 17           |        | 2         |
| сем. <i>Ulmaceae</i>     |             |                              |              |        |           |
| <i>Celtis</i>            | 1           |                              |              |        | 1         |
| <i>Ulmus</i>             | 9           |                              | 6            |        | 3         |
| сем. <i>Vacciniaceae</i> |             |                              |              |        |           |
| <i>Oxycoccus</i>         | 2           |                              | 2            |        |           |
| <i>Vaccinium</i>         | 10          |                              | 8            |        | 2         |
| сем. <i>Vitaceae</i>     |             |                              |              |        |           |
| <i>Ampelopsis</i>        | 3           |                              | 2            |        | 1         |
| <i>Parthenocissus</i>    | 1           |                              | 1            |        |           |
| <i>Vitis</i>             | 8           |                              | 3            |        | 5         |

Копет-Даг (1957, 1964, 1969, 1987, 1988); на Кавказ: Колхида, Ленкорань, Закавказье, Приэльбрусье (1971, 1976, 1980, 1982, 1984); в Крым (1984); в Карпаты (1968, 1980); на Алтай (1972, 1989); в Восточную Сибирь (1990), в Прибалтику (1968, 1971); на Дальний Восток: Приморье, Сахалин, Курильские и Командорские острова, Приамурье, о-ва Римского-Корсакова (1960, 1965, 1969, 1976, 1980, 1984, 1994).

Из природных условий привозили не только семена, черенки и живые растения, но и гербарий, вошедший в общий гербарий ГБС.

Огромную роль в пополнении коллекции сыграли международные соглашения отдела с Польшей, Чехословакией, КНДР, США. Из ботанических садов этих стран привозили садовые формы растений, а из США и КНДР – семена и саженцы древесных растений из природных условий.

В настоящее время коллекция дендрария насчитывает 1723 таксона древесных растений, которые представлены примерно 20 000 экз. (см. таблицу). В дендрарии экспонируются растения 1380 видов и 343 сортов древесных растений, относящихся к 173 родам 53 семейств. Из них плодоносят растения 1190 таксонов, а цветет, не завязывая плодов, 157. Дендрофлора России представлена почти 500 видами, что составляет около 60% от ее общего состава, 30 видов коллекции занесены в Красную книгу РСФСР. Самым богатым как по числу родов, так и по числу видов, разновидностей и культиваров является семейство *Rosaceae* – 38 родов, 508 видов и более мелких таксонов. Затем по числу родов следует семейство *Fabaceae* – 14 (видов и таксонов низких рангов 58), по числу видов семейство *Caprifoliaceae* – 97 (родов 8). Достаточно крупными являются также семейство *Ericaceae* – 13 родов, 82 вида и разновидности, семейство *Pinaceae* – 6 родов, 105 видов и разновидностей. В то же время 26 семейств насчитывают всего по одному роду, но лишь половина из них (13) – и по одному виду: *Buxaceae*, *Calycanthaceae*, *Cercidiphyllaceae*, *Euphorbiaceae*, *Ginkgoaceae*, *Schisandraceae* и др. Ботаническое разнообразие коллекции уникально как для условий средней полосы, так и для ботанических учреждений России в целом. В первую очередь это те родовые комплексы, которые являлись объектами специальных исследо-

ваний сотрудников отдела дендрологии. Достаточно полно представлены такие крупные роды как *Sorbus* (71 таксон), *Crataegus* (80 таксонов), *Betula* (44 таксона), *Acer* (52 таксона), *Berberis* (50 таксонов), *Lonicera* (66 таксонов), *Ribes* (62 таксона). Так же полно представлен род *Rhododendron* (40 таксонов), *Rosa* (79 таксонов), *Spiraea* (69 таксонов).

В коллекции преобладают кустарники (52%) и деревья (43%), значительно меньше лиан (3%), полукустарников и кустарничков (по 1%).

Для поддержания численного состава коллекции и удовлетворительного фитосанитарного состояния растений существенное значение имеет ее возрастной состав. Коллекцию составляют вполне взрослые растения. Среди деревьев 67% образцов старше 20 лет, среди кустарников 86% образцов старше 10 лет. Как у деревьев, так и у кустарников наблюдается резкое сокращение числа образцов в группе старше 40 лет. Максимум образцов деревьев приходится на возрастную группу 30–40 лет, а кустарников 10–20 лет.

За прошедшие годы удалось достаточно достоверно оценить зимостойкость растений. Было установлено, что она значительно изменяется с возрастом. Зимостойкость 84% интродуцированных растений оценивалась от I до II баллов, т.е. растения не обмерзают или частично обмерзают однолетние побеги (I балл – 990 таксонов, II – 454). В группе растений, зимостойкость которых оценивается в III (167 таксонов) и IV балла (67 таксонов) наблюдается постепенное снижение жизнеспособности, выражающееся в низкой сопротивляемости вредителям и болезням, нарушении ритма развития и дальнейшем ухудшении состояния. Такие растения, как правило, имеют южное происхождение. Наиболее низкие показатели зимостойкости, все-таки позволяющие поддерживать растения в составе коллекции (балл V), проявили 45 таксонов. Незначительное число видов коллекции регулярно обмерзают до корневой шейки, а в суровые зимы часть из них погибает.

Некоторое уменьшение видового разнообразия коллекции за последние два десятилетия связано с существенными изменениями экономической и политической ситуации на территории бывшего СССР. Стало весьма затруднительным получение семян и живых растений из целого ряда регионов, отличающихся большим разнообразием растений. Прежде всего, это Кавказ и Средняя Азия. По финансовым соображениям почти нет возможностей проведения ставших в прежние годы традиционными экспедиций в отдаленные районы Дальнего Востока. В то же время за последние годы существенно увеличилось формовое разнообразие коллекции. Если со времени основания дендрария дендрологи стремились к привлечению типичных для того или иного вида природных образцов растений, то сегодня ситуация изменилась. Как и во всем мире, в нашей стране возрос интерес к прикладным аспектам дендрологии, связанным с озеленением городов и поселков. Возрастает доля используемых в зеленых насаждениях природных форм и искусственно выведенных устойчивых культиваров с высокими декоративными качествами. Не остался в стороне от этой тенденции и отдел дендрологии ГБС. По инициативе члена-корреспондента АН СССР П.И. Лапина в 1987 г. в ГБС создана ландшафтная экспозиция “Японский сад”, основу насаждений которой составили как местные, так и интродуцированные древесные растения, в том числе и декоративные садовые формы.

В 1994 г. была введена в строй еще одна новая экспозиция – “Вересковый сад”, состоящая из форм и сортов родов *Calluna* и *Erica*. В проекте дендрария,

разработанном почти 60 лет назад, не предусматривалось привлечение декоративных форм древесных растений. Только в последние годы в отделе начато строительство самой “молодой” дендрологической экспозиции – “Сад декоративных форм”. Сегодня на этой экспозиции представлено свыше 100 культиваров, сортов и форм древесных растений, относящихся к 80 видам.

За все время существования коллекции из нее выпали растения 568 видов, 44 разновидностей, 5 форм, 43 гибридов и 48 культиваров (всего 708 таксонов), относящихся к 203 родам 74 семейств. Из них в коллекции не осталось вовсе представителей 81 рода 26 семейств.

Самой частой причиной отпада являлось вымерзание растений. Из-за низкой зимостойкости выпали растения 398 таксонов. Причем растения 245 таксонов не цвели. Как правило, они происходили из природных зон с более мягкими климатическими условиями, и их успешная интродукция в открытом грунте в средней полосе России уже изначально вызывала сомнения (*Actinidia chinensis* Planch.; *Pistacia mutica* Fisch. et C.A. Mey., *Ilex aquifolia* DC., *Diospyros lotus* L. *Gleditsia caspica* Desf. и многие другие). Однако растения 67 выпавших таксонов в коллекции цвели (*Clethra alnifolia* L., *Berberis hookeri* Lem., *Periploca sepium* Bunge и др.) и еще 86 таксонов плодоносили (*Rhododendron macrophyllum* G. Don, *Rhus toxicodendron* L., *Viburnum carlesii* и др.). Их зимостойкость хотя и была пониженной, но специальное укрытие на зиму или вообще зимовка под снегом спасали от быстрого вымерзания. Формирование генеративных почек на побегах текущего года позволяло цвести и даже плодоносить. Такие растения порой существовали в коллекции довольно долго (около 10 лет) и выпадали только после особенно неблагоприятных условий зимовки.

Неожиданно много (135 таксонов) оказалось растений, причина выпада которых из коллекции неизвестна, поскольку не была зафиксирована в картотеке дендрария. Если учесть, что в этой группе растения 74 таксонов плодоносили и еще 16 таксонов цвели, то можно предположить, что некоторые из них случайно выпали из коллекции или были удалены по возрасту или по болезни. Последнее обстоятельство особенно вероятно для деревьев, плодоносивших на экспозиции, например *Acer turkestanicum* Pax. и др.

По случайной причине (механические повреждения, кража, ухудшение условий места произрастания из-за внешних воздействий и т.п.) выпали растения 87 таксонов, из которых растения 55 таксонов плодоносили (*Pachistima myrsinites* (Pursh.) Raf., *Berberis brachypoda* Maxim., *B. fendleri* A. Gray и др.) и 11 таксонов цвели (*Euonymus koopmanii* Lauche и др.).

Из-за неустойчивости к болезням и вредителям из коллекции удалили растения 41 таксона. Среди них несколько видов березы (*Betula pamirica* Litv., *B. schugnanica* (B. Fedtsch.) Litv., *B. kelleriana* Sukaczew и др.), пораженных стволовой гнилью, и несколько видов вяза (*Ulmus americana* L., *U. rubra* H.L. Muhl.), пораженных голландской болезнью, т.е. характерными для данных древесных пород заболеваниями.

Растения 31 таксона были выбракованы по возрасту. В основном это кустарники (например, *Lonicera bracteolaris* Boiss. et Buhse, *L. tolmatchevii* Pojark., *Halimodendron halodendron* (Pall.) Voss. и др.), просуществовавшие в коллекции по 30 лет и более. Большинство из них плодоносили (25 таксонов), растения 4 таксонов цвели, но не завязывали плодов вследствие отсутствия опылителей либо обмерзания цветков.

Растения 16 таксонов погибли сразу после пересадки из питомника на постоянное место в дендрарий. Причем в питомнике растения 7 таксонов (*Lonicera canadensis* Bertram, *Rhododendron radicans* Balf. f. et Forrest) плодоносили и 4 таксонов (*Ilex crenata* Thunb., *Purshia tridentata* (Pursh) DC.) цвели. Они не вынесли условий дендрария, по ряду показателей более суровых, чем условия питомника.

В целом из 708 выпавших таксонов растения 335 только вегетировали, 106 – цвели, 267 – плодоносили. Столь значительное число цветущих и плодоносящих растений позволяет предположить, что интродукция тех из них, которые не вымерзли впоследствии, могла бы быть достаточно успешной. Анализ причин гибели этих растений свидетельствует о том, что растения почти 200 таксонов целесообразно привлечь для повторного испытания.

Дендрарий является базой разносторонних исследований в области ботанической географии, экологии, систематики и филогении. На его богатейшем материале исследователи решают задачи интродукции и акклиматизации древесных растений, разрабатывают методы освоения в умеренной зоне новых интродуцентов, ценных для зеленого строительства, и методы выращивания перспективных лекарственных, пищевых, технических и декоративных растений.

Помимо деятельности по формированию и содержанию коллекции, сотрудники отдела постоянно проводили исследования в самых разнообразных направлениях.

Одной из основных тем отдела была разработка теоретических и методических проблем интродукции. Так, был разработан метод отбора перспективности интродуцированных растений по ритму сезонного развития [5–8]. Некоторые разработки отдела по методике наблюдений и оценке результатов интродукции были утверждены на сессиях Совета ботанических садов и разосланы в ботанические сады. Это оценка зимостойкости, методика фенологических наблюдений, интегральная оценка перспективности интродуцентов. В совокупности эти методики были освещены в работе П.И. Лапина “Интродукция древесных растений в средней полосе европейской части СССР (научные основы, методы и результаты)” [9]. Сотрудники отдела разрабатывали методы семенного и вегетативного размножения растений. Результаты этих работ были отражены в книгах коллектива авторов “Семенное размножение интродуцированных древесных растений” [10], “Основы семеноведения древесных растений при интродукции” [11], “Размножение древесных растений черенками” [12], а также в многочисленных статьях.

В течение многих лет дендрологи ГБС изучали особенности интродукции и акклиматизации древесных растений различных родовых комплексов: рододендрон [13], жимолость [14], рябина [15].

Целая серия работ сотрудников отдела была посвящена подведению итогов интродукции древесных растений различных регионов Земли: Китайско-Японской флористической подобласти [7], Средней Азии [16], Северной Америки [17]. На основании анализа оригинальных и литературных данных Л.С. Плотниковой была подготовлена монография “Ареалы интродуцированных древесных растений флоры СССР” [18]. Много внимания она уделила также разработке теоретических основ охраны редких видов древесных растений и методов их охраны как *ex situ*, так и *in situ* [19].

По инициативе первого директора ГБС академика Н.В. Цицина в отделе проводилась работа по изучению экспериментальной полиплоидии древесных растений [20].

В течение многих лет изучались и анатомические особенности древесных растений. Особенно большое внимание уделяли выявлению диагностических признаков высокой зимостойкости интродуцированных деревьев и кустарников [21].

Коллективное комплексное изучение адаптационных возможностей древесных растений разной экологической природы в их онтогенезе в зависимости от условий внешней среды было начато в 1976 г. по инициативе П.И. Лапина. Исследования проводились параллельно в 8 ботанических садах СССР: Рига, Владивосток, Красноярск, Свердловск, Новосибирск, Минск, Томск, Москва. Координатором этих работ была М.С. Александрова. Для опытов отобрали 17 видов древесных растений [22].

Сотрудники отдела провели оценку существующих в Москве городских насаждений и разработали рекомендации по их совершенствованию [23]. В книге "Древесные растения, рекомендуемые для озеленения Москвы" [24] приведен ассортимент перспективных для озеленения растений, насчитывающий 600 видов; более 300 из них ранее в озеленении Москвы не применялись.

С целью учета долговременного опыта роста и развития древесных растений в Москве и сопредельных областях были обследованы насаждения в парках и районных центрах шести областей Нечерноземной зоны. Результаты были опубликованы в книге коллектива авторов "Древесные растения парков Подмосковья" [25], а также в многочисленных статьях о древесных растениях в старинных усадебных парках и в озеленении городов и поселков Московской, Тульской, Орловской, Рязанской, Ярославской, Калужской областей [26–29].

В отделе опубликовано три издания коллектива авторов, подводящих итоги интродукции древесных растений в ГБС [30–32]. Различная проблематика работ отдела освещена и в восьми сборниках научных работ. В них рассматриваются вопросы роста и развития растений, результаты интродукции, методы охраны редких видов и другие проблемы исследования древесных растений при интродукции. Итоги научной работы в отделе также подведены в 11 кандидатских и 4 докторских диссертациях. Кандидатами наук в отделе стали Ю.Е. Беляева, И.А. Комаров, М.Т. Кръстев, А.И. Макридин, П.Б. Мартемьянов, Е.М. Немова, И.П. Петрова, Л.С. Плотникова, Н.В. Рябова, Н.Г. Смирнова, Э.И. Якушина, докторами – Н.А. Бородина, П.И. Лапин, В.И. Некрасов, Л.С. Плотникова.

И все же основным направлением научной и научно-производственной деятельности сотрудников отдела дендрологии ГБС и сегодня остается формирование коллекции древесных растений и изучение их биологических особенностей при акклиматизации и интродукции.

Дендрарий – объект большого культурно-просветительского значения, дает обширный материал для пропаганды ботанических и экологических знаний среди широких слоев населения, используется для педагогических целей, позволяет повышать квалификацию специалистам в области ботаники и зеленого строительства.

Сотрудники отдела провели со времени открытия Сада тысячи экскурсий для любителей растений и специалистов. Множество курсовых и дип-

ломных работ студентов различных вузов подготовлены на материалах дендрария ГБС. Миллионы россиян и гостей нашей Родины за минувшие годы просто хорошо отдохнули в дендрарии – замечательном зеленом уголке столицы.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Соколов М.П., Розенберг Л.Е. Вопросы планирования дендрария // Бюл. Гл. ботан. сада. 1949. Вып. 4. С. 13–19.
2. Лапин П.И. Итоги строительства и научно-исследовательской работы Главного ботанического сада Академии наук СССР // Там же. 1958. Вып. 31. С. 3–11.
3. Лапин П.И. Интродукция древесных и кустарниковых растений в Москве // Там же. 1959. Вып. 34. С. 11–14.
4. Рябова Н.В. Роль интродукционного питомника Главного ботанического сада РАН в освоении богатств древесных растений // Там же. 1992. Вып. 165. С. 12–16.
5. Вартазарова Л.С. Некоторые итоги интродукции древесно-кустарниковой флоры Дальнего Востока // Там же. 1961. Вып. 42. С. 3–9.
6. Лапин П.И. Сезонный ритм развития древесных растений и интродукция // Intern. symp. of biology of woody plants, Nitra. S.f., 1967. P. 293–297.
7. Плотникова Л.С. Интродукция древесных растений Китайско-Японской флористической подобласти в Москве. М.: Наука. 1971. 135 с.
8. Лапин П.И., Сиднева С.В. Оценка перспективности интродукции древесных растений по данным визуальных наблюдений // Опыт интродукции древесных растений. М.: ГБС АН СССР, 1973. С. 7–68.
9. Лапин П.И. Интродукция древесных растений в средней полосе европейской части СССР: (Научные основы, методы и результаты): Докл. на соискание учен. степени д-ра биол. наук по совокупности выполн. и опубликов. работ. Л., 1974. 135 с.
10. Семенное размножение интродуцированных древесных растений. М.: Наука; 1970. 320 с.
11. Некрасов В.И. Основы семеноведения древесных растений при интродукции. М.: Наука, 1973. 279 с.
12. Плотникова Л.С., Хромова Т.В. Размножение древесных растений черенками. М.: Наука, 1981. 56 с.
13. Александрова М.С. Рододендроны природной флоры СССР. М.: Наука, 1975. 112 с.
14. Рябова Н.В. Жимолость: Итоги интродукции в Москве. М.: Наука, 1980. 160 с.
15. Петрова И.П., Бородин Н.А. Рябины: Итоги интродукции в Москве. М.: Наука, 1992. 118 с.
16. Петрова И.П. Интродукция растений Средней Азии в Москве. М.: Наука, 1978. 160 с.
17. Беляева Ю.Е. Рост и развитие североамериканских листопадных древесных растений в Главном ботаническом саду АН СССР // Бюл. Гл. ботан. сада. 1989. Вып. 153. С. 15–18.
18. Плотникова Л.С. Ареалы интродуцированных древесных растений флоры СССР. М., 1983. 256 с.
19. Плотникова Л.С. Научные основы интродукции и охраны древесных растений флоры СССР. М.: Наука, 1988. 264 с.
20. Бородин Н.А. Полиплоидия в интродукции древесных растений. М.: Наука, 1982. 176 с.
21. Фурст Г.Г. Методы анатомо-гистохимического исследования растительных тканей. М.: Наука, 1979. 155 с.
22. Мамаев С.А., Дорофеева Л.М., Александрова М.С., Звиргзд А.В., Лоскутов Ф.Н., Морякина В.А., Петухова И.П., Таран И.В., Шкутко Н.В., Фурст Г.Г. Адаптация и изменчивость древесных растений в лесной зоне Евразии. Екатеринбург: Наука, 1993. 138 с.
23. Якушина Э.И. Древесные растения для озеленения Москвы. М.: Наука, 1982. 158 с.
24. Древесные растения, рекомендуемые для озеленения Москвы. М.: Наука, 1990. 158 с.
25. Древесные растения парков Подмосковья. М.: Наука, 1979. 237 с.
26. Макридин А.И. Древесные растения усадебных парков и населенных мест центра России: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1996. 22 с.
27. Макридин А.И. Ассортимент древесных растений в городском озеленении центра России // Докл. ТСХА. 1998. Вып. 269. С. 322–329.
28. Якушина Э.И., Макридин А.И., Беляева Ю.Е. Древесные растения парков Тульской области // Бюл. Гл. ботан. сада. 1991. Вып. 159. С. 8–16.

29. Плотникова Л.С. Значение старинных парков в охране генофонда и интродукции древесных растений // Там же. 1990. Вып. 158. С. 3–8.
30. Деревья и кустарники: Краткие итоги интродукции в Главном ботаническом саду АН СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1959. 191 с.
31. Древесные растения Главного ботанического сада АН СССР. М.: Наука, 1975. 548 с.
32. Древесные растения Главного ботанического сада РАН: 60 лет интродукции. М.: Наука, 2005. 482 с.

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

Поступила в редакцию  
11.12.2004 г.

## SUMMARY

*Macridin A.I., Plotnikova L.S., Alexandrova M.S., Belyaeva Yu.E., Nemova E.M.*  
**The results of researches into dendrology in the Main Botanical Garden**

More than 50-year experience on woody plant introduction has been analyzed. Nowadays the collection of Arboretum comprises nearly 200 plant taxa, and it is considered to be the largest one in Russia and one of the best collections in Europe.

УДК 631.529 : 58.006(47+57–25)

## БОТАНИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ КОЛЛЕКЦИИ РАСТЕНИЙ ПРИРОДНОЙ ФЛОРЫ В ГЛАВНОМ БОТАНИЧЕСКОМ САДУ РАН

*Н.В. Трулевич*

Коллекция растений в отделе флоры ГБС начала создаваться под руководством и при непосредственном участии М.В. Культиасова на основе разработанного им эколого-исторического метода интродукции [1, 2].

На территории Главного ботанического сада сохранены значительные по площади участки природного растительного покрова, в том числе Останкинская дубрава – один из старейших лесных массивов города. Кроме дубравы имеются характерные для Подмосковья сосняки, ельники, березняки, а также хорошо сохранившиеся в геоморфологическом и ботаническом отношениях участки долины р. Лихоборки. Эти элементы естественного ландшафта (кроме заповедника) послужили основой создания различных сочетаний растений природной флоры. Таким образом были созданы ботанико-географические коллекции флор Восточной Европы, Кавказа, Средней Азии, Сибири, Дальнего Востока.

С 1946 г. отдел флоры ежегодно направлял экспедиционные отряды в Среднюю Азию, на Кавказ, в Сибирь, Дальний Восток. В первые годы формирования коллекций наиболее посещаемым регионом была Средняя Азия: Таласский Алатау, заповедник Аксу-Джабаглы, Каратау. С 1959 по 1990 гг. активно привлекали посадочный материал из различных районов Внутреннего Тянь-Шаня, Памиро-Алая, Памира, горной части Туркмении, Таджикистана, Киргизии, Казахстана. С 1951 г. начались регулярные экспедиции на



Кавказ, первым районом работ был Тебердинский заповедник. Экспедиции работали в высокогорьях Главного Кавказского хребта, в Дагестане, Талыше, Нахичевани, Армении. Активно привлекался посевной и посадочный материал с Алтая, Саян, Забайкалья, Минусинской котловины. В 1955 г. впервые была организована экспедиция в Карпаты, куда неоднократно выезжали и в последующие годы.

Начиная с 1950 г. В.Н. Ворошиловым совместно с сотрудниками отдела было предпринято планомерное экспедиционное обследование флоры советского Дальнего Востока. За этот период времени состоялось более 20 экспедиций, в результате которых обследована почти вся территория региона: Приморье, Приамурье, Охотия, Камчатка с Командорами, Сахалин и Курильские острова. В результате регулярных экспедиций на Дальний Восток обследованы практически все районы этого края, собрана богатая коллекция дальневосточных растений. В первые годы основное внимание было обращено на сбор растений в кедрово-широколиственных лесах, в дубравах и каменноберезниках. Проводилось обследование горной растительности, в том числе смешанных и темнохвойных лесов, зарослей кустарников, высокогорной тундры. Пристальное внимание привлекали известняковые обнажения. На Сахалине неоднократно посещали разные части острова, три южных Курильских острова (Кунашир, Итуруп, Шикотан). На Камчатке работы проводили в еловых и лиственничных лесах в среднем течении р. Камчатки, реликтовой пихтовой роще, изучалась растительность горячих источников.

На материалах изучения гербария, наблюдений за растениями в экспозициях и природе В.Н. Ворошиловым написаны “Флора советского Дальнего Востока” [3], “Определитель растений советского Дальнего Востока” [4].

В Восточной Европе основное внимание было обращено на сбор растений широколиственных лесов, степей, тундры. Экспедиции работали в районе заповедников и их окрестностей: Приокско-Террасном, Центрально-Черноземном им. В.В. Алёхина, Аскании-Нова, Галичье горе, Воронежском, Лесу на Ворскле, Хопёрском, Каневском, Парасоцком лесу, Тульских засеках, в лесах Карпат и Украинского Полесья.

С 1991 г. экспедиционная деятельность по привлечению растений из природных условий практически прекратилась. С этим связано сокращение коллекций. Поддержание их происходит в основном за счет семенного и вегетативного размножения растений интродукционных популяций. В настоящее время коллекция насчитывает 1790 видов, из них около 172 редких и исчезающих.

Наиболее полно коллекция растений природной флоры была представлена в 80–90-е годы прошлого столетия. Так, в 1990 г. она насчитывала 2845 видов – это одна из крупнейших коллекций, в составе которой преобладают травянистые растения – 2380 видов, 305 видов деревьев, 180 видов кустарников.

В настоящем анализе использованы данные видового состава без учета коллекции дикорастущих полезных растений, ибо она построена на другой основе [5], из анализа исключены также и однолетние растения.

С помощью шкалы интродукционной устойчивости растений были проанализированы коллекции ботанико-географических экспозиций природной флоры России и сопредельных стран [6]. Это позволило дать оценку эффективности интродукционного эксперимента и основу для прогнозирова-

ния результатов дальнейших работ по интродукции растений. Существенным, с точки зрения оценки устойчивости растений, является и такой показатель, как длительность выращивания растений в составе коллекции. Безусловно, анализ коллекции, в состав которой входят образцы растений, длительно выращиваемые, делает более обоснованными и выводы об устойчивости растений в данном агроклиматическом районе. По длительности существования при прочих равных условиях (чем длительнее жизнь образца, тем он устойчивее) мы разделили все растения на следующие временные группы: до 5 лет, 6–10, 11–20, свыше 20 лет. Коллекция каждой из ботанико-географических экспозиций проанализирована по четырем показателям шкалы устойчивости и указанным выше группам по длительности существования образцов.

В коллекции растений Восточной Европы, включающей 314 видов, на долю неустойчивых и слабоустойчивых растений приходится лишь 5,7%, в то время как на долю устойчивых и высокоустойчивых – 94,3% растений, причем из них 42,4% высокоустойчивых растений. Основная часть растений коллекции (61,5%) выращивается свыше 20 лет и лишь 10,2% выращивается менее 10 лет. Таким образом, практически вся коллекция растений Восточной Европы состоит из устойчивых видов, успешно размножающихся. Почти половина способна давать самосев, а следовательно, при соответствующих условиях способна к самовозобновлению.

Коллекция растений флоры Кавказа, насчитывающая 370 видов, состоит на 84,6% из устойчивых и высокоустойчивых растений, причем доля высокоустойчивых растений составляет 23,8%. На долю неустойчивых и слабоустойчивых растений приходится 15,4%.

Данные длительности выращивания растений в коллекции показывают, что свыше 20 лет выращивается 44,6% видов всей коллекции, т. е. практически половина, от 10 до 20 лет – 27,6%, до 10 лет – 11,1% и до 5 лет – 16,7%.

Анализируя интродукционную устойчивость коллекции растений флоры Сибири, можно отметить, что на долю устойчивых и высокоустойчивых растений приходится 77,6 %, причем 27,1% высокоустойчивые растения. Неустойчивые растения составляют лишь 2,4%, а слабоустойчивые – 20,0%. Данные же по длительности выращивания показывают, что свыше 20 лет выращивается 29,5% растений; от 11 до 20 лет – 36,6%, таким образом, более 10 лет выращивается 66,1 % от общего числа видов, более четверти коллекции имеют длительность выращивания в составе экспозиции от 6 до 10 лет и лишь 8,1% растений выращивается на экспозиции менее 5 лет. С увеличением длительности выращивания возрастает абсолютное и относительное количество устойчивых и высокоустойчивых растений. Так, в группе растений, выращиваемых свыше 20 лет, 95,4% устойчивы и высокоустойчивы, а в группе с продолжительностью выращивания до 5 лет устойчивы и высокоустойчивы 50%.

В составе экспозиции растений флоры Средней Азии, включающей 338 видов, на долю устойчивых растений приходится 62,1%, из которых 19,2% высокоустойчивы. На долю неустойчивых и слабоустойчивых растений приходится 37,9%, т.е. доля их значительна. Анализируя данные по длительности выращивания растений этой коллекции, можно отметить, что 36,4% всех видов выращивается более 20 лет, а 65,1% существует более 10 лет. Менее 10 лет – 34,9%, из них 21,3% растений выращивается от 6 до 10 лет.

В коллекции дальневосточных растений, численность которой равна 675 видам, на долю устойчивых и высокоустойчивых растений приходится 76,7%, причем на долю высокоустойчивых – 18,2%, неустойчивые и слабоустойчивые составляют 23,3%, из них слабоустойчивых – 14,1%. Более 60% видов выращивается свыше 20 лет, более 10 лет выращивается 7,0%, от 5 до 10 лет – 32,1%.

По доле участия устойчивых и высокоустойчивых растений и, следовательно, по степени устойчивости коллекций в целом экспозиции располагаются следующим образом: Восточная Европа, Кавказ, Сибирь, Дальний Восток, Средняя Азия. Оценивая же устойчивость растений всей коллекции ботанико-географических экспозиций, можно констатировать, что 78,6% (1566 видов) устойчивы и высокоустойчивы, причем доля высокоустойчивых растений составляет 24,5% (489 видов), а устойчивых 54,1% (1077 видов). Все они, безусловно, перспективны для выращивания в условиях московского климата, и многие из них рекомендуются для озеленения.

Итоги учета и анализа длительности выращивания растений ботанико-географических экспозиций показывают, что почти половина растений коллекции выращивается более 20 лет, а 22,2% ее состава выращивается от 10 до 20 лет. Таким образом, устойчивость интродуцируемого материала проверена многолетним опытом, что повышает как ценность самой коллекции, так и делает более обоснованными выводы об устойчивости входящих в нее видов.

Анализ приведенного материала свидетельствует, что одним из существенных показателей перспективности интродукции является степень его биологической устойчивости, которая определяется приспособленностью ритмических процессов к новым условиям существования, полнотой прохождения полного цикла развития побегов, сохранением природных или близких к ним темпов онтогенеза. Оценка коллекции с помощью интегрального показателя интродукционной устойчивости позволяет выявить перспективные для данного агроклиматического района растения, оценить их интродукционные возможности. Анализ коллекций ботанико-географических экспозиций с единой точки зрения позволяет сравнить устойчивость входящих в них растений, показывает эффективность интродукционного эксперимента с растениями различных регионов, главнейших подразделений растительного покрова.

Существенным показателем перспективности интродукции является длительность существования данного образца в опыте интродукции. Учитывая, что коллекция растений природной флоры начала создаваться с 1945 г., максимальный возраст образцов может насчитывать 60 лет. Возраст культивируемого образца может представлять собой абсолютный возраст входящих в него особей либо складываться из сменяющих друг друга поколений. Растения могут размножаться семенным или вегетативным путем. Нередко устойчивыми и высокоустойчивыми растениями оказываются малолетники, двулетники или однолетники. Они многие годы возобновляются самосевом. Как правило, устойчивые растения могут образовывать разновозрастную интродукционную популяцию, нередко расширяющую первоначально занимаемую площадь.

При создании интродукционных популяций предусматривался сбор растений из различных частей ареала, также растений, возможно полно отра-

жающих внутривидовое и внутрипопуляционное разнообразие. На основе создаваемой интродукционной популяции осуществляется отбор растений с конкретными в каждом случае желательными свойствами. Широкий спектр внутривидовой изменчивости демонстрируют образцы таких интродуцированных видов, как лилия кудреватая (*Lilium martagon*), касатик сибирский (*Iris sibirica*), пион тонколистый (*Paeonia tenuifolia*) и многие другие.

Методологией создания сочетаний растений являются эколого-фитоценотические основы интродукции [6].

Каждое сочетание растений создавалось с учетом закономерностей структуры и состава естественных фитоценозов. Они представляют собой объемно-пространственную композицию, изменяющуюся во времени (сезонном и возрастном аспектах) и пространстве. Это многолетние насаждения с древесным пологом, подлеском и травяным покровом. Структура таких насаждений комплементарна и создает основу для дальнейшего обогащения образованных экологических ниш. Существенное значение имеет чередование открытых пространств и групп растений различной сомкнутости, длительно устойчивых, частично самовозобновляющихся. Степень сложности строения искусственных фитоценозов может быть различна. Она зависит не только от разнообразия компонентов по видовому составу, но и от разновозрастности особей данного вида. Разновозрастный состав компонентов способствует большей устойчивости насаждения. Каждый ярус дополняет другой в использовании среды. Сомкнутость в посадках различна, чаще всего – это относительно редкое размещение деревьев верхнего яруса, более густого второго и третьего ярусов. Единицей горизонтальной расчлененности фрагментов растительного покрова является интродукционная популяция. Разнообразие пространственно-временной структуры создает наличие сезонных синузий.

В результате созданы следующие сочетания растений, многоярусные, многокомпонентные, примерами которых могут быть лиственничники Сибири и Дальнего Востока; фрагменты лесов Дальнего Востока, Сибири, Средней Азии, Кавказа; широколиственных и хвойно-широколиственных лесов Дальнего Востока. Примером многоярусного сочетания может быть воссозданный фрагмент горного тяньшанского ельника с разреженным древесным ярусом, подлеском и травами. Основой его создания послужили сборы посадочного и посевного материала в Центральном Тянь-Шане.

Опыт создания фрагментов растительного покрова тяньшанского ельника, приближающегося по своему видовому составу и структуре насаждения к естественному, показывает перспективность такого подхода.

По материалам коллекции опубликованы две сводки, которые отражают состав коллекций на соответствующее выходу в свет монографий время [7, 8].

Большой ценностью коллекции растений природной флоры является то, что она собрана в местах естественного произрастания растений. Ценность такой коллекции по мере увеличения длительности выращивания растений возрастает. Появляется возможность и анализировать изменения, происходящие в результате культивирования. Само культивирование растений можно рассматривать как один из существенных экологических факторов.

В целях возможности сопоставления результатов интродукционного эксперимента с растениями различных ботанико-географических регионов

мы сочли возможным максимально укрупнить подразделения растительного покрова [9]. Анализ состава коллекции по принадлежности растений к главнейшим подразделениям растительного покрова показывает, что наибольшее участие приходится на долю лесных и луговых, каждые из которых занимают более трети состава коллекции. Максимальная доля участия лесных видов в составе коллекции растений Дальнего Востока, несколько меньшая в составе коллекции растений Восточной Европы, далее, уступая в участии луговым видам, следуют коллекции растений Кавказа и Сибири. Наименьшее участие лесных видов в коллекции растений Средней Азии.

В группу луговых мы включили растения, произрастающие на лугах пойм, где луга вторичны, и все растения горных лугов. Луговые растения преобладают в коллекциях Кавказа (39,7%), Сибири (34,6%). Уступают они лесным видам в коллекциях Восточной Европы и Дальнего Востока (соответственно 32,8 и 25,3%). Наименьшая среди луговых растений доля участия их в коллекции Средней Азии, но и здесь она составляет 24,3%.

В группу растений пойм мы включили представителей пойменных лесов и кустарниковых зарослей, которые, как известно, являются первичной растительностью пойм. Сюда же относятся и пойменные тугайные леса Средней Азии. Наибольшее участие пойменных растений в коллекции Дальнего Востока (21,5%). Общее же участие пойменных растений в коллекции составляет 9,7%.

Наибольшая доля степных растений в составе коллекции растений Средней Азии – 25,2%. Существенна доля их участия в составе коллекций Восточной Европы и Сибири (15,6%), небольшая – в коллекции Кавказа, они отсутствуют в составе коллекции растений Дальнего Востока.

Существенно участие в коллекции растений природной флоры петрофитных растений (13,1%), особенно в коллекции растений Кавказа, близкое к ним – в коллекции Средней Азии. Существенна их роль в коллекциях Дальнего Востока, Сибири и наименьшая – в коллекции Восточной Европы.

Наименьшее участие в составе коллекций из зональных типов растительного покрова приходится на долю пустынных и тундровых растений. Опыт интродукции пустынных растений показал бесперспективность выращивания большого круга видов различных типов пустынь Средней Азии (засоленных, особенно каменистых, песчаных). Однако и среди них есть виды, перспективные для выращивания в наших агроклиматических условиях [10].

Существенным признаком устойчивости интродуцируемых растений является наличие жизнеспособного самосева. Нередко растения, образующие самосев, выходят за пределы ранее занимаемой территории и распространяются на соседние участки, лишенные растительного покрова и обедненные в процессе деградации. Примером деревьев, дающих самосев, могут быть клен зеленокорый (*Acer tegmentosum*), клен Чоноски (*Acer tschonoskii*), орех маньчжурский (*Juglans mandshurica*), вяз лопастной (*Ulmus laciniata*), тисс ягодный (*Taxus baccata*). Примером кустарников подлеска, образующих самосев, являются дерен мужской, или кизил, (*Cornus mas*), вейгела ранняя (*Weigela praecox*), чубушник кавказский (*Philadelphus caucasicus*), ч. тонколиственный (*P. tenuifolius*), жимолость золотоцветковая (*Lonicera chrysantha*) и многие другие. Нередко травы, находящиеся под пологом деревьев, также размножаются самосевом. Интродукционная популяция лунника оживающего (*Lunaria rediviva*) явилась источником широкого распространения это-

го вида под пологом широколиственного леса на территории сада. Распространяются самосевом травянистые растения различных фрагментов дальневосточных лесов, таких как чистотел большой (*Chelidonium majus*), хохлатка охотская (*Corydalis ochotensis*) или редкая, кислица обратнотреугольная (*Oxalis obtriangulata*). Нередко растения, образующие самосев, выходят за пределы ранее занимаемой территории, часто самосев распространяется на соседние участки, лишенные растительного покрова: лук победный, или черемша, (*Allium victorialis*), лук скорода (*Allium schoenoprasum*), первоцвет японский (*Primula japonica*). Наивысшей степенью интродукционной устойчивости является внедрение интродуцентов в естественный, часто неполноценный растительный покров. Примерами таких растений являются колокольчик крапиволистный (*Campanula trachelium*), горец бухарский (*Aconogon bucharicum*), девясил высокий (*Inula helenium*), прилипало пристающее (*Adenocaulon adhaerescens*).

Об устойчивости интродукционной популяции свидетельствует наличие взрослых особей местной репродукции, способных удерживать или расширять первоначальную площадь обитания. Наивысшим показателем интродукционной устойчивости является натурализация, связанная с расселением растений в новых условиях.

Бесспорно, самый эффективный метод охраны редких растений, да и не только редких, – это система рационального использования растений и растительного покрова, включающая и создание сети заповедников. Только в них могут быть сохранены типичные зональные и поясные типы растительного покрова и как компоненты каждого из них редкие и исчезающие виды растений. Безусловно, перспективным природоохранным мероприятием является создание заказников. Наряду с этими направлениями в охране растений издавна существовало еще одно – создание в ботанических садах коллекций редких видов растений [11, 12]. Это закономерно, ибо именно редкие, эндемичные растения всегда привлекали наибольшее внимание интродукторов. Многие из чрезвычайно редких растений уже давно культивируются [13].

Коллекция растений природной флоры насчитывала в своем составе (1990 г.) 371 вид редких и исчезающих растений. При создании коллекции предусматривался сбор растений из разных частей их естественного ареала.

Каждый из интродуцируемых видов растений занимает соответствующее место, экологическую нишу в экологически и фитоценотически обособленном сочетании растений. Создание эколого-фитоценотических групп растений позволяет существенно расширить видовой состав интродуцентов, ибо способствует созданию новых экологических ниш. При этом различные экологические ниши обогащаются соответствующими им видами, в том числе редкими и исчезающими. Для каждого яруса отбираются соответствующие по экологии виды.

Анализируя данные длительности интродукционного эксперимента с редкими видами растений, следует отметить, что более 65% выращивается свыше 20 лет, около трети видов выращивается от 10 до 20 лет и лишь менее 10% выращивается менее 10 лет. Виды, выращиваемые до 5 лет, составляют 3%. Эти показатели свидетельствуют о значительной продолжительности культивирования редких видов растений и о высокой степени надежности выводов об их интродукционной устойчивости.

Подведение итогов интродукционного опыта растений природной флоры России и сопредельных стран, в том числе и редких видов, позволяет избежать повторения отрицательных результатов при испытании как отдельных видов, так и широкого набора растений, малоперспективных в данном агроклиматическом районе типов растительного покрова. Так, бесспорно, не следует продолжать бесперспективные попытки выращивания в открытом грунте таких растений, как *Niedzwedzkia semirelschenskia*, *Ostrowskia magnifica*, *Saussurea involucrata*, и целого ряда узко стенотопных видов, которые, несмотря на многочисленные эксперименты, не дали положительных результатов. К отрицательным результатам приводят опыты выращивания подавляющего большинства растений засоленных и каменистых пустынь, субнивального пояса. В отличие от них необходимо продолжение интродукционного испытания растений таких родов, как борец (*Aconitum*), лук (*Allium*), водосбор (*Aquilegia*), полынь (*Artemisia*), колокольчик (*Campanula*), ландыш (*Convallaria*), живокость (*Delphinium*), ферула (*Ferula*), гусиный лук (*Gagea*), подснежник (*Galanthus*), герань (*Geranium*), шпажник (*Gladiolus*), красоднев (*Hemerocallis*), печеночница (*Hepatica*), солнцезвезд (*Helianthemum*), касатик (*Iris*), белоцветник (*Leucojum*), лилия (*Lilium*), лен (*Linum*), жимолость (*Lonicera*), яблоня (*Malus*), мята (*Mentha*), крупноплодник (*Megacarpaea*), незабудка (*Myosotis*), нарцисс (*Narcissus*), чистотел (*Osmunda*), остролодочник (*Oxytropis*), пион (*Paenonia*), мак (*Papaver*), горец (*Polygonum*), ревень (*Rheum*), родиола (*Rhodiola*), кровохлебка (*Sanguisorba*), тюльпан (*Tulipa*), купальница (*Trollius*), валериана (*Valeriana*), фиалка (*Viola*)<sup>1</sup>, многие из которых в наших агроклиматических условиях оказываются вполне устойчивыми.

Усиление антропогенного влияния приводит к быстрой трансформации ландшафтов, сокращению площадей естественного растительного покрова, обеднению его видового состава. Каждый тип растительного покрова имеет свой порог толерантности по отношению к разнообразным антропогенным влияниям. Если порог толерантности не превышен, то сохраняется способность к самовосстановлению растительного покрова. На определенной стадии деградации растительного покрова единственным путем его восстановления становится практическая деятельность человека. Теоретическими предпосылками эколого-фитоценологических основ обогащения обедненных естественных фитоценозов, создания искусственных можно считать положение полнотеленности и неполнотеленности ценозов, обоснованное Л.Г. Раменским [15].

Применение растений природной флоры для улучшения экологической обстановки в городах и населенных пунктах является одним из путей их рационального использования. Традиционный ассортимент растений для озеленения должен быть существенно расширен за счет декоративных дикорастущих растений. Подбор различных жизненных форм (дерево, кустарник, трава) во многом расширяет возможности результативного выращивания их многокомпонентных, устойчивых сочетаний.

Среди дикорастущих растений есть виды и сочетания видов, приспособленные к различным экологическим условиям. На основе многолетнего опыта интродукции растений природной флоры из широкого круга устойчи-

<sup>1</sup> Названия растений даны по С.К. Черепанову [14].

вых растений выделено более 200 видов, прошедших испытание в городском озеленении. Среди них растения светолюбивые, теневыносливые, засухоустойчивые, влаголюбивые и т.д., цветущие с ранней весны (сразу после таяния снега) до поздней осени. Примером практического воплощения опыта (15 лет) создания экологически разнообразных сочетаний растений является Ильинский сквер в центре Москвы [6], ряд территорий учреждений и заводов города.

В ходе многолетних работ по интродукции растений природной флоры выявляются устойчивые практически ценные растения, которые с успехом могут быть использованы при репатриации. Примерами такого рода работ могут быть эксперименты по восстановлению популяций ряда видов в обедненных фитоценозах лесопарковой зоны г. Киржача Владимирской области, на территории музея-усадьбы “Ясная Поляна” Тульской области. Положительные результаты дал опыт репатриации *Tridactylina kirilowii* – редкого эндемичного растения, обитающего в прибрежной полосе на галечниках Южного Предбайкалья.

Работа выполнена при поддержке программы ОБН РАН “Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами”.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Культиасов М.В. Эколого-исторический метод в интродукции растений // Бюл. Гл. ботан. сада. 1953. Вып. 15. С. 24–39.
2. Культиасов М.В. Экологические основы интродукции растений природной флоры // Экология и интродукция растений. М.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 3–37. (Тр. Гл. ботан. сада; Т. 9).
3. Ворошилов В.Н. Флора советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1966. 477 с.
4. Ворошилов В.Н. Определитель растений советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. 672 с.
5. Ворошилов В.Н. О принципах классификации полезных растений // Бюл. Гл. ботан. сада. 1953. Вып. 16. С. 42–51.
6. Трулевич Н.В. Эколого-фитоценотические основы интродукции растений. М.: Наука, 1991. 216 с.
7. Растения природной флоры СССР: Крат. итоги интродукции в Главном ботаническом саду АН СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 359 с.
8. Интродукция растений природной флоры СССР: (Справочник). М.: Наука, 1979. 431 с.
9. Растительность европейской части СССР. Л.: Наука, 1980. 426 с.
10. Ротов Р.А. К интродукции растений пустынной зоны // Бюл. Гл. ботан. сада. 1962. Вып. 46. С. 17–22.
11. Цицин Н.В., Лапин П.И. Интродукция растений природной флоры – ведущая задача садов СССР // Бюл. ВИР. 1973. Вып. 35. С. 55–61.
12. Цицин Н.В. Задачи ботанических садов в области охраны растений // Бюл. Гл. ботан. сада. 1975. Вып. 95. С. 11–17.
13. Редкие и исчезающие виды растений природной флоры СССР, культивируемые в ботанических садах и других интродукционных центрах страны. М.: Наука, 1983. 302 с.
14. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: Мир и семья–95, 1995. 990 с.
15. Раменский Л.Г. Основные закономерности растительного покрова. Воронеж, 1925. 37 с.
16. Егорова Е.М. Растения – “дикари” в городе // Природа. 1983. № 3. С. 44–49.

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

Поступила в редакцию 3.09.2004 г.



**Trulevich N.V. Botanical-geographical collections of wild flora in the Main, Botanical Garden RAS**

The experience of creation of unique collections of wild plants, growing within the territory of the former USSR, has been analyzed. More than 2000 wild plant species form the collection at present. More than 7000 wild plant species have been put to introduction test for the 60-year history of the MBG RAS.

УДК 502.75:582:58.006

**РАСТЕНИЯ КРАСНОЙ КНИГИ РОССИИ  
В КОЛЛЕКЦИЯХ БОТАНИЧЕСКИХ САДОВ**

*Ю.Р. Горбунов, М.Л. Орленко*

В последние десятилетия ботанические сады и дендрарии приобретают все большее значение в области охраны растительного мира, они превратились в важные центры сохранения биоразнообразия растений. В ботанических садах мира выращивается более 80 000 видов растений, что составляет около 1/3 всех описанных в настоящее время видов [1]. Значительное место ботаническим садам в деле сохранения генетических ресурсов растений отводится Конвенцией о биологическом разнообразии [2].

Еще более возросла роль ботанических садов в сохранении растительного мира после принятия в 2002 г. на VI Конференции участников КБР Глобальной стратегии по охране растений. В этом уникальном документе подчеркивается приоритетность охраны растительного мира в сохранении экосистем в целом. Наиболее важной частью Глобальной стратегии является формулировка конкретных целей, рассчитанных на выполнение к 2010 г. Одна из целей состоит в том, что 60% исчезающих видов растений должны быть представлены в общедоступных коллекциях *ex situ*, предпочтительно в стране их происхождения, при этом 10% из них должны быть включены в программы по репатриации и восстановлению природных популяций. В рамках данной целевой задачи планируется уделить первостепенное внимание видам, подверженным полному исчезновению, по этой группе ставится задача достижения показателя 90% видов, которые должны быть представлены в коллекциях *ex situ*.

В настоящее время на территории России насчитывается 85 ботанических садов и других интродукционных центров, работа которых координируется Советом ботанических садов России. Ботанические сады составляют основу системы сохранения биоразнообразия дикорастущих растений России *ex situ*. В их коллекциях представлено около 1/3 флоры России [3, 4].

В ряде российских ботанических садов собраны крупные коллекции редких и исчезающих растений: в ГБС РАН (320 видов), Санкт-Петербургском ботаническом саду БИН РАН (более 300 видов), Полярно-альпийском ботаническом саду-институте (120 видов) и других. Большое внимание уделяется нашими ботаническими садами охране редких видов местной флоры, при

этом они сочетают методы работы *ex situ* и *in situ* [5]. В то же время определенные проблемы имеются в отношении сохранения генофонда видов Красной книги России. К сожалению, отсутствует необходимая координация работ с этими видами в общенациональном масштабе. Мы до последнего времени не имели достоверной информации о том, какие виды и в каких садах представлены в коллекциях. А ведь именно растения Красной книги России должны быть приоритетными для российских ботанических садов.

Первая Красная книга в нашей стране вышла в 1975 г. [6]. В ней содержались сведения о редких и исчезающих видах растений, обитающих на территории СССР. Однако эта Красная книга еще не имела силы закона. Первым документом, утвержденным на правительственном уровне, была Красная книга, вышедшая в свет в 1978 г. [7].

К началу 1980-х годов в ботанических садах бывшего СССР выращивалось 1117 нуждающихся в охране видов растений, которые были представлены 5 тыс. образцов различного происхождения [8]. Хотя общее число видов, нуждающихся в охране на территории бывшего СССР, так и не было определено точно, по приблизительным подсчетам оно составляло около 2000. В культуре, таким образом, находилось более половины от их числа. Приблизительно те же соотношения просматриваются при анализе разных изданий Красной книги СССР. Так, из 680 видов, приведенных в списке, составленном Всесоюзным ботаническим обществом [6], в культуре находилось 466 видов, а из 444 видов, внесенных в Красную книгу СССР, подготовленную Центральной лабораторией охраны природы [7], – 268 видов. В общей сложности в ботанических садах выращивалось 506 видов растений, внесенных в эти книги.

Основным юридическим документом в области охраны редких видов растений и грибов России в настоящее время является изданная в 1988 г. Красная книга РСФСР (растения) [9]. В нее включено 533 вида российской флоры, из них 440 – цветковые, 11 – голосеменные, 4 – плауновидные, 10 – папоротниковидные, 22 – моховидные, 29 – лишайники и 17 – грибы. В течение последних нескольких лет ведется подготовка нового издания Красной книги России (растения), но оно до сих пор не закончено.

Комиссия по редким и исчезающим растениям Совета ботанических садов России с 2002 г. начала работу по составлению единой базы по редким видам растений флоры России, выращиваемых в ботанических садах РФ. Были разработаны перечень показателей, которые необходимы для внесения в базу, структура базы данных, программное обеспечение для ее функционирования, во все ботанические сады разосланы формы, по которым необходимо предоставлять информацию.

Основным эталоном при составлении базы послужила Красная книга РСФСР (1988). База данных заполнялась по принципу учета всех коллекционных образцов, в нее входят название вида, паспортные данные образца, сведения о состоянии образца в коллекции.

Анализ собранных в базе сведений показал, что из 461 вида покрытосеменных, голосеменных и папоротниковидных растений, включенных в Красную книгу РФ (1988), 249 видов (т.е. 54%) выращиваются в российских интродукционных центрах. Таким образом, ботанические сады России уже сегодня близки к достижению основной цели Глобальной стратегии по сохранению видов *ex situ* в национальном масштабе (60% редких видов в условиях культуры). Наибольшее число видов Красной книги России выращива-

ется в ботанических садах Центрального региона европейской части России – 162 вида, на втором месте находятся ботанические сады севера европейской части, затем в порядке убывания – сады Кавказа, Дальнего Востока, Урала, Поволжья и Сибири (табл. 1).

Таблица 1

*Виды покрытосеменных, голосеменных и папоротниковидных растений Красной книги РСФСР (1988), выращиваемые в ботанических садах России (распределение по регионам)*

| Регион                  | Число видов |
|-------------------------|-------------|
| Север европейской части | 144         |
| Центр европейской части | 162         |
| Кавказ                  | 127         |
| Урал и Поволжье         | 94          |
| Сибирь                  | 77          |
| Дальний Восток          | 99          |

Из категории 0(Ex – по-видимому, исчезнувшие виды) в садах представлены 2 таксона – *Gladiolus palustris* Gaudin. и *Scilla scilloides* (Lindl.) Druce. В культуре выращивается 34 вида, отнесенных к категории 1(E) (виды, находящиеся под угрозой исчезновения), что составляет 48% от общего числа видов этой категории. При этом 20 видов представлены в коллекциях трех ботанических садов и более (т.е. они имеют достаточный страховой фонд в культуре) (табл. 2). Ботаническим садам необходимо уделить особое внимание этой группе видов, чтобы достичь к 2010 г. планки в 90%. Здесь важно шире использовать возможности семенных банков и банков меристем в связи с необходимостью минимизации ущерба, наносимого природным популяциям. Из категории 2(V) (уязвимые виды) в садах выращивается 89 видов, из них 54 – имеются в коллекциях 3 ботанических садов и более.

Таблица 2

*Виды растений Красной книги РСФСР (1988), выращиваемые в ботанических садах России*

| Численная характеристика                                 | Охранная категория видов |      |      |
|--|--------------------------|------|------|
|  | 0(Ex)                    | 1(E) | 2(V) |
| Число видов  | 2                        | 34   | 89   |
| % от общего числа видов данной категории                 | 25                       | 48   | 70   |
| Число видов, выращиваемых в 3 и более ботанических садах | 0                        | 20   | 54   |

Созданная база данных по видам растений Красной книги РФ, выращиваемых в ботанических садах, позволяет оценить общее положение дел с охраной редких видов флоры России *ex situ*, степень надежности этой охраны и наметить конкретный план действий по выполнению Глобальной стратегии и мероприятий по спасению видов, которые не обеспечены мерами сохранения *in situ*. Предполагается решить с помощью данной базы следующие задачи:

1) провести анализ коллекционных фондов редких и исчезающих видов растений и принципов их формирования;

2) составить список видов растений, требующих первоочередного сохранения *ex situ*;

3) подготовить предложения по закреплению за конкретными ботаническими садами редких и находящихся под угрозой исчезновения видов растений по географическому принципу с целью обеспечения их надежного сохранения.

Представленная база данных послужит основой для разработки национального плана действий ботанических садов по сохранению биоразнообразия растений России.

Работа выполнена при финансовой поддержке программы фундаментальных исследований Президиума РАН "Биоразнообразие" (проект 8.2).

## ЛИТЕРАТУРА

1. Джексон П.В. Анализ коллекций и научно-технической базы ботанических садов // Информ. бюл. Совета ботан. садов России и Отд-ния Междунар. совета ботан. садов по охране растений. 2001. Вып. 12. С. 59–66.
2. Конвенция о биологическом разнообразии: Текст и приложения / UNEP/CBD. Женева, 1995. 34 с.
3. Андреев Л.Н., Горбунов Ю.Н. Охрана редких и исчезающих видов растений – приоритетная задача ботанических садов // Сиб. экол. журн. 1997. Вып. 1. С.3–6.
4. Андреев Л.Н., Горбунов Ю.Н. Сохранение редких и исчезающих растений *ex situ*: Достижения и проблемы // Изучение и охрана разнообразия фауны, флоры и основных экосистем Евразии: Материалы Междунар. конф., г. Москва, 21–23 апр. 1999 г. М., 2000. С. 19–23.
5. Стратегия ботанических садов России по сохранению биоразнообразия растений. М.: Красная звезда. 2003. 32 с.
6. Красная книга: Дикорастущие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране. Л.: Наука. 1975. 201 с.
7. Красная книга СССР: (Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений). М.: Лесн. пром-сть. 1978. 459 с.
8. Редкие и исчезающие виды природной флоры СССР, культивируемые в ботанических садах и других интродукционных центрах страны. М.: Наука. 1983. 301 с.
9. Красная книга РСФСР. Растения. М.: Росагропромиздат, 1988. 591 с.

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

Поступила в редакцию 6.12.2004 г.

## SUMMARY

### *Gorbunov Yu.N., Orlenko M.L. Plants of Russian Red List in the collections of botanical gardens*

The Commission on Rare and Endangered Plants of the Council of Botanical Gardens of Russia created the uniform database on plant species, included in the Red List of Russian flora and cultivated in botanical gardens in Russia. The Federal Red List comprises 461 species of angiosperms, gymnosperms and ferns, 249 of them are presented in living collections of botanical gardens. The ways of intensification of rare plant conservation *ex situ* are discussed.

---

---

# ИНТРОДУКЦИЯ И АККЛИМАТИЗАЦИЯ

---

---

УДК 635.977

## НОВАЯ ЭКСПОЗИЦИЯ ДЕКОРАТИВНЫХ ДРЕВЕСНЫХ ФОРМ В ГЛАВНОМ БОТАНИЧЕСКОМ САДУ РАН

*Е.М. Немова*

В 1997–2004 гг. на территории Главного ботанического сада РАН была создана новая экспозиция “Сад декоративных форм”, площадь которой составляет 1,29 га. Экспозиция предназначена для демонстрации наиболее перспективных декоративных форм древесных растений, отражающей современные достижения декоративной дендрологии, селекции древесных растений, а также новые приемы выращивания и содержания растений, в том числе в озеленении городов. Так как участок подлежал реконструкции после прокладки линии метро, на нем были проведены серьезные работы по благоустройству: с территории вывезен строительный мусор, убрана поросль кустарников, проведена санитарная обрезка деревьев и кустарников. Кроме того, было спланировано 0,9 га газонов, отсыпано около 700 м<sup>2</sup> гравийных дорожек и площадок, сформированы два альпинария на открытом месте и в тени, общая площадь которых составила 40 м<sup>2</sup>, разбито около 600 м<sup>2</sup> цветников (рис. 1–3).

Проектный ассортимент древесных растений экспозиции включает 250 наименований наиболее перспективных видов и садовых форм, отличающихся высокими декоративными качествами. В соответствии с этим списком из разных источников привлекали посадочный материал в виде черенков и живых растений, которые передавали для укоренения и доращивания в питомник отдела дендрологии, позднее 3–7-летние саженцы высаживали на экспозицию. Всего в экспозицию было привлечено 370 наименований декоративных древесных растений, что значительно больше проектного задания. До посадки на экспозицию саженцы прошли ботаническую проверку, в результате которой изначально были отобраны 46 форм и сортов лиственных растений и 141 декоративная форма хвойных растений. Несмотря на то что в течение последних лет по разным причинам из коллекции выпала часть растений, в то же время экспозиция пополнялась новыми посадками как из отделов Главного ботанического сада РАН, так и из других источников, в том числе есть растения, подаренные частными лицами и фирмами, а также приобретенные в специализированных торговых фирмах и садовых центрах. Все данные о происхождении растений сохранены для каждого по-



Рис. 1. Цветник на экспозиции “Сад декоративных древесных форм”



Рис. 2. Фрагмент экспозиции: спирея японская крупнолистная, вишня обыкновенная шаровидная, рябина обыкновенная плакучая, замульчированные скорлупой кедрового ореха

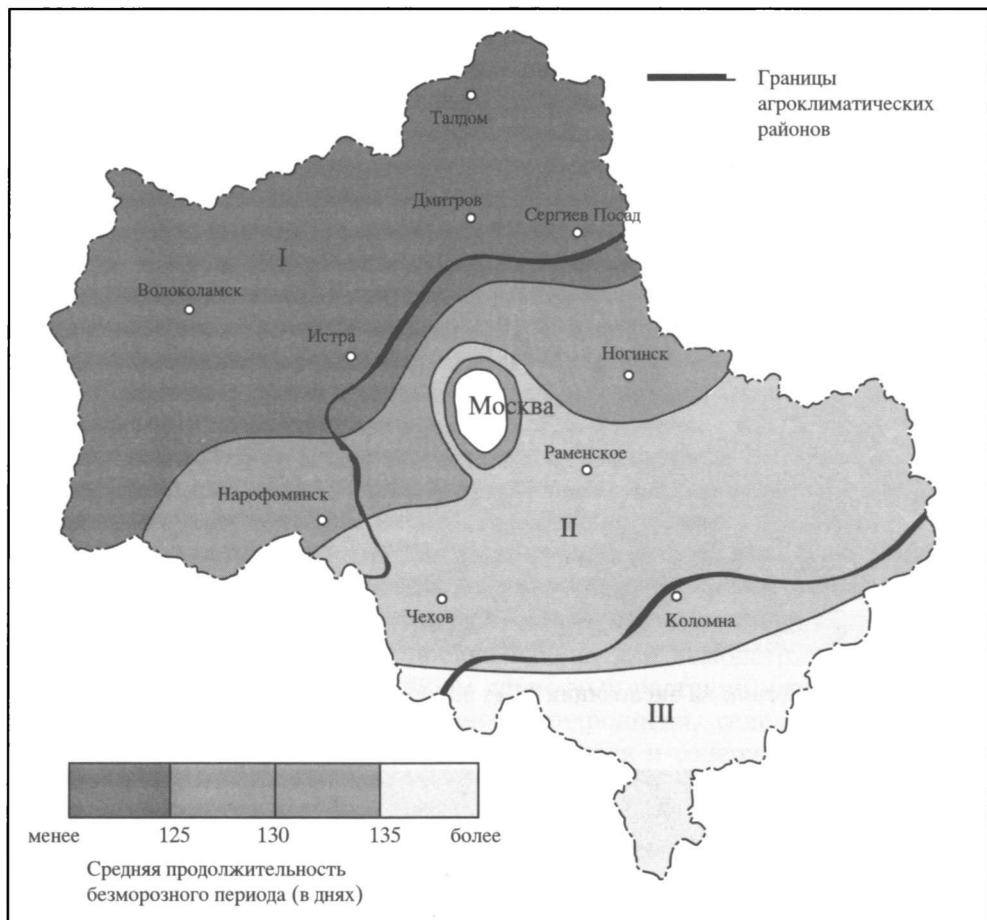


Рис. 3. Агроклиматические районы Московской области

саженного образца. В итоге, по результатам инвентаризации 2004 г., коллекция экспозиционных растений насчитывает 881 экземпляр древесных растений 81 вида, разновидности, формы и сорта, относящихся к 62 родам. Из них растения 27 видов, разновидностей, форм и сортов имеют жизненную форму – дерево; 10 – дерево или кустарник; 38 – кустарник; 1 вид относится к полукустарникам и 1 вид – к кустарничкам; 4 вида – к лианам. Хвойные растения на экспозиции представлены 13 подвидовыми таксонами, относящимися к 7 родам, лиственные – 68 подвидовыми таксонами, относящимися к 55 родам. Обширные площади занимают декоративные многолетники, которых насчитывается более 1600 экз. 121 вида и сорта, относящихся к 90 родам. Кроме того, для дальнейшего пополнения экспозиции большое число растений доращивается в питомнике отдела дендрологии.

За древесными растениями ведут наблюдения с целью оценки их перспективности для использования в городском озеленении. В первую очередь оценивают зимостойкость, так как именно недостаточная зимостойкость является основным лимитирующим фактором при культивировании растений. Малоперспективными по причине пониженной зимостойкости оказались 40

декоративных сортов и форм древесных растений, относящихся к родам *Euonymus*, *Thuja*, *Buxus*, *Hydrangea*, *Kerria*, *Chamaecyparis*, *Juniperus*, *Weigela*, *Rhus*, *Deutzia*.

Однако при оценке перспективности растений для использования в озеленении учитывают не просто степень зимостойкости растений, но и степень сохранения растениями декоративности. Учет этого показателя совершенно необходим, так как у некоторых декоративных форм пониженная зимостойкость существенно не сказывается на декоративных качествах. У других даже при высокой зимостойкости повреждения носят такой характер, что в худшем случае теряется всякий смысл культивирования таких растений, а в лучшем – значительно снижается перспективность их использования в озеленении. Нами были выделены группы растений с разным характером повреждений в зимний период, сохраняющих или не сохраняющих свои декоративные качества.

1. Растения зимостойки, существенных габитуальных изменений не наблюдается, цветочные почки, сформировавшиеся на побегах прошлого года, не вымерзают либо цветочные почки закладываются на побегах текущего года. Растения данной группы перспективны, не зависимо от того, связаны их декоративные качества с вегетативной или генеративной сферой, например цветные формы *Acer platanoides* L. ('Crimson King', 'Drummondii', 'Schwedleri') и *Berberis thubergii* DC. ('Atropurpurea', 'Aurea', 'Golden Ring', 'Red Chief', 'Silver Beauty'); разрезнолистные формы *Betula pendula* Roth. ('Delecarlica', 'Gracilis', 'Laciniata'), *Tilia platyphyllos* 'Lacinita', *Acer saccharinum* 'Wieri'. То же можно сказать о целом ряде растений с декоративной формой кроны: *Betula pendula* 'Youngii', *Populus × sowetica* 'Pyramidalis' Jabl., *P. nigra* 'Italica', *Acer platanoides* 'Globosa', *Sorbus aucuparia* 'Fastigiata' и др. Давно и успешно культивируются в наших условиях красивоцветущие многочисленные сорта сирени, ряд декоративных форм и сортов спирей, чубушников, шиповников и т.д.

2. Растения зимостойки, существенных габитуальных изменений не наблюдается, но характерно частичное или полное отсутствие цветения, которое чаще всего (но не всегда) связано с вымерзанием цветочных почек. Для растений, декоративные качества которых определяются вегетативной сферой, не имеет существенного значения, вымерзают цветочные почки или нет, цветут ли такие растения вообще или нет, так как это никак не отражается на их декоративности. Например, имеющиеся в коллекции молодые растения *Fraxinus excelsior* 'Pendula', *F. e.* 'Diversifolia' и *F. pensylvanica* 'Aucubaefolia', а также взрослые экземпляры *Salix fragilis* 'Bullata', *Viburnum opulus* 'Nanum' не цветут, что не оказывает негативно-го влияния на их декоративность. Но именно по причине повреждения цветочных почек к ограниченно перспективным, по нашему мнению, относятся красивоцветущие сорта *Forsythia × intermedia* 'Beatrix Farrand', 'Spring Glory'; гибридные сорта японских видов вишни с полумахровыми и махровыми цветками 'Kanzan', 'Pink Perfection', 'Shirofugen' и др., хеномелиса великолепного 'Fire Dance', 'Elly Mossel', 'Crimson and Gold' и некоторые другие. Даже достаточно широко распространенный в культуре Средней полосы кустарник *Amygdalus triloba* 'Plena' в отдельные годы плохо цветет по причине частичного или полного вымерзания цветочных почек в зимний период.



3. Растения менее зимостойки, наблюдаются габитуальные изменения, вызванные повреждением растений низкими зимними температурами, но которые частично или полностью компенсируются высокой побегообразовательной способностью. К данной группе относятся растения, не теряющие или почти не теряющие своей декоративности, не зависимо от того, связана их декоративность с вегетативной или с генеративной сферой. Это характерно для многих форм с плакучими, извилистыми, плетистыми побегами, которые нередко подмерзают в зимний период, но быстро восстанавливаются, например *Salix alba* 'Tristis', *S. matsudana* 'Tortuosa', *Corulus avellana* 'Contorta', *C.a.* 'Pendula', *Cotoneaster dammeri* Schneid. В данную группу входят красивоцветущие растения, которые практически ежегодно обмерзают до уровня снега или даже до уровня корневой шейки, но в течение последующего вегетационного сезона успевают отрасти. На новых побегах формируются цветочные почки, растения активно цветут и плодоносят. Так ведут себя виды и сорта рода *Clematis* L., а также *Hydrangea arborecens* 'Sterilis', *Holodiscus discolor* (Pursh.) Maxim, *Chamaecytisus purpureus* (Scop.) Lit., *Rubus odoratus* L. и некоторые другие декоративные растения.

4. Растения менее зимостойки. Наблюдаются габитуальные изменения, вызванные низкими зимними температурами, растения не восстанавливаются полностью в последующий вегетационный сезон и в большинстве случаев не способны проявить свои декоративные качества в полной мере, не зависимо от того, связана декоративность с вегетативной или генеративной сферой. В данную группу вошли растения с существенными повреждениями декоративной кроны (*Acer negundo* 'Fleming', *Aesculus pavia* 'Atrosanguinea', *Rhus typhica* L., *Robinia pseudoacacia* 'Frisia'); красивоцветущие растения с генеративными почками, закладывающимися на побегах прошлого года и последующих лет *Exochorda macrantha* 'The Bridge', *Pyrocantha coccinea* Roem., *Weigela* 'Bristol Ruby', 'Candida', 'Eva Rathke', 'Minuet'); а также красивоцветущие растения с генеративными почками, закладывающимися на побегах текущего года. У последней категории растений даже при условии высокой побегообразовательной способности и, казалось бы, достаточно быстрого отрастания побегов генеративные почки не успевают сформироваться либо формируются в более поздние сроки. В результате цветение либо отсутствует полностью (*Hydrangea macrophylla* (Thunb.) Ser., *Hypericum hookerianum* Wight. et Am., *H. kalmanianum* L.), либо весьма скудное (*Hydrangea sargentiana* Rehd., *Kerria japonica* (L.) DC. и ее сорт с махровыми цветками 'Pleniflora'), либо слишком позднее, часто попадающее под осенние заморозки (сорта *Penteiphyllloides fruticosa* (L.) O. Schwarz с цветками розового и оранжево-карминного цвета – 'Daydawn', 'Hopley's Orange', 'Pretty Polly', 'Princess', 'Red Ace', 'Tangerine').

5. Специфический характер повреждений хвойных растений позволяет выделить их в отдельную группу, так как даже при относительно высокой морозостойкости и сохранении габитуса хвойные страдают в зимний период от так называемых солнечных ожогов. Обычно это происходит в середине февраля–конце марта. У растений с солнечной стороны рыжеет хвоя, впоследствии она опадает и ветви оголяются, что приводит к значительному снижению декоративности. Явление это нередкое и известное как специалистам ботаникам, так и озеленителям. Подобные повреждения наблюдались нами не только у садовых форм можжевельников (*Juniperus chi-*

*nensis* L., *J. horizontalis* Moench, *J. virginiana* L., *J. communis* L.), но и у некоторых сортов вполне устойчивой туи западной (*Thuja occidentalis* 'Ericoides', *Th.o.* 'Ellwangeriana Aurea'). Характерны солнечные ожоги для *Picea canadensis* 'Conica'. При однократном повреждении восстановление декоративности растения происходит в течение нескольких лет, при этом следов повреждения часто не остается. Однако если повреждения повторяются из года в год, растения полностью теряют декоративность, а в тяжелых случаях погибают.

Сохраняются декоративные признаки у растений 1-й и 3-й групп, а также у растений 2-й группы, чья декоративность связана с вегетативной сферой. Красивоцветущие растения 2-й группы и растения 5-й группы в отдельные годы могут частично утрачивать декоративность и требуют легкого дополнительного укрытия на зиму. Растения 4-й группы в значительной мере утрачивают свою декоративность по причине более низкой зимостойкости и не могут выращиваться в условиях средней полосы без укрытия на зиму.

В полном объеме декоративные качества садовых форм растений могут проявиться только при соответствующей агротехнике выращивания, которая часто требует совершенствования. Поэтому в течение нескольких лет на экспозиции проводится эксперимент по использованию в качестве мульчирующего материала как древесных, так и травянистых растений скорлупы кедрового ореха (см. рис. 2). Совместно с почвенной лабораторией ГБС на основе проведенных исследований дана сравнительная оценка водно-физических и агрохимических свойств почвы, а также динамика их изменения в течение вегетационного периода для участков с разными слоями мульчирующего материала и без него [1]. Исследование показало, что скорлупа кедрового ореха обладает определенными преимуществами по сравнению с традиционными мульчирующими материалами: она свободна от возбудителей болезней и от вредителей, декоративна, хорошо сохраняет влагу и долго перегнивает, сохраняя мульчирующий слой. Последнее обстоятельство является в то же время и отрицательным свойством скорлупы, так как она не принимает активного участия в почвообразовании замульчированного участка в отличие от технологической щепы, опилок и прочих аналогичных материалов. Кроме того, использование мульчи требует в первые годы обязательного внесения азотных удобрений. На основе полученных результатов были разработаны и изданы в виде брошюры рекомендации по использованию мульчи в городском озеленении [2].

В течение ряда лет наблюдения за декоративными формами древесных растений проводили не только в Главном ботаническом саду, но и в зонах малоэтажной застройки Московской области, где ассортимент растений, активно используемых озеленителями, значительно шире. В озеленении частных участков, по нашим наблюдениям и подсчетам, используется более 1300 наименований, но среди них велик процент совершенно не перспективных в условиях средней полосы. Для наблюдений были отобраны наиболее распространенные декоративные формы, которые мы имели возможность наблюдать в течение 3–4 лет и которые проявили достаточно высокую зимостойкость, таких оказалось немного более 600. Выяснилось, что в разных районах Московской области одни и те же растения ведут себя по-разному, это связано с далеко неоднородными почвенно-кли-

матическими условиями Подмоскowsья, например на севере и северо-западе Московской области в холодные зимы отмечалось значительное подмерзание цветочных почек у *Amygdalus triloba* 'Plena' и *Cerasus glandidosa* 'Rosea', у целого ряда сортов *Rhododendron*, обмерзание побегов у *Salix alba* 'Tristis', *Sambucus canadensis* 'Maxima', *Robinia pseudoacacia* 'Tortuosa', в то время как в южных районах такие повреждения в те же зимы наблюдались значительно реже. На основе полученных данных были разработаны рекомендации по выращиванию 607 декоративных видов, сортов и форм с указанием возможных повреждений низкими зимними температурами, а также поздними весенними и ранними осенними заморозками на территории Московской области, которая подразделяется на 3 агроклиматических района (см. рис. 3). 318 видов и сортов могут выращиваться на всей территории Московской области, 242 – лучше растут и развиваются на юге и юго-востоке, на севере и северо-западе в зимний период могут подмерзать, а так же повреждаться весенними заморозками, их рекомендуется высаживать в защищенных местах; 48 – растения могут выращиваться на юге и юго-востоке Московской области, но и здесь в суровые зимы возможно подмерзание цветочных почек и побегов прошлого года, на севере и северо-западе для нормального роста и развития такие растения могут выращиваться в защищенных от холодных ветров местах при условии укрытия на зиму. На практике такие указания оказались необходимыми, как уже было отмечено выше, определенные повреждения могут не оказывать существенного влияния на состояние растений в целом, но приводить к заметному снижению их декоративности вплоть до нецелесообразности выращивания того или иного сорта растения.

Проблема разработки ассортимента растений для озеленения актуальна не только для Московской области, но и в еще большей степени – для Москвы. Крайне редко в Москве, как современном европейском городе, можно увидеть хорошо решенное озеленение того или иного объекта. С одной стороны, мегаполис, каковым является Москва, характеризуется сложными экологическими условиями, а с другой – во многом негативными озеленительными традициями, сложившимися в последние годы. Так, по результатам мониторинга 1997 г., проведенного под руководством АО "Прима-М" (в работе принимали участие различные организации, в том числе и ГБС РАН) [3], в Москве насчитывалось немного более 90 видов деревьев и кустарников, но только 7 из них составляют 71% всех древесных насаждений города. Липа мелколистная составляет 29% всех зеленых насаждений, клен остролистный – 10%, тополь бальзамический – 9%, клен ясенелистный, ясень пенсильванский, береза повислая – по 6%, ясень высокий – 5%, 17% в сумме составляют рябина обыкновенная, сосна, вяз гладкий, дуб черешчатый, конский каштан, яблоня, ель колючая. Наконец, оставшиеся 75–80 видов составляют лишь 12% всех посадок. Хотя исследование не достаточно полное, но вполне характеризует ситуацию в городе. Для сравнения хотелось отметить, что Э.И. Якушина в своей работе "Древесные растения в озеленении Москвы" [4] указывает, что ведущими в озеленении Москвы являются 28 видов и форм, обычными 66, а редкими – 272, т.е. встречаются на 1–2 обследованных объектах. Некоторые положительные тенденции в озеленении города стали заметны только в последние 2–3 года: много разбивается цветников и газонов, но посадки древесных растений часто ведутся не целесооб-

разно, с нарушением агротехники и использованием скудного ассортимента, который продиктован возможностями производственных питомников. Анализ посадочного материала, предлагаемого 7 подмосковными питомниками для озеленителей, показал, что обобщенный список включает 224 наименования. При этом часть посадочного материала завозится и только около 100–120 наиболее обычных видов размножается на месте, но и эти растения в силу своего возраста и размера (а это 1-, 2-, 3-летние саженцы) часто не предназначены для городского озеленения, где необходимы взрослые сформированные растения. Что касается завозимого из-за границы посадочного материала, то он часто не зимостоек в наших условиях, не районирован и слишком дорогостоящ, хотя и отличается высоким качеством и большим разнообразием.

Нами составлена база данных перспективных и потенциально перспективных декоративных древесных растений, выращиваемых в европейских питомниках [5–8], где ведется целенаправленная работа по их селекции, размножению и внедрению в производство. Даже традиционные для нашего озеленения виды имеют массу форм и сортов, отвечающих самым разнообразным требованиям ландшафтных архитекторов и озеленителей. Так, *Tilia cordata* Mill. – 14 декоративных форм и сортов, *Acer platanoides* L. – 54, *Sorbus aucuparia* L. – 15, *Acer negundo* L. – 15, *Ulmus glabra* Huds. – 16, *Fraxinus pennsylvanica* Marsh. – 13, у *Betula pendula* Roth. указывается от 13 до 23 декоративных форм и по крайней мере 5 из них являются обычными для озеленения европейских городов. Ассортимент декоративных кустарников еще более разнообразен: *Berberis thubergii* DC. насчитывает 20 декоративных форм и сортов, *Pentstemon fruticosus* (L.) O. Schwarz – 42, *Spiraea japonica* L.f. – 17, *Cornus alba* L. – 10, *Caragana arborescens* Lam. – 6, *Crataegus monogyna* Jacq. – 14. Тем не менее западные технологии размножения и выращивания растений не могут быть перенесены без определенных изменений в наши питомники, а западный ассортимент растений на 70% не обладает соответствующей зимостойкостью, так как выведен не в наших условиях и не для нашей климатической зоны, часто происходит от более теплолюбивых видов. Поэтому наша задача состоит в том, чтобы из широчайшего ассортимента декоративных форм, привлекаемых в страну, отобрать наиболее перспективные для наших климатических условий, что сейчас и делается. Между тем дендрофлора России весьма богата и разнообразна по своему родовому и видовому составу, имеет огромные потенциальные возможности для отбора и выведения новых собственных декоративных форм и сортов, более адаптированных к нашим условиям. Более того, направленность западных селекционеров на выведение низкорослых и карликовых форм несколько не соответствует отечественным потребностям, по масштабам озеленяемых территорий в Москве и Подмоскowie необходим расширенный ассортимент средне- и высокорослых растений.

Таким образом, созданная в Главном ботаническом саду экспозиция “Сад декоративных форм” имеет самые широкие перспективы развития как часть современного и востребованного направления дендрологии – декоративной дендрологии. Наиболее актуальным, с этой точки зрения, является 1) пополнение коллекции с целью демонстрации формового разнообразия древесных сортов растений, представляющих разные декоративные группы: декоративно-габитуальные, декоративно-лиственные, краси-

воцветущие, декоративно-плодные; 2) привлечение в коллекцию преимущественно сортов древесных растений отечественной флоры для получения наиболее устойчивого в наших условиях ассортимента декоративных деревьев и кустарников; 3) проведение отбора наиболее перспективных для озеленения декоративных форм с устойчиво сохраняющимися декоративными признаками.

На основании уже накопленного опыта мы считаем необходимым и прояснение некоторых теоретических вопросов, прежде всего, это ботаническая систематизация декоративных форм древесных растений; уточнение классификации декоративных групп; определение факторов, влияющих на адаптационные возможности декоративных растений, в частности на их зимостойкость; выяснение происхождения ряда декоративных форм и сохранения ими декоративных признаков при генеративном и вегетативном размножении; разработка шкалы перспективности декоративных форм для использования в городском озеленении.

Практическим выходом данных исследований мы видим разработку рекомендаций по дифференцированному использованию растений в условиях города (на улицах, в парках, скверах и на бульварах, во дворах и межквартальных территориях) и в условиях малоэтажной застройки, а также составление районированного ассортимента декоративных форм древесных растений для Московской области.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Шелепова О. В., Немова Е.М., Возна Л.И. Использование мульчи из скорлупы кедрового ореха в декоративных зеленых насаждениях: (особенности температурного режима и режима влажности почвы) // Экология большого города: Альманах. М.: "Прима-пресс, 2002. Вып. 6. Стр. 165–168.
2. Немова Е.М., Шелепова О.В. Использование мульчи в городском озеленении. М.: Прима-пресс, 2002. 37 с.
3. Состояние зеленых насаждений в Москве: Аналитический доклад по данным мониторинга 1997 г. М.: Прима-пресс, 1998. 238 с.
4. Якушина Э.И. Древесные растения в озеленении Москвы. М.: Наука, 1982. 162 с.
5. Каталог растений: Деревья и кустарники, рекомендованные Союзом польских питомников. Варшава: Agencja Promocji Zieleni, 2003. 163 с.
6. Каталог-справочник / Брунс Пфланцен. Druckerei Zerteni. Bremen, 1998. 328 с.
7. Baumschulen Lappen – Hauptkatalog, 2001. Nurseries. Pepinieres. Boonikwekerij. Gartenbild. Hansmann, 2001. 684 S.
8. Lorenz von Ehren. First Edition. Hamburg: Lorenz von Ehren, 2000. 992 S.

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

Поступила в редакцию 30.11.2004 г.

#### SUMMARY

#### ***Nemova E.M. New exposition of ornamental woody plant forms in the Main Botanical Garden RAS***

The exposition has been established in the Department of Dendrology. It occupies the area of 3,4 ha and comprises 250 woody plants of the most promising species and horticultural forms with good ornamental features. All the plants are winter hardy in Central Russia.

# ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ ИНВАЗИОННЫХ ПОПУЛЯЦИЙ МЕЛКОЛЕПЕСТНИКА КАНАДСКОГО [*CONYZA CANADENSIS* (L.) CRONQUIST]

Ю.К. Виноградова

Мелколепестник канадский – *Conyza canadensis* (L.) Cronquist = *Erigeron canadensis* L. = *Leptilon canadense* (L.) Britton – однолетнее растение из семейства *Asteraceae*. Его естественный ареал занимает южную часть Канады (южнее 55 параллели), Саскачеван и большую часть США, достигая на юге штатов Техас и Орегон [1, 2].

**История формирования вторичного ареала *C. canadensis*.** В XVII в. мелколепестник был завезен в ботанические сады Европы, по-видимому, как редкостное заморское растение; он отмечен в каталоге ботанического сада в окрестностях Нюрнберга в 1646 г. и в каталоге ботанического сада Блуа (Франция) в 1655 г. (в последнем случае под названием *Aster canadensis annuus*). В XVIII в. этот вид был уже довольно широко распространен в Средней Европе. Его нашли в 1707 г. в Пфальце, в 1710 г. – в Бранденбурге, в 1715 г. – в Гессене, в 1726 г. – в Йене и Лейпциге, в 1728 – в Эльзасе, в 1730 г. – в Варшаве, в 1747 г. – в Страсбурге, в 1753 г. – в Геттингене и 1762 г. – в Вене [3]. В настоящее время входит в состав синантропной флоры во всех странах Европы (рис. 1), за исключением Ирландии и Исландии [4]. В конце XX в. был обнаружен в Австралии и Японии [2, 5].

В России этот вид появился, вероятно, в начале XVIII в., но сказать что-либо определенное относительно места внедрения мелколепестника канадского в аборигенную флору не представляется возможным. Самый ранний источник наших сведений об этом адвентивном растении относится к 1753 г. – так датирован гербарный лист мелколепестника, собранного в Одессе (MW). В 1786 г. в Каталоге растений сада П. Демидова [6] в Москве *C. canadensis* упоминается уже как обычный сорняк.

В первой половине XIX в. мелколепестник канадский был уже распространен во многих районах европейской части России: с 1816 г. он известен в Кременце, в 1824 г. произрастал на рудеральных местах в окрестностях Петербурга, а в 1826 г. – в Вологде. Гербарные образцы этого вида собраны в 1824 г. в Новгород-Северске, в 1832 г. – в Днепропетровской области и Оренбурге, в 1833 г. – в Риге, в 1837 г. – в Киеве, в 1840–1848 гг. – в Кировограде, Каунасе, Курляндии (ныне южная часть Латвии и Литва), Самаре, Житомире, Астрахани [7-9, LE, MW].

На Кавказе этот вид также встречался массово. Еще в 1829 г. мелколепестник был найден в Карабахе, а позднее (1835–1843 гг.) – в Грузии (“Иберии”), Имеретин, Осетии, Малке и Екатеринограде [LE].

К первой половине XIX в. (1841–1843 гг.) относятся также две находки этого вида, сделанные в горах Алатау в Восточном Казахстане [KW].

В первой подробной сводке о флоре России [10] мелколепестник канадский приводится для Озилии (ныне о-в Сааремаа), Ливонии, Куронии и Лит-



Рис. 1. Ареал *Conuza sapaeensis*

вы (т.е. для всей Прибалтики), Волыни, Курска, Тулы, Москвы, Пензы, Казани, Симбирска, Саратова, Киева, Подолии, Украины, Дона и др. Он произрастал в Таврии (ныне Крым), на Волге, Кавказе (Терек, Карабах, Рача, Ленкорань, Елизабетполь), одиночно в Уральской Сибири.

Из литературных и гербарных источников середины XIX в. известны местонахождения мелколепестника между истоками Волги, Днепра, Западной Двины и Ладожского озера, в Тамбове, Могилеве, Бессарабии, Харьковской губернии [11, LE, MW, KW]. В сводке о флоре различных провинций России [12] *C. canadensis* приводится еще для ряда пунктов: Витебска, Гродно, Минска, Чернигова, Орла и Полтавы. Таким образом, в середине XIX в. мелколепестник канадский в нашей стране уже занимал обширный ареал (рис. 2).

В 1860–1970 гг. XIX в. в связи с присоединением к России Средней Азии число местонахождений мелколепестника значительно возросло. В 1867 он был обнаружен в Туркестане, а в 1973–1974 гг. члены Аму-Дарьинской экспедиции отметили наличие этого вида в низовьях Аму-Дарьи и в Хиве. *C. canadensis* была встречена также в Ташкенте, Верном (Алма-Ата), Андижане, Китабе [LE]. Большое число находок вида в Средней Азии заставляет думать, что мелколепестник канадский, возможно, произрастал здесь уже задолго до того, как русскими исследователями были сделаны его первые сборы.

В 1883 г. при обследовании Уфимской и Оренбургской губерний Ю. Шелль [13] нашел мелколепестник только “по эту сторону Уральских гор” в Никитине, Гатчине, Зеркле, Сакмарском городке и Оренбурге, но заметил, что “Лессингом это растение голословно указывается по ту сторону Уральских гор”. Временем заноса мелколепестника из Европейской России в Западную Сибирь следует считать рубеж XIX–XX вв. Впервые *C. canadensis* найдена там в Курганском уезде Тобольской губернии, а затем в Челябинской области и Тюмени [LE]. В 1928 г. А.А. Хребтов констатировал массовое распространение этого вида в Шадринском уезде [14].

Спонтанная интродукция мелколепестника в Сибирь протекала, по всей вероятности, двумя путями: из Европейской России и Восточного Казахстана, причем занос мелколепестника из Восточного Казахстана в Алтайский край произошел значительно раньше. Это подтверждается находкой *C. canadensis* на Алтае А.Н. Красновым еще в 1882 г. и более поздними (1895–1908) находками этого вида в Минусинском округе Енисейской губернии, около Барнаула и в Томской губернии [LE]. В 1911–1912 гг. мелколепестник канадский уже произрастал во многих местах западной части Алтайского края. Самая северная точка современного распространения мелколепестника в Сибири – г. Маган близ Якутска [15].

В начале XX в. мелколепестник начал внедряться и во флору Дальнего Востока. Уже в 1902 г. небольшая популяция этого вида была обнаружена в селе Черниговском Приморской области. Позднее (1909–1911 гг.) он был найден около Хабаровска, в Иманском уезде и во Владивостоке. Через десять лет мелколепестник канадский стал обычным сорным растением Уссурийского района и появился в Амурском округе. В 1948 г. *C. canadensis* обособилась и на Сахалине [LE].

Продвижение мелколепестника в северные и северо-восточные районы европейской части России шло более медленными темпами. К концу XIX в. (1887–1889 гг.) мелколепестник появился в Псковском уезде и Твери [LE, MW].



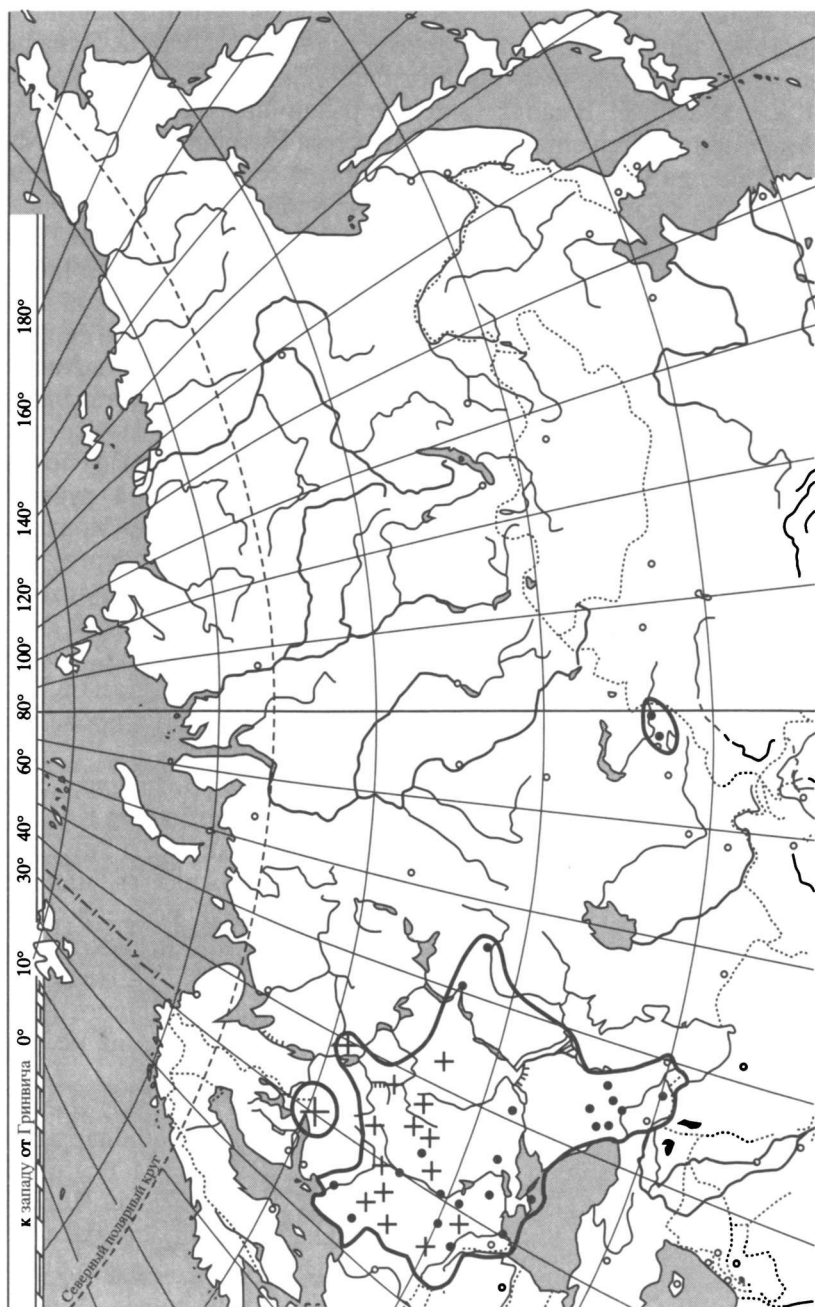


Рис. 2. Вторичный ареал *Comua canadensis* в России к 1860 г.  
 а – по гербарным материалам, б – по литературным источникам

По наблюдениям П.В. Сюзева [14], в 1912 г. этот вид встречался единично около Перми близ железной дороги. Для Костромской и Архангельской губерний *C. canadensis* впервые указана в 1912 г. В 1921 г. этот вид был найден в Карелии на побережье Сегозера, а в 1922 г. – в Архангельске [LE]. Для Вологодской области первое указание на встречаемость этого растения появилось лишь в 1936 г. [16]. Имеются также данные [17] о единичных его находках в окрестностях Лахденпохья и Оланги. В 60-х годах XX в. очень редко встречался на крайнем юге Коми АССР [18] в Летском, Прилузском и Сысольском районах. В настоящее время изредка встречается как полевой сорняк в Ленинградской, Новгородской, Вологодской и Костромской областях. В более северных районах отмечены лишь единичные его местонахождения. Так, в республике Коми этот вид встречается по железным дорогам на станциях Сыктывкар, Микунь, Язель, Копты, Човью [19].

Таким образом, в настоящее время ареал мелколепестника канадского на территории нашей страны состоит из двух частей. Северная граница западной части ареала мелколепестника проходит по северу Карелии, через Архангельск и юг Коми АССР. Далее ареал выклинивается по линии Тобольск-Красноярск-Минусинск-Зайсан. Западная и южная границы этой части ареала мелколепестника совпадают с границей бывшего СССР. Восточная часть ареала занимает Приморский край, юг Амурской области и южную часть о-ва Сахалин (рис. 3).

**Изменчивость биологических признаков *C. canadensis*.** Мелколепестник канадский – перекрестноопыляемое однолетнее или озимое двулетнее растение с высокой урожайностью семян. Чаще всего встречается на рудеральных местах, вдоль дорог, на выгонах и пастбищах. Отличается широкой эколого-ценотической амплитудой приспособления и относительно высокой технолентантностью. Вокруг угольных и химических предприятий Донбасса в техногенных экотопах образует иногда сплошные одновидовые заросли. Начинает проникать в естественные ценозы. В Северско-Донецком природном комплексе встречается в борах, на суходольных лугах в формациях полевицы и пырея, а в Липецкой области участвует в создании разнотравья в сосновых лесах, встречается по песчаным берегам Дона и его притоков [20].

Мелколепестник канадский – диплоид, во всех исследованных популяциях (Северная Америка, Германия, Польша, Узбекистан, Япония)  $2n = 18$  [21].

Сведения о наличии внутривидовой изменчивости *C. canadensis* в естественном ареале отсутствуют, тогда как инвазионные популяции этого вида в Европе демонстрируют широкую амплитуду изменчивости как морфологических, так и биологических признаков [2]. Сравнительный анализ фенотипической изменчивости 16 количественных признаков (высота растения, размеры листьев, длина соцветия и т.д.) в 14 спонтанных популяциях мелколепестника в Германии и на Украине выявил зависимость изученных признаков от экологических условий, в первую очередь, от степени антропогенной нарушенности территории [22]. В Англии обнаружено два экотипа: при выращивании семян в условиях питомника первый (типичный) экотип представляет собой растение с высоким (до 1 м) стеблем и метельчатым соцветием [23]. Второй экотип, встречающийся на морских побережьях, – низкое (10–20 см) растение подушкообразной формы с многочисленными боковы-

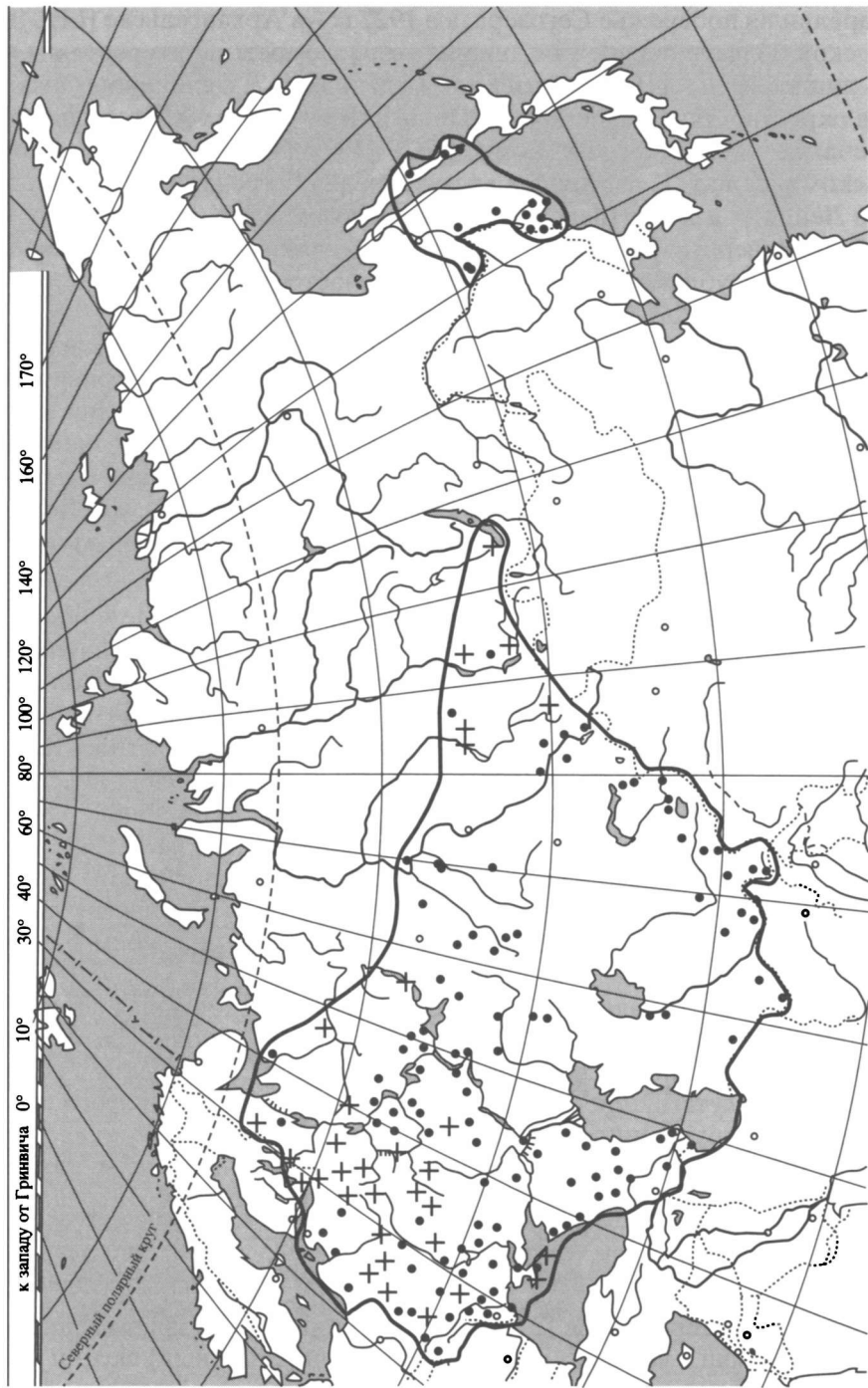


Рис. 3. Вторичный ареал *Conyza canadensis* на территории стран бывшего СССР в настоящее время  
Усл. обозн. см. рис. 1

**Изменчивость количественного и качественного состава эфирного масла  
мелколепестника канадского**

| Пункт сбора сырья   | Выход эфирного масла<br>из свежего сырья, % | Компоненты эфирного<br>масла  | Литературный<br>источник |
|---------------------|---|---|--------------------------|
| Америка             | 0,65  | —   | [27]                     |
| Германия            | 0,26  | —   |                          |
| Россия, Саратов     | 0,40  | —   |                          |
| Средняя Азия, Талас | 0,24–0,65                                   | —   |                          |
| Южная Киргизия      | 0,35  |   | [28]                     |
| Ташкент             | 1,0   | Лимонен, терпинеол  |                          |
| Молдова, Кишинев    | 0,4   | Лимонен, линалоол, ли-<br>налилацетат, альдегиды                                | [29]                     |
| Центральная Азия    | —   | Линалоол, дипентентер-<br>пинеол, эфир терпи-<br>неола с масляной кисло-<br>той |                          |
| Болгария            | 0,3–0,6                                     | d-лимонен, дипентен,<br>d-альфа-терпинеол                                       |                          |
| Польша              | 1,08–1,45                                   |   | [26]                     |

ми побегами, идущими от основания стебля. Применение химических спосо-  
бов борьбы с этим сорняком привело к появлению ряда экотипов, устойчи-  
вых к тому или иному гербициду.

Использование мелколепестника канадского в качестве лекарственного  
растения довольно ограничено. В старину он применялся “для рращения во-  
лос”, в народной медицине используется недавно и редко, в основном как  
кровоостанавливающее и закрепляющее средство. В растении содержатся  
танины, наибольшее количество которых найдено в листьях (в период веге-  
тации 0,2%, в период плодоношения 0,3%) и в цветках – 0,3%. Листья мелко-  
лепестника содержат целый ряд стеролов. В фазу цветения в свежем сырье  
мелколепестника содержится до 1,08–1,45% эфирного масла [24–26].

В зависимости от географического местоположения популяции варьиру-  
ет количественный выход эфирного масла, выделяемого из мелколепестни-  
ка канадского и используемого в парфюмерной промышленности. Варьиру-  
ет и качественный состав масла (см. таблицу). Основной компонент масла –  
лимонен, его содержание в эфирном масле достигает 83%.

**Амплитуда изменчивости биологических признаков *C. canadensis* в экс-  
периментальных инвазионных популяциях.** Анализ изменчивости биологи-  
ческих признаков *C. canadensis* во вторичном ареале проводился с использо-  
ванием метода создания интродукционных (инвазионных) популяций. Выра-  
щивание сравниваемых образцов в однородных почвенно-климатических ус-  
ловиях питомника дает возможность оценивать действительно генотипы, а  
не вариации фенотипов. Первые искусственные инвазионные популяции ис-  
следуемого вида из семян различного географического происхождения (Во-  
логда, Москва, Астрахань, Ашхабад) были заложены осенью 1978 и осенью  
1979 гг. на экспериментальном участке ГБС РАН. Осенью 1988 г. опыт был  
повторен; семена собирали вдоль широтного профиля (от 45° до 56° с.ш.)  
вторичного ареала мелколепестника через каждые 100 км: Краснодар,

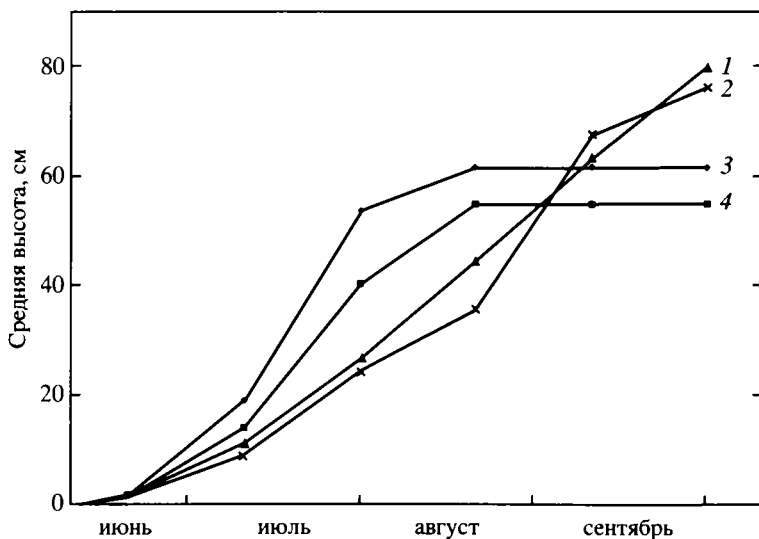


Рис. 4. Ход роста сравнительных культур *Conyza canadensis* (посев 5.IV.1978 г.)  
1 - Астрахань, 2 - Ашхабад, 3 - Вологда, 4 - Москва

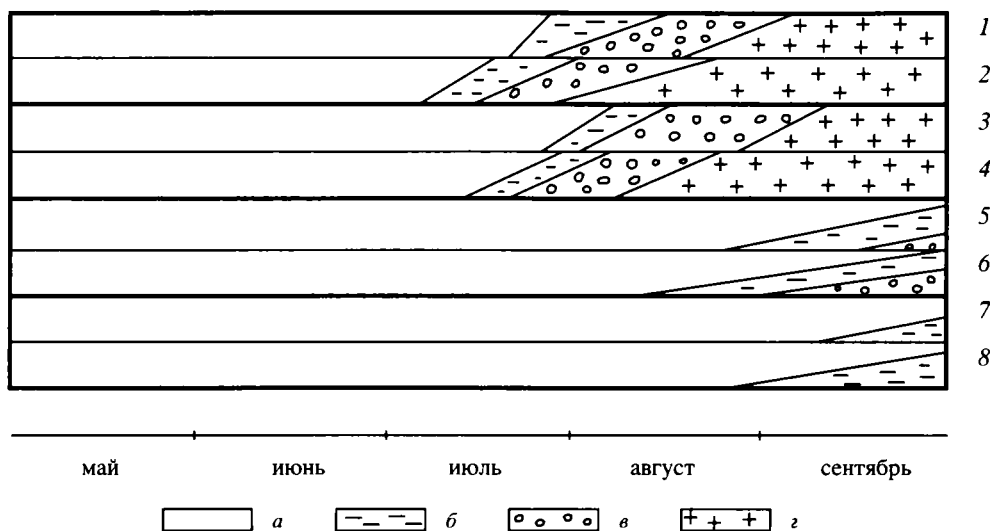


Рис. 5. Феноспектр сравнительных культур *Conyza canadensis* (1978-1979 гг.)  
1 - Вологда, 1978 г., 2 - Вологда, 1979 г., 3 - Москва, 1978 г., 4 - Москва, 1979 г., 5 - Астрахань, 1978 г., 6 - Астрахань, 1979 г., 7 - Ашхабад, 1978 г., 8 - Ашхабад, 1979 г.; а - вегетация, б - бутонизация, в - цветение, г - плодоношение

ст. Павловская, Ростов-на-Дону, Таганрог, пос. Дебальцево, дер. Каменка, Изюм, Харьков, Обоянь, Орел, Москва. Эти же образцы семян были использованы для создания экспериментальных инвазионных популяций осенью 1989 и весной 1990 гг.; к ним добавили образцы семян, собранные нами в 1989 г. в Симферополе, Волгоградской области (пос. Аксай), Таджикистане (Рамит, Кондара, Душанбе), собранные сотрудниками отдела флоры в

Хабаровске, Владивостоке и Ульяновске, а также присланные по дедектусам из г. Чегеда (Венгрия), Парижа, Пекина и Франкфурта-на-Майне.

а) *изменчивость феноритма и темпов роста*. В 1978 г. при весеннем посеве первые всходы появились к 16 мая. Начавшееся затем похолодание затянуло прорастание семян, и массовые всходы были отмечены только 5 июня.

Интенсивность роста московских и вологодских экземпляров оказалась более высокой: к середине августа, например, средняя высота мелколепестника московского и вологодского происхождения составляла 55–62 см, в то время как высота растений астраханской и ашхабадской репродукций в среднем достигала 36–44 см.

Однако особи, выросшие из семян, собранных в южной части ареала, обладали более длительным периодом роста и в конце вегетационного сезона достигли большей высоты (рис. 4). Так, мелколепестник, выросший из семян вологодской и московской репродукций, продолжал расти вплоть до середины октября и достиг 76–80 см.

Фенологические наблюдения (рис. 5) также показали существенную разницу в сезонном ритме развития мелколепестника, выросшего из семян различного географического происхождения. Так, особи вологодской репродукции раньше других вступали в стадии бутонизации, цветения и плодоношения и быстрее завершили свой жизненный цикл. Полностью прошли все фенологические фазы и особи московского происхождения, хотя по сравнению с вологодским образцом срок наступления соответствующей фенофазы у них запаздывал примерно на неделю. Экземпляры, выросшие из астраханских семян, начали цвести только в начале сентября и не успели вступить в стадию семеношения. Мелколепестник ашхабадской репродукции, хотя и образовал бутоны, но так и не вступил в стадию цветения. Вегетация астраханских и ашхабадских растений закончилась с наступлением осенних заморозков. Гербарные образцы, представленные на рис. 6, были собраны в один день и наглядно иллюстрируют различие в феноритмах сравнительных культур.

В 1979 г. вновь отмечено, что фенологический ритм развития сравнительных культур мелколепестника обусловлен географической широтой пункта сбора семян. Чем севернее находится пункт сбора семенного материала, тем быстрее растения, выросшие из этих семян, вступают в генеративный период развития и завершают жизненный цикл. Подсчет суммы эффективных температур показал (рис. 7), что, хотя календарные даты наступления фенофаз у особей, выросших из семян одного места репродукции, варьируют, суммы эффективных температур, необходимые для наступления одной и той же фенофазы, за два года наблюдения были приблизительно одинаковыми. Наоборот, требования различных образцов в отношении суммы эффективных температур для вступления в каждую фенофазу оказались резко различными.

Для южных образцов мелколепестника сумма эффективных температур, накопленная за вегетационный сезон на широте Москвы, оказалась недостаточной для завершения жизненного цикла. Это подтверждается также нашими наблюдениями за гагринским образцом мелколепестника, который выращивался на экспериментальном участке в 1977 г. и так и не успел вступить в стадию плодоношения.

При осеннем посеве 1988 г. первые всходы появились 20 апреля. Более широкий спектр географических мест сбора – от 45 до 56 параллели и от

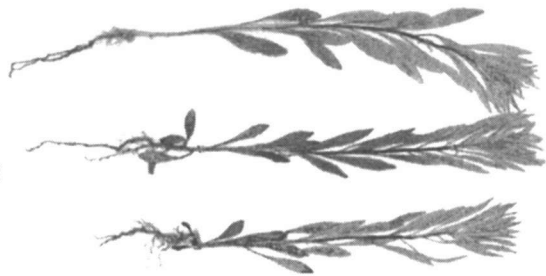
Вологда



Москва



Астрахань



Ашхабад



1 августа

a

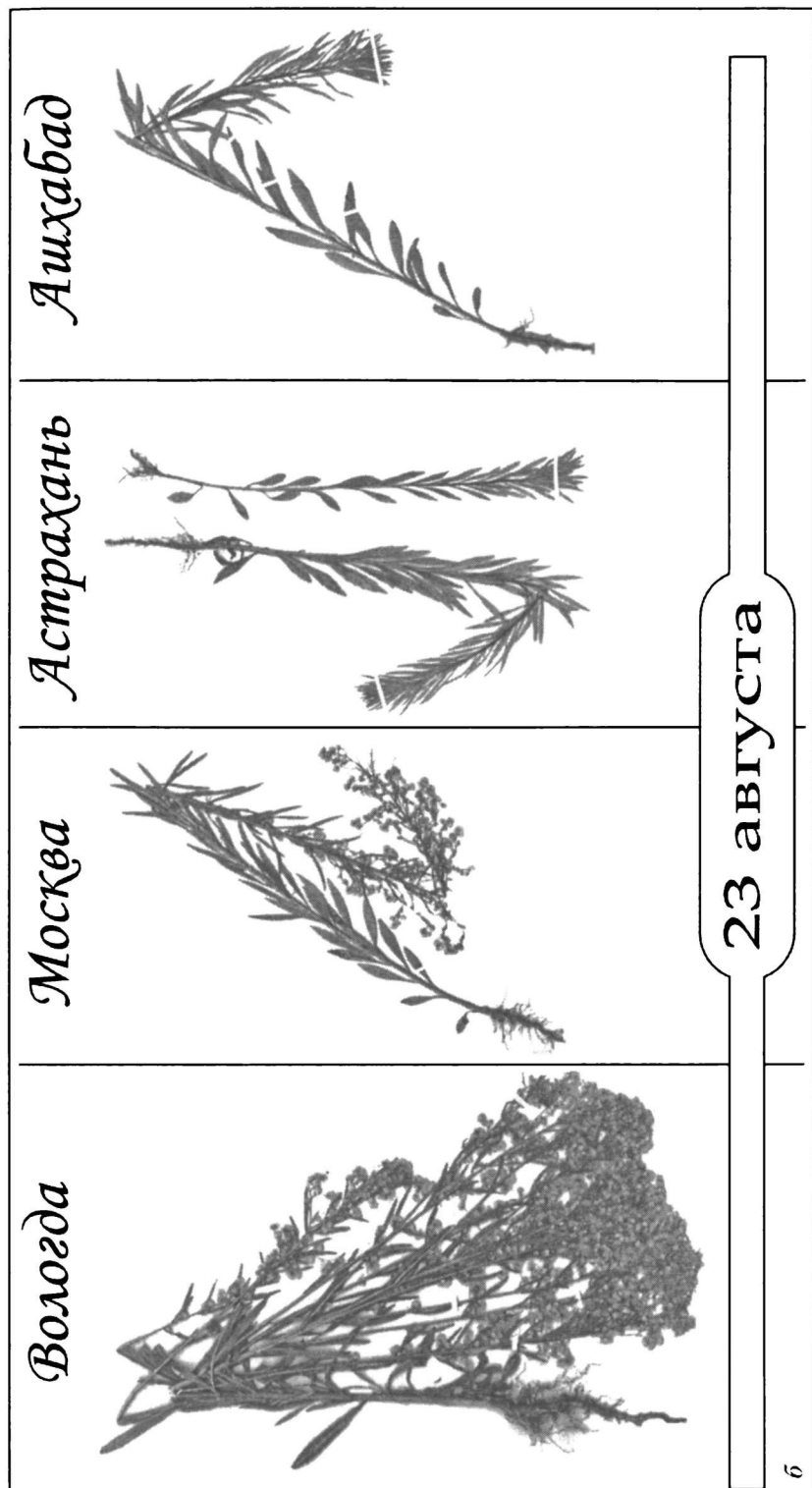


Рис. 6. Гербарные образцы сравнительных культур *Conyza canadensis*  
 а – сбор 1.VIII 1979 г.; б – сбор 23.VIII 1979 г.



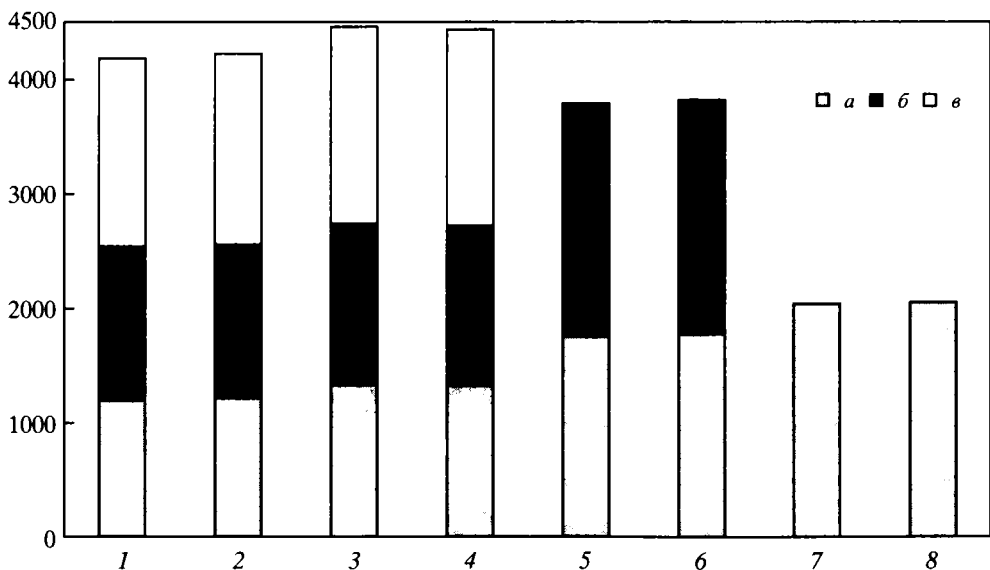


Рис. 7. Суммы эффективных температур, необходимые для вступления в соответствующую фенофазу у сравнительных культур *Conyza canadensis* а – вегетация, б – цветение, в – плодоношение, 1–8 – см. рис. 5

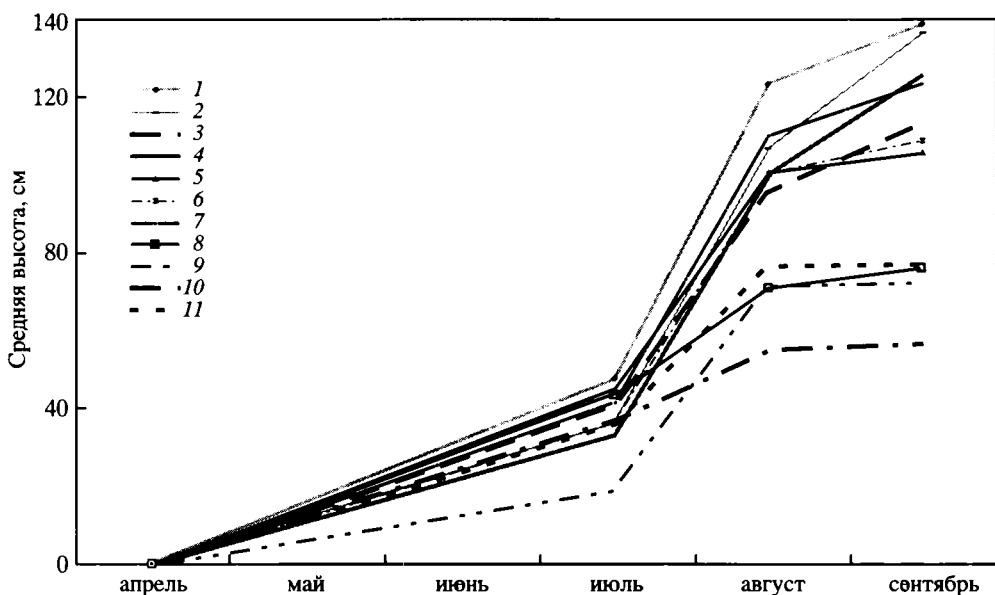


Рис. 8. Ход роста сравнительных культур *Conyza canadensis* в 1989 г. (посев осенью 1988 г.)

1 – 45° с.ш., Краснодар; 2 – 46° с.ш., Павловская; 3 – 47° с.ш., Ростов-на-Дону; 4 – 47° с.ш., Таганрог; 5 – 48° с.ш., Дебальцево; 6 – 49° с.ш., Каменка; 7 – 49° с.ш., Изюм; 8 – 50° с.ш., Харьков; 9 – 51° с.ш., Обоянь; 10 – 53° с.ш., Орел; 11 – 53° с.ш., Москва

Рис. 9. Феноспектр сравнительных культур *Conyza canadensis* (посев осенью 1988 г.)

*а* – вегетация, *б* – бутонизация, *в* – цветение, *г* – плодоношение, 1–10 – см. рис. 8

36° до 40° в.д. – дал результаты, не противоречащие первым опытам. Применение критерия Стьюдента позволило разделить все сравнительные культуры на 3 группы:

1) собранные на широте от Москвы до Харькова быстрее вступали в стадию бутонизации, рано заканчивали рост и к концу вегетации в среднем достигали 56–76 см;

2) собранные на широте Харьков-Таганрог имели более длительный период роста, позже вступали в генеративный период развития и к концу вегетации имели 105–125 см в высоту;

3) наиболее южные образцы с широты Таганрог-Краснодар позже всех вступали в генеративный период и отличались длительным периодом роста; в конце вегетации в среднем достигали 114–139 см, отдельные особи имели высоту 178 см (рис. 8).

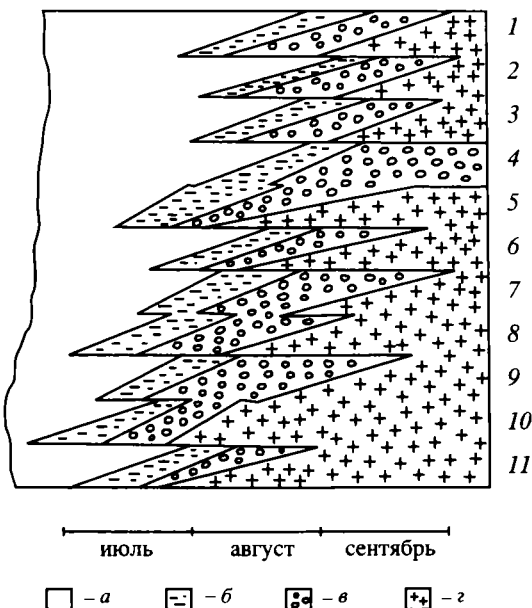
Различие в сроках прохождения одной и той же фазы между северными и южными образцами составляло 1,5–2 мес (рис. 9).

Проведенный на этих данных многофакторный регрессионный анализ показал, что длительность префлорального периода детерминирована, в основном, температурным режимом в пункте сбора семян. Уравнение модели  $Y = 464,08 - 11,51 X_4 - 0,20 X_6$ , где  $X_4$  – температурный фактор, а  $X_6$  – режим увлажненности. Степень тесноты связи между этим признаком и тепло-влажностнообеспеченностью в пункте сбора семян характеризуется коэффициентом детерминации 0,81. Вклад в модель температурного фактора – 6,5; фактора увлажненности – 1,6.

Высота растений в конце вегетации также определяется тепловлажностнообеспечивающими характеристиками в пункте сбора семян. Коэффициент детерминации 0,90; вклад в модель обоих факторов паритетная.

**б) вопрос об озимости или яровости мелкопестника канадского.** Известно, что мелкопестник в более южных широтах развивается как яровое растение, а на севере – как озимое, т.е. осенью образует розетки и дает цветonoсные побеги только на следующий год. В Москве мелкопестник растет преимущественно в озимой форме.

Для изучения этого признака в середине лета 1978 г. были высеяны те же образцы семян, что и при весеннем посеве. Все образцы к началу сентября образовали розетки с густыми, прижатыми к земле листьями, тогда как при весеннем посеве все образцы сразу дали цветonoсный побег. Холодной зимой 1978/79 г. большинство розеток вымерзло. Оставшиеся 3–5 растений



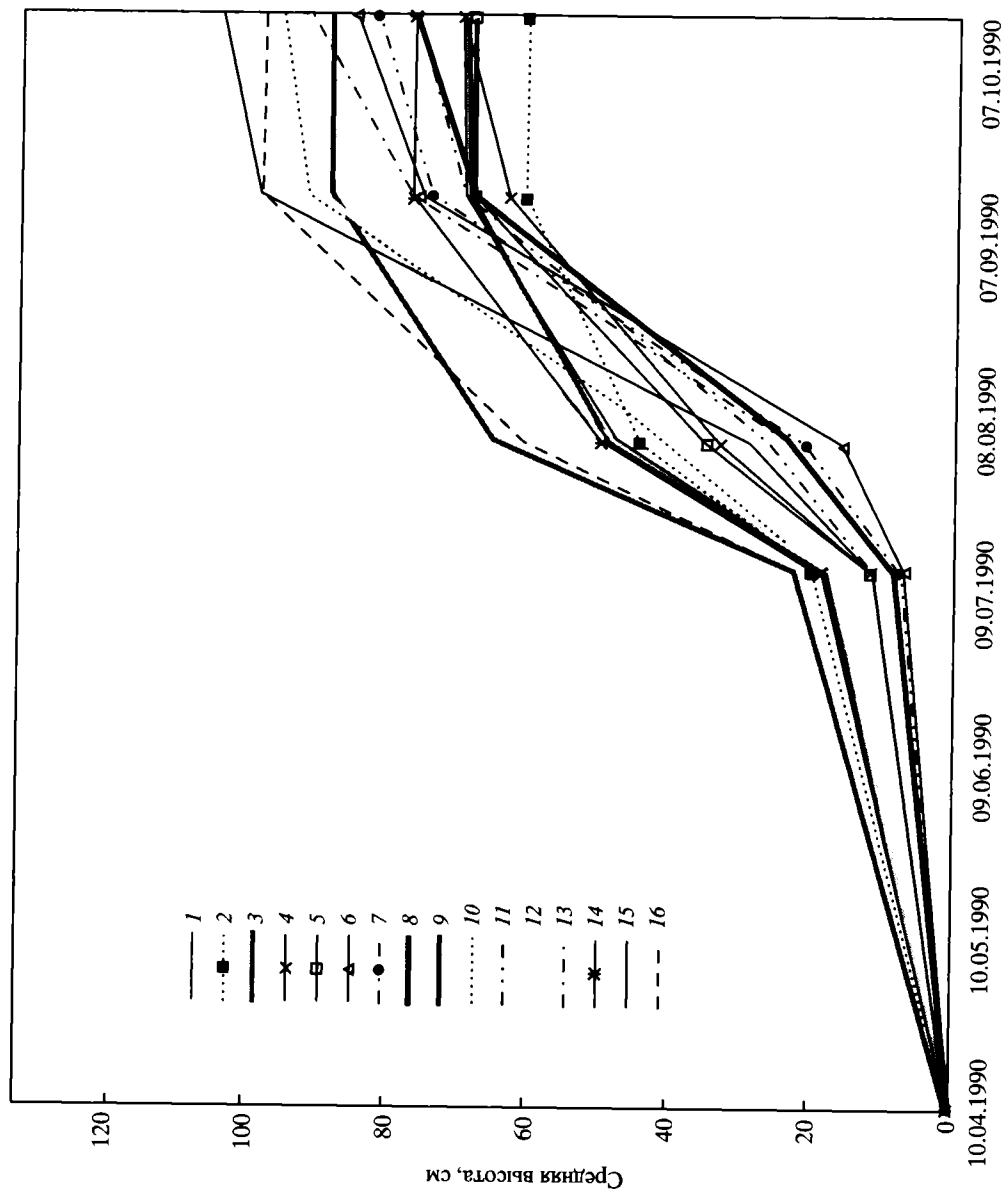


Рис. 10. Ход роста сравнительных культур *Conyza canadensis* (посев осенью 1989 г.)  
1 – Тверь, 2 – Москва, 3 – Ульяновск, 4 – Орел, 5 – Харьков, 6 – Таганрог, 7 – Ростов-на-Дону, 8 – Краснодар, 9 – Симферополь, 10 – Аксай (Волгоградская обл.), 11 – Рамит, 12 – Кондара, 13 – Душанбе, 14 – Хабаровск, 15 – Пекин, 16 – Париж

каждого образца летом 1979 г. вступили в генеративный период развития и закончили жизненный цикл.

Опыты были повторены при посеве одних и тех же образцов семян мелколестника осенью 1989 г. и весной 1990 г. При осеннем посеве отмечены те же закономерности, что и в предыдущих опытах: северные образцы на 1,5–2 мес раньше проходили соответствующие фазы и заканчивали расти, чем южные (рис. 10). Самые южные образцы (из Таганрога, Краснодара и Пекина) не успели вступить в стадию семеношения (рис. 11).

Как яровые развивались только таджикские образцы (из Рамита, Кондара и Душанбе): при весеннем посеве нестратифицированных семян проростки появились через месяц, в августе–сентябре растения вступили в генеративный период развития, и часть из них к концу вегетативного сезона успела дать семена, достигнув высоты 54–118 см. Все остальные образцы при весеннем посеве к концу вегетативного сезона образовали розетку листьев и только на следующий год дали цветоносные побеги, причем образцы более северного происхождения (Тверь, Москва, Ульяновск) образовали бутоны в начале июля, а образцы, собранные южнее 53 параллели, вступили в генеративный период на месяц позже. Образцы из Владивостока, Чегеда и Парижа начали бутонизировать одновременно с московским образцом (рис. 12,

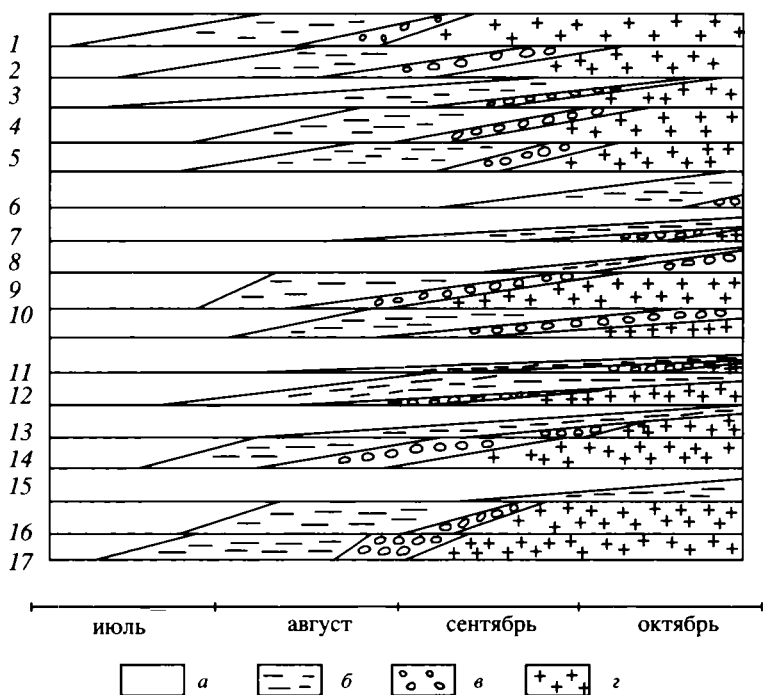


Рис. 11. Феноспектр сравнительных культур *Conyza canadensis* (посев осенью 1989 г.)  
Усл. обозн. см. рис. 9, 10; 17 – Франкфурт на Майне

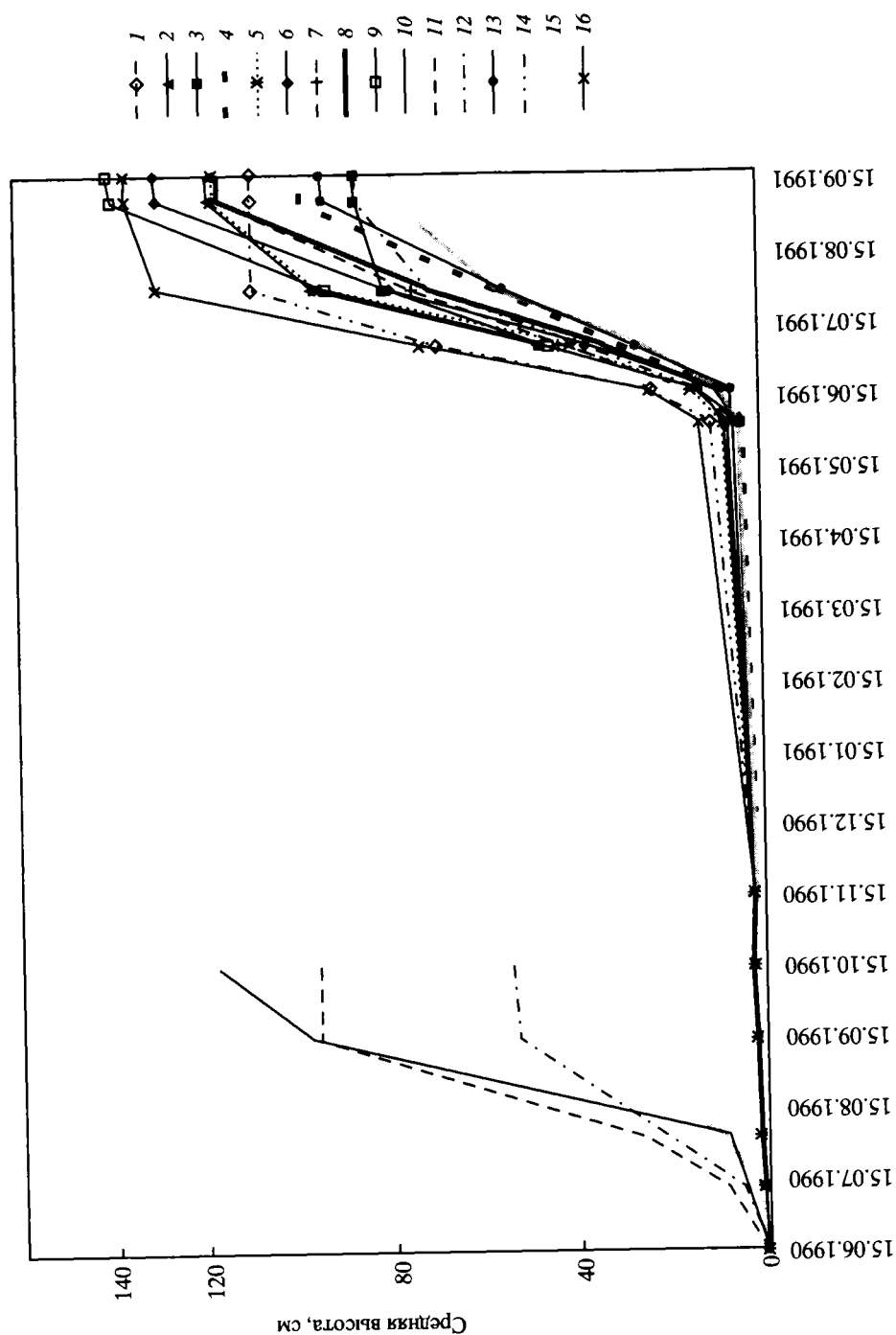
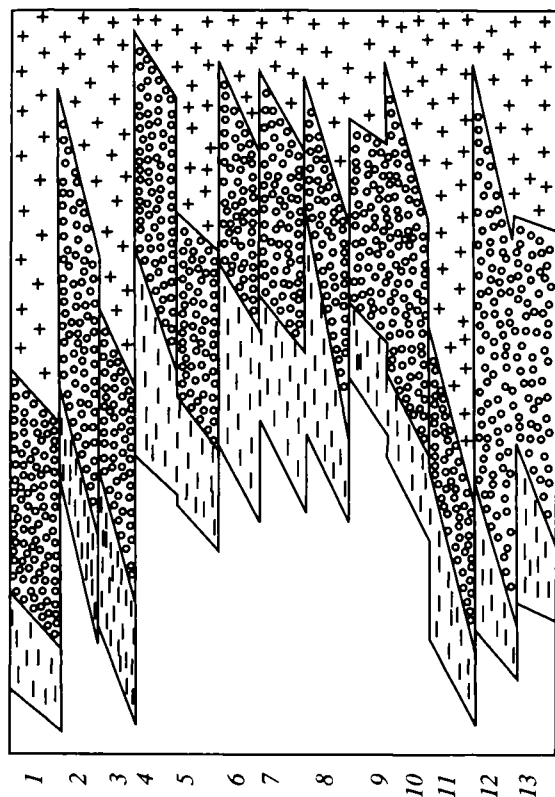


Рис. 12. Ход роста сравнительных культур *Coniza canadensis* (посев весной 1990 г. без стратификации)  
 1 — Тверь, 2 — Москва, 3 — Ульяновск, 4 — Орел, 5 — Изюм, 6 — Таганрог, 7 — Ростов-на-Дону, 8 — Павловская, 9 — Аксай, 10 — Рамит, 11 — Кон-  
 дара, 12 — Душанбе, 13 — Хабаровск, 14 — Владивосток, 15 — Чегед, 16 — Париж

1991



1990

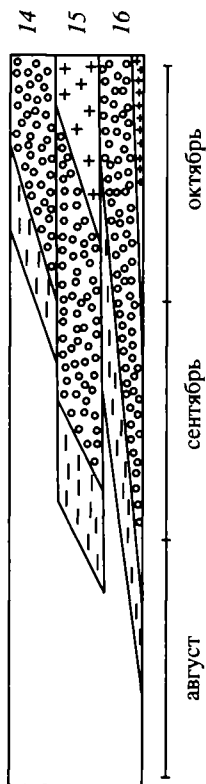


Рис. 13. Феноспектр сравнительных культур *Sonchus oleraceus* (посев весной 1990 г. без стратификации)

*a* – см. рис. 9; 1 – Тверь, 2 – Москва, 3 – Ульяновск, 4 – Орел, 5 – Изюм, 6 – Таганрог, 7 – Ростов-на-Дону, 8 – Павловская, 9 – Аксай, 10 – Харьков; 11 – Владивосток, 12 – Чегед, 13 – Париж, 14 – Рамит, 15 – Кондара, 16 – Душанбе

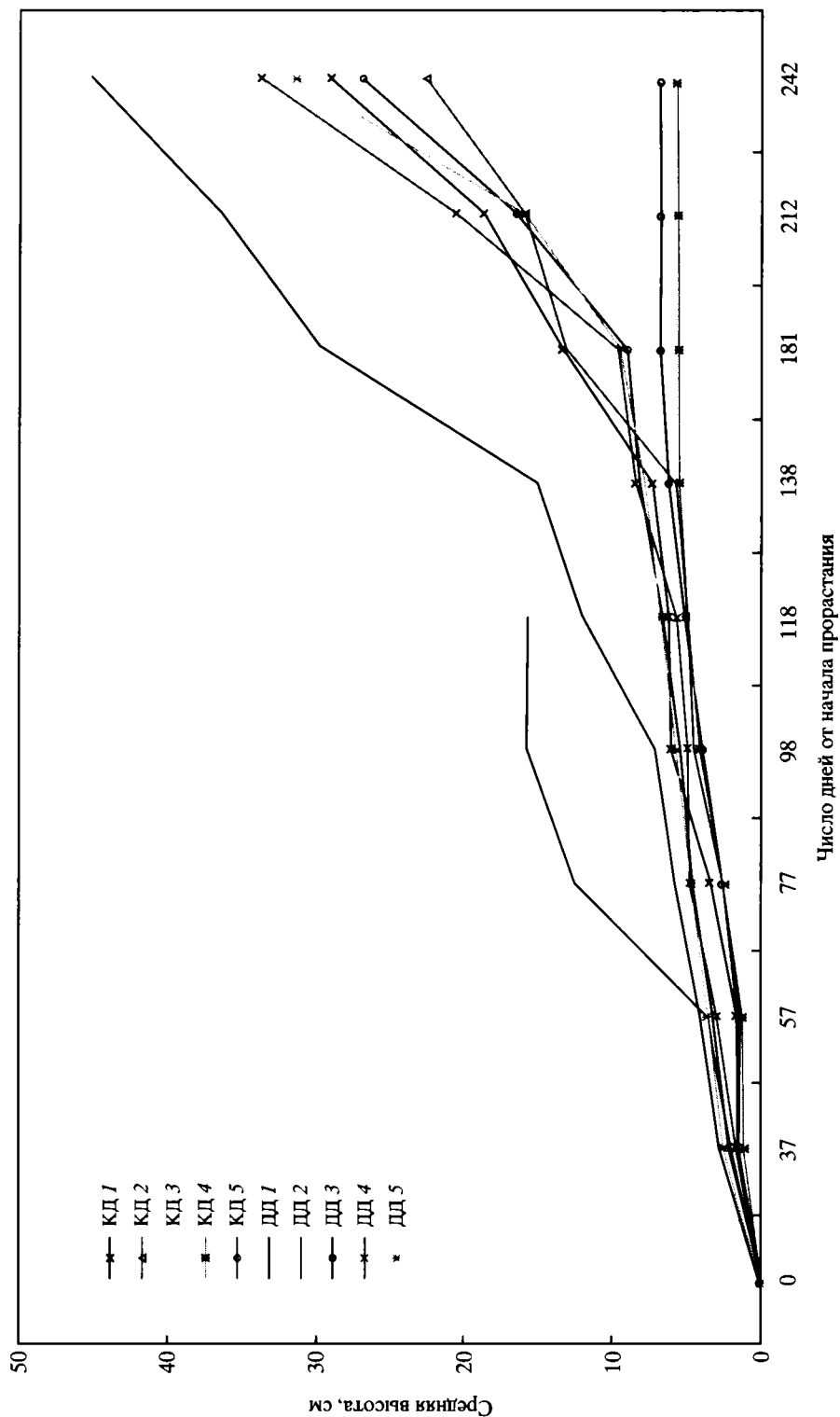


Рис. 14. Ход роста сравнительных культур *Sorghum inaequalis* при коротком (КД) и длинном дне (ДД)  
 1 – Дели, 2 – Ужгород, 3 – Ашхабад, 4 – Волгоград, 5 – Москва

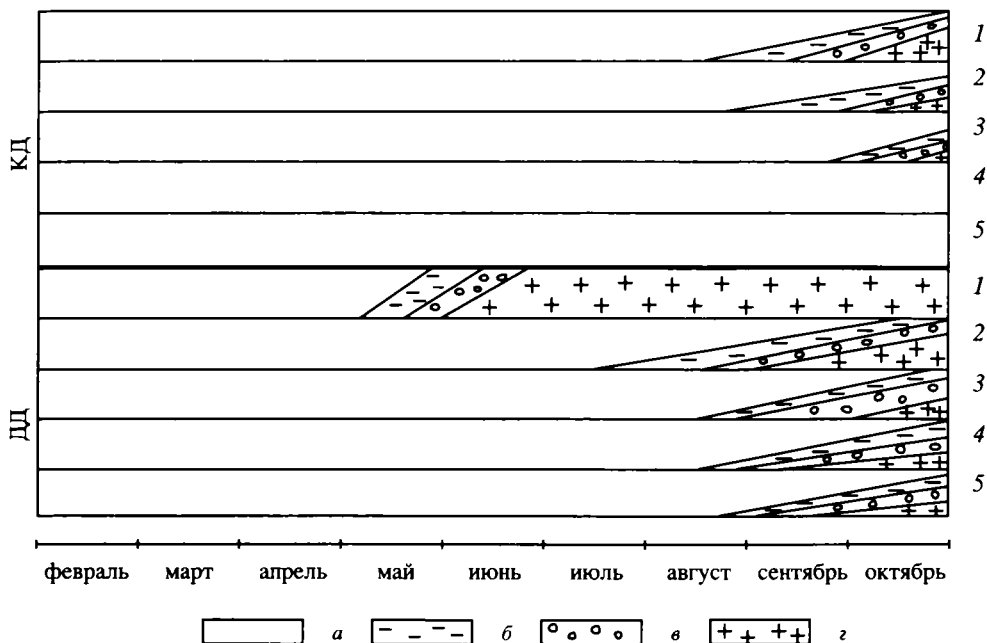


Рис. 15. Феноспектр сравнительных культур *Conyza canadensis* при коротком (9 ч) и длинном (18 ч) дне

Усл. обозн. см. рис. 9

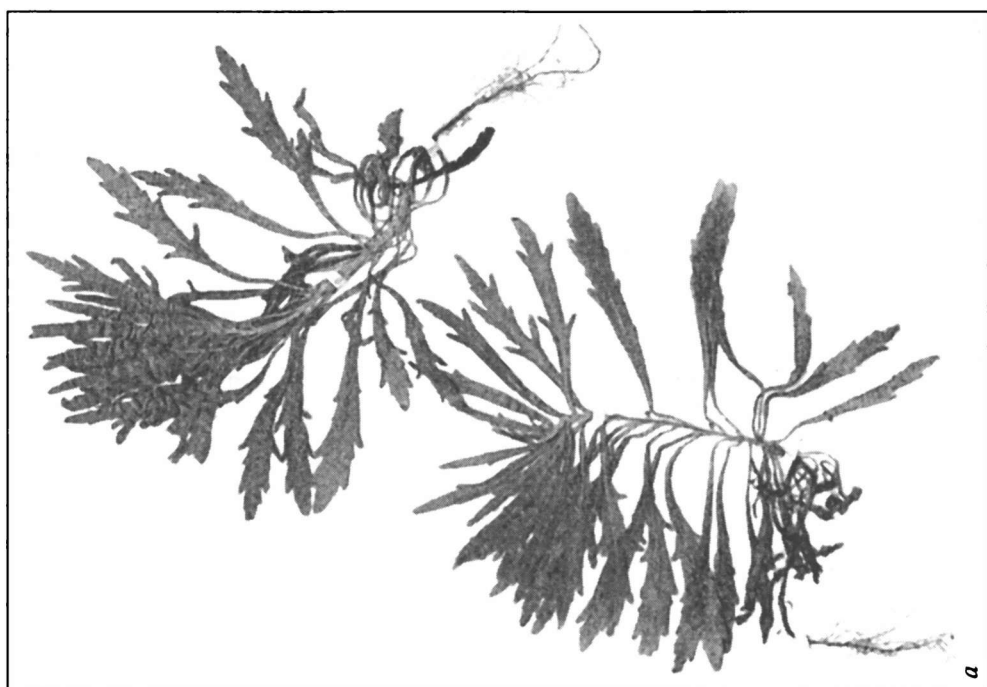
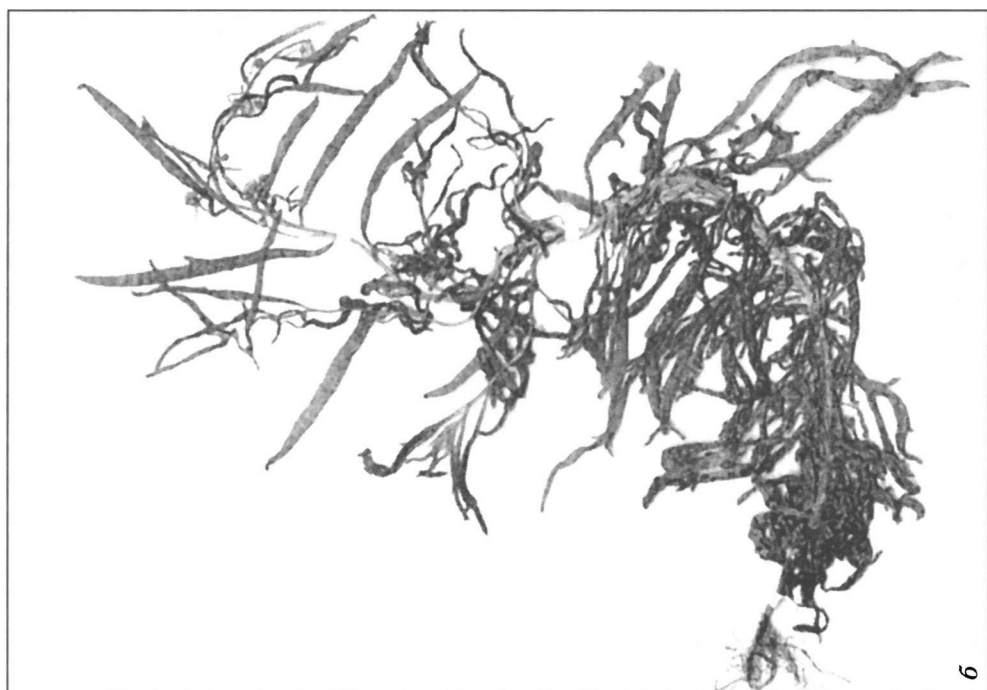
13). Раньше всех (в начале августа) закончил рост тверской образец, а позже всех (в середине сентября) – образцы, собранные южнее Ростова-на-Дону (47 параллели).

Таким образом, только у растений таджикского происхождения генетически закреплено свойство расти в яровой форме. Более северным образцам для вступления в генеративный период развития требуется стратификация семян (тогда они растут как однолетник). В противном случае наблюдается двухлетний цикл развития: на первый год образуется розетка, а удлинённые цветonoсные побеги, дающие семена, появляются только на второй год.

**в) влияние длины дня на сравнительные культуры мелкопестника.** Семена сбора 1978 г. из Дели, Ашхабада, Ужгорода, Москвы и Вологды выращивали в теплице при длинном (18 ч) и коротком (9 ч) днях. Во всех вариантах опыта все образцы дали первые всходы через 22 дня, а массовые всходы – через 30 дней после посева и образовали первую пару настоящих листьев через неделю после прорастания.

В дальнейшем все географические образцы интенсивнее росли в условиях длинного дня (рис. 14). Разница по высоте растений одного места репродукции, произрастающих при разной длине дня, достигает у более южных образцов – до 100–200%, а у более северных – до 500%. Это говорит о том, что мелкопестник канадский является растением длинного дня и не образует экотипов, способных успешно произрастать при режиме малой продолжительности освещённости. Следовательно, продолжительность длины дня не оказывает существенного влияния на ритм роста и фенологию сравнительных культур мелкопестника в открытом грунте, и обнаруженные на-





ми различия в ходе роста и сезонного развития следует в основном отнести за счет температурного фактора.

В условиях длинного дня мелколепестник, выросший из семян, собранных в Дели, показал наиболее быстрый и наименее продолжительный рост, длившийся 98 дней, после чего данный образец завершил свой жизненный цикл. Растения более северных репродукций обладали более медленным, но и более продолжительным периодом роста.

В условиях короткого дня более быстрым ростом отличались экземпляры индийской и ашхабадской семенных репродукций. Гораздо более слабый рост отмечен для мелколепестника ужгородской семенной репродукции. Особи волгоградского и московского происхождения росли крайне медленно – только образовали розетки и не дали цветonoсных побегов.

Более быстрый рост южных образцов по сравнению с северными мы объясняем тем, что растения южного происхождения лучше приспособлены к произрастанию в условиях постоянной повышенной температуры в теплице 25°, следовательно, в комплексе климатических факторов именно температурные условия оказывают наибольшее влияние на ритм роста и развития мелколепестника.

Данные по фенологии сравнительных культур при разной длине дня (рис. 15) показали, что в генеративный период развития все растения независимо от места происхождения семян быстрее вступают в условиях длинного дня.

В условиях длинного дня раньше всех вступили в фазы генеративного периода развития растения из семян индийской репродукции, при этом наблюдался дружный переход всех растений от вегетации к бутонизации и к последующим фенофазам. У остальных географических образцов период между началом цветения первых особей и массовым цветением всего образца оказался очень растянутым и длился около 2 мес. Такая же картина наблюдалась и во время прохождения других фенофаз. При этом соответствующая фенофаза наступала тем быстрее, чем южнее находилось место сбора семенного материала. Можно предположить, что использованный режим выращивания растений – сочетание высокой, постоянной в течение суток температуры и высокой влажности – благоприятен лишь для индийского образца. Остальные образцы нуждаются, по-видимому, или в меньшей влажности, или в суточных колебаниях температуры.

В условиях короткого дня у растений индийского происхождения соответствующая фенофаза наступала на 3–4 мес позже, чем в условиях длинного дня. У образцов ашхабадского и ужгородского происхождения при коротком дне не наблюдали массового вступления всех растений в генеративный период развития, полностью завершили жизненный цикл только несколько экземпляров. Растения волгоградского и московского происхождения при коротком дне оказались вообще неспособными к образованию цветonoсного побега и вегетировали в виде розеток.

Интересно, что в условиях короткого дня у растений южных образцов наблюдали морфологические отклонения. Отдельные быстрорастущие осо-

←

Рис. 16. Тератологические формы *Gonyza canadensis*, выросшие в условиях короткого дня

а – семена собраны в Ашхабаде, б – в Дели

би ужгородской и ашхабадской репродукций имели типичную форму, а все экземпляры индийского происхождения и большинство особей ужгородского и ашхабадского происхождения имели сильно рассеченную листовую пластинку и искривленный стебель. Индийский образец с рассеченными листьями, вступивший в фазу цветения, образовал и видоизмененное соцветие: корзинок было сравнительно мало и они имели необычно крупные размеры: до 12–15 мм в диаметре (рис. 16).

Из изложенного выше следует, что мелколепестник канадский – растение длинного дня, причем чем далее к северу обитает его популяция, тем более продолжительного периода освещения требуется входящим в нее особям для полного прохождения жизненного цикла, и этот признак закреплен генотипически.

## ВЫВОДЫ

1. Мелколепестник канадский на большей части вторичного ареала в Европе произрастает уже с середины XVII в., а в России – с начала XX столетия. Поскольку мелколепестник способен проходить полный цикл развития за один год, надо полагать, что в настоящее время на территории нашей страны произрастает двухсотое поколение этого вида.

2. В ходе натурализации *C. canadensis* выработала и генетически закрепила важнейшие адаптивные признаки: менее продолжительный период роста и более быстрое прохождение полного цикла развития по направлению с юга на север, что соответствует изменениям климатических условий вдоль широтного профиля.

3. Из комплекса климатических факторов наибольшее влияние на ритм роста и развития мелколепестника оказывают температурные условия. Сумма эффективных температур, необходимая для наступления соответствующей фенофазы, тем выше, чем южнее находится популяция. Для одного географического образца она является постоянной и почти не зависит от других погодных условий. Недостаточная сумма эффективных температур, накопленная за вегетационный сезон на широте Москвы, не позволяет южным образцам мелколепестника пройти полный цикл развития.

4. Растения любого географического происхождения быстрее росли и вступали в стадию генеративного развития при 18-часовом световом дне, что позволяет назвать *C. canadensis* растением длинного дня. Причем чем далее к северу обитает его популяция, тем более продолжительный период освещения требуют входящие в нее особи для полного прохождения жизненного цикла. У образцов ашхабадского и ужгородского происхождения при коротком дне полностью завершили жизненный цикл только несколько особей. Растения волгоградского и московского происхождения при коротком дне оказались вообще неспособными к образованию цветоносного побега и вегетировали в виде розеток.

5. В условиях короткого дня у всех экземпляров индийского происхождения и у большинства особей ужгородского и ашхабадского происхождения наблюдали морфологические отклонения. Растения имели сильно рассеченную листовую пластинку и искривленный стебель. Индийский образец, вступивший в фазу цветения, образовал и видоизмененное соцветие: корзинок

было сравнительно мало и они имели необычно большие размеры – до 12–15 мм в диаметре.

6. У растений, произрастающих на южном пределе вторичного ареала (в Центральной Азии) генетически закреплён признак яровой формы роста. Остальным образцам для вступления в генеративный период развития требуется стратификация семян (тогда они растут как однолетники). В противном случае наблюдается двухлетний цикл развития: в первый год образует розетка, а удлинённые цветоносные побеги, дающие семена, появляются только на второй год.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 03-04-48094 и программы ОБН РАН “Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами”.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Torrey J.M.D., Gray A.M.D. *Erigeron* // A flora of North America. N.Y.; L.: Hafner, 1969. Vol. 2. P. 167.
2. Weaver S. The biology of Canadian weeds. 115. *Conyza canadensis* // Canad. J. Plant Sci. 2001. Vol. 81. P. 867–875.
3. Hegi G. *Erigeron* // Illustrierte Flora von Mittel-Europa. Munchen: Hanser, 1954. Bd. 6, T. 1. S. 435–447.
4. Cronquist A. *Conyza* // Florae europaea. Cambridge: Univ. press, 1976. Vol. 4. P. 120.
5. Miyawaki A. Die veränderung Innerhalb der japanischen anthropogenen Vegetation // Flora. 1988. Bd.180, N 3/4. S. 191–201.
6. Паллас П.С. Каталог растений, находящимся в саду П.А. Демидова. СПб., 1781. 163 с.
7. Besser W. *Catalogus plantarum in Horto botanico gymnasii volhyniensis cremeneci culturarum*. Cremeneci, 1816.
8. Weinmann J.A. *Elenchus plantarum Horti imperialis pawlowskensis et agri petropolitani*. Petropoli, 1824. 472 p.
9. Фортунатов А. Исчисление растений, дикорастущих в Вологодском уезде // Новый магазин естественной истории Двигубского. 1826. Ч. 3, № 3. С. 207–215.
10. Ledebour C.F. *Flora Rossica*. Stuttgart: Schweizerbart, 1845–1846. Bd. 2, N 2. S. 463–937.
11. Финк Э. Список растений, дикорастущим и акклиматизованным на возвышенности между источниками рек: Волги, Днепра, Западной Двины и Ладожских вод. СПб., 1854.
12. Lindemann E. *Index plantarum quas in variis Rossiae provinciis hucusque invenit et observavit* // Bull. Soc. Nat. Moscuae. 1860. Vol. 33, N 3. P. 77–190.
13. Шелль Ю. Материалы для ботанической географии Уфимской и Оренбургской губерний цветковых растений // Тр. О-ва естествоиспытателей при Казан. ун-те. 1885. Т. 12, № 4/5. С. 1–122.
14. Крылов П.Н. Флора Западной Сибири. Томск: Изд-во ТГУ, 1949. № 11. С. 2734–2735.
15. Макаров А.А., Дубовик Л.А. Материалы по флавоноидности растений Центральной Якутии // Материалы к изучению лекарственной флоры Якутии. Якутск, 1977. С. 53–62.
16. Белозеров П.И. О распространении некоторых видов сорных растений на северо-восток европейской части СССР // Ботан. журн. 1960. Т. 45, № 8. С. 1227–1232.
17. Hulten E. *Atlas over vaxternas utbredning i Norden*. Stockholm: Generalstabens litografiska anstalts forl., 1950. 119, 512 s.
18. Определитель высших растений Коми АССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. 359 с.
19. Лавренко А.Н., Кустышева А.А. Новые и редкие для Коми АССР виды адвентивной флоры // Ботан. журн. 1990. Т. 75, № 2. С. 268.
20. Вьюкова Н.А. Приуроченность адвентивных растений к фитоценозам Липецкой области // Растительный покров Центрального Черноземья и его охрана. Воронеж, 1987. С. 29.
21. Bijok K., Krenska B., Pawlak T. Karyological investigation on *Erigeron canadensis* and *E. annuus* from natural stands in Poland // Acta Soc. bot. pol. 1972. Vol. 41, N 3. P. 433–438.
22. Тохтарь В.К. Исследование структуры количественных морфологических признаков различных географических популяций *Conyza canadensis* // Пром. ботаника. 2001. Вып. 1. С. 126–129.

23. Boyce S.G. The salt spray community // Ecol. Monogr. 1954. Vol. 24, N 1. P. 29–67.
24. Kostecka-Madalska O.I., Borowczak-Niemczewska E. The tannines in *Erigeron canadensis* L. // Acta Soc. bot. pol. 1968. Vol. 37, N 4. P. 657–664.
25. Dubey S., Gupta K.C. Sterol composition of leaves of *Erigeron canadensis* // Fitoterapia. 1988. Vol. 59, N 5. P. 428–429.
26. Kostecka-Madalska O.I., Polanowski A. Olejek lotny z krajowego ziela *Erigeron canadensis* // Acta pol. pharm. 1964. Vol. 21, N 3. P. 275–279.
27. Казакевич Л., Соболевская О. Дикie душистые растения Нижнего Поволжья и их эфирные масла // Журн. опыт. агрономии юго-вост. части Европ. России. 1928. Т. 5, № 2. С. 157–208.
28. Цукерваник И.П., Грач Л.С. О составе эфирного масла мелколепестника канадского // Тр. Среднеаз. опыт. станции эфиромаслич. растений. 1935. № 5. С. 70–76.
29. Драновская Л.М. Изучение эфирного масла канадского мелколепестника, произрастающего в Молдавии // Журн. прикл. химии. 1960. Т. 33, № 2. С. 444–447.

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

Поступила в редакцию 02.09.2004

## SUMMARY

### *Vinogradova Yu.K. Experimental study of *Conyza canadensis* (L.) Cronquist invasive populations*

The history of *C. canadensis* secondary area forming has been described. The invasive populations have numbered at least two hundred generation replacements in Russia. The most important adaptive features such as a shortened growth period and accelerated complete life cycle along the gradient south – north have been produced and fixed genetically in the course of naturalization. The temperature conditions most affect a growth rhythm and development of *C. canadensis*. Total effective temperature, necessary for onset of applicable phenological stage, increases towards south. Insufficient total effective temperature, accumulated over growing season, is inhibitory to carry plant life cycle to completion. *C. canadensis* is a long-day plant, and the northern populations need the longer light period for complete life cycle than the southern ones. The plants of Volgograd and Moscow origin are not able to produce floral shoots under short-day conditions. The morphological deviations such as severe dissected leaves, crooked stems and modified inflorescences with scanty big heads are typical for the southern samples. The spring form of development is fixed genetically in plants, growing at the south limit of secondary area (in Central Asia). The rest of plant samples require seed stratification in order to enter on a generative period of development. Otherwise the two-year life cycle is observed.

УДК 581.522.4 : 502.75(470.21)

## ИНТРОДУКЦИЯ РЕДКИХ ВИДОВ В ПОЛЯРНО-АЛЬПИЙСКОМ БОТАНИЧЕСКОМ САДУ

*О.В. Кудрявцева, Л.Л. Виравеча*

В Конвенции о биологическом разнообразии (1993 г.) ботаническим садам отводится важная роль в деле сохранения генетических ресурсов растений и биоразнообразия растительного мира. Одним из путей сохранения редких и исчезающих видов, наряду с созданием заповедников и заказников, национальных парков и выделением памятников природы, является интродукция редких растений в новые для них местообитания.

В Полярно-альпийском ботаническом саду-институте (ПАБСИ) накоплен богатый практический опыт по выращиванию растений различных при-

*Систематический состав редких видов, прошедших интродукционное испытание и  
выращиваемых в ПАБСИ*

| Семейство                        | Число изученных |       |          | Число находящихся в испытании |       |          |
|----------------------------------|-----------------|-------|----------|-------------------------------|-------|----------|
|                                  | родов           | видов | образцов | родов                         | видов | образцов |
| <i>Alliactae</i> J. Agardh*      | 2               | 16    | 64       | 1                             | 8     | 19       |
| <i>Amaryllidaceae</i> J.St.-Hil. | 4               | 14    | 31       | 3                             | 4     | 8        |
| <i>Apiaceae</i> Lindl.           | 6               | 9     | 43       | 4                             | 5     | 16       |
| <i>Araceae</i> Juss.             | 1               | 1     | 2        | 1                             | 1     | 1        |
| <i>Araliaceae</i> Juss.          | 1               | 1     | 2        | —                             | —     | —        |
| <i>Asphodelaceae</i> Juss.       | 4               | 10    | 31       | 3                             | 3     | 6        |
| <i>Asteraceae</i> Dumort.        | 26              | 40    | 251      | 13                            | 17    | 87       |
| <i>Berberidaceae</i> Juss.       | 2               | 2     | 3        | —                             | —     | —        |
| <i>Bignoniaceae</i> Juss.        | 2               | 3     | 3        | —                             | —     | —        |
| <i>Boraginaceae</i> Juss.        | 3               | 3     | 9        | 2                             | 2     | 3        |
| <i>Brassicaceae</i> Burnett      | 8               | 13    | 44       | —                             | —     | —        |
| <i>Campanulaceae</i> Juss.       | 4               | 21    | 92       | 1                             | 6     | 8        |
| <i>Caryophyllaceae</i> Juss.     | 6               | 12    | 50       | 2                             | 3     | 4        |
| <i>Cistaceae</i> Juss.           | 1               | 1     | 3        | —                             | —     | —        |
| <i>Crassulaceae</i> DC.          | 3               | 6     | 59       | 2                             | 3     | 41       |
| <i>Dipsacaceae</i> Juss.         | 1               | 2     | 3        | —                             | —     | —        |
| <i>Fabaceae</i> Lindl.           | 7               | 11    | 20       | —                             | —     | —        |
| <i>Fumariaceae</i> DC.           | 1               | 1     | 1        | —                             | —     | —        |
| <i>Gentianaceae</i> Juss.        | 1               | 4     | 29       | 1                             | 3     | 17       |
| <i>Gesneriaceae</i> Benth.       | 2               | 3     | 3        | —                             | —     | —        |
| <i>Globulariaceae</i> DC.        | 1               | 1     | 3        | —                             | —     | —        |
| <i>Hyacinthaceae</i> Batsch      | 6               | 13    | 29       | 3                             | 5     | 10       |
| <i>Hypericaceae</i> Juss.        | 1               | 1     | 2        | —                             | —     | —        |
| <i>Iridaceae</i> Juss.           | 6               | 39    | 95       | 3                             | 10    | 19       |
| <i>Lamiaceae</i> Lindl.          | 5               | 5     | 6        | 2                             | 2     | 2        |
| <i>Liliaceae</i> Juss.           | 5               | 39    | 125      | 4                             | 18    | 49       |
| <i>Limoniaceae</i> Ser.          | 1               | 2     | 9        | —                             | —     | —        |
| <i>Linaceae</i> DC. ex S.F. Gray | 1               | 1     | 1        | —                             | —     | —        |
| <i>Melanthiaceae</i> Batsch      | 1               | 5     | 18       | 1                             | 3     | 7        |
| <i>Orchidaceae</i> Juss.         | 4               | 10    | 12       | 1                             | 1     | 1        |
| <i>Paeoniaceae</i> Rudolphi      | 1               | 13    | 49       | 1                             | 10    | 32       |
| <i>Papaveraceae</i> Juss.        | 2               | 5     | 57       | 1                             | 2     | 6        |
| <i>Poaceae</i> Barnhart.         | 5               | 9     | 15       | —                             | —     | —        |
| <i>Polemoniaceae</i> Juss.       | 1               | 1     | 8        | 1                             | 1     | 1        |
| <i>Polygonaceae</i> Juss.        | 2               | 6     | 37       | 2                             | 5     | 25       |
| <i>Primulaceae</i> Vent.         | 3               | 13    | 72       | 1                             | 5     | 12       |
| <i>Ranunculaceae</i> Juss.       | 15              | 43    | 226      | 10                            | 22    | 61       |
| <i>Rosaceae</i> Juss.            | 6               | 7     | 12       | 2                             | 2     | 3        |
| <i>Rubiaceae</i> Juss.           | 1               | 1     | 1        | 1                             | 1     | 1        |
| <i>Saxifragaceae</i> Juss.       | 2               | 4     | 5        | 1                             | 1     | 1        |
| <i>Scrophulariaceae</i> Juss.    | 3               | 4     | 45       | 2                             | 3     | 11       |
| <i>Solanaceae</i> Juss.          | 3               | 3     | 5        | 1                             | 1     | 1        |
| <i>Valerianaceae</i> Batsch      | 1               | 1     | 3        | 1                             | 1     | 3        |

Примечание. \*Названия семейств, родов и видов здесь и далее приводятся по А.Л. Тахтаджяну [17] и по С.К. Черепанову [18]; "—" — отсутствие образца, рода, семейства в настоящее время.

родно-климатических зон. За более чем 70-летнюю историю существования Сада в центральной части Кольского полуострова на 120 км севернее Полярного Круга интродукционные испытания прошли свыше 5 500 образцов травянистых многолетников [1–4]. Среди них большое число редких и исчезающих видов растений, которые занесены в различные Красные книги [5, 6–16]. Впервые список редких и нуждающихся в охране растений природной флоры СССР и Европы, интродуцированных в ПАБСИ, был составлен Г.Н. Андреевым с соавторами в 1981 г. и насчитывал 620 образцов 178 видов из 40 семейств, включая и растения Мурманской области [5].

Целью нашего исследования были составление и обновление списка, а также анализ жизненного состояния редких и исчезающих травянистых интродуцентов, выращиваемых в открытом грунте в ПАБСИ с момента основания Сада до настоящего времени.

В коллекционных питомниках ботанического сада за все время его существования испытано около 1600 образцов 399 видов травянистых растений, относящихся к 161 роду 43 семействам и принадлежащих к категориям редких и подлежащих охране (см. таблицу).

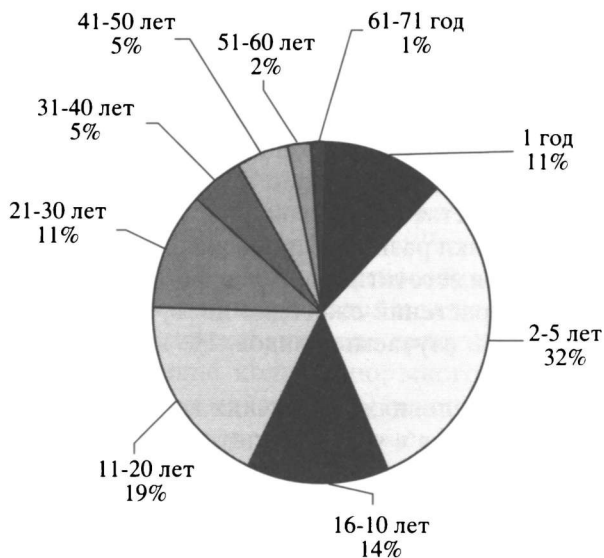
В настоящее время в коллекции редких травянистых растений насчитывается 148 видов, относящихся к 71 роду 29 семейств.

Испытываемые растения выращивали в основном из семян природного происхождения – около 23% всех редких видов или культурных – более 52% растений, полученных по обмену с другими ботаническими садами; 17% – были привезены из естественных местообитаний живыми растениями; 8% – поступили из коллекций других ботанических садов и дендрариев. Основным путем пополнения коллекции является семенной обмен с другими ботаническими садами и дендрариями.

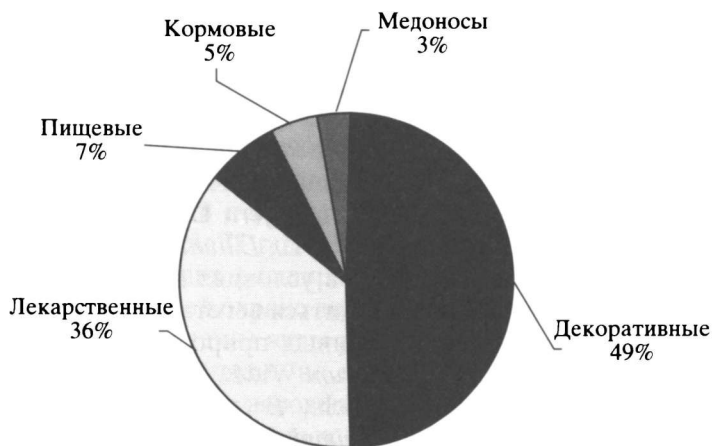
Полученные семена высевали в ящики с земляной смесью в теплице в несколько сроков (2–3). При осенне-зимнем посеве ящики с посеянными семенами выносили под снег для стратификации и заносили в теплицы только весной, при весеннем посеве – оставляли в теплице до появления всходов. После появления всходов растения пикировали и проводили обычный уход (поливка, подкормка). Весной рассаду высаживали в открытый грунт на деланки 1 × 1 м<sup>2</sup> через 10–15 см в количестве 64–80 шт. Растения выращивали в открытом грунте без укрытия на зиму.

Наиболее полно в количественном отношении изучены представители семейств *Asteraceae* (40 видов) и *Ranunculaceae* (43 вида). Испытания проходили более 200 образцов из указанных семейств. В настоящее время в коллекции насчитывается 17 видов 13 родов сем. *Asteraceae* и 22 вида 10 родов сем. *Ranunculaceae*. Затем следуют высокодекоративные виды семейств *Campanulaceae*, *Iridaceae*, *Liliaceae* и *Poaceae*, у которых число изученных видов, выращиваемых в питомниках, колеблется от 13 до 39. От 25 до 70% этих растений произрастает на коллекционных питомниках и в настоящее время.

Хорошо изучены в географическом плане следующие виды: *Arnica montana* L. – 70 образцов из различных стран Европы и из культурных посадок Канады, а также *Rhodiola rosea* L. – 50 образцов из Сибири, Дальнего Востока и Европы. Эти виды выращивают в ПАБСИ с 1933–1936 гг. Одни растения только вегетировали и погибали, не достигнув репродуктивного состояния, другие – цвели и давали всхожие семена. В дальнейшем из полученных семян этих видов выращивали растения местной репродукции. Некоторые



*а*



*б*

Распределение редких видов, культивируемых в Полярно-альпийском ботаническом саду по длительности существования (*а*) и хозяйственным признакам (*б*)

образцы существуют на коллекционных питомниках и в настоящее время (3–4-я репродукции). Это высокогорные образцы арники из Центральной Европы (Самознс) и родиолы с Чукотки (Эгвенкинот).

Длительность испытания различных видов колеблется от 2–3 лет до нескольких десятилетий и зависит, в первую очередь, от биологических особенностей вида, его способности к адаптации к новым для них экологическим условиям, научной и хозяйственной ценности (см. рисунок).

Наиболее представительной по продолжительности жизни в условиях Кольской Субарктики является группа редких видов, которые существовали



в посадках от 2 до 5 лет – более 30% (490 образцов); 10–20% составляют растения, просуществовавшие в питомниках от 6 до 30 лет (698). Всего 5% коллекционных растений выращивали от 31 до 50 лет и 1% – 51–70 лет (179 и 24 образца соответственно).

Подавляющее большинство растущих в питомниках редких видов растений отличается высокой холодостойкостью и хорошо адаптировалось к условиям Субарктики. Они достаточно устойчивы к вредителям и болезням. Многие проходят полный цикл развития, дают жизнеспособные семена, другие – хорошо размножаются вегетативно. Более 60% находящихся в коллекции редких и охраняемых растений ежегодно цветут и плодоносят. Семена завязывают всего около 5% изучаемых видов. Не достигают цветения, т.е. только вегетируют, 30%.

Среди плодоносящих в условиях Хибинских гор растений 40 видов способны не только давать самосев в условиях питомника, но и устойчивое потомство [5, 19]. Они, в свою очередь, делятся на пять групп: 1) самосев не отмечен, но растения способны к нерегулярному плодоношению и вегетативной подвижности – *Clausia aprica* (Steph.) Korn. – Tr., *Paeonia anomala* L., *Anemone sylvestris* L.; 2) виды, дающие самосев (способности самосева к самостоятельному воспроизводству не отмечено), – *Laserpitium latifolium* L., *Stemmacantha carthamoides* (Willd.) M. Dittrich, *Cochlearia danica* L., *Anthyllis kuzenevae* Juz., *Armeria vulgaris* Willd., *Polemonium boreale* Adam, *Aconogonon alaskanum* (Small.) Soják; 3) растения, способные самостоятельно воспроизводиться и расселяться семенами (*Allium altaicum* Pall., *Arnica alpina* (L.) Olin, *Crocus heuffelianus* J. Gay, *Fritillaria dagana* Turcz. ex Trautv., *Papaver lapponicum* (Tolm.) Nordh. s.str., *Aconogonon hissaricum* (M. Pop.) Soják, *Primula macrocalyx* Bunge, *Alchemilla alpina* L.) или вегетативным путем (*Galanthus nivalis* L., *Eryngium alpinum* L., *Dentaria bulbifera* L., *Campanula fenestrellata* Feer, *Rhodiola rosea* L., *Fritillaria meleagris* L., *Lilium bulbiferum* L., *L. pensylvanicum* Ker-Gawl., *Papaver orientale* L.) в условиях питомника; 4) растения, способные самостоятельно воспроизводиться вегетативным и семенным путем в условиях питомника и в нарушенных природных местообитаниях, – *Arnica montana* L., *Doronicum catarractarum* Widd., *Parmica impatiens* (L.) DC., *Gentiana lutea* L., *Scilla rosenii* C. Koch., *Erythronium sibiricum* (Fisch. et C.A. Mey.) Kryl., *Lilium martagon* L., *Primula elatior* (L.) Hill., *Aconitum mol-davicum* Hacq., *Isopyrum thalictroides* L.); 5) растения, практически вошедшие в состав флоры парковой части сада, – *Primula veris* L., *Anemonoides nemorosa* (L.) Holub., *Delphinium elatum* L..

Некоторые виды внедряются в местную флору, т.е. проявляют тенденцию к натурализации, что приводит к возникновению спонтанных популяций в парковой части сада. Эта особенность позволяет выращивать растения не только в условиях коллекционных питомников, но и в посадках различного назначения: на специализированных географических участках и в искусственных ценопопуляциях [20, 21]. Так, например, некоторые растения выращивают на специально созданных географических участках: *Erythronium sibiricum* – на алтайском, *Scilla rosenii* – на кавказском, *Galanthus nivalis*, *Crocus heuffelianus*, *Arnica montana* – на карпатском. С 1989 г. проводят планомерные работы по изучению развития искусственно созданных популяций 3 редких, хозяйственно ценных видов растений – *Arnica montana*, *Gentiana lutea*, *Stemmacantha carthamoides*. Два редких вида – *Isopyrum thalic-*

*troides* и *Anemonoides nemorosa* в настоящее время исчезли из коллекции в силу различных причин, но сохранились в спонтанных популяциях, возникших в парковой части сада. Возраст таких искусственных и спонтанных популяций составляет от 13 лет и более, что свидетельствует о жизнеспособности этих популяций и высокой степени устойчивости и адаптивности видов к окружающим условиям. Такие популяции заслуживают пристального внимания и постоянных наблюдений для выяснения их взаимодействия с окружающей растительностью. Ряд растений – *Fritillaria meleagris*, *Erythronium sibiricum*, *Scilla rosenii* и *Crocus heuffelianus* – способны самостоятельно возобновляться в условиях искусственных посадок и даже после многократных переделок таких посадок обнаруживают свое присутствие.

Растения, составляющие коллекцию, многофункциональны, обладают различными полезными в хозяйственном отношении качествами: около 50% всех изученных видов высокодекоративные; 36% – лекарственные и от 7 до 3% – пищевые, кормовые и медоносные.

Некоторые декоративные виды рекомендованы для озеленения городов и поселков Мурманской области: *Narcissus angustifolius*, *Eryngium alpinum*, *Paradisea liliastrum*, *Arnica montana*, *Doronicum catarractarum*, *Rhodiola rosea*, *Gentiana lutea*, *Scilla rosenii*, *Erythronium sibiricum*, *Lilium martagon*, *L. pensylvanicum*, *Paeonia anomala*, *Papaver orientale*, *Primula elatior*, *P. kitaibeliana*, *P. veris*, *Delphinium elatum* [22], другие – для выращивания в качестве пищевых (*Allium altaicum*, *Rheum ribes*) и лекарственных (*Rhodiola rosea*, *Gentiana lutea*, *Aconitum soongoricum* (Regel) Stapf, *Polemonium boreale*, *Primula veris* и др.) растений на приусадебных участках.

Таким образом, коллекция интродуцированных травянистых редких и охраняемых растений в Полярно-альпийском ботаническом саду ежегодно пополняется новыми видами и в настоящее время насчитывает 445 образцов, принадлежащих 148 видам 71 рода 29 семейств. Многолетний интродукционный эксперимент позволил расширить ареал некоторых редких и подлежащих полной или частичной охране видов за Полярный Круг. Многие интродуцированные в ПАБСИ редкие виды растений хорошо сохраняются не только на коллекционных питомниках, но и в спонтанно возникших популяциях и озеленительных посадках на заповедной территории сада. Это подтверждает их высокую адаптивную способность к условиям Заполярья. Некоторые могут быть сохранены в искусственных агрофитоценозах Кольского Севера.

Работа выполнена при финансовой поддержке фонда “Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами”.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Аврорин Н.А. Переселение растений на Полярный Север: Эколого-географический анализ. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 103 с.
2. Аврорин Н.А., Андреев Г.Н., Головкин Б.Н., Кальнин А.А. Результаты интродукции травянистых растений в 1932–1956 гг. // Переселение растений на Полярный Север. М.; Наука, 1964. Ч. 1. 499 с.
3. Головкин В.Н. Переселение травянистых многолетников на Полярный Север: Эколого-морфологический анализ. Л.: Наука, 1973. 268 с.
4. Андреев Г.Н. Интродукция травянистых растений в Субарктику. Л.: Наука, 1975. 167 с.
5. Редкие и нуждающиеся в охране растения природной флоры СССР и Европы, интродуцированные в Полярно-альпийский ботанический сад / Сост. Г.Н. Андреев, Г.Ф. Архипова, Л.А. Новикова. Апатиты: КНЦ АН СССР, 1981. 44 с.

6. Красная книга. Дикорастущие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране. Л.: Наука, 1975. 204 с.
7. Красная книга СССР. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. М.: Лесн. пром-сть, 1978. 460 с.
8. Редкие и исчезающие виды природной флоры СССР, культивируемые в ботанических садах и других интродукционных центрах страны. М.: Наука, 1983. 302 с.
9. Красная книга СССР. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. М.: Лесн. пром-сть, 1984. Т. 2. 478 с.
10. Красная книга Белорусской ССР. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. Минск: Белорус. сов. энциклопедия, 1981. 286 с.
11. Редкие виды флоры Молдавии: (Биология, экология, география). Кишинев: Штиинца, 1982. 103 с.
12. Красная книга Киргизской ССР. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. Фрунзе: Кыргызстан, 1985. 90 с.
13. Красная книга Туркменской ССР. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. Ашхабад: Туркменистан, 1985. 414 с.
14. Красная книга РСФСР. Растения. М.: Росагропромиздат, 1988. 590 с.
15. Белоусова Л.С., Денисова Л.В. Редкие растения мира. М.: Лесн. пром-сть, 1983. 342 с.
16. List of rare and threatened plants of Europe. Kew: The IUCN Threatened Plants Committee Secretariat, 1978. 47 p.
17. Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. 439 с.
18. Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб.: Мир и семья – 95, 1995. 992 с.
19. Андреев Г.Н., Зуева Г.А. Натурализация интродуцированных растений на Кольском Севере. Апатиты: КНЦ АН СССР, 1990. 112 с.
20. Виравчева Л.Л. Рост и развитие трех интродуцированных видов растений Карпат на заповедной территории Полярно-альпийского ботанического сада // Исследования на охраняемых природных территориях Северо-Запада России: Материалы Межрегион. науч. конф. (25–26 апр. 2000 г., Великий Новгород). Великий Новгород, 2000. С. 302–305.
21. Виравчева Л.Л., Новикова Л.А. Рост и развитие горечавки желтой в искусственно созданных популяциях в нарковой части Полярно-альпийского ботанического сада // Интродукция нетрадиционных и редких сельскохозяйственных растений: Материалы IV Междунар. науч.-практ. конф., г. Ульяновск, 24–28 июня 2002 г. Ульяновск, 2002. Т. 2. С. 293–296.
22. Андреев Т.Н., Вершинина Н.П., Иванова Л.М. и др. Озеленение городов и поселков Мурманской области. Мурманск: Кн. изд-во, 1982. 160 с.

Полярно-альпийский ботанический сад-институт  
Кольского научного центра РАН,  
Кировск Мурманской области

Поступила в редакцию 29.12.2003 г.

## SUMMARY

### ***Kudryavtseva O.V., Viracheva L.L. Introduction of rare plant species into the Polar-Alpine Botanical Garden***

The Polar-Alpine Botanical Garden-Institute is situated on Kola Peninsula at 67°38' north lat, 33°73' east long. More than 5000 samples of ornamental, food, medicinal herbaceous plants from various regions, including 1600 samples of rare and endangered plants, attributed to 161 genera, 399 species and 43 tribes, have been tested over 70 years. There are 148 rare species from 71 genera and 29 tribes in the collection now. Generally, the plants are well adapted to the sub arctic conditions. Many of them are propagated by seed or asexually. Some of them have been naturalized. These plants are recommended to use in planting of greenery in towns of Murmansk Province. Some plant species should be preserved in artificial phytocenoses, established in the Kola North.

**ОСОБЕННОСТИ СЕМЕННОГО РАЗМНОЖЕНИЯ  
ADONIS VERNALIS  
В НАЦИОНАЛЬНОМ БОТАНИЧЕСКОМ САДУ  
ИМ. Н.Н. ГРИШКО  
НАН УКРАИНЫ**

С.И. Юдин

Горицвет весенний (*Adonis vernalis* L.) – известное лекарственное растение, употребляемое в медицинской практике как сердечное средство. “Это также ленивый раннецветущий декоративный многолетник.

Чрезмерная заготовка растительного сырья, распашка целинных и залежных земель, основных местообитаний горицвета весеннего на территории бывшего СССР, способствовали резкому снижению его запасов в природе, а сам вид был занесен в Красную книгу [1]. Ускоряет этот процесс и массовое уничтожение цветков населением на букеты, что почти полностью исключает семенное возобновление, без которого невозможно устойчивое присутствие вида в природном ценозе [2].

Многолетние попытки введения этого вида в промышленную культуру пока не дали положительных результатов. Основное препятствие на пути успешного введения *A. vernalis* в культуру – сложная биология семенного размножения [3].

К настоящему времени накоплен обширный литературный материал, дающий представление об особенностях семенного размножения данного вида как в природе, так и в условиях первичной культуры [4–16]. Установлено, что горицвет весенний размножается семенным и вегетативным способами. Последний способ (делением корневища) применяется при размножении вида в условиях культуры. В природе *A. vernalis* считается вегетативно неподвижным и размножается только семенами [2].

По результатам большинства исследователей, семена горицвета весеннего созревают неодновременно, характеризуются растянутым периодом прорастания и низкой всхожестью. Посевы лучше проводить свежесобранными семенами. В зависимости от условий проращивания их прорастание наблюдается на 25–124-е сутки после посева и приходится на летне-осенний период, когда среднесуточные температуры находятся в пределах 15–25°. В то же время, наряду с широким признанием факта летне-осеннего прорастания семян этого вида [4–7, 11–14] имеются данные, согласно которым семена *A. vernalis* прорастают и весной при низких положительных температурах (5–10°) [7, 9–11, 13, 15, 17].

По поводу сроков сохранения всхожести семян мнения различных авторов также расходятся. Так, одни [6, 7, 16] утверждают, что семена этого вида сохраняют всхожесть только в течение одного года. Тогда как другие [18] считают, что наиболее пригодные для посева семена, хранившиеся при комнатной температуре 2–3 года.

По одним данным [3, 5, 6, 12], в генеративный период развития растения горицвета весеннего в условиях первичной культуры вступают на 4–5-й год,

по другим [4, 11, 15] – на 3-й. В природных популяциях этот период приходится на 10–25-й год [3].

Таким образом, многолетний практический опыт выращивания *A. vernalis* в условиях первичной культуры позволяет судить о широких интродукционных возможностях этого вида. Однако часто общий и односторонний характер многих сообщений, противоречивость приводимых данных, касающихся освещения одного и того же вопроса, в значительной мере препятствуют разработке научно обоснованных рекомендаций по его размножению и требуют экспериментального подтверждения.

В данном сообщении приводятся обобщенные данные многолетнего (1984–2002 гг.) опыта выращивания горицвета весеннего в Национальном ботаническом саду им. Н.Н. Гришко НАН Украины (Киев) с целью изучения особенностей семенного размножения этого вида в культуре.

Исходный интродукционный материал (семена, корневища) получен из природных местообитаний вида (Киевская область). Полевые опыты проводили на грядах интродукционного питомника. Почва серая лесная с добавлением торфа. Посевы проводили в три срока: летний, осенний, весенний. В лабораторных условиях семена проращивали в чашках Петри (субстрат – прокаленный речной песок) при двух температурных режимах: 4–8° и 16–22°, при постоянном увлажнении. Для проведения полевых и лабораторных опытов, а также определения биометрических характеристик семян (плодиков) использовали плодики различных сроков сбора. Во всех опытах соблюдали трехкратную повторность. Полученные данные статистически обработаны.

Изучение онтогенеза растений в пределах малого жизненного цикла проводили с использованием онтогенетического и сравнительно-морфологического методов, изложенных в работах Т.А. Работнова [19], И.Г. Серебрякова [20], И.Г. Серебрякова, Т.И. Серебряковой [21] с учетом методических разработок А.П. Пошкурлат [3, 7, 8, 22, 23]. Особенности развития растений 1-го года жизни изучали на 3 образцах, взятых с интервалом 2–3 нед. в течение вегетационного периода. В последующие годы морфологическую фиксацию очередного этапа возрастного состояния растений проводили в конце вегетации. В течение всего вегетационного периода через каждые 2–3 дня осуществляли фенологический контроль.

Проведенные исследования показали, что в условиях первичной культуры Киева растения горицвета весеннего проходят полный жизненный цикл развития, ежегодно цветут, плодоносят, формируют жизнеспособные семена. Начало основных фаз, характеризующих сезонный цикл развития растений (отрастание, цветение, плодоношение), приходится в среднем на 4 и 22 апреля, 11 июня.

Анализ биометрических характеристик семян различных сроков сбора подтверждает ранее сделанные выводы [6, 13], что формирование и развитие семян *A. vernalis* находятся в прямой зависимости от погодных условий. В Киеве мы наблюдаем два периода формирования и развития семян этого вида. В первый период (вторая половина апреля) при положительных среднесуточных температурах и довольно высокой влажности почвы и воздуха [24] развиваются крупные цветки и формируются крупные плодики 6,1 мм длиной и 4,5 мм шириной. В течение второго периода (вторая половина мая), когда в Киеве отмечается резкое повышение температуры и снижение

| Дата посева | Дата появления всходов | Сутки от посева до прорастания | % прорастания семян |
|-------------|------------------------|--------------------------------|---------------------|
| 22.09*      | 30.05                  | 250                            | 69                  |
| 16.03*      | 3.06                   | 79                             | 63                  |
| 12.06       | 8.08                   | 57                             | 41                  |
| 20.07       | 22.08                  | 32                             | 64                  |
| 3.08*       | 18.09                  | 46                             | 47                  |
| 3.08        | 20.09                  | 48                             | 93                  |
| 17.08       | 27.09                  | 41                             | 72                  |

Примечание. \* Семена прошлого года.

влажности воздуха, интенсивность цветения падает. Развиваются мелкие цветки и формируются мелкие плодики 4,6 мм длиной и 3,4 мм шириной. В основном это плодики с недоразвитыми семенами, что и является одной из причин низкой всхожести семян общего сбора. Масса 1000 плодиков в зависимости от сроков сбора колеблется от 8,5 до 16,7 г.

Во время сбора семян предпочтение отдается плодикам, которые сформировались на оси первого порядка генеративного побега в первый период. Эти семена (плодики) по своим качественным характеристикам (размеры, масса, полевая всхожесть) считаются наилучшими. После 2-недельного подсушивания плодики пересыпаются в бумажные пакеты и хранятся в полиэтиленовых мешках.

Установлено [25, 26], что семена горицвета весеннего характеризуются недоразвитием зародыша к моменту созревания плода и некоторое время после диссеминации находятся в состоянии покоя, который, по классификации М.Г. Николаевой [27], относится к морфологическому типу покоя. Это наследственно закрепленное свойство, предохраняющее семена от преждевременного прорастания в неблагоприятные для них времена года.

При летних посевах свежесобранных семян в грунт их прорастание в зависимости от условий проращивания и качества семян приходится на 32–79-е сутки. При этом наиболее полное (до 93%) и дружное прорастание наблюдается у семян, прошедших предпосевную подготовку (подсушивание–дозревание) и высеянных в первой половине августа (см. таблицу).

Анализ табличных данных еще раз подтверждает, что температурный оптимум прорастания семян *A. vernalis* находится в пределах 16–25°. Так, при осеннем и весеннем посевах начало их прорастания приходится на конец мая–начало июня, т.е. на тот период, когда среднесуточные температуры в Киеве превышают 16° [24]. Отметим, что ни в одном варианте опытов по проращиванию семян, ни около растений этого вида в питомнике мы ни разу не фиксировали ранневесеннего прорастания семян. На грядках появление самосева приходится на первую половину сентября и продолжается до ноября.

Таким образом, исходя из того, что доразвитие зародыша и прорастание семян проходят лишь в режиме умеренных положительных температур (16–25°), а дальнейшее развитие проростков возможно при более низких температурах, можно предположить, что семена горицвета весеннего после диссеминации не способны длительное время сохраняться в почве.

В свою очередь прорастание семян (до 47%) после года хранения еще риз доказывает, что семена этого вида в сухом состоянии способны длительное время сохранять свою жизнеспособность.

Результаты лабораторных исследований показали, что семена *A. ver-nalis*, плодики которых характеризуются как односеменные, не вскрывающиеся, с твердым околоплодником [28], практически не способны прорастать в сравнительно неизменных условиях лабораторного опыта. В полевых условиях проявление твердосемянности устраняется (естественным путем – непосредственным воздействием на плодики меняющихся температуры и влажности почвы).

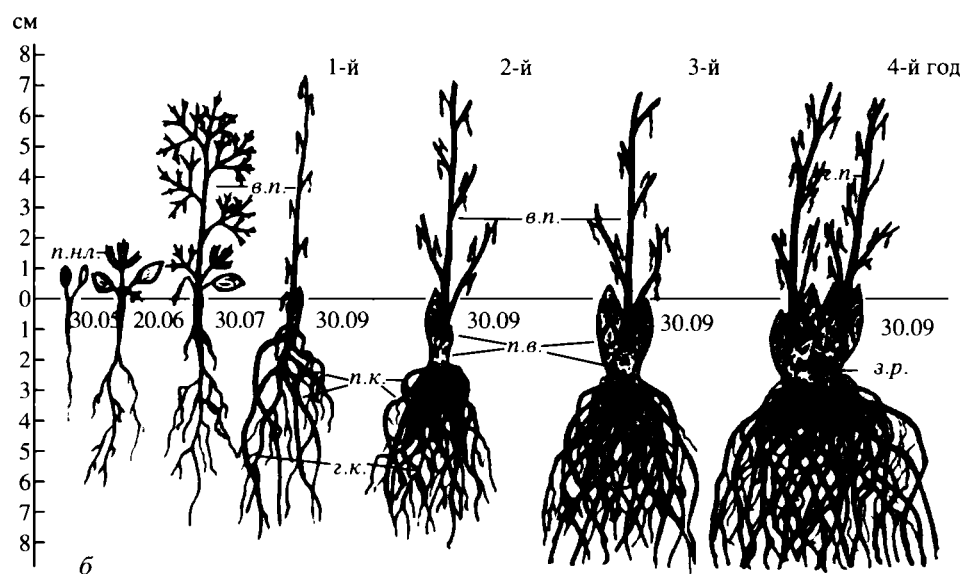
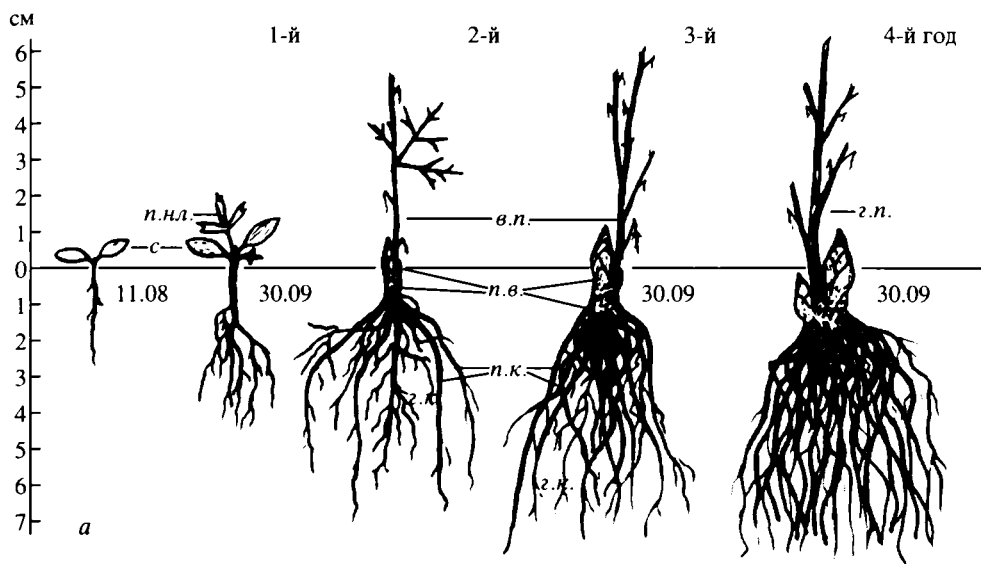
При летном посеве (июнь) свежесобранных семян в грунт всходы появляются в первой половине августа. К концу сентября проростки имеют (кроме семядолей) один настоящий лист, четко выраженную терминальную почку возобновления и довольно развитую корневую систему главного корня (см. рисунок, а). Семядоли и настоящий лист сохраняются в зеленом состоянии до весны следующего года, создавая видимость ранневесеннего прорастания семян горицвета весеннего.

Вегетация второго года жизни растений (ювенильный этап) характеризуется наличием неразветвленного вегетативного побега (до 11 см высотой) и активным ростом придаточных корней. С их появлением рост главного корня замедляется. В основании побега наблюдается формирование почек возобновления, число которых к концу вегетации достигает 3–4.

Растения третьего года жизни (имматурный этап) отличаются не только высотой (до 24 см) очередного вегетативного побега, но и его ветвлением. На главной оси побега (ось 1-го порядка) развиваются боковые побеги (оси 2-го порядка). На этом этапе завершается переход корневой системы от стержневой к кистевой. Наиболее развитая почка возобновления достигает 2–2,3 см длиной и 0,6–0,7 см шириной, что соответствует размерам почек возобновления зрелых растений. Начало генеративного периода развития этих растений приходится на следующий (4-й) год.

При осеннем (сентябрь) и весеннем (апрель) посевах прорастание семян горицвета весеннего приходится в среднем на начало июня. К концу этого месяца с появлением у проростков второго листа, отличающегося от первого рассеченностью пластинки и шириной конечных долей (обычный для данного вида морфологический тип листа), наблюдается развитие неразветвленного побега (см. рисунок, б). Таким образом, в данном случае этап проростка длится не больше месяца, тогда как в первом варианте (летний посев) – около 8 мес. К концу августа рост стебля прекращается. Высота растений достигает 7–8 см. Растения имеют развитую корневую систему и 3–4 почки возобновления. В последующие два года молодые растения формируют по одному разветвленному вегетативному побегу, возрастает число придаточных корней, увеличиваются размеры почек возобновления. Несмотря на отличия в темпах роста и развития растений при различных сроках посева семян, начало генеративного периода развития растений в данном случае также приходится на 4-й год.

Итак, полученные результаты еще раз подтверждают высказывание А.П. Пошкурлат [23] о том, что общая продолжительность формирования генеративного побега в почке возобновления горицвета весеннего составляет 24–26 мес.



### Развитие *Adonis vernalis* в культуре

*а* – летний, *б* – осенний и весенний посевы семян; *с* – семядоли, *п.н.л.* – первый настоящий лист, *в.п.* – вегетативный побег, *г.п.* – генеративный побег, *п.в.* – почка возобновления, *г.к.* – главный корень, *п.к.* – придаточный корень, *з.р.* – зона разрушения

В последнем случае четырехлетние растения развивают до 2 генеративных побегов. Возрастает также число крупных почек возобновления – 3–4. Корневая система представляет кистекорневое образование укороченного эпиогенного происхождения корневища. В последующие 4–6 лет эти растения ежегодно цветут, плодоносят, наблюдается ежегодное увеличение числа генеративных побегов. Наилучшее развитие растений отмечается на влажных, дренированных, богатых перегноем почвах.



## ВЫВОДЫ

Семенное размножение горицвета весеннего в условиях Киева предусматривает три срока посева семян (летний, осенний, весенний) и две пересадки молодых растений: 1-я – в стадии первого настоящего листа (проростка) на доращивание; 2-я – со 2–3-го года жизни (имматурные растения) на постоянное место осенью (сентябрь) или весной (апрель).

При комнатных температурах семена этого вида способны сохранять свою жизнеспособность больше года. Температурный оптимум их прорастания находится в пределах 16–25°. При летних и весенних посевах семян в грунт их прорастание наблюдается на 32–79-е сутки, полевая всхожесть семян достигает 93%.

Независимо от сроков посева семян начало генеративного периода развития растений горицвета весеннего, выращенных из семян в условиях культуры, приходится на 4-й год жизни.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Красная книга / Под ред. А.Л. Тахтаджяна. Л.: Наука, 1975. 202 с.
2. Пошкурлат А.П., Пакални Д.А. Ресурсы горицвета весеннего в СССР // Ресурсы декоративных лекарственных растений СССР. Л.: Наука, 1968. С. 99–111.
3. Пошкурлат А.П. Род горицвет – *Adonis L.* Систематика, распространение, биология. М.: Наука: МАИК “Наука / Интерпериодика”, 2000. 199 с.
4. Аксельрод Д.М. Биологические особенности и приемы возделывания горицвета весеннего // Дикорастущие и интродуцируемые полезные растения в Башкирии. Уфа, 1961. Вып. 1. С. 74–86.
5. Кучеров Е.В., Гурфанова И.Б. Изучение биологии некоторых возделываемых лекарственных растений в условиях Предуралья Башкирии // Там же. С. 87–129.
6. Івашин Д.С. До біології горицвету весняного (*Adonis vernalis L.*) // Укр. ботан. журн. 1962. Вип. 19, № 4. С. 84–90.
7. Пошкурлат А.П. Семенное размножение весеннего горицвета (*Adonis vernalis L.*) // Бюл. науки. 1969. № 7. С. 54–60.
8. Пошкурлат А.П. Развитие горицвета весеннего в естественных условиях и в интродукции Тр. Центр.-Чернозем. заповедника. 1971. Вып. 11. С. 49–65.
9. Пошкурлат А.П., Губанов И.А. Горицвет весенний // Биологическая флора Московской области. М.: Изд-во МГУ, 1975. С. 36–47.
10. Строкова Н.П. Семенное возобновление горицвета весеннего в условиях Челябинской области // Вопросы биологии растений. Челябинск, 1970. Вып. 2. С. 19–26.
11. Савкина З.П., Андреева Т.В., Говорина Т.П. Дикорастущие травы Якутии в культуре. Новосибирск: Наука, 1981. 234 с.
12. Флоря В.Н., Крецу Л.Г. Биологическая характеристика горицветов Молдавии при интродукции // Раст. ресурсы. 1981. Вып. 3. С. 381–385.
13. Бородин Р.М. *Adonis vernalis L.* – горицвет весенний // Интродуцированные лекарственные растения. Киев: Наук. думка, 1983. С. 24–25.
14. Шевченко Т.Г. Семенное размножение горицвета весеннего в природе и культуре // Вопросы обогащения генофонда в семеноведении интродуцентов: Тез. докл. VIII Всесоюз. совещ. М., 1987. С. 149–150.
15. Собко В.Г., Гапоненко М.Б. Інтродукція рідкісних і зникаючих рослин флори України. Київ: Наук. думка, 1996. 281 с.
16. Kulpa W. Biologia kielkowania milka wiosennego (*Adonis vernalis L.*) // Roczn. nauk roln. 1960. T. 81, № 2. S. 337–362.
17. Gawłowska J. Ochrona naturalnych zasobow a mozliwosci uprawy mylka wiosennego (*Adonis vernalis L.*) // Ochrona przyrody. 1958. № 25. S. 111–140.
18. Гурфанова И.Б., Кучеров Е.В. Семенное размножение горицвета весеннего в природе и культуре // Учен. зап. Ульянов. гос. пед. ин-та. 1968. Т. 23, вып. 3. С. 244–249.

19. Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Геоботаника. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. Вып. 6. С. 7–204.
20. Серебряков И.Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. М.; Л.: Наука, 1964. Т. 3. С. 145–208.
21. Серебряков И.Г., Серебрякова Т.И. Экологическая морфология высших растений в СССР // Ботан. журн. 1967. Т. 52, № 10. С. 1449–1477.
22. Пошкурлат А.П. Развитие подземных органов виргинильных растений горицвета весеннего // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1969. Т. 55, вып. 5. С. 118–128.
23. Пошкурлат А.П. Большой жизненный цикл горицвета весеннего // Раст. ресурсы. 1975. Т. 11, вып. 4. С. 483–492.
24. Климат Киева. Л.: Гидрометеиздат, 1980. 287 с.
25. Грушвицкий В.И. Роль недоразвития зародыша в эволюции цветковых растений // Комаровские чтения. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. Т. 14. С. 61–68.
26. Иванова И.А. Биология прорастания семян с недоразвитым зародышем: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1967. 25 с.
27. Николаева М.Г. Покой семян // Физиология семян. М.: Наука, 1982. С. 125–183.
28. Артюшенко З.Т., Федоров Ал.А. Атлас по описательной морфологии высших растений (плод). Л.: Наука, 1986. 391 с.

Национальный ботанический сад им. Н.Н. Гришко НАН Украины, Поступила в редакцию 24.09.2003 г.  
Киев

## SUMMARY

### ***Yudin S.I. Characteristics of *Adonis vernalis* L. propagation by seed in Kiev***

The information on phenology, ontogenesis and seed germination under cultivation in Kiev is presented. The recommendations on seed storage and propagation by seed are given.

УДК 582.886

## КОНСПЕКТ РОДА КИПРЕЙ (*Epilobium* L. s.str) В РОССИИ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ СТРАНАХ

А.К. Скворцов

Предлагаемый конспект подводит общий итог обработке, ранее проделанной по отдельным регионам: Евразийская Арктика [1] Российский Дальний Восток [2], Кавказ [3] и Средняя Азия [4]. Вместе со статьями, посвященными родам *Circaea* [5], *Oenothera* [6] и *Chamaenerion* конспект завершает обработку семейства *Onagraceae* в природной флоре бывшего СССР.

В настоящем конспекте основное внимание уделено очертаниям видов и соответствующей номенклатуре. Кратко характеризуются местообитания и географическое распространение видов. Всякого рода внутривидовые подразделения оставлены в стороне. По опыту автора, виды у кипреев в большинстве своем очерчены очень четко; изучение внутривидового многообразия должно идти уже не как простое продолжение традиционной видовой и надвидовой систематики, а своими путями, опираясь прежде всего на экологию и популяционную генетику (свои представления об этом автор изложил в статьях 1971 и 2001 г. [7, 8]; изучение кипреев дало им новое подтверждение).

Оставлены в стороне и гибриды. С легкой руки монографа рода К. Хаускнехта [9], широкую межвидовую гибридизацию стали считать чуть ли не характерной особенностью рода. Только для 19 европейских видов Хаускнехт описал 64 гибридные комбинации. Но со временем стремление находить и описывать гибриды сильно ослабло. Быть может, в Западной Европе гибридов действительно больше, но в нашем регионе они не часты и встречаются только локально и только между некоторыми видами. Массовой или тем более интрогрессивной гибридизации у кипреев автору встречать не приходилось. Характерный признак гибридов – неполное и неравное развитие семян; у негибридных растений существует самоопыление, и неполное развитие семян может иметь место только при каких-либо необычных обстоятельствах.

В нашем регионе представлено 37 видов *Epilobium* – примерно 1/5 их общего числа в роде. При таком количестве видов неизбежно встает вопрос о внутривидовой систематике. Но для рода в узком его понимании таковой пока нет. В свое время Хаускнехт предложил иерархию группировок без обозначения их ранга, но они все имели довольно искусственный характер, да и

предложены были в основном как пособие к определению видов. Создание более-менее естественной системы затрудняется еще и характером эволюции рода: в распределении признаков среди видов наблюдается множество параллелизмов, равно и некоторые цитогенетические данные говорят в пользу того, что эволюция кипреев в значительной мере имела “сетчатый” характер.

Цитирование литературы в основной части настоящего конспекта дается по принятому в систематике растений стандарту; в отдельном списке дана только литература, цитируемая во введении.

Я чрезвычайно признателен Российскому Фонду Фундаментальных исследований за грант(РФФИ N 02-04-48359), который позволил мне завершить начатую еще в 1970-х годах работу по систематике сем. *Onagraceae* [10]. Сердечно благодарю И.А. Шанцера, Н.М. Решетникову, Р.В. Трохинскую и И.В. Беляеву за разнообразную техническую помощь. Д-ру Рэвену (P.H. Raven. Missouri Bot. Garden, St. Louis, USA) очень благодарен за присылку работ его самого и его сотрудников.

\* \* \*

1. *E. hirsutum* L. 1753 Sp. pl.: 347 (excl. var.  $\beta$ ); Hausskn. 1884 Monogr.: 53; Штейнберг 1949 Фл. СССР 15 : 578; Raven 1962 Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 24, 2:189; id. 1968 Fl. Europ. 2 : 309; Скворцов 1996 Фл. Вост. Евр. 9 : 305; id. 2003 Бюл. Гл. ботан. сада 185 : 52; id. 2004 *ibid.* 188: 64.

*E. velutinum* Nevski 1937. Тр. Ботан. ин-та АН СССР сер. 1, 4 : 312; Пахомова 1983. Опред. Ср. Аз. 7 : 156 et auctt.mult. florae Asiae Med.

**Тип:** “In Europae humidiusculis”. Raven (1962) предлагает лектотип: экз., вероятно, собранный Линнеем в Голландии и обозначенный как “*Chamenerion villosum*, flore magno, purpureo, 3” 1738, Hort.Cliff. : 145; BM.

Высокое (70–150 см и более) растение, встречающееся обычно густыми зарослями благодаря ветвящимся корневищам, в условиях слабо проточного эвтрофного увлажнения. Засоление переносит лишь незначительное. Очень варьирует по характеру и количеству опушения, по окраске венчика (от густо-пурпурной до бледно-розовой) и др. признакам. Поскольку густо опушенные растения более обычны в южных районах, у ботаников, приезжавших с севера, был соблазн описать их как отдельный вид. Хаускнехт охарактеризовал очень детально изменчивость вида, но от его разделения воздержался.

В нашем регионе вид очень обычен в средних и южных широтах Русской равнины, на всем Кавказе, в южной части Зап. Сибири и в Средней Азии. Но отсутствует в Вост. Сибири и на Дальнем Востоке. В горах – в нижнем и среднем горном поясах, до выс. 2000 м над ур. моря. Общее распространение – весьма широкое: почти вся Европа, Ближний Восток, Северная и Восточная Африка, значительная часть Китая; занесен в Америку. Хорошо вписывается в антропогенно измененный ландшафт.

2. *E. parviflorum* Schreb. 1771, Spicil. fl. Lips.: 146, 155; Hausskn. 1884 Monogr.: 66; Штейнберг 1949 Фл. СССР 15 : 580; Raven 1968 Fl. Europ. 2 : 309; Chen, Hoch, Raven 1992 Syst. Bot. Monogr. 34 : 63; Скворцов 1996 Фл. Вост. Евр. 9 : 305; id. 2003 Бюл. Гл. ботан. сада 185 : 52; id. 2004 *ibid.* 188: 64.

*E. hirsutum* L. 1753 Sp. Pl. : 347quoad var.  $\beta$ .

**Тип:** Германия, окрестности Лейпцига, “in humidis ad Schoenefeld, Abt Nauendorf”. Вероятно, не сохранился.

По влажным открытым местам, у ручьев, дорог и других антропогенных элементов ландшафта. Обычно встречается небольшими группами или даже единичными экземплярами. На Кавказе и в Средней Азии до выс. 1500–1700 м. В Сибири и на Дальнем Востоке отсутствует, хотя довольно распространен в центральных районах Китая.

3. *E. montanum* L. 1753 Sp. Pl. : 348; Hausskn. 1884 Monogr.: 74; Штейнберг 1949 Фл. СССР 15 : 581; Нара 1952 J. Fac. Sci. Univ. Tokyo sect. 3, 6, N 2 : 88; Raven 1968 Fl. Europ. 2 : 310; Скворцов 1991 Сосуд. раст. сов. Д. Вост. 5 : 192; id. 1966 Фл. Вост. Евр. 9 : 305.

*E. oligodontum* auct. non Hausskn. 1879: Sugawara 1940 Ill. fl. Saghal. 3 : 1346.

**Тип:** “In Europae montosis”. Типовые образцы, очевидно, были собраны в Швеции. LINN.

Вид настоящий лесной, не привязанный к сильно увлажненным местам, предпочитающий рыхлые лесные почвы и в известной мере тенелюбивый. Как аридных районов, так и северной тайги избегает, поэтому в Средней Азии отсутствует, а на севере Европы и в Сибири не доходит до северных пределов леса. По Южной Сибири – до Байкала, а далее на Восток после большой дизъюнкции – на Сахалине и в Японии. На Кавказе до выс. 2200–2400 м.

4. *E. collinum* C.C. Gmel. 1826 Fl. Bad. Suppl. 4 : 265; Hausskn. 1884 Monogr.: 83; Штейнберг 1949 Фл. СССР 15 : 582. Raven 1968 Fl. Europ. 2 : 310; Скворцов 1996 Фл. Вост. Евр. 9 : 305.

**Тип:** “prope Baden in collibus siccis lapidosis asperis apricis leg. A. Braun a. 1821” (n.v.).

В общем облике характерны обычно малый рост и малая ветвистость, но многочисленность небольших листьев с резко выраженной зубчатостью краев. Предпочитает открытые суховатые места: залежи, обрывы, опушки, пустыри, особенно на песчаных почвах. Общее распространение – почти вся Европа. В нашем регионе тяготеет к Западу, но отдельные местонахождения есть и в Зап. Сибири.

5. *E. lanceolatum* Seb. et Mauri 1818 Fl. Rom. prodr.: 138, tab. 1 fig. 2; Hausskn. 1884 Monogr.: 90; Штейнберг 1949 Фл. СССР 15 : 585; Гроссгейм 1962 Фл. Кавк. изд. 2, 6 : 240; Raven 1968 Fl. Eur. 2 : 310; Скворцов 1996 Фл. Вост. Европы 9 : 305; id. 2003 Бюл. Гл. ботан. сада 185 : 53.

**Тип:** “In umbrosis, ad oras nemorum, sepes circa Romam freq uens boschetti della Caffarella ...etc.”. Судьба типового материала неизвестна. За тип можно принять цитированное изображение.

Сходен по морфологии с предыдущими 2 видами и, несомненно, им родствен. Однако имеет более компактный облик и более тяготеет к сырым местам. Предпочитает небольшие высоты (до 1000 м), но в Верхней Сванетии собран и на 1450 м. Нечасто на Кавказе и в Горном Крыму, единичные местонахождения в Закарпатской обл. Украины и в Молдавии. Общее распространение: большая часть Европы; Малая Азия.

6. *E. alpestre* (Jacq.) Krock. 1787 Fl. Siles. 1 : 605; Штейнберг 1949 Фл. СССР 15:618; Гроссгейм 1962 Фл. Кавк. 6 : 243; Raven 1968 Fl. Europ. 2 : 310; Скворцов 1996 Фл. Вост. Евр. 9 : 307; id. 2003 Бюл. Гл. ботан. сада 185 : 55.

*E. montanum*  $\beta$  *alpestre* Jacq. 1762 Enum. stirp. Vindob. : 64.

*E. trigonum* Schrank 1789 Baier. Fl. 1 : 644; Hausskn. 1884 Monogr.: 149.

**Тип:** Австрия, окрестности Вены W ? (п.в.).

Обычно встречается среди невысокого субальпийского травостоя, вне зависимости от водотоков или иных сильно увлажненных мест. В горах Европы; в нашем регионе на Карпатах и Кавказе.

**7. *E. roseum* Schreb.** 1771 Spicil. fl. Lips.: 147, 155; Hausskn. 1884 Monogr.: 124; Штейнберг 1949 Фл. СССР 15 : 588; Raven 1968 Fl. Europ. 2 : 310 (excl. subsp. subsessile); Сковорцов 1996 Фл. Вост. Евр. 9 : 307; Власова 1996 Фл. Сибири 10 : 114.

**Тип:** окрестности Лейпцига, “in humidis ad Schoenefeld, Abt Nauendorf”. Не сохранился.

По ключевым болотцам, окраинам водоемов и просто на сырых местах. В средней части Европейской России очень обычен, часто растет вместе с *E. smyrneum*, но не привязан строго к известковистым водам, а также легко отличается от *E. smyrneum* специфической окраской венчика и листьями на сравнительно длинных черешках и от середины к обоим концам одинаково постепенно суживающимися. На Русской равнине обычен, кроме Севера. В Сибири доходит до Енисея. Довольно хорошо вписывается в антропогенный ландшафт.

**8. *E. smyrneum* Boiss. et Balansa** 1856 Boiss., Diagn. pl. or., ser. 2, 2 : 52; Сковорцов 1996 Фл. Вост. Евр. 9 : 307; id. 2003 Бюл. Гл. ботан. сада 185 : 60; id. 2004 ibid. 188: 67.

*E. nervosum* Boiss. et Buhse 1860 Nouv. Mem. Soc. Natur. Moscou 12 : 88; Штейнберг 1949 Фл. СССР 15 : 589; Гроссгрейм 1962 Фл. Кавк. 6 : 241; Пахомова 1983 Опред. Ср. Аз. 7 : 162.

*E. roseum* var. *subsessile* Boiss. 1872 Fl. Or. 2 : 749.

*E. roseum* subsp. *subsessile* (Boiss.) Raven 1962 Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 24, 2 : 194; id. 1968 Fl. Europ. 2 : 310.

**Тип:** “Smyrna, yaila de Bozdagh, VII. 1854, Balansa” (G, LE!).

Для вида наиболее характерны листья на очень коротких черешках, с местом наибольшей ширины заметно ниже середины длины; тип опушения чашечки и цвет венчика. На Русской равнине отчетливо привязан к выходам известковых вод; на таких местах часто растет и *E. roseum*, при этом виды всегда хорошо различимы. Довольно обычен в среднем горном поясе на Кавказе и в Средней Азии; в Таджикистане доходит до 3200 м. В Сибири – гл. обр. на Алтае.

**9. *E. consimile* Hausskn.** 1879 Österr. Bot. Zeitschr. 29 : 58; id. 1884 Monogr.: 198; Штейнберг 1949 Фл. СССР 15 : 590; Гроссгрейм 1962 Фл. Кавк. 2 изд. 6 : 275; Сковорцов 1996 Фл. Вост. Евр. 9 : 308; id. 2003 Бюл. Гл. ботан. сада 185 : 60.

*E. roseum* subsp. *consimile* (Hausskn.) Raven 1962 Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 24, 2 : 194.

**Тип:** С.-В. Турция, “ad Toptscham Anatoliae, Wiedemann, N 835” (LE!).

По общему облику, экологии и географии сходен с *E. prionophyllum*. Нередок по лесным ручьям в Горном Крыму; в подобных же местообитаниях на Кавказе, главным образом в юго-западной его половине. Известен до высоты 2000 м.

На нашем материале хорошо отличим от *E. roseum*; отнесение его на правах подвида к *E. roseum* представляется неоправданным.

**10. *E. prionophyllum* Hausskn.** 1879. Österr. Bot. Zeitschr. 29 : 58; id. 1884

Monogr.: 200; Штейнберг 1949 Фл. СССР 15 : 598; Гроссгейм 1962 Фл. Кавк. 6 : 242; Скворцов 2003 Бюл. Гл. ботан. сада 185 : 58.

*E. anatolicum* Hausskn. 1879 Österr. Bot. Zeitschr. 29 : 59; Штейнберг 1949 Фл. СССР 15 : 598; Гроссгейм 1962 Фл. Кавк. 6 : 242.

*E. anatolicum* subsp. *prionophyllum* (Hausskn.) Raven 1962 Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 24, 2 : 193.

**Тип.** При описании вида Хаускнехт процитировал несколько сборов. Из них выделен лектотип (Raven, 1. с. 193): “in prov. Musch, ad radices austr, Bingölldagh ad Gumgun in distr. Warts, alt. 6000; leg. Th. Kotschy N 359 sub *E. montano*” Kotschy Iter Cilic.-Kurd. N 359 (JE, G, W, LE!).

В нашем регионе – только на Западном и Юго-Западном Кавказе в средней и верхней части лесного пояса, по ручьям, иногда прямо в воде.

**11. *E. confusum* Hausskn.** 1879 Österr. Bot. Zeitschr. 29 : 151; id. 1884 Monogr.: 219; Павлов 1934 Учен. зап. Моск. ун-та 2 : 335; Штейнберг 1949 Фл. СССР 15 : 606; Гроссгейм 1962 Фл. Кавк., 2 изд. 6 : 244; Raven 1962 Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 24, 2 : 195; Пахомова 1983 Опред. Ср. Аз. 7 : 160; Скворцов 1996 Фл. Вост. Евр. 9 : 308; id. 2003 Бюл. Гл. ботан. сада 185 : 55; id. 2004 *ibid.* 188: 65.

*E. acradenum* Pazij et Vved. 1959 Фл. Узбек. 4 : 484.

*E. glanduligerum* Pachomova 1983 Опред. Ср. Аз.: 370.

**Тип.** “In Armenia ruthenica versus Daratschitschak leg. C. Koch sub *E. virgato*. – Ulutau in salicetis Hb. Petrop. sub *E. organifolio*”. Из этих двух цитированных при первоописании образцов (оба в LE) Е.И. Штейнберг выбрала за лектотип первый, приведя и дату и номер сбора “C. Koch a. 1837, N 888”. Этот же выбор повторил и Р.Н. Raven (1.с.).

Обитает в основном на сезонно-влажных солонцеватых лугах на разных высотах, доходит и до субальп (до 2900 м в Закавказье).

**12. *E. gemmascens* С.А. Mey.** 1831 Verz. Pfl. Cauc.: 173; Hausskn. 1884 Monogr.: 215; Штейнберг 1949 Фл. СССР 15 : 605; Гроссгейм 1962 Фл. Кавк. 2 изд. 6 : 243; Raven 1962 Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 24, 2 : 197; id. 1968 Fl. Eur. 2 : 311; Скворцов 2003 Бюл. Гл. Ботан. сада 185 : 55.

*E. algidum*  $\beta$  *humile* Bieb. 1808 Fl. taur.-cauc. 1 : 297.

**Тип.** Центральная часть Большого Кавказа, “in subalpinis ad rivulorum margines prope castellum Kaischaur, alt. 500 ped., 15 IX 1829”. Собрал, очевидно, сам Мейер. LE!

На скалах, оползнях, речных наносах, реже на альпийских и субальпийских лугах, преимущественно в верхней части лесного пояса, но заходит и в субальпы и альпы – в Дагестане до 2600 м, в Армении до 3000 м. По всему Горному Кавказу, также на Балканах.

**13. *E. algidum* Bieb.** 1808 Fl. taur.-cauc. 1 : 297; Hausskn. 1884 Monogr.: 214; Штейнберг 1949 Фл. СССР 15 : 604; Гроссгейм 1962 Фл. Кавк. 2 изд. 6 : 243; Raven 1962 Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 24, 2 : 197; Скворцов 2003 Бюл. Гл. ботан. сада 185 : 55.

*E. ponticum* Hausskn. 1884 Monogr.: 202; Штейнберг 1949 Фл. СССР 15 : 593; Гроссгейм 1962 Фл. Кавк. 2 изд. 6 : 242; Raven 1962 Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. 24, 2: 196.

**Тип:** Центральная часть Большого Кавказа, “in caucasica Kaischaur circa fontes acidulos” (вероятно, сбор самого автора). LE!

Характерный (хотя и не очень массовый) вид высокогорий Большого и Малого Кавказа. На альпийских лугах, на мокрых скалах, в субальпийских

березняках, в условиях повышенного увлажнения. Отмечен на высотах 1600–3500 м.

**14. *E. tianschanicum* Pavlov** 1934. Учен. зап. Моск. ун-та 2 : 327; Штейнберг 1949 Фл. СССР 15 : 591; Введенский и Пазий 1959 Фл. Узбек. 4 : 248; Пахомова 1983 Опред. Ср. Аз. 7 : 163; Chen, Hoch, Raven 1992. Syst. Bot. Monogr. 34 : 76; Скворцов 2004 Бюл. Гл. ботан сада 188: 67.

*E. turkestanicum* Pazij et Vved. 1959 Фл. Узбек. 4 : 489, 247; Абдусалямова 1981 Фл. Тадж. 6 : 658; Пахомова 1983 Опред. Ср. Аз. 7 : 163.

*E. korshinskyi* Morozova 1968 Novit. syst. pi. vasc. 5 : 164; Абдусалямова 1981 Фл. Тадж. 6 : 658; Пахомова 1983 Опред. Ср. Аз. 7 : 163.

**Тип:** “Таласский Алатау, по берегам у воды р. Топчак-су 19.VII.1931, Н.В. Павлов N 622” (MW!).

Поскольку синонимизация может показаться спорной, привожу данные о типах двух других названий. Тип *E. turkestanicum* Pazij et Vved.: “Гиссарский хр. басс. р. Сарда-и-Миона, севернее кишлака Руфигар 31.VIII.1930, С. Кудряшов N 319” (TASH, изотип МНА!). Тип *E. korshinskyi*: “Tadzhikistan, Roschan, Tasch-Kurgan ad fontes in declivions. 22.VII.1897. S. Korshinsky N 3779. Этого экземпляра обнаружить не удалось, сужу по другим образцам с таким определением.

Наиболее характерное местообитание вида – галечники рек и ручьев в среднем и отчасти верхнем горном поясе. Распространен в горах Киргизии, Узбекистана и Казахстана, заходит и в российскую часть Алтая и в северную часть Синьцзяна.

**15. *E. subnivale* Popov ex Pavlov** 1934 Учен. зап. Моск. ун-та, 2 : 329; Штейнберг 1949 Фл. СССР 15 : 592; Гамаюнова 1963 Фл. Казах. 6 : 241; Пахомова 1983 Опред. Ср. Аз. 7 : 161; Скворцов 2004 Бюл. Гл. ботан. сада 188: 68.

*E. laetum* Popov 1935 Bull. Soc. Nat. Mosc. Biol., 42, N 3 : 130.

*E. almaatense* Steinb. 1949 Фл. СССР 15 : 590 – nom. nov. pro *E. laetum* Popov, non Wallich.

? *E. laxum* Royle 1835 Illustr. Bot. Himal.: 211; Chen, Hoch, Raven 1992 Syst. Bot. Monogr. 34 : 137.

**Тип:** “Таласский Алатау, по сырым берегам ключиков, верховье р. Топчак-су, 2500 м. 24.VII.1931. Н.В. Павлов N 755” (MW!).

Chen, Hoch, Raven (1. с.) относят *E. subnivale* к гималайскому виду *E. laxum* Royle. Мне не довелось видеть необходимых материалов, чтобы согласиться с этой точкой зрения или, наоборот, ее отвергнуть.

*E. subnivale* габитуально похож отчасти на *E. tianschanicum*, отчасти на *E. smyrnaeum*. Возможно, между ними случается гибридизация. Вместе с тем отнесение *E. laetum* Popov (Chen, Hoch, Raven op cit.: 76) к *E. smyrnaeum* ошибочно; *E. laetum* Popov есть именно синоним *E. subnivale* Popov ex Pavlov.

Вид встречается в среднем и верхнем поясах гор Средней Азии (1800–3700 м), на луговинах и у ручьев, на сазах и галечниках, в общем заметно реже, чем *E. tianschanicum*.

**16. *E. komarovii* Ovczinnikov** 1980 Докл. АН ТаджССР 23,11 : 671; Абдусалямова 1981 Фл. Тадж. 6 : 661; Скворцов 2004 Бюл. Гл. ботан. сада 188: 69.

**Тип.** “Pamir occid., brachia occid. jugi Schugnanici, locus Kazanbaj, ad ripam fossae irrigatoriae 2800 m.s.m., 12 VII 1970 M. Zapjagaev N 632”.



Название *E. komarovii* Ovcz. упоминалось в литературе раньше действительного описания вида: Пазий и Введенский 1959 Фл. Узбек. 4 : 248; Гамаюнова 1963 Фл. Казах. 6 : 242.

По берегам рек и ручьев, у выходов грунтовых вод на склонах на выс. 2200–4000 м, почти по всему Памиро-Алаю; менее распространен в Тянь-Шане.

Наличие растений, как бы переходных к *E. subnivale*, заставляет подозревать, не является ли *E. komarovii* лишь крайней миниатюрной формой этого вида; для решения этого вопроса необходимы специальные наблюдения в природе.

**17. *E. alsinifolium* Vill.** 1779 Prosp. Hist. pl. Dauphin.: 45; Haussknecht 1884 Monogr.: 161; Штейнберг 1949 Фл. СССР 15 : 609; Raven 1968 Fl. Eur. 2 : 311; Скворцов 1976 Фл. С.-В. Евр. 3 : 215; id. 1996 Фл. Вост. Евр. 9 : 306.

**Тип:** Юго-Вост. Франция, “alpes du Dauphiné” (n.v.).

На ключевых болотцах, преимущественно у выходов известковистых вод, на мокрых скалах. В России на севере европейской части: Кольский п-ов, Тиманская тундра, Северное Предуралье. Общее распространение: Скандинавия, горы Средней и отчасти Южной Европы (включая Карпаты, Балканы, Пиренеи), Исландия, Гренландия.

**18. *E. hornemannii* Reichenb.** 1824 Iconogr. Bot. (Pl. crit): 73, tab. 180 fig. 313; Hausskn. 1884 Monogr.: 174; Штейнберг 1949 Фл. СССР 15 : 612; Raven 1968 Fl. Eur. 2 : 311; Скворцов 1980 Аркт. фл. СССР 8 : 46; id. 1991 Сосуд, раст. сов. Д. Вост. 5 : 196; id. 1996 Фл. Вост. Евр. 9 : 307.

*E. uralense* Rupr. 1856 in Hoffm. Nördl. Ural 2, suppl. 13 : 33; Hausskn. 1884 Monogr.: 221; Штейнберг 1949 Фл. СССР 15 : 612; Скворцов 1970 Novit. syst. pl. vasc. 7 : 244.

*E. lactiflorum* Hausskn. 1884 Monogr.: 158 pro parte (quoad pl. Kamtschat).

*E. fucaudianum* Lév. 1900 Bull. Acad. Intern. Geogr. Bot. (Le Mans) 9 : 211.

*E. lucens* Lév. 1907 Bull. Herb. Boissier sér. 2, 7 : 590.

**Тип:** “In turfosis alpinis Norvegiae” (n.v.).

У ручьев и по ключевым болотцам средней степени минерализации, в мокрых местах и зарослях кустарников среди негустых травянистых группировок. В России два далеко друг от друга оторванных очага: 1) север европ. части и Северный Урал; 2) Дальний Восток (Чукотский п-ов, Корякское нагорье, Сахалин, Камчатка, Курилы). Северно-европейский ареал продолжается и на северную Скандинавию, Исландию, Гренландию и Лабрадор, а дальневосточный – на Зап. Аляску. Растения из двух частей ареала совершенно подобны одни другим.

**19. *E. sertulatum* Hausskn.** 1879 Österr. Bot. Zeitschr. 29; 52; id. 1884 Monogr.: 220; Hara 1942 J. Jap. Bot. 18, 5 : 242; Штейнберг 1949 Фл. СССР 15 : 667; Скворцов 1991 Сосуд, раст. сов. Д. Вост. 5 : 197.

*E. bongardii* Hausskn. 1874 Österr. Bot. Zeitschr. 29 : 57; id. 1884 Monogr.: 278; Штейнберг 1949 Фл. СССР 15 : 611.

*E. behringianum* Hausskn. 1884 Monogr.: 277; Штейнберг 1949 Фл. СССР 15 : 610.

*E. hornemannii* subsp. *behringianum* (Hausskn.) Hoch et Raven 1977 Ann. Missouri Bot. Gard. 64, 1 : 136.

**Тип:** “Kamtschatka, in sinu Mutnaja, ad rivulos a. 1831 Rieder sub *E. alpino*, N 66” LE!

В России в южной части Камчатки, на Командорских и Курильских островах. В Америке – берингоморское побережье Аляски, Алеутские острова. Почти во всех местностях, где растения были собраны, имеются также и *E. hornemannii* и растения промежуточного характера. Не исключено, что *E. sertulatum* – лишь приокеанический экотип предыдущего вида.

В LE сохранилось 4 листа этого вида с ярлычками Хаускнехта “*E. aleuticum* Hausskn.”. Это название, видимо, осталось неопубликованным.

**20. *E. lactiflorum* Hausskn.** 1979 Österr. Bot. Zeitschr. 29 : 89; id. 1884 Monogr.: 158; (excl. pi. Kamtschat); Штейнберг 1949 Фл. СССР 15 : 608; Raven 1968 Fl. Europ. 2:311; Скворцов 1980 Аркт. фл. СССР 8 : 49; id. 1996 Фл. Вост. Евр. 9 : 307.

**Тип:** “In maxima parte Scandinaviae”.

В прошлом многие скандинавские и североамериканские авторы смешивали с *E. alpinum* L. и *E. hornemannii* Rchb. Однако сейчас самостоятельность трех видов и различия между ними достаточно ясны.

В России изредка на севере европейской части, по берегам ручьев, по ключевым болотцам, на мокрых камнях. Всегда довольно рассеянно, при этом не очень ясно, связано ли это с какими-либо особыми требованиями к характеру субстрата. По-видимому, более распространен в Сев. Америке.

**21. *E. alpinum* L.** 1753 Sp. pl.: 348; Штейнберг 1949 Фл. СССР 15 : 607; Скворцов 1980 Аркт. фл. СССР 8 : 49; id. 1996 Фл. Вост. Евр. 9 : 307; Власова 1996 Фл. Сиб. 10 : 109; Hoch et al. 1995 Taxon 44, 2 : 237; Скворцов 2003 Бюл. Гл. ботан. сада 185 : 54; id. 2004 ibid. 188 : 64.

*E. anagallidifolium* Lam. 1786 Encycl. Bot. 2 : 376; Hausskn. 1884 Monogr.: 152; Raven 1968 Fl. Europ. 2 : 310.

*E. dielsii* Lév. 1906 Feddes Repert. 3 : 20; Hara 1942 J. Jap. Bot. 18 : 248.

**Тип:** “In alpinis Helveticis, Lapponicis”.

В тундрах и в субальпийско-альпийском поясе гор преимущественно по берегам ручейков или по диффузно сочащимся водотокам. Характерны ползучие и с ползучими же ветвями стебли, образующие довольно плотные латки; восходящие стебли несут всего по 1–3 цветка.

Арктика и Субарктика Европы; высокогорья Урала, Кавказа и Европы; гольцы Восточного Казахстана и Сибири, на Дальнем Востоке России достигает Чукотки; Япония, Арктика и Субарктика Сев. Америки.

Многие авторы смешивали с *E. alpinum* ряд других мелкорослых видов (гл. обр. *E. hornemannii*, *E. lactiflorum*, *E. nutans*); отсюда возникло мнение, что название *E. alpinum* следует объявить *nomen confusum* и вовсе исключить из употребления (Hoch et al. l.c.). Я с этим согласиться не могу, считаю диагноз Линнея достаточно хорошим. К тому же Кодекс номенклатуры рекомендует не хоронить, а сохранять и даже восстанавливать старые приоритеты.

**22. *E. palustre* L.** 753 Sp. pl.: 348; Hausskn. 1884 Monogr.: 128; Штейнберг 1949 Фл. СССР 15:613; Raven 1968 Fl. Europ. 2:310; Скворцов 1980 Аркт. фл. СССР 8 : 43; id. 1996 Фл. Вост. Евр. 9 : 306; Chen, Hoch, Raven 1992 Syst. Bot. Monogr. 34 : 154.

*E. tundrarum* Samuelss. 1922. Bot. Not. (Lund) 1922 : 264; Штейнберг 1949 Фл. СССР 15 : 618; Raven 1968 Fl. Europ. 2 : 310.

*E. laestadii* Kytövuori 1979 Ann. Bot. Fenn. 16, 3 : 193.

**Тип:** “In Europae humidiusculis”.

По болотистым и илистым берегам водоемов, по болотам различных типов – от низинных и ключевых до переходных к моховым, по различным мохам, где нет плотного или высокотравного задернения. Предпочитает кислые или нейтральные почвы. Циркумполярный, преимущественно бореальный вид, становящийся редким к югу.

**23. *E. nutans* F.W. Schmidt** 1794 Fl. Boëm. 4 : 82; Hausskn. 1884 Monogr.: 141; Штейнберг 1949 Фл. СССР 15 : 614; Raven 1968 Fl. Europ.: 310; Скворцов 1996 Фл. Вост. Евр. 9 : 306.

*E. palustre* var. *nutans* (F.W. Schmidt) Grabowski 1843 Fl. Ober-Schles.: Ill; Wimmer 1851 Fl. Schles. ed. 3 : 609.

**Тип:** Центр. Европа, Рудные горы (“Erzgebirge, Gottesgabe” (n.v.); как сообщает J. Kirscher 1988 Preslia, 60 : 85), автентики Шмидта есть в ВР и PRC.

В нашем регионе изредка в верхних поясах Восточных Карпат; общее распространение – горы Центральной Европы; Пиренеи.

Многие авторы сближали *E. nutans* с *E. alpinum*. Однако гораздо более правдоподобно сближение с *E. palustre*; оно было еще давно предложено авторами флоры Силезии и до сих пор убедительно не опровергнуто. Возможно, что *E. nutans* – это миниатюрная форма (экотип) *E. palustre*.

**24. *E. fastigiato-ramosum* Nakai** 1919 Bot. Mag. Tokyo 33 : 9; Ohwi 1965 Fl. Jap.: 657; Скворцов 1991 Сосуд, раст. сов. Д. Вост. 5 : 194; Chen, Hoch, Raven 1992 Syst. Bot. Monogr.: 34 : 158; Власова 1996 Фл. Сиб. 10 : 11.

*E. palustre* var. *mandjuricum* Hausskn. 1884 Monogr.: 134 (pro parte saltern).

*E. baicalense* Popov 1957 Ботан. матер. Герб. ботан. ин-та АН СССР 18 : 6.

**Тип:** “Korea, island Ko-ei 34°50' N – 128°40' E, sandy places along streams, Nakai 3280” TI (n.v.).

На влажных местах, однако болот избегает: более сухолюбив, нежели *E. palustre*, с которым долгое время смешивался. В Приморье очень обычен, далее к западу реже, но доходит до Хакасии. Общее распространение: Корея, Япония, Китай.

**25. *E. fauriei* Lévl** 1896 Monde Pl. 5 : 93; Naga 1942 J. Jap. Bot. 18, 4 : 183; Ворошилов 1966 Фл. Сов. Д. Вост.: 310; Скворцов 1991 Сосуд, раст. сов. Д. Вост. 5 : 195.

*E. kitadakense* Koidz. 1939 Acta Phytotax. Geobot. (Kyoto) 8 : 61.

**Тип:** “Sommet du Ganju, 28 VIII 1894. U. Faurie N 13652 “ (n.v.).

На влажных скалах, галечниках и других участках влажного слабо задерненного грунта. В России единичные местонахождения на Камчатке (Кроноцкий заповедник) и на Южных Курилах (Итуруп, Уруп, Кунашир). Общее распространение: Япония (о-ва Хоккайдо и Хонсю).

**26. *E. davuricum* Fisch. ex Hornem.** 1819 Hort. bot. Hafn. Suppl.: 44; Hausskn. 1884 Monogr.: 145; Штейнберг 1949 Фл. СССР 15:617; Raven 1968 Fl. Europ. 2:310; Скворцов 1980 Аркт.фл. СССР 8 : 45; id. 1991 Сосуд, раст. сов. Д. Вост. 5 : 195; id. 1996 Фл. Вост. Евр. 9 : 306.

*E. lineare* Fries 1842 Novit. fl. Suec. Mant. 3 185; Rupr. 1845 Beitr. Pflanzenkunde Russ. 4 : 33.

*E. arcticum* Samuelss. 1922 Bot. Not. (Lund) 1922 : 200; Штейнберг 1949 Фл. СССР 15 : 619.

**Тип:** Забайкалье, “in subalpinis Dauriae”.

На ключевых болотцах, мокрых скалах, кочкарных и пятнистых тундрах – везде предпочитая слабо задерненные поверхности и выходы основных пород. Вид циркумполярный, особенно частый в Арктике.

**27. *E. amurense* Hausskn.** 1879. Österr. Bot. Zeitschr. 29 : 155; id. 1884 Monogr.: 203; Штейнберг 1949 Фл. СССР 15 : 514; Скворцов 1991 Сосуд. раст. сов. Д. Вост. 5 : 197.

*E. amurense* subsp. *amurense* Chen, Hoch, Raven 1992 Syst. Bot. Monogr. 34 : 121.

*E. origanifolium* Lam. var. *pubescens* Maxim. 1859 Mém. prés. Acad. Sci. S. Pb. (Primit. fl. Amur.) : 105.

?*E. nepalense* Hausskn. 1879 Österr. Bot. Zeitschr. 29 : 53.

?*E. laetum* Wall, ex Hausskn. 1884 Monogr.: 218.

*E. tenue* Kom. 1905 Тр. СПб бот. сада 25, 1 : 95.

*E. miyabei* Lévl. 1908 Feddes Repert. 5 : 8.

*E. ovale* Takeda 1914 J. Linn. Soc. London (Bot.) 42 : 466.

*E. shikotanense* Takeda 1914 ibid. 42 : 466.

**Тип:** Хабаровский край, Де-Кастри (“Bai Castris, an sonnigen Mergel-Abhängen nördlich von Alexandrowskoi, 14.VII. 1854, Maximowicz”) LE !

Синонимизацию *E. amurense* с двумя гималайскими видами, предлагаемую Chen, Hoch, Raven l. c., привожу с вопросом. Не имея достаточного знакомства с гималайскими материалами, не могу высказать определенного мнения по поводу этих синонимизаций.

По влажным луговинам, но не обязательно вблизи водоемов и водотоков. Приморский край, Сахалин, Южные Курилы; единичные находки в Амурской области. Во многих источниках указывалось наличие *E. amurense* и на Камчатке. Однако в основных гербариях, содержащих дальневосточные материалы (LE, VLA, MW, МНА), сборов с Камчатки не оказалось. На карте в труде Chen, Hoch, Raven (op. cit, карта 25 на с. 75) показан очень большой ареал вида в южной части собственно Китая – но до границ России этот ареал далеко не доходит, что кажется непонятным.

**28. *E. cephalostigma* Hausskn.** 1879 Österr. Bot. Zeitschr. 29 : 57; id. 1884 Monogr.: 195; Штейнберг 1949 Фл. СССР 15 : 595; Скворцов 1991 Сосуд. раст. сов. Д. Вост. 5 : 198.

*E. calycinum* Hausskn. 1884 Monogr.: 196; Комаров и Алисова 19 Опред. Д. Вост. 2 : 776; Штейнберг 1949 Фл. СССР 15 : 596;

*E. nudicarpum* Kom. 1901 Тр. СПб. ботан. сада, 18, 3 : 432; Штейнберг 1949 Фл. СССР 15 : 597.

*E. angulatum* Kom. 1901. Тр. СПб. ботан. сада 18, 3 : 432; Штейнберг 1949 op. cit: 597.

*E. coreanum* Lévl. 1907 Bull. Herb. Boissier, ser. 2, 7 : 590.

*E. sugawarai* Koidz. 1936 Acta Phytotax. Geobot. (Kyoto) 5 : 121; Sugawara 1940 Ill. fl. Saghal. 3 : 1348.

*E. armurense* subsp. *cephalostigma* (Hausskn.) Chen, Hoch, Raven 1992 Syst. Bot. Monogr. 34 : 127.

**Тип:** Лектотип (Chen, Hoch, Raven 1992 : 127) “Japonia, Jesso (Hokkaido) Nakodate, 1 (13) Juli 1861 Maximowicz” LE!

Самый юг Приморского края и Сахалина; Южные Курилы; Китай, Корея, Япония.

Наши материалы не дают основания низвести *E. cephalostigma* до ранга подвида, как это предлагают Chen, Hoch, Raven (1. с.).

**29. *E. pyrrhicholophum* Franchet et Savatier** 1875 Enumer. Pl. Jap. 1 : 168; nom. nud.; 1879 ibid. 2 : 370; Hausskn. 1884 : 210; Hara 1954 Enumer. Spermatophyt. Jap. 3 : 269; Скворцов 1991 Сосуд, раст. сов. Д. Вост. 5 : 197; Chen, Hoch, Raven 1992 Syst. bot. monogr. 34 : 116.

*E. tetragonum* var. *japonicum* Miq. 1867 Ann. Lugd.-Bot. 3 : 94.

*E. japonicum* Hausskn. 1879 Öster. Bot. Zeitschr. 29 : 56; id. 1884 Monogr.: 209; Штейнберг 1949 Фл. СССР 15 : 601.

*E. oligodontum* Hausskn. 1879 Österr. Bot. Zeitschr. 29 : 58.

**Тип:** "Japan. Honshu, Kanagawa pref., near Yokosuka and on Mt. Hakone, in moist shady places in motane areas, Savatier 410" (fide Chen, Hoch, Raven, 1.с.).

По влажным берегам водотоков, сырым оврагам, скалам, мокрым сорным местам.

В России известен только с островов Итурупа, Кунашира и Шикотана. Указание Флоры СССР 15 : 601 на нахождение в континентальном Приморье гербарными материалами не подтвердилось. Общее распространение: Япония, Китай.

Примечательна история изучения этого вида (Hara, 1. с.; Chen, Hoch, Raven, 1.с.): описанный впервые в 1879 г. из Японии, вид был повторно описан как новый, под новыми видовыми названиями, 13 раз – и все из Японии, ни разу из Китая, хотя в Китае у него широчайшее распространение (см. Chen, Hoch, Raven op. cit; 107, fig. 40).

**30. *E. minutiflorum* Hausskn.** Österr. Bot. Zeitschr. 29 : 55; id. 1884 Monogr.: 212; Штейнберг 1949 Фл. СССР 15 : 620; Пахомова 1983 Опред. Ср. Аз. 7 : 158; Chen, Hoch, Raven 1992 Syst. Bot. Monogr. 34 : 161; Скворцов 2003 Бюл. Гл. ботан. сада 185 : 58; id. 2004 ibid. 188 : 66.

*E. modestum* Hausskn. 1879 Österr. Bot. Zeitschr. 29 : 55; id. 1884 Monogr.: 211; Пахомова 1983 Опред. Ср. Аз. 7 : 159.

*E. propinquum* Hausskn. 1884 Monogr.: 213 nom. nov. pro *E. decipiens* Hausskn. 1879 Österr. Bot. Zeitschr. 29 : 57; non F. Schultz 1861.

*E. thermophilum* Pauls. 1906 Bot. Tidsskr. 27 : 142; Иконников 1963 Опред. Памир : 183; Абдусаломова 1981 Фл. Тадж. 6 : 660; Пахомова 1983 Опред. Ср. Аз. : 160.

*E. rupicola* Pavlov 1934 Учен. зап. Моск. ун-та 2 : 326; Штейнберг 1949 Фл. СССР 15 : 593; Кречетович 150 Фл. Туркм. 5 : 169.

*E. lipschitzii* Pachomova 1983 Опред. Ср. Аз. 7 : 369.

**Тип:** (Лектотип: Raven 1962 : 195): "Syria borealis ad Aintab in humidis fluv. Sadschur 26. Jun. 1865 Haussknecht N 812" (Aintab теперь это Gaziantep в Турции). JE, n.v.

В Средней Азии вид весьма обычен на влажных обнаженных субстратах как песчаных, так и суглинистых от равнины и нижнего горного пояса почти до 4000 м. Вид весьма вариабелен; в частности, на небольших высотах существуют однолетние экотипы с эфемерным циклом развития, вполне аналогичные таковым у *E. tetragonum*. Они принимались за *E. modestum*.

Другой замечательный экотип – многолетние растения, малорослые, почти (или вовсе) лишенные опушения, встречающиеся в высокогорьях Памира около горячих источников и описанные как особые виды – *E. ther-*

*mophilum* Paulsen и *E. lipschitzii* Pachomova. Место работы Паульсена – термальные источники близ оз. Яшилькуль, выс. 3800–3900 м – в 1983 г. посетила экспедиция ГБС; собранный ею материал показал полную гамму переходов от типичного *E. minutiflorum* к *E. thermophilum*.

Общее распространение вида – аридные районы восточной части Малой Азии, Закавказья, Ирана, северная часть Синцзяна, Монголия.

**31. *E. tetragonum* L.** 1753; Raven 1968 Fl. Eur. 2 : 310; Пахомова 1983 Определ. Ср. Аз.: 158; Сковорцов 1996 Фл. Вост. Евр. 9 : 308; id. 2003 Бюл. Гл. Ботан. сада 185 : 58; id. 2004 *ibid.* 188: 66.

*E. lamyi* F. Schultz 1844 Bot. Zeit. (Regensb.) 1844 : 808; Hausskn. 1884 Monogr.: 106; Штейнберг 1949 Фл. СССР 15 : 587.

*E. adnatum* Griseb. 1852 Bot. Zeit. 10 : 851, 854; Hausskn. 1884 Monogr.: 97; Штейнберг 1949 Фл. СССР 15 : 586.

**Тип:** “In Europa”. Поскольку текст протолога заимствован Линнеем из труда: Sauvages, Methodus foliorum seu flora Monspeliensis, 1751, вероятно, и типовой образец был собран близ Монпелье; ныне, возможно, не сохранился. N.v.

Вид умеренно солелюбивый, и это в значительной мере определяет его распространение. Он встречается на морских побережьях Европы; в полосе степного, умеренно аридного климата; в антропогенном ландшафте в местах локально повышенной минерализации субстрата. На местах освещенных и на слабо задерненной или даже на возделываемой почве. Вид малолетний, а в условиях усиленной аридности (как в степях Казахстана) образуются однолетние экотипы с эфемерным циклом развития, вполне аналогичные таким же экотипам у *E. minutiflorum*. В горных районах доходит примерно до 2000 м или даже несколько более. Распространение в нашем регионе – южная половина европейской части и Западной Сибири, Кавказ, Казахстан и Средняя Азия. Далее Прибалтика, Центральная Европа и Присредиземноморье, Малая Азия, Иран.

**32. *E. obscurum* Schreb.** 1771. Spicil. fl. Lips.: 147, 155; Hausskn. 1884 Monogr.: 114; Штейнберг 1949 Фл. СССР 15 : 588; Raven 1968 Fl. Eur. 2: 310; Сковорцов 1996 Фл. Вост. Евр. 9 : 308.

**Тип:** Германия, окрестности Лейпцига, “Cum *E. roseo* et *E. pavifloro* in humidis Schoenfeld, Abt Nauendorf”, вероятно, не сохранился.

Будучи похож на *E. tetragonum* по общему облику, существенно отличается по экологии: приурочен к ключевым болотцам, берегам водоемов, болотистым лугам. Изредка по крайнему западу бывшего СССР от Карельского перешейка до Львова. По характеру общего распространения вид может быть обозначен как атлантический.

**33. *E. adenocaulon* Hausskn.** 1879. Österr. Bot. Zeitschr. 29 : 1 19; id. 1884 Monogr.: 261; Samuelss. 1918 in Lindman, Svensk Fanerogamfl.: 420; П. Смирнов 1927 Тр. Гос. музея Центр. Пром. обл. 4:3; Штейнберг 1949 Фл. СССР 15 : 602; Munz 1965 N. Amer. fl. ser. 2, part 5 : 211; Raven 1968 Fl. Eur. 2 : 311; Oredsson, Snogerup 1977 Bot. Notis. 130, 2 : 209 ; Hoch 1978 System. Evol. E. ciliatum, Diss. St. Louis : 112; Сковорцов 1995 Бюл. МОИП, биол. 100, N 1 : 77; id. 1996 Фл. Вост. Евр. 9 : 308.

*E. graebneri* Rubner 1918 Feddes Repert. 15 : 179.

*E. dominii* Popov 1949 Очерк фл. раст. Карпат : 296; Доброчаева 1955 Фл. УРСР 7 : 434.

*E. ciliatum* Raf. subsp. *ciliatum* Hoch et Raven 1977 Ann. Missouri Bot. Gard. 64 : 136 (pro parte!).

**Тип:** При первоописании цитируются 4 образца; в монографии Хаускнехта (с. 262) один из них исключен, а остальные 3 представлены несколько детальнее, с указанием места их хранения:

1. Ohio City, leg. Drege N 9, 17 mixt. с. *E. colorato*. LE.
2. New York, A. Gray sub *E. palustri*. LE
3. Fort Cumberland House, ad fl. Saskatchewan. K.

В качестве лектотипа Ph. Munz (1. с.) и P.C. Hoch (1.с.) избрали первый образец (Ohio, Drege).

В России вид впервые был собран в самом конце XIX в. в Псковской губернии, но не был как следует распознан до 1927 г. (П.А. Смирнов, l.c.), когда он приобрел уже довольно значительное распространение. В настоящее время вид распространен по всей Вост. Европе, кроме крайнего Севера, на различных вторичных, антропогенных местообитаниях: у дорог, канав, на разных сырых и сорных местах и т.п. Редко встречается на Урале и в Сибири; рассеянно в южной части Д. Востока, где часто смешивается с местным *E. maximowiczii*.

**34. *E. pseudorubescens* A. Skvorts.** 1995 Бюл. МОИП, биол., 100, N 1 : 75; id. 1996 Фл. Вост. Евр. 9 : 309.

*E. rubescens* auctt. non Rydb. 1904 Bull. Torrey Bot. Club 31 : 568; Samuelss. 1918 in Lindman Svensk Fanerogamfl.: 420; Bumbure 1957 Latv. P S R flora 3 : 345; Скворцов 1973 Бюл. Гл. ботан. сада 88 : 31; Oredsson, Snogerup 1977 Bot. Notis. 130, 2 : 207; Мосякин 1991 Укр. ботан. журн. 48, 4 : 32.

*E. ciliatum* Raf. subsp. *ciliatum* Hoch et Raven 1977 Ann. Missouri Bot. Gard. 64 : 136, pro parte.

**Тип:** Ю.-3. Финляндия, "regio Aboënsis, par. Lojo, loco paludoso juxta ripam lacus, 21.VIII.1915 H. Lindberg (PL Finl. exs. N 1259). LE! Isotypi alibi.

На разнообразных вторичных и нарушенных местообитаниях: по берегам водоемов, в засоренных лесах, в садах, на сорных местах. По сравнению с предыдущим видом заметно более теневынослив. Происходит, как и предыдущий вид, из Америки и долгое время принимался за *E. rubescens* Rydb. Однако сравнение с типом этого последнего (NY!) показало ошибочность такого определения; не исключена и возможность недавнего происхождения из американских корней – но в Европе. Продвигается постепенно к востоку: в 1988 г. был отмечен нашей экспедицией в окрестностях Читы и на Амуре между Хабаровском и Комсомольском.

**35. *E. bergianum* A. Skvorts.** 1995 Бюл. МОИП. биол., 100, 1 : 76; id. 1996 Фл. Вост. Евр. 9 : 309.

*E. glandulosum* auctt. non Lehmann 1830 Pugillus 2 : 14; Samuelss. in Lindm. 1918 Svensk Fanerogamfl. : 420; Lid 1963 Norsk Svensk fl. : 500; Raven 1968 Fl. Eur. 2:311; Hultén 1971 Atlas Nord., ed 2 : 329, map 1280; Hovda 1973 Blyttia 31, 1 : 20, 24; Oredsson, Snogerup 1977 Bot. Notis. 130, 2 : 205.

*E. ciliatum* subsp. *glandulosum* (Lehm.) Hoch et Raven 1977 Ann. Missouri Bot. Gard. 64, 1 : 136, pro parte.

**Тип:** Stockholm, Frescati, Hort. bot. Bergianus, planta ruderalis. 16.VIII. 1973 A. Skvortsov. МНА.

На достаточно влажном обнаженном грунте, в садах как сорное. Изредка в Южной Фенноскандии; в России только на Карельском перешейке; ред-

ко в Прибалтике. Надо полагать, происходит от американских корней, но оформился как вид, вероятно, только в Скандинавии. В отличие от предыдущих 2 видов, не проявляет заметной тенденции к расселению.

36. *E. affine* Bongard 1833 Mém. Acad. Sci. SPb. ser. 6, 2, 2 : 135.

*E. bifarium* Kom. 1929 Фл. Камч. 2 : 324.

*E. glandulosum* auctt. non Lehmann 1830: Hausskn. 1884 Monogr.: 273; Штейнберг 1949 Фл. СССР 15 : 603; Скворцов 1991 Сосуд, раст. сов. Д. Вост. 5 : 199.

*E. glandulosum* subsp. *glandulosum* Ворошилов 1982 Опред. раст. сов. Д. Вост.: 410.

*E. ciliatum* subsp. *glandulosum* (Lehm.) Hoch et Raven 1977 Ann. Missouri Bot. Gard. 64, 1 : 136, pro parte!

**Тип:** "Alaska, ins. Sitka, Mertens" LE!

*E. glandulosum* Lehm. был описан с р. Саскачеван в Канаде, для него был указан ряд признаков, совершенно несвойственных нашим растениям: в частности, белый венчик и опушение коробочки только по углам. Вместе с тем наши камчатские растения вполне сходны с типовым образцом Бонгарда, происходящим из Ситхи (Аляска); очевидно, наши растения представляют не *E. glandulosum*, а другой вид, который следует называть *E. affine* Bongard. В России он распространен на Камчатке, Северных Курилах, Командорских островах и изредка на Охотском побережье. Отчетливо тяготеет к берегам текучих вод, чем отличается от видов комплекса *E. ciliatum* Raf., предпочитающих в основном различные вторичные суходольные местообитания.

37. *E. maximowiczii* Hausskn. 1879 Österr. Bot. Zeitschr. 29 : 57; Скворцов 1991 Сосуд, раст. Сов. Д. Вост. 5 : 199.

*E. punctatum* Lév. 1902 Bul. Acad. Intern. Geogr. Bot. (Le Mans) 11 : 316.

? *E. cylindrostigma* Kom. 1905 Тр. СПб. ботан. сада 25, 1 : 95; Штейнберг 1949 Фл. СССР 15 : 596.

*E. kurilense* Nakai 1908 Bot. Mag. Tokyo 22 : 83.

*E. glandulosum*. auctt. non Lehman 1830: Комаров 1905 Фл. Манчж. 3 : 92; Штейнберг 1949 Фл. СССР 15 : 63, pro parte; Sagawara 1940 Ill fl. Saghal. 3 : 1344.

*E. glandulosum* var. *asiaticum* Hara 1942 J. Jap. Bot. 18 : 241.

*E. ciliatum* Rafin. subsp. *ciliatum* Chen, Hoch, Raven 1992 Syst. Bot. Monogr.: 164, pro parte!

**Тип:** "Japonia, ad Hakodate, Isawara 6(18) VII 1861, Maximowicz". LE!

На различного рода сыроватых местах, особенно в той или иной мере нарушенных. Приморский край, Нижний Амур, Сахалин, Южные Курилы, Япония, С.-В. Китай. Распространение *E. ciliatum* в Китае, показанное Chen, Hoch, Raven 1992 fig. 34, по всей вероятности, надо относить к *E. maximowiczii*.

В отличие от *E. adenocaulon*, который, судя по датам сборов, появился на русском Дальнем Востоке лишь во второй половине XX в. и, вероятно, был занесен сюда с запада, из Европейской России, *E. maximowiczii*, вероятно, представляет собой, как и *E. affine*, аборигенный компонент флоры.



1. Скви́рцов А.К. Сем. *Onagraceae* // Арктическая флора СССР. Л.: Наука, 1980. вып. 8. С. 41–54.
2. Скви́рцов А.К. Сем. *Onagraceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб.: Наука, 1991. Т. 5. С. 187–205.
3. Скви́рцов А.К. Род *Epilobium* (кипрей) на Кавказе / Бюл. Гл. ботан. сада. 2003. Вып. 185. С. 49–63.
4. Скви́рцов А.К. Род *Epilobium* (кипрей) в Средней Азии и Казахстане // Бюл. Гл. ботан. сада. 2004. Вып. 188. С. 61–70.
5. Skvortsov A.K. Taxonomy and distribution of *Circaea* in the USSR / Ann. Missouri Bot. Gard, 1979. Vol. 66. P. 880–892.
6. Скви́рцов А.К. Род *Oenothera* на территории бывшего СССР // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1994. Т. 99, вып. 4. С. 93–113.
7. Скви́рцов А.К. Сущность таксона и проблемы внутривидовой систематики растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1971. Т. 86, вып. 5, С. 72–81; Вып. 6. С. 74–83.
8. Скви́рцов А.К. Вид в систематике сегодняшнего дня // Эволюционная биология. Томск: Изд-во Том. ун-та, 2001. Т. 1. С. 122–127.
9. Haussknecht K. Monographie der Gattung *Epilobium*. Jena : Fischer, 1884.
10. Скви́рцов А.К. Сем. *Onagraceae* // Флора Вост. Европы. 1996. Т. 9. С. 299–316.

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

Поступила в редакцию 23.12.2004 г.

## SUMMARY

### *Skvortsov A.K. Synopsis of the genus Epilobium L. s.str. in Russia and adjacent countries*

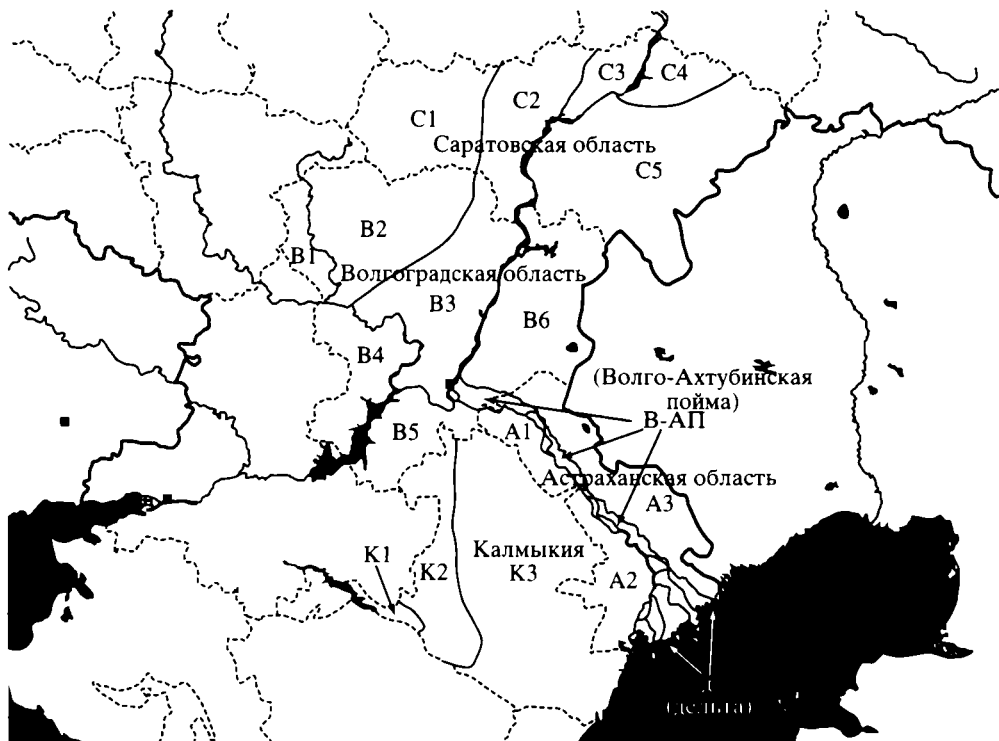
The results of studies carried out by the author and published in previous years (the Arctic, 1980; the Far East, 1991; Eastern Europe, 1996; the Caucasus, 2003; Central Asia, 2004) have been summarized. In general, 37 *Epilobium* species have been identified within the genus (intraspecific taxonomy have not been admitted). The relevant nomenclature and synonymy are presented as well as some brief notes, concerning plant taxonomy and distribution.

УДК 582.374 + 582.394 (471.46 + 471.45)

## ОБЗОР ПАПОРОТНИКОВ И ХВОЩЕЙ НИЖНЕГО ПОВОЛЖЬЯ

Г.Ю. Клинова

В связи с подготовкой флористической сводки по Нижнему Поволжью были изучены разнообразие и особенности распространения высших споровых растений на юго-востоке европейской части России. Почти все представители группы имеют в регионе границу ареала (общего или его равнинной части). Это одна из причин того, что значительная часть изученных видов относится на исследуемой территории к группе редких, многие занесены в региональные Красные книги. Литературные данные о распространении высших споровых на юго-востоке весьма противоречивы и не дают полного



Карта-схема районирования для флоры Нижнего Поволжья

представления об их поведении в условиях аридного региона. В данной работе дан обзор известной информации о составе и распространении видов папоротников и хвощей в пределах Нижнего Поволжья с приведением известных в настоящее время местообитаний для каждого вида (см. рисунок).

В работе использовали собственные данные автора, полученные в ходе полевых исследований 1986–2003 гг. Кроме того, были изучены коллекционные фонды гербариев Главного ботанического сада РАН (МНА), БИН РАН (LE), МГУ (MW), Саратовского университета (SGU), Волгоградского педагогического университета (VOLG). Литературные данные приводятся для уточнения географии отдельных видов, если они не вызывают серьезных сомнений и при отсутствии соответствующих гербарных материалов.

Распространение растений приводится в соответствии с предварительной схемой флористического районирования юго-востока европейской части России, разработанной в рамках проекта “Флора Нижнего Поволжья” под руководством проф. А.К. Скворцова.

С Е М. *OPHIOGLOSSACEAE* (R.Br.) AGARDH

### Р о д 1. *Ophioglossum* L.

*O. vulgatum* L. 1753, Sp. Pl.: 1062; Федченко, 1927, Фл. Юго-Востока, 1: 20; Фомин, 1934, Фл. СССР, 1: 93; Бобров, 1979, Фл. европ. ч. СССР, 1: 69.

VII–VIII. Влажные луга и западины между бугристыми песками в песчаных массивах, по опушкам заболоченных березовых колков и в других мес-

тах с близким стоянием грунтовых вод и равномерным увлажнением в течение всего вегетационного периода; предпочитает нейтральные или слабокислые рыхлые темноцветные луговые почвы.

**Саратовская обл.**

**С1:** [Аткарский у.], один экземпляр среди болотистых кустарников близ с. Былгазы, 2.06.1902, Петров (MW); [Аткарский у.], оз. Лебяжье у с. Лопуховки, [1];

**С2:** Новобурасский р-н, бл. хут. Ивановского [2].

**Волгоградская обл.**

**В3:** Арчединское лесничество [3]; Серафимовичский р-н, Арчединско-Донские пески, 15–16 км к В от хут. Клетско-Почтовский, 6.07.1989, Клинова, Бочкин (МНА);

**В4:** В песчаном лесничестве Цимлянского р-на Ростовской обл. (близ границы Волгоградской обл.) [4].

С Е М. *BOTRYCHIACEAE* Horan.

**Р о д 1. *Botrychium* Sw.**

*B. lunairia* (L.) Sw. 1802, Journ. Bot. (Gotting.), 2 : 110; Федченко, 1927, Фл. Юго-Востока европ. ч. СССР, 1 : 21; Фомин, 1934, Фл. СССР, 1 : 98; Бобров, 1979, Фл. европ. ч. СССР, 1 : 70.

VI–VII. Влажные лесистые склоны, опушки, поляны, мшистые луга, среди кустарников на гумусированных нейтральных или кислых почвах.

**Саратовская обл.**

**С1:** Балашовский р-н [5];

**С2:** Саратовский округ, д. Формосов Буерак, молодой лес, 20.06.1929, Фофонов (SGU); Окр. Саратова, лес на дачной остановке, 25.06.1970, студ. сборы (SGU); там же, в липовом лесу, 06.1973, студ. сборы (SGU); Базарно-Карабулакский р-н, липняк, 1950, Миловидова (SGU); [Петровский у.], лесной овраг по склону к Медведице в окр. с. Березовки, 15.06.1901, Петров (MW); [Аткарский у.], с. Николаевка, овраги, выходящие к Медведице [6]; Лысые Горы, в лесу на склоне, 14.06.1963, Ланкина (SGU); Красноармейский р-н, с. Садовое, липняк на склоне с-з экспозиции, 25.05.1949, З. Шилина (SGU); **С3:** Окр. Хвалынска, молодой липовый лес с орешником, 11.06.1965, Назарова (SGU); Вольский р-н [7].

**Волгоградская обл.**

**В3:** Камышин [8], указание сделано по старым данным Клауса, новых сборов из области нет.

С Е М. *ONOCLEACEAE* PICHI SERMOLLI

**Р о д 1. *Matteuccia* Tod.**

*M. struthiopteris* (L.) Tod. 1866, Giorn. Sci. Nat. Econ. Palermo, 1 : 235; Бобров, 1979, Фл. европ. ч. СССР, 1 : 74. – *Struthiopteris germanica* Willd. 1809, Enum. pl. : 1071; Федченко, 1927, Фл. Юго-Востока, 1 : 5. – *Struthiopteris filicastrum* All. 1785, Fl. Pedem.: 283; Фомин, 1934, Фл. СССР, 1 : 29.

VII–VIII. Обитает в местах, имеющих равномерное в течение всего вегетационного периода увлажнение: на выходах грунтовых вод, у родников, по берегам родниковых ручьев и рек в притеррасных участках пойм, в сырых

ольшаниках. Отмечается как на торфянистых субстратах, так и на песках и супесях с высоким стоянием грунтовых вод. Широко распространен в культуре.

#### **Саратовская область**

**C1:** Балашовский р-н, с. Алмазово, пойма Хопра, 19.05.1973, аноним (SGU); Ртищевский р-н, крайний ю-з, против Перевесинки, 15.07.1991, Еленевский, Решетникова (MW);

**C2:** Татищевский р-н, с. Вязовка, лесной овраг, 15.05.1985, Березуцкий (SGU); Лысогорский р-н, с. Дурасовка, ольшаник, 13.06.1960, Воробьева (SGU); Лысогорский р-н, "Гнилое Болото", 06.1956, Михайлова (SGU); Лысогорский р-н, с. Широкий Карамыш, Александров овраг, 29.06.1961, аноним (SGU); Красноармейский р-н, окр. с. Садовое, 06.1955, Михайлова (SGU); Саратовский р-н, окр. совхоза Сергиевский, у озера, 23.08.1973 (SGU); Базарно-Карабулакский р-н, долина р. Карабулак, 25.06.1950, Миловидова (SGU); [Аткарский у.], долине р. Медведицы между Лопуховкой и Дурасовкой, 16.08.1901, Петров (MW);

**C3:** Воскресенский р-н, окр. с. Чардым, овраг Большой, 12.07.1997, Панин [9].

#### **Волгоградская обл.**

**В1:** Подтелковский р-н, 20–25 км ю-з ст-цы Слащевской близ хут. Севастьянова, у р. Лучки, 29.05.1968, Скворцов (МНА);

**В3:** Арчадинский лесхоз, Выездинское лесничество, кв. 11, 8.06.1960, Воронков (MW); Фроловский р-н, левый берег Дона напротив ст-цы Кременской, западнее хут. Выездинского, 22.06.1991, Клинова, Шанцер (МНА); Фроловский р-н, родники (ольшаник) у хут. Выездинского, 25.08.1994, Сагалаев, Матвеев (МНА); Фроловский р-н, у хут. Зимовского, 25.08.1994, Сагалаев, Матвеев (МНА); Фроловский р-н, 5 км выше по течению Дона от хут. Выездинский, 25.09.1994, Матвеев № 63,66 (VOLG); Жирновский р-н, р-н Красного моста, 25.05.1984, Гузенко, Шешина № 64 (VOLG); Близ г. Жирновска, р-н Красного моста, по берегам речки Перевозиха, 22.05.1987, Гаврилова, Айриян, Гулов № 67 (VOLG).

С Е М. *ATHYRIACEAE* ALST.

#### **Р о д 1. *Athyrium* Roth**

*A. filix-femina* (L.) Roth, 1799, Tent. Fl. Germ. 3, 1 : 65; Федченко, 1927, Фл. Юго-Востока, 1 : 13; Фомин, 1934, Фл. СССР, 1 : 53; Бобров, 1979, Фл. евр. ч. СССР, 1 : 75. – *Asplenium filix-femina* Bernh., 1806, Schrad. Journ., 1, 2 : 26; A. Becker, 1858, Bul. Soc. Nat. Moscou, 38, 1 : 84. – **К. женский.**

VII–VIII. Характерное растение сырых черноольшаников, расположенных на выходах грунтовых вод в притеррасных участках пойм и в западинах песчаных массивов. Селится на торфянистых субстратах, которые затапливаются водой лишь ненадолго, однако весьма требователен к влажности грунта и атмосферы.

#### **Саратовская обл.**

**C2:** Татищевский р-н, с. Вязовка, лес у ручья, 24.06.1981, Колоскова (SGU); Татищевский р-н, с. Ягодная Поляна, ольшаник, 12.08.1948, аноним. (SGU); Аткарский у., близ с. Копены, 22.06.1884, аноним (из гербария Цингера) (MW); [Аткарский у.], р. Медведица близ Федоровки, 03.07.1901, Петров (MW); [Аткарский у.], близ Шахматовки, 14.06.1901, Петров (MW); Красно-

армейский р-н, с. Садовое, по ручью, 06.1955, Михайлова (SGU); правый берег Волги, с. Садовое, 19.06.1984, Скворцов (МНА); окр. с. Лысые Горы, тенистый лес, 06.1955, Михайлова (SGU); Лысогорский р-н, пос. Нефтяников близ Лысых Гор, 21.07.1992, Еленевский (MW); Б. Карабулак, берег р. Карабулак, 26.06.1950, Ланина (SGU).

#### **Волгоградская обл.**

**B1:** Подтелковский р-н, 15–20 км западнее ст-цы Слащевской, близ хут. Ожогина, лес “Дуброва”, 27–29.05.1968, Скворцов (МНА); Урюпинский р-н, окр. г. Урюпинска, р. Тишанка, 28.06.87, Клинкова (VOLG); Урюпинский р-н, хут. Салтынский, р. Ершиловка, 27.06.87, Клинкова (VOLG);

**B2:** Михайловский р-н, с. Рахинка, долина р. Медведицы, 3.06.1988, Клинкова (МНА); Михайловский р-н, ст-ца Етеревская, 19.06.1977, аноним № 27 (VOLG);

**B3:** Серафимовичский р-н, пойма Дона между хут. Чернополянским и Лебяжьим, 29.07.1993, Шанцер, Крамина (МНА); Серафимовичский р-н, Доно-Арчединские пески, хут. Чернополянский, 29.07.1993, Клинкова (МНА); Арчединский лесхоз, Пильнянское лесничество, 7.06.1960, Богданова, Халилева (MW); Арчединский лесхоз, Выездинское лесничество, 8.05.1960, Воронков (MW); Фроловский р-н., 5 км выше по течению Дона от хут. Выездинский, 25.09.1994, Матвеев № 29, 30 (VOLG); [Жирновский р-н] за с. Бахметьевка, в ольшанике, 24.06.1948, аноним (SGU);

**B5:** Сарепта [10].

### **Р о д 2. *Cystopteris* Bernh.**

*C. fragilis* (L.) Bernh. 1805, Neues Journ. Bot. (Getting.) 1, 2 : 27; Федченко, 1927, Фл. Юго-Востока, 1 : 5; Фомин, 1934, Фл. СССР, 1 : 24; Бобров, 1979, Фл. европ. ч. СССР, 1 : 77. – *C. filix-fragilis* (L.) Borbas, 1900, Balat. Tav. Part. : 314; Пояркова, 1964, в Маевск., Фл.: 54; A. Becker, 1858, Bul. Soc. Nat. Moscou, 38, 1 : 84.

VI–VIII. Встречается в тенистых и влажных, но не сырых и заболоченных лесах, обычно на склонах глубоких балок; предпочитает питательные, хорошо дренированные грунты; отмечается также на каменистых субстрактах, в карстовых воронках.

#### **Саратовская обл.**

**C1:** Балашовский у. [11];

**C2:** [Аткарский у.], каменистый лесной овраг близ с. Лопуховки, 26.06.1901, Петров (MW); Б. Карабулак, берег р. Карабулак, ольшаник, 26.06.1950, аноним (SGU); Татищевский р-н, с. Вязовка, 15.05.1985, Березуцкий (SGU); Татищевский р-н, Ягодная Поляна, на дне оврага, 24.05.1949, аноним (SGU); Красноармейский р-н, с. Садовое, дубрава, 16.06.1958, Левина (SGU); там же неоднократно другие сборы (SGU); [Саратовский р-н], с. Буркин Буерак, 13.07.1989, аноним (SGU); Лысогорский р-н, с. Дурасовка, 27.06.1960, Уварова, Прохоровская (SGU); окр. Лысых Гор, восточный склон возвышенности, 12.06.1963, Капанова (SGU); окр. Саратова, 9-дачная, 10.06.1936, Белотелова (SGU); окр. Саратова, Кумысная Поляна, 1.07.1977, аноним (SGU); окр. Саратова, близ Б. Поливановки, лесной овраг, 06.1953, Михайлова (SGU);

**C3:** Воскресенский р-н, Белогородненское лесничество, 07.1847, Вавилина, Ланина (SGU).

## **Волгоградская обл.**

**B1:** Урюпинский р-н, 4 км ю-в Добринки, 19.05.1982, Белянина, Маценко (МНА); Урюпинский р-н, Шемякинская дача, 8–9.06.1982, Белянина, Удинцева (МНА); Урюпинский р-н, окр. хут. Патраки, 20.05.1982, Белянина, Удинцева (МНА); Алексеевский р-н, 2–3 км Ю ст-цы Усть-Бузулукской, 3–4.06.1982, Белянина, Удинцева (МНА); Урюпинский р-н, Добринка, 08.05.1980, Шкворенко, Орлов № 34 (VOLG); ст-ца Усть-Бузулукская; балка Широкая, 28.06.1978, Володина № 37 (VOLG); Урюпинский р-н, хут. Верхне-Соинский, 04.06.1980, Орлов № 39 (VOLG); Урюпинский р-н, окр. с. Пересыпное, 14.05.1981, Высоцкая, Клинов, Кучер № 45 (VOLG);

**B2:** Алексеевский р-н, окр. ст-цы Алексеевской, 30.04.1982, Клинова (VOLG);

**B3:** Камышинский р-н, между с. Щербаковкой и с. Щербатовкой, 28.05.1981, Белянина (МНА); Ольховский р-н., окр. хут. Щепкино, 21–22.05.1974, Белянина, Маценко (МНА); Дубовский р-н, между с. Полунино и с. Горный Балыклей, балка Березовая, 27.05.1981, Белянина, Маценко (МНА); близ Красного Яра, правобережье р. Медведицы, 22.05.1959, Скворцов (МНА); Камышинский р-н, в 18 км к Ю от Камышина, 19.05.1961, Алексеев (MW); 12 км ю-з Сталинграда, балка Григорова, 12.06.1951, Двораковский, Иванова (MW); Камышинский р-н, 6 км с-з д. Чухонастовки, 25.06.1949, Коренева (MW); 15 км с-з Камышина, Горелый Бугор, 18.06.1950, Коренева (MW); Дубовский р-н, с. Прямая Балка, Ричардова балка в 2 км от села, 1.07.1949, Григорьева, Барсукова (MW); Камышинский р-н, верховья Голой балки, 28.05.1949, Жудова (MW); Дубовский р-н, близ с. Горная Пролейка, 21.06.1981, Сагалаев № 33, 38 (VOLG); Иловлинский р-он, ст-ца Сиротинская, балка Дубровна, 14.06.1979, Ромашкин № 35 (VOLG); Камышинский р-н, совхоз “Терновский”, 07.06.1979, Арешангалиева, Покоева № 36, 55, 56, 57 (VOLG); Дубовский р-н, хут. Полунино, балка Березовая, 27.05.1981, аноним № 40, 42 (VOLG); Камышинский р-н, с. Щербатовка, балка Щербаковка, 27.05.1981, аноним № 46 (VOLG);

**B4:** Суровикинский р-н, близ хут. Пятиизбянского, 11.05.87, Белянина, Сагалаев, Шевырева (МНА); Иловлинский р-н, балка Дубровка между ст-цей Сиротинской и верховьями р. Голубой, 14.06.1979, Макаров (МНА); Клетский р-н, окр. хут. Каменка, 8–10.05.1974, Белянина, Маценко, Скворцов (МНА); балки севернее Калача, 21.05.1972, Коблова (МНА); Серафимовичский р-н, балки высокого правого берега Дона близ ст-цы Усть-Хоперской, 9–10.06.1985, К. Скворцов (МНА); правый берег Дона напротив Калача, 19–20.05.1968, Скворцов (МНА); Дон выше Калача близ ст-цы Трёхостровской, 22.05.1972, Скворцов (МНА); 8 км выше Калача, берег Дона, 21.05.1972, Скворцов (МНА); Калач-на-Дону, 24.04.1973, Елфимова, Ерохина № 43 (VOLG); Суровикинский р-н, Суровикино, 05.05.1977, Ивченко № 44 (VOLG); в 10 км южнее Трёхостровской, 22.05.1972, аноним № 49 (VOLG); балка Грушевая, пр. берег Дона, г. Калач, 29.05.1984, Викторov, Володина № 47 (VOLG); Серафимовичский р-н, хут. Большой, 02.06.1977, аноним № 51 (VOLG);

**B5:** Sarepta, A. Becker (MW).

## **Астраханская обл.**

**A4:** Богдинско-Баскунчакский заповедник [12].

Р о д 1. *Dryopteris* Adans.

1. *D. filix-mas* (L.) Schott, 1834, Gen. Fil.: tab. 9; Федченко, 1927, Фл. Юго-Востока, 1 : 8; Фомин, 1934, Фл. СССР, 1 : 36; Бобров, 1979, Фл. евр. ч., 1 : 81. – *Aspidium affine* Fisch. et Mey., A. Becker, 1858, Bul. Soc. Nat. Moscou, 38, 1 : 84.

VII–VIII. Растение тенистых и влажных лесов, обычно расположенных в глубоких балках и в местах выхода грунтовых вод. Предпочитает богатые темноцветные, рыхлые, торфянистые почвы, избегает чрезмерно увлажненных и надолго заливаемых субстратов, так как избыток влаги ведет к вымоканию корневищ.

**Волгоградская обл.**

**В1:** Подтелковский р-н, 15–20 км западнее ст-цы Слащевской, близ хут. Ожогина, лес “Дуброва”, 27–29.05.1968, Скворцов (МНА); Нехаевский р-н, ст-ца Луковская, 13.07.1987, Оленикова № 351 (VOLG); там же, Абакумова № 352, Алиференко № 353 (VOLG);

**В3:** Сарепта, A. Becker (MW); 12 км ю–ю–з Сталинграда, балка Григорова, 31.05.1951, Двораковский, Иванова (MW); [Дубовский р-н], 5–6 км от Горной Пролейки, лесная балка, 20.07.1949, Жудова (? по почерку) (SGU).

**Саратовская обл.**

**С1:** Балашовский у., у с. Зубриловка, 13.06.1884, Литвинов ?(по почерку) (MW); Екатериновский р-н, р. Сердоба близ с. Бакуры, 21.06.1994, Скворцов, Бочкин, Клинова (МНА);

**С2:** Петровский у., в Верхне-Узенской Даче, ?.1883, Литвинов (MW); [Саратовский у.], овраг на склоне к Волге близ дер. Бельские [хутора]? 14.06.1902, Петров (MW); окр. с. Лысые Горы, 1947, аноним (SGU); там же, 4.07.1956, Похмельных (SGU); Красноармейский р-н, с. Садовое, лес, 10.06.1959, Болотова (SGU); окр. Саратова, с. Буркино, овраг, 26.07.1986, Адливайкина (SGU); Татищевский р-н, к югу от Ягодной Поляны, 1948, аноним (SGU); Татищевский р-н, окр. с. Вязовка, 10.08.1985, Березуцкий (SGU); Б. Карабулак, 114 кв., овраг, 1.07.1950, Миловидова (SGU); там же, в пойме р. Карабулак, 9.07.1938 Кениг (SGU); окр. Саратова, лес близ М. Грузиновки, 06.1956, Михайлова (SGU);

**С3:** Хвалынский, широколиственный лес, 23.07.1938, Кениг (SGU); Воскресенский р-н, Белогордненский лесхоз, 6.08.1948, Воронова (SGU).

**Примечание.** Для окрестностей Волгограда (Сарепта) приводится одна из разновидностей *D. filix-mas* (L.) Schott – var. *affine* (Fisch. et Mey.) Newm. (Федченко, цит. соч.) или *Aspidium affine* Fisch. et Mey. [10], которая отличается от типовой более сложным характером надрезанности края сегментов второго порядка. Изучить распространение этого признака в природных популяциях не представляется возможным, так как местообитание вида в Сарепте, скорее всего, утрачено.

2. *Dryopteris carthusiana* (Vill.) N.P. Fuchs, 1958, Bull. Soc. Bot. France, 105 : 339; Бобров, 1979, Фл. европ. ч. СССР, 1 : 81. – *D. spinulosa* (Mull.) O. Kuntze, 1891, Rev. Gen. Plant, 2 : 813; Федченко, 1927, Фл. Юго-Востока, 1 : 9; Фомин, 1934, Фл. СССР, 1 : 40. – *D. lanceolatocristata* (Hoffm.) Alston, 1954, Brit. Fl. : 5, p.p. excl. typo; Пояркова, 1964, в Маевск., Фл.: 56; Консп. фл. Саратов. обл., 1977, 1 : 9. – *Aspidium spinulosum* Sw. 1802, Journ. Bot. (Gotting.), 2 : 18; A. Becker, 1858, Bul. Soc. Nat. Moscou, 38, 1 : 84.

VI–VIII. Почти все известные местообитания вида связаны с сырыми ольшаниками в притеррасных участках пойм и по берегам родниковых рек, весьма требователен к равномерному в течение года и достаточному увлажнению субстрата, но избегает участков, где вода длительное время покрывает грунт. Предпочитаемые субстраты – торфянистые и торфянисто-илистые.

#### **Саратовская обл.**

**C1:** Екатериновский р-н, с. Бакуры на р. Сердобе, 21.06.1994, Сковцов, Бочкин, Клинова (МПА);

**C2:** [Саратовский у.], близ Шахматовки, 14.06.1902, Петров (MW); окр. Саратова, близ Дер. Грузиновки, 11.07.1923, аноним (SGU); Красноармейский р-н, с. Садовое, 19.06.1984, Сковцов (МНА); Татищевский р-н, с. Ягодная Поляна, 20.05.1948, аноним (SGU); окр. Базарного-Карабулака, 10.08.1984, аноним (SGU); [?] Ивановские торфяники, балка Березовая, 23.07.34, Чигуряева (SGU).

#### **Волгоградская обл.**

**B1:** Подтелковский р-н, 15–20 км западнее ст-цы Слащевской, близ хут. Ожогина, лес “Дуброва”, 27–29.05.1068, Сковцов (МНА); Подтелковский р-н, хут. Шакин, 23–25.06.1976, студ. сборы № 5, 9, 11, 17 (VOLG); Серафимовичский р-н, близ г. Серафимовича, пески по левому берегу Дона, 11.05.1974, Белянина, Маценко, Сковцов (МНА); Урюпинский р-н, хут. Салтынский, 15.06.1987, Клинова (VOLG);

**B2:** Михайловский р-н, Рахинка, 01.06.1983, Бабиченко № 6 (VOLG); Старая Рахинка, оз. Чебаково, 01.06.1983, Поликарпова, Малыгина, Багрий № 7 (VOLG); там же, 31.05.1983, Гончарова, Дорохова и др. № 15 (VOLG); там же, 01.06.1983, Калинина № 13 (VOLG); там же, 01.06.1983, Андреева № 14 (VOLG); Фроловский р-н, 5 км выше по течению Дона от хут. Выездинский, 25.09.1994, Матвеев № 19 (VOLG);

**B3:** Красноярский (Неткачевский) р-н, восточный склон Гусельско-Тетеревятского кряжа на широте с. Тетеревятки, 12.06.1961, Сковцов (МНА); Фроловский р-н, Арчединский лесхоз, 22.06.1986, Коблова, Володина № 1 (VOLG); там же, Дмитриева, 04.07.1983 № 2 (VOLG); там же, 30.06.1984, Чеботарева № 4 (VOLG); там же, 22.06.1986, Теляшева, Михеева № 3 (VOLG); там же, 01.06.1986, Васкес № 8 (VOLG); там же, 06.06.1986, Мишаева № 10 (VOLG); там же, 06.07.1983, Аришина № 12, 20 (VOLG); там же, 05.06.1984, Бирская, Скляр-енко № 16 (VOLG); там же, 02.06.1984, Карасева № 18 (VOLG);

**B4:** Серафимовичский р-н, близ ст-цы Усть-Хоперской, 9–10.06.1985, Сковцов (МНА); Жирновский р-н, с. Алешники, 19.06.1998, Клинова (VOLG);

**B5:** Сарепта [10], там же [13].

**Примечание.** Во Фл. европ. ч. СССР (Бобров, цит. соч.) для региона (Нижн.-Дон., Нижн.-Волж. – редко) приводится *D. lanceolatocristata* (Hoffm.) Alston, в понимании автора обработки близкий к *D. assimilis* S. Walker (*D. expansa* (C. Presl) Fraser-Jenkins et Jermy). Гербарные образцы, подтверждающие обитание в регионе этого вида, свойственного зоне хвойных и смешанных лесов, обнаружить не удалось.

3. *Dryopteris cristata* (L.) A. Gray, 1848, Man. Bot., ed. 1 : 631; Федченко, 1927, Фл. Юго-Востока, 1 : 10; Фомин, 1934, Фл. СССР, 1 : 39; Бобров, 1979, Фл. европ. ч. СССР, 1 : 81. – *Aspidium cristatum* Sw., 1800 in Schrad. Journ. II : 37; Сукачев, 1902, Изв. СПб. ботан. сада, 2, 2.



VI–VII. Обитатель торфянистых субстратов в заболоченных черноольшаниках, произрастающих на выходах грунтовых вод в притеррасных поймах и понижениях между бугристыми песками надпойменных террас.

**Саратовская обл.**

**C1:** Балашовский у. [11]; черноольшаник на границе Ртищевского и Ардакского р-нов [14];

**C2:** [Аткарский у.], р. Медведица против Федоровки, 16.06.1901, Петров (MW); Лысогорский р-н, за Бахметьевкой, в ольшаниках, 24.06.1948, аноним (SGU); с. Шереметьевка Аткарского у. [6]; тенистый лесной овраг на склоне к Волге близ дер. Беленькие хутора Саратовского у. [1]; Татищевский р-н [15]; Базарнокарабулакский р-н, 4 км западнее Базарного Карабулака, овраг Крутые Горы, 12.08.84 [2].

**Волгоградская обл.**

**B1:** Шакинский лесхоз [4];

**B2:** Алексеевский р-н, быв. хут. Березовский [16];

**B3:** Арчединское лесничество [17]; область Войска Донского, пески в Арчединском лесничестве близ Арчеды, 1907, Дубянский (LE).

**Р о д 2. *Gymnocarpium* Newm.**

*G. dryopteris* (L.) Newm. 1851, Phytologist, 4, 1, App.: 24, Бобров, 1979, Фл. европ. ч. СССР, 1 : 84. – *Dryopteris linneana* C. Chr. 1906, Index Fil. 1 : 275; Федченко, 1927, Фл. Юго-Востока, 1 : 11; Фомин, 1934, Фл. СССР, 1 : 43.

Влажные тенистые леса, лесистые балки.

**Саратовская обл.**

**C1:** Балашовский уезд, близ Зубриловки, 13.06.1884, Литвинов (?по почерку) (MW);

**C2:** близ Шахматовки, 4.08.1901, Петров (MW); Саратовский и Татищевский р-ны [15]; Воскресенский р-н, окр. с Чардым, овраг Большой, 12.07.1997, Панин [9]; 5 км с-з пос. Базарный Карабулак, урочище Крутые Вершины, лесной овраг, 5.05.2001, Березуцкий, Шилова, Панин [18];

**C3:** Вольский р-н, ур. Красное Поле, лесной овраг, 07.2000, Брехов (SGU).

**Волгоградская обл.**

**B2:** Арчединское лесничество [17].

**С Е М. *THELYPTERIDACEAE* PICHI SERMOLLI**

**Р о д 1. *Thelypteris* Schmidel**

*T. palustris* Shott, 1834, Gen. Fil.: 10; Бобров, 1979, Фл. европ. ч. СССР, 1 : 85. – *Dryopteris thelypteris* (L.) A. Gray, 1848, Man. Bot., ed. 1 : 630; Федченко, 1927, Фл. Юго-Востока, 1 : 7; Фомин, 1934, Фл. СССР, 1 : 33. – *Aspidium thelypteris* L. 1753, Sp. Pl.: 1071; A. Becker, 1858, Bul. Soc. Nat. Moscou, 38, 1 : 84.

VIII–IX. Обитает на торфянистых или торфянисто-илистых субстратах в местах выхода грунтовых вод, по берегам родниковых речек, в сырых ольшаниках, по краю тростниковых сплавин. Один из наиболее распространенных в регионе папоротников.

**Саратовская обл.**

**C1:** Балашовский р-н [7];

**C2:** Лусогорский р-н, 5 км с-з Бахметьевки, 4.08.1984, Березуцкий (SGU); Аткарский уезд, близ с. Копены, 22.07.1884, [Литвинов] (MW); с. Николаевка Аткарского уезда, с. Курдюм Саратовского уезда [6];

**C3:** Хвалынский р-н, Варваринский з-к, долина р. Арбузной, 10.07.1978, Колеснева (SGU);

**C5:** Краснокутский р-н, Дьяковский лес, 12.09.1965, аноним (SGU); Заволжье, среднее течение р. Еруслан, между с. Дьяковка и с. Салтово, 4–5.06.1983, Скворцов (МНА).

#### **Волгоградская обл.**

**B1:** Урюпинский р-н, хут. Вдоволовка, пойма р. Косарки, 12.06.1990, Клинова (VOLG); Урюпинский р-н, окр. хут. Бугровского, 24.06.1988, Клинова (VOLG); Подтелковский р-н, урочище Шемякин, 29.06.1990, Клинова (VOLG);

**B2:** Михайловский р-н, Рахинское лесничество, 15.06.1959, Гаель (МНА); Алексеевский р-н, хут. Ларинский, 29.07.1981, Сагалаев (МНА); Алексеевский р-н, близ хут. Ларинского, 09.09.1981, Сагалаев № 71 (VOLG);

**B3:** Арчединский лесхоз, Любимовское лесничество, квартал 49, 3.08.1960, Гаель (MW); Арчединский лесхоз, “Березняки”, 7.06.1960, Халилеева (MW); Арчединский лесхоз, урочище Березняки, 8.06.1960, Богданова (MW); там же, 7.06.1960, Воронков (MW); Серафимовичский р-н, 3–5 км с-з хут. Чернополянского, 29.07.1993, Клинова (МНА); Серафимовичский р-н, пойма Дона между хут. Чернополянским и Лебяжьим, 29.07.1993, Шанцер, Крамина (МНА); Серафимовичский р-н, 18–20 км к вост. от хут. Клетскопочтовского, окр. лимана М. Орловский, 6.07.1989, Клинова, Бочкин (МНА); Фроловский р-н, 2 км к северу от хут. Выездинского, 14.06.1992, Шанцер (МНА); Фроловский р-н, 2 км выше по течению Дона от хут. Лебяжий, 24.09.1994, Матвеев № 78, 80 (VOLG); Арчединский лесхоз, 02.06.1984, Кокорина № 69 (VOLG); Михайловский р-н, Старая Рахинка, оз. Чебаково, 01.06.1983, Поликарпова, Малыгина, Багрий № 70 (VOLG);

**B4:** 2-й Донской округ, хут. Ольховский, 3.08.1927, Иванова (МНА); 2-й Донской округ, хут. Подольховый, 4.08.1927, Иванова (MW);

**B5:** Красноармейский р-н, Кордон-Бурук, вдоль русла М. Тингуты, 15.06.1950, Жудова (MW); Красноармейский р-н, 7 км восточнее ж-д. ст. Тингута, Тингутинский лесхоз, пойма Хараусун, 23.08.1950, Несветайлова, Иванова (MW); Сарепта, Беккер (LE).

#### **Р о д 2. *Phegopteris* (C.Presl) Fee**

*Ph. connectilis* (Michx.) Watt, 1867, Canad. Nat. (Geol.), N., S., 3 : 159; Бобров, 1979, Фл. европ. ч. СССР, 1 : 86. – *Dryopteris phegopteris* (L.) C. Chr. 1906, Index Fil.: 284; Федченко, 1927, Фл. Юго-Востока, 1 : 12; Фомин, 1934, Фл. СССР, 1 : 44.

VI–VIII. Влажные лесистые овраги.

**C2:** Базарно-Карабулакский р-н, 5 км западнее Базарного Карабулака, лес в верховьях оврага Крутые Горы, 28.06.1987, Киреев [2].

**Р о д 1. *Asplenium* L.**

*A. ruta-muraria* L. 1753, Sp. Pl.: 1081; Федченко, 1927, Фл. Юго-Востока, 1 : 16; Фомин, 1934, Фл. СССР; 1 : 66; Бобров, 1979, Фл. европ. ч. СССР, 1 : 87.

VII–VIII. Каменистые обнажения (карбонаты, кремнистые породы) с выходами грунтовых вод, на склонах, в расщелинах.

**Волгоградская обл.**

**B4:** Клетский р-н, ст-ца Кременская, глубокие балки по правому берегу Дона, на плотных известняках с выходами грунтовых вод 17.08.1999, Попов, Кулаков и др., (VOLG).

С Е М. *HYPOLEPIDACEAE* PICHI SERMOLLI**Р о д 1. *Pteridiutn* Gled. ex Scop.**

*P. aquilinum* (L.) Kuhn, 1879, Reis. Ost. Afr. 3, 3 : 11; Федченко, 1927, Фл. Юго-Востока, 1 : 17; Фомин, 1934, Фл. СССР, 1 : 83; Бобров, 1979, Фл. европ. ч. СССР, 1 : 95.

VII–VIII. Мезофильный вид с довольно умеренными потребностями к увлажнению субстрата в сравнении с другими папоротниками, обитающими в регионе. Встречается в светлых дубняках, на полянах, опушках, нередко – в искусственных сосняках. Обычно избегает сырых ольшаников и глубокой тени. Популяции вида обычно довольно крупные.

Космополит, встречается на всех континентах, в разных климатических зонах, кроме тундры и резко аридных регионов.

**Саратовская обл.**

**C2:** Окр. Саратова, 3 дачная, 5.06.1953, Волкова (SGU); Саратовский р-н, окр. с. Сергиевского, 06.1976, Мазка (SGU); Красноармейский р-н, с. Садовое, 09.1964, аноним (SGU); Базарно-Карабулакский р-н, с. Белые Горы, 1977, аноним (SGU); Красноармейский р-н, к западу от Садового, березняк, 20.07.1949, 3. Шилина (SGU); окр. Лысых Гор, лес, 2.06.1956, Бабина (SGU); Татищевский р-н, с. Ягодная Поляна, 40 кв., 17.07.1949, аноним (SGU); Петровский р-н, с. Грязнуха, лес, 30.07.1961, Толстов (SGU); Новобураский р-н, ст. Бурасы, 17.08.1950, Панина, Миловидова (SGU); [Калининский р-н], с. Ахтуба, 13.09.1962, Чененко (SGU); Петровский уезд, Усова, Пуничъ (MW); [Аткарский у.] долина р. Медведицы близ с. Лопуховки, 16.06.1901, Петров (MW);

**C3:** Воскресенский р-н, Белогородненский лесхоз, лес у оз. Широкого, 8.08.1949, Вавилина (SGU); окр. Хвалынска, лесной склон г. Богданихи, 29.05.1963, аноним (SGU); Хвалынский р-н, близ с. Алексеевки, 11.07.1993, Скворцов, Шанцер, Полонская и др. (МНА).

Литературные данные:

**Волгоградская обл.**

**B1:** Подтелковский р-н, 15–20 км западнее ст-цы Слащевской, близ хут. Ожогина, лес “Дуброва”, 27–29.05.1968, Скворцов (МНА); Подтелковский р-н, окр. хут. Шакин, Шакинская Дубрава, 27.05.1982, Белянина, Удинцева (МНА); там же, 15.07.1989, Бочкин, Полонская, Клинова (МНА); Нехаевский р-н, ст-ца Луковская; 9.07.1972, Коблова (МНА);

**В3:** Фроловский р-н, Арчединское лесничество, 06.1972, Хотиева (МНА); Фроловский р-н, между дер. Падок и леснич. Пильня, Арчединско-Донские пески, пойма р. Арчеды, 20.07.1993, Шанцер, Полонская (МНА); Арчединское лесничество, 06.1972, Хотиева (МНА); Арчединский лесхоз: №№ 6.81, 7.82 и др. (VOLG); Жирновский р-н, с. Тетеревятка, 14.07.1983, Кувалдина № 11.86 (VOLG); Жирновский р-он, “Синяя гора”, 24.05.1984, Кувалдина, Ужамецкая № 12.87 (VOLG); Жирновский р-он, Красный мост, 25.05.1984, Курманов, Гузенко № 17.92 (VOLG); [Котовский р-н], с. Перещепное [19].

С Е М. *POLYPODIACEAE* BERCHT. ET J. PRESL.

### Р о д 1. *Polypodium* L.

*P. vulgare* L. 1753, Sp. Pl.: 1082; Федченко, 1927, Фл. Юго-Востока, 1 : 19; Фомин, 1934, Фл. СССР, 1 : 85; Бобров, 1979, Фл. европ. ч. СССР, 1 : 96.

VII–VIII. Тенистые влажные леса, преимущественно на каменистых субстратах.

**Саратовская обл.**

**С3:** Базарно-Карабулакский р-н, 2,5 км западнее Базарного Карабулака, единичные особи на небольшом участке смешанного леса в верхней части оврага Церковный, 4.07.1983, Киреев [2].

С Е М. *MARSILEACEAE* MIRB.

### Р о д 1. *Marsilea* L.

1. Листочки по внешнему краю с выемками или волнистые, спорокарпии одиночные, угловатые, на заметных ножках ..... 3. *M. aegyptiaca*
- + Листочки по внешнему краю цельнокрайние, спорокарпии с гладкой поверхностью ..... 2
2. Жилки почти не видны на поверхности листочков и обычно угадываются лишь по системе веером расходящихся от черешка неглубоких ложбинок и ребрышек, спорокарпии почти сидячие, одиночные, округлые ..... 2. *M. strigosa*
- + Темные, анастомозирующие жилки отчетливо видны на листочках, особенно с нижней стороны, спорокарпии на ножках по 2–3, овальные ..... 1. *M. quadrifolia*

1. *M. quadrifolia* L. 1753, Sp. Pl.: 1099; Федченко, 1927, Фл. Юго-Востока, 1 : 23; Фомин, 1934, Фл. СССР, 1 : 91; Бобров, 1979, Фл. европ. ч. СССР, 1 : 97.

VII–IX. Типичными местообитаниями являются мелкие, летом сильно усыхающие пресноводные пойменные водоемы, где растение обитает на песчано-илистых мелководьях, а позднее на обсыхающих прибрежных наносах.

**Саратовская обл.**

**С1:** Балашовский у., окр. с. Кокарева, 06.1921, Монакова (SGU), очень сомнительный образец!;

**С2:** Пойма Волги в окр. Саратова, 06.1973, студ. сборы (SGU); левый берег Волги, против Саратова, мелкий водоем в окр. пос. Тянь-Озинь, 09.1955, Михайлова (SGU);

**C4:** Окр. г. Балакова, озеро Иловатое, 3–4.09.1920, Трауберг (МНА); окр. г. Вольска, 09.1923, Янишевский (SGU);

**C5:** окр. г. Энгельса, 16.06.1938, аноним (SGU).

#### **Волгоградская обл.**

**B6:** Волго-Ахтубинская пойма в окр. г. Волгограда, пос. Новенький, по берегу ерика Осинки, 24.09.1992, Бочкин, Клинова, Третьяков, Еглик, Сагалаев (МНА); Среднеахтубинский р-н, Волго-Ахтубинская пойма, пос. Крупский, 30.07.1986, Клинова (МНА); Краснослободск, оз. Кривое, 29.06.1962, Дейкун, Сизоненко № 354 (VOLG); [Среднеахтубинский р-н], Волго-Ахтубинская пойма, Бакалда, болото, 19.06.1956, С. Зельцер № 359 (VOLG); Среднеахтубинский р-н, пос. Рыбачий, 3.08.1983, Клинова № 355 (VOLG); Среднеахтубинский р-н, пос. Сахарный, Клетский, Вязовка, Суходол, 08.1983, Клинова (VOLG).

#### **Астраханская обл.**

**A1:** Харабалинский р-н, Волго-Ахтубинская пойма, 6 км ю-з пос. Селитренное, 25.08.1993, Клинова (МНА); ст. Чапчачи, высохшие оз., 6.09.1920, Давид (SGU);

**A2:** Астраханский заповедник, 08.1955, Разумовский (МНА); дельта Волги, 1,5–2 км к сев.-зап. от пос. Икрыное, 11.08.1965, Цвелев, Колесникова (МНА); Астраханский заповедник, Камызякский р-н, Трёхизбянский уч-к, левый берег р. Болдушки, 19.08.1936, Белова (MW); Камызякский р-н, ерик в 1,5 км к югу от бугра Б. Попок, 21.07.1951, Востокова, Проскуракова (MW); Камызякский р-н, с. Тузуклей, 5.09.1946, Сидорова (SGU); дельта р. Волги, Астраханский заповедник, Дамчикский уч-к, около усадьбы заповедника, 21.09.1966, Малютин (MW); Астраханский заповедник, Дамчикский уч-к, р. Быстрая, 24.08.1936, Пайдиева (SGU); Астраханский заповедник, Обжоровский уч-к, р. Судачье, 22.07.1936, Крымская (SGU); дельта Волги, с. Чаган, 27.08.1920, Чернов (SGU); дельта Волги, сухой ильмень в окр. с. Беспутное, 4.09.1936, Хвалина (SGU).

2. *M. strigosa* Willd. 1810, Sp. Pl., 5, 1 : 539; Федченко, 1927, Фл. Юго-Востока, 1 : 24; Фомин, 1934, Фл. СССР, 1 : 91; Бобров, 1979, Фл. европ. ч. СССР, 1 : 98.

VII–VIII. Все известные в настоящее время местообитания растения связаны со специфическими водоемами Прикаспийской низменности – лиманами, которые отличает мелководность, большая или меньшая засоленность, преимущественно снеговое питание и временный характер существования (к середине лета они обычно пересыхают). В лиманах растение предпочитает местообитания, где нарушен или разрежен покров из многолетников (нередко, это малопроезжие дороги).

#### **Саратовская обл.**

**C5:** Александровогайский р-н [15].

#### **Волгоградская обл.**

**B5:** Sarepta. 1853. Becker (LE); Сарепта, Беккер (MW);

**B6:** Понижения на о-ве Сарпинском у Сталинграда, 20.07.1930, Фурсаев (SGU);

**B7:** [Быковский р-н], 27–28 км вост. пос. Приморск, лиман Тажи, 19.07.1993, Клинова, Крамина, Крамаренко (МНА); [близ границы Волгоградской обл. в Палласовском р-не], 10 км ю-з ст-цы Кайсацкой, лиман Сунали, 14.06.1993, Клинова, Сагалаев (МНА); там же, 21–22.07.1993, Клинова

(МНА); лиман Могута, Б.Симкин лиман (между Эльтоном и Сайхином) [20]; лиман Медвежий [21]; лиман Сунали близ ж.-д. ст. Эльтон [22]; Ленинск [23]; Николаевский у., лиман Хреноватый, 19.07.1925, Куракин ?(SGU).

#### **Астраханская обл.**

**A2:** указание вида для дельты Волги, окр. пос. Икрыное, 11.08.1965, Цвелев, Колесникова (МНА, det. Н. Цвелев: *M. strigosa*, Willd.), на которое, вероятно, ссылается В.Н. Пилипенко [12], относится к *M. quadrifolia* L.;

**A4:** г. Богдо, ж.-д. ст. Сайхин [23].

**3. *M. aegyptiaca* Willd.** 1810, Sp. Pl., 5, 1 : 540; Б. Федченко, 1927, Фл. Юго-Востока, 1 : 24; Фомин, 1934, Фл. СССР, 1 : 91; Бобров, 1979, Фл. европ. ч. СССР, 1 : 98. – *M. египетская*.

VII–IX. Растение побережий временных, лиманоподобных водоемов, пресных и слабосолоноватых с разреженным покровом крупных околоводных многолетников.

#### **Волгоградская обл.**

**B7:** Имеется лишь одно указание о находке вида в Волгоградской обл.: Николаевский у., село Верхний Балыклей [21], которое, вероятно, погибло при строительстве Волгоградского водохранилища.

#### **Астраханская обл.**

**A1:** Нижне-Волжский край, пойма Волги у с.Петропавловка Владимирского р-на, 6.07.1932, Фурсаев (LE); окр. с. Владимировка и Замьяны [24]; Харабалинский р-н, Волго-Ахтубинская пойма, 6 км ю-з пос. Селитренное, 25.08.1993, Клинова № 356 (МНА); Красноярский р-н, Волго-Ахтубинская пойма, окр. пос. Досанг, 12.08.1998, Клинова (МНА);

**A2:** Астрахань, Блюм (Гербарий Ледебура, LE); Астраханский заповедник, 1-й кордон Дамчикского уч-ка, обочина дороги к югу от Бабятского солончака, 3.07.1980, Сафонов (LE); Володарский р-н, бэровский бугор Змеиный между с. Мешково и с. Ямное [12].

### **СЕМ. SALVINIACEAE T. LEST.**

#### **Род 1. *Salvinia* Seguiet**

***S. natans* (L.) All.** 1785, Fl. Pedem. 2 : 289; Федченко, 1927, Фл. Юго-Востока, 1 : 22; Фомин, 1934, Фл. СССР, 1 : 89; Бобров, 1979, Фл. европ. ч. СССР, 1 : 99.

VII–IX. Пресные водоемы: озера, медленно текущие речки, ерики, старицы.

#### **Саратовская обл.**

**C1:** Балашовский у., оз. Долгое в долине Хопра у с. Зубрилово, 28.07.1925 (SGU);

**C2:** окр. Саратова, долина Волги, 24.08.1914, Раушенбах (SGU); Лысогорский р-н, оз. близ пос. Ветпукта, 29.07.1949, Щепотьев (SGU); Лысогорский р-н, р. Широкий Карамыш близ пос. Широкий Карамыш, Токарева (SGU);

**C3:** за Волгой против г. Вольска, близ Тупилкина, 9.06.1949, аноним (МНА);

**C4:** Пугачевский, Энгельсский р-ны [25];

#### **Волгоградская обл.**

**B1:** Урюпинский р-н, совхоз “Советская Россия”, пойма р. Хопер, 17.06.1986, Татаренко (МНА); Алексеевский р-н, пойма Хопра в окр. быв. хут. Молокановский, 18.08.1986, Белянина, Сагалаев (МНА); Алексеевский р-н, окр. ст-

цы Усть-Бузулукской, водоем в пойме Хопра, 13.07.1987, Клинова (VOLG); **B2:** Заводи на р. Терсе у р.п. Рудня, 15.08.1986, Сагалаев (VOLG); 5 км южнее хут. Ларинка Алексеевского р-на, 18.08.1986, Сагалаев (VOLG); Киквидзенский р-н, окр. р.п. Киквидзе, в русле Бузулука, 22.07.1986, Клинова (VOLG); **B3:** ст-ца Кременская, хут. Лебяжий, 2.06.1886, Литвинов (LE); Арчеда, оз. Рукомойник, 4.08.1913, Новопокровский (LE); Красный Яр, 21.09.1966, Скворцов (МНА); Михайловский р-н, близ с. Глинище, 11–12.09.1979, Матценко, Пономарева, (МНА); Ольховский р-н, окр. с. Солодча, 28.08.1985, Белянина (МНА); Серафимовичский р-н, в 6–7 км к северу от хут. Теркин, 3.07.1989, Бочкин, Клинова № 29 (МНА); Фроловский р-н, пойма Дона между хут. Чернополянским и Лебяжьим, 29.07.1993, Шанцер, Крамина (МНА); р. Иловля, с. Соломатино, 22.08.1984, Горина, № 359 (VOLG); Серафимовичский р-н, лиман у хут. Теркин, 3.07.1989, Клинова, Бочкин (VOLG); Серафимовичский р-н, 18–20 км В хут. Клетскопочтовского, лиман М. Орловский, 5.07.1989, Клинова, Бочкин (VOLG); оз. Лебяжье по р. Иловле у Камышина [24];

**B4:** Клетский р-н, 9 км с-з ст-цы Сиротинской, оз. Жирное, 1.08.1993, Бочкин, Ильминских, Клинова и др. (МНА); ст-ца Клетская, оз. Светленькое, 5.08.1975, Дмитриева, № 361 (VOLG);

**B5:** Sarepta, Becker (MW); Sarepta, Becker, 1851, 1864 (LE); Котельниковский р-н, пос. Красный Яр, Цимлянское водохранилище, 27.09.1989, Рыбникова (VOLG); Сарпинские озера: Пришиб, Светлое, Цаца, Барманцак [26];

**B6:** Среднеахтубинский р-н, пос. Рыбачий, ер. Гнилой, 3.08.1983, Клинова, № 360 (VOLG);

[Среднеахтубинский р-н], Волго-Ахтубинская пойма, совхоз Комсомолец, [пос. Куйбышева]; 2.08.1983, Клинова, № 362 (VOLG); [Среднеахтубинский р-н], Краснослободск, Кривое озеро, 29.06.1962, Мордовина, Васильева № 364 (VOLG); [Среднеахтубинский р-н], Волго-Ахтубинская пойма, р. Судомойка, 2.07.1979, № 365 (VOLG); Среднеахтубинский р-н, окр. пос. Бурковка, 9.08.1990, Клинова (VOLG); Среднеахтубинский р-н, окр. пос. Чапаев, 9.08.1990, Клинова (VOLG); Ленинский р-н, Волго-Ахтубинская пойма в окр. пос. Заплавное, 22.08.1990, Клинова (VOLG); оз. Лаптево у г. Ленинска в волжской пойме ; на о-ве Сарпинском у Сталинграда [24];

**B7:** с. В. Балыклей Николаевского уезда [21].

### **Астраханская обл.**

**A1:** Харабалинский р-н, Волго-Ахтубинская пойма, 9 км ю-з п. Селитренное, протока Харабалык, 24.08.1993, Клинова, Сагалаев, Скворцов (МНА);

**A2:** Флора дельты р. Волги, Коржинский (МНА); Астраханский заповедник, Камызякский р-н, Трёхизбянский участок, 26.08.1935, Белова (MW); Астрахань, в 6 км к югу от с. Осыпной Бугор, 20.09.1966, Малютин, (MW); В 30 км к югу от Астрахани, пос. Правые Раздоры, 3.08.1962, Бельманов (MW); Астраханский заповедник, 08.1955, Разумовский (МНА); Астраханский гос. заповедник, урочище Сазаний култук, 21.09.1981, Крылова (МНА); Астраханская обл., ерик Дарма ок. 5 км западнее Астрахани, 19.08.1993, Сагалаев, Клинова, Шанцер, Костина (МНА); Астраханский заповедник, Дамчикский уч-к, 17.07.1979, Потемкин (SGU); дельта Волги, Астраханский заповедник, Обжоровский уч-к, 1.08.1937, Басов и др. (SGU);

**A3:** Астраханская обл., по границе с Калмыкией, шоссе Астрахань-Элиста, окр. пос. Курченко, 3.07.1987, Сагалаев, Бочкин (МНА).

Р о д 1. *Equisetum* L.**Таблица для определения видов при наличии стробил**

1. Стробилы с остроконечием на верхушке; стебли двухлетние или многолетние, зимующие; зубцы листовых влагалищ с верхушечным шиловидным изогнутым пленчатым придатком .....2
- + Стробилы без остроконечия на верхушке; стебли однолетние .....3
2. Стебли не ветвистые или с редкими короткими боковыми веточками; гребни на стебле с двумя рядами плотно прижатых, толстых, коротких кремневых сосочков; изогнутые придатки на листовых влагалищах рано опадают, реже сохраняются только в самых верхних узлах, стебель темно-зеленый ..... 7. *E. hiemale*
- + Стебли обычно ветвистые, особенно в нижней части; гребни на стебле с морщинками; стебель серо-зеленый; придатки листовых влагалищ сохраняются в большинстве узлов ..... 8. *E. ramosissimum*
3. Зубцы листовых влагалищ в числе 20–30 с шиловидными изогнутыми придатками; спороносный колосок 3–8 см длиной .....2. *E. telmateia*
- + Зубцы листовых влагалищ без шиловидных изогнутых верхушечных придатков; стробилы 1–3(4) см длиной .....4
4. Спороносные побеги буроватые, не ветвистые, отмирают к началу лета и заменяются ветвистыми фотосинтезирующими побегами, отрастающими от корневища; ребра боковых веточек с изогнутыми сосочками; первое междоузлие боковых веточек длиннее соответствующего стеблевого влагалища; зубцы листовых влагалищ нередко сросшиеся по 2–3.....
1. *E. arvense*
- + Спороносные побеги буроватые, весной не ветвистые, позднее зеленеют и образуют боковые веточки .....5
- ++ Стробилы развиваются на обычных ветвистых зеленых побегах .....6
5. Зубцы листовых влагалищ все сросшиеся с помощью пленчатой каймы (позднее нередко разрывающейся); ребра боковых веточек с расставленными прямыми сосочками; зубцы листовых влагалищ шиловидные; боковые веточки не ветвятся.....3. *E. pratense*
- + Зубцы листовых влагалищ сросшиеся по 3–4, реже по 5–7 в бурые листовидные образования; ребра боковых веточек гладкие; боковые веточки дважды ветвятся .....4. *E. sylvaticum*
6. Ребра боковых веточек гладкие; зубцы влагалищ боковых веточек узкотреугольные, центральная полость стебля на поперечном сечении составляет более 0,5 диаметра стебля .....6. *E. fluviatile*
- + Ребра боковых веточек морщинистые; зубцы влагалищ боковых веточек широкотреугольные, с белой перепончатой каймой, центральная полость стебля на поперечном сечении составляет менее 0,3 диаметра стебля.....
5. *E. palustre*

**Таблица для определения видов по вегетативным признакам**

1. Зубцы листовых влагалищ с буроватой пленчатой каймой на боковых сторонах .....2
- + Зубцы листовых влагалищ с узкой белой пленчатой каймой на боковых сторонах или совсем без каймы .....3



- ++ Зубцы листовых влагалищ с верхушечным изогнутым шиловидным пленчатым придатком .....5
2. Зубцы листовых влагалищ все сросшиеся с помощью пленчатой каймы (позднее нередко разрывающейся); ребра боковых веточек с расставленными прямыми сосочками ..... 3. *E. pratense*
- + Зубцы листовых влагалищ сросшиеся по 3–4, реже по 5–7 в бурые листовидные образования; ребра боковых веточек гладкие ..... 4. *E. sylvaticum*
3. Ребра боковых веточек с изогнутыми сосочками; первое междоузлие боковых веточек длиннее соответствующего стеблевого влагалища ..... 1. *E. arvense*
- + Ребра боковых веточек без сосочков (гладкие или с морщинками); первое междоузлие боковых веточек равно или короче соответствующего стеблевого влагалища .....4
4. Поверхность ребер боковых веточек гладкая; зубцы влагалищ боковых веточек узкотреугольные, центральная полость стебля на поперечном сечении составляет более 0,5 диаметра стебля .....6. *E. fluviatile*
- + Поверхность ребер боковых веточек морщинистая; зубцы влагалищ боковых веточек широкотреугольные, с белой перепончатой каймой, центральная полость стебля на поперечном сечении составляет менее 0,3 диаметра стебля .....5. *E. palustre*
5. Гребни на стебле с морщинками; стебель серо-зеленый ..... 8. *E. ramosissimum*
- + Гребни на стебле гладкие; стебель желтоватый или буроватый ..... 2. *E. telmateia*
- ++ Гребни на стебле с двумя рядами плотно прижатых, толстых, коротких кремневых сосочков; стебель темно-зеленый .....7. *E. hiemale*
1. *E. arvense* L. 1753, Sp. Pl.: 1061; Ильин, 1927, Фл. Юго-Востока, 1 : 26; Ильин, 1934, Фл. СССР, 1 : 103; А. Бобров, 1974, Фл. европ. ч. СССР, 1 : 63.
- IV–V. По берегам рек, озер и других водоемов, в пойменных лесах и на более сырых местах лесистых балок, на выходах грунтовых вод. В отличие от более влажных районов не агрессивен и редко сорничает.
- Голарктический (северный внутропический).

#### Саратовская обл.

C1: Балашовский уз., с. Зубриловка, 11.06.1884, Д. Литвинов ? (MW), Балашовский у., 1872–1874, Орлова (MW); Балашовский у., окр. с. Макарово, имение Отрадное, 07.1921, Монакова (SGU);

C2: [Аткарский у.], обрывистый берег р. Медведицы близ Лопуховки, 8.06.1901, Петров (MW); [Аткарский у.], болотистые берега Лебяжьего озера близ Шереметьевки, 1.06.1901, Петров (MW); Саратовская губ. и уезд Мар Учил, Смирнов (MW); Екатериновский р-н, близ с. Бакуры на р. Сердобе, 21.06.1994, Клинова (л.н.); [Красноармейский р-н], левый берег Волги у с. Н. Банновка, 9.08.1938, Феофанова (SGU); Красноармейский р-н, с. Садовое, 23.06.1955, Зейф (SGU); окр. Лысых Гор, пойма, 13.06.1966, Гальченко (SGU); окр. Саратова, долина Волги, Зеленый о-в, 12.08.1944, Тарасов (SGU); Татищевский р-н, с. Ягодная Поляна, 12.07.1949, аноним (SGU); Аткарский р-н, с. Озерное, пойменный луг по р. Идолге, 1.08.1980, Пантеева (SGU); Базарный Карабулак, сырой луг, 3.05.1980, Сецинская (SGU); Широко-Карамышский р-н, с. Большая Дмитровка, на б. Б. Карамыша, 7.06.1939,

Селиванова (SGU); Петровский р-н, 2-я Березовка, аноним (SGU);  
**С3:** окр. Хвалынска, 31.05.1963, аноним (SGU); Воскресенский р-н, с. Андреевка, 24.06.1954, Позе (SGU);  
**С4:** Ивантеевский р-н, около Журавлихи, 25.05.1960, Щетинина (SGU); Духовницкий р-н, Дальний Сосняк, 8.07.1960, Щетинина (SGU); Пугачевский р-н, против с. Преображенки, на бер. Иргиза, 20.06.1028, Тереножкин (SGU);  
**С5:** В 4 км от Озинок, незакрепленные пески, 3.09.1950, аноним (SGU); г. Ершов, опытная станция НИИСХ ЮВ, Бурное (SGU); Краснокутский р-н, с. Дьяковка, по бер. Еруслана, 6.06.1959, Худякова (SGU); Заволжье, среднее течение р. Еруслан, между с. Дьяковка и с. Салтово, 4–5.06.1983, Скворцов (МНА).

### **Волгоградская обл.**

**В1:** Подтелковский р-н, быв. хут. Ряутский, 28.05.1982, Белянина, Удинцева (МНА); Подтелковский р-н, окр. с. Федосеевка, аноним (VOLG); Урюпинский р-н, пойма Хопра между хут. Патраки и ст. Михайловской, 20.05.1982, Белянина, Удинцева (МНА); Урюпинский р-н, с. Акуловка, 13.05.1981, Федосеенко, Демин, Рыбалкин № 335 (VOLG); окр. Урюпинска, 28.06.1987, Клинова № 350 (VOLG); Алексеевский р-н, окр. хут. Реченского, 17.07.1988, Клинова (МНА); Алексеевский р-н, ст-ца Усть-Бузулукская, балка Широкая, 28.06.1978, Володина № 346 (VOLG);

**В2:** Михайловский р-н, близ с. Глинище, 11–12.09.1979, Маценко, Пономарева (МНА); Алексеевский р-н, правобережье р. Бузулук у хут. Стежки, 2.05.1988, Сагалаев (МНА); Еланский р-н, с. Терновое, р. Терса, балка Дубовая, 13.06.1988, Клинова (МНА);

**В3:** Камышинский р-н, долина р. Щербаковки между с. Щербаковка и с. Щербатовка, 30.05.1981, Белянина (МНА); Камышинский р-н, с. Щербаковка, долина реки, 17.09.1982, Володина, Клинова, Сагалаев № 336 (VOLG); Дубовский р-н, между с. Полунине и с. Горный Балыклей, балка Березовая, 27.05.1981, Белянина, Маценко (МНА); Иловлинский р-н, левый берег Дона близ ст-цы Панышино, 8.09.1974, Маценко, Гогина (МНА); Фроловский р-н, пески вдоль трассы Фролово-Михайловка, 30.05.1974, Белянина, Маценко (МНА); песчаный берег р. Липовки ниже с. Липовки Горно-Балыклейского р-на, 13.05.1949, Жудова (MW); солончаковая низина в 5 км на юго-запад от с. Романовки Горно-Балыклейского р-на, 21.08.1949, Жудова (MW); Камышинский р-н, совхоз Терновский 8.06.1919, Цимбалова, Золотко № 322 (VOLG); г. Волгоград, Ангарский пос., 14.05.1960, Сабанеева № 320 (VOLG); ~!г. Волгоград, Торная Поляна, 14.06.1966, Филина, Белоусова и другие № 321 (VOLG); Арчединский лесхоз, 4.06.1986, Васкес, Бардикова № 330 (VOLG); Жирновский р-н, Тетереватка, 25.05.1984, Гулов, Гаврикова № 340 (VOLG); Иловлинский р-н, вблизи ст-цы Сиротинской, 7–12.06.1990, Шелудянкина, Николенко и др. № 325 (VOLG); Камышинский р-н, хут. Терновка, 6.06.1979, Панова, Починова № 332 (VOLG); Дубовский р-н, хут. Полунина, б. Березовая, 27.05.1981, Сагалаев, Володина 342 (VOLG);

**В4:** Калач-на-Дону, левый песчаный берег Дона, 21.08.1951, Перовская (МНА); Суровикинский р-н, близ хут. Пятиизбянского, балка Петиповская, 12–13.05.1987, Белянина, Шевырева, Сагалаев (МНА); Верховья р. Голубой близ хут. Теплового, 3.06.1939, Смирнов (MW); Серафимовичский р-н, близ хут. Крутовского, Клинова (МНА); Фроловский р-н, ольшаник 2 км севернее хут. Зимняцкого, 24.08.1994, Сагалаев, Матвеев (МНА); Высокий пра-

вый берег Дона против Калача, 14–20.05.1968, Скворцов (МНА); Серафимовичский р-н, балки высокого правого берега Дона близ ст-цы Усть-Хоперской, 9–10.06.1985, Скворцов (МНА); Калачевский р-н, пойма р. Голубой возле хут. Большоголубинский, 3.08.1993, Сагалаев, Костина (МНА); Сиротинский р-н, близ хут. Хлебного на Дону, 15.06.1950, Смирнов, Левин, Киселева, Крапивина (MW); Верховья р. Голубой близ хут. Теплого, по днищу лога Бурова, 9.06.1939;

**B5:** окр. пос. Сарепта, верховья Чапурниковской балки, 10.05.1990, Бочкин, Володина, Сагалаев, Полонская (МНА); южная окраина Волгограда, по днищу Чапурниковской балки близ Сарепты, 22.05.1993, Сагалаев (МНА); Волгоград, юго-зап. окраина, Чапурниковская балка, 24.05.1962, Скворцов (МНА); Светлоярский р-н, в 9 км ж-д. ст. Тингута, по берегу р. Большая Тингута, 17.05.1990, Бочкин, Клинова, Полонская (МНА); Сталинградская обл., 12 км ю-з Сталинграда, в балке Совхозной, 31.05.1950, Двораковский (MW); Красноармейский р-н, в 12 км на юг от Сталинграда, 29.05.1950, Жудова (MW);

**B-АП:** Среднеахтубинский р-н, окр. г. Краснослободск, 15.07.1999, Клинова (VOLG); там же пос. Клетский, 21.08.2001, Клинова (VOLG);

**B7:** Северный Прикаспий, восточный берег оз. Эльтон, 21.07.1952, Непли (МНА).

#### **Астраханская обл.**

**A1:** Ахтубинский р-н, пос. Болхуны, 15.08.97, Клинова, Сагалаев (VOLG); Черноярский р-н, пос. Ушаковка, 22.08.97, Клинова (VOLG).

#### **Примечание.**

Имеется единственный сбор с территории флоры (Волг. обл., Серафимовичский р-н, близ хут. Крутовского, по берегу ручья возле озера, 16.06.1994, Г. Клинова (МНА), со стробилами на зеленых побегах. Возможно, является гибридом *E. × litorale* Kuhl. ex Rupr. (*E. arvense* L. × *E. fluviatile* L.).

**2. *E. telmateia* Ehrh.** 1783, Hannover Mag. 18 : 287.

V–VI. Берега водоемов, на выходах грунтовых вод.

Европа, Малая Азия, Сев. Африка, Вост. и Сев. Америка.

#### **Волгоградская обл.**

**B3:** окр. Волгограда, пос. Дзержинец, пруд в балке, впадающей в Волгоградское водохранилище, суглинистое побережье, 5.05.95, Болдырев (VOLG).

**Примечание.** Очень редкий вид, лишь недавно обнаруженный в регионе. Учитывая искусственный характер водоема, не исключена вероятность заноса.

**3. *E. pratense* Erhr.** 1784, Hannover Mag. 9 : 138; Ильин, 1927, Фл. Юго-Востока, 1 : 27; Ильин, 1934 Фл. СССР, 1 : 104; А. Бобров, 1974, Фл. европ. ч. СССР, 1 : 64.

VI–VII. Голарктический (северный внетропический).

#### **Саратовская обл.**

**C1:** [Балашовский у.], окр. с. Макарово, имение Отрадное [07.1921, Монакова] (SGU);

**C2:** [Аткарский уезд], берега Медведицы близ Лопуховки, 29.06.1902, Петров (MW); Петровский у., г. Усов (MW); близ Саратова, г. Навашин (MW); Базарный Карабулак, пойменная дубрава, 7.07.1938, Кениг (SGU); Татищевский р-н, с. Ягодная Поляна, 15.08.1948, аноним (SGU); Петровский у., близ Д. Сосновки, 06.1923, аноним (SGU); окр. Саратова, лесной овраг между

К. Поляной и Поливановой, 12.08.1919, Казакевич (SGU);

**С3:** Хвалынский у., кн. Галицын (MW); Хвалынский, липово-сосновый лес, 1.07.1962, аноним (SGU);

**С4:** Энгельсский р-н [25]; указания для Энгельсского района кажутся сомнительными из-за отсутствия соответствующих местообитаний.

#### **Волгоградская обл.**

**В1:** Подтелковский р-н, хут. Ожогин [27]; Урюпинский р-н, окр. хут. Бубновского, байрачный лес по правому берегу Хопра, 1 5.06. 1990, Клинова (VOLG);

**В3:** Дубовский р-н, с. Горно-Водяное, балка Панькова [27];

**В4:** Калачевский р-н, глубокие балки по Дону против г. Калача [27].

**4. *E. sylvaticum*** L. 1753, Sp. Pl.: 1061; Ильин, 1927, Фл. Юго-Востока, 1 : 27; Ильин, 1934, Фл. СССР, 1 : 107; А. Бобров, 1974, Фл. евр. ч. СССР, 1 : 64.

IV–V. Сырые тенистые лесные местообитания, преимущественно на выходах грунтовых вод.

Голарктический (северный внетропический).

#### **Саратовская обл.**

**С1:** Балашовский у., с. Макарово, имение Отрадное, 07.1921, П. Монакова (SGU);

**С2:** Красноармейский р-н, с. Садовое, 23.06.1958, Орлова (SGU); окр. Саратова, дача б. Слепцова, 24.06.1823, аноним (SGU); окр. Саратова, Разбойщина, по дну Митькина оврага, 3.08.1928, Михайлова (SGU); Базарный Карабулак, у родника, 25.06.1950, Ланина, Миловидова (SGU); Базарно-Карабулакский р-н, д. Ивановка, лес, 13.05.1966, аноним (SGU); Аткарский у., окр. Аткарска, “Дубрава”, 14.06.1918, Чернов (SGU);

**С4:** Ивантеевский р-н, окр. с. Яблоневого Гай, 12.06.1949, Каракаш № 464 (MW).

#### **Волгоградская обл.**

**В3:** Камышинский р-н, с. Таловка, 15.07.1949, Григорьева (MW); Камышинский р-н, окр. с. Щербатовка, 22.07.1997, Попов (VOLG), [Камышинский р-н], лес поймы р. Иловли около пос. Петров Вал, 1971, Самсонов (SGU); [Котовский р-н] с. Перещепное (Скворцов, 1959); Жирновский р-н, “Красный Мост”, пойма р. Медведицы, 22.05.1984, Гаврилова, Гулов, Айриян 272 (VOLG);

**В4:** урочище Груши на правобережье Дона близ границы Ростовской и Волгоградской обл. [4].

**5. *E. palustre*** L. 1753, Sp. Pl.: 1061; Ильин, 1927, Фл. Юго-Востока, 1 : 28; Ильин, 1934, Фл. СССР, 1 : 108; А. Бобров, 1974, Фл. европ. ч. СССР, 1 : 63.

VI–VII. По берегам водоемов и на переувлажненных местообитаниях у выходов грунтовых вод.

Голарктический (северный внетропический)

#### **Саратовская обл.**

**С1:** Балашовский у., окр. с. Макарово, 9.08.1921, Монакова (SGU);

**С2:** [Аткарский у.], оз. Лебяжье близ с. Шереметьевки, 1901, Петров (MW).

#### **Волгоградская обл.**

**В2:** Михайловский р-н, край оз. Чебаково близ Рахинка, 3.06.1983, Калинина № 276 (VOLG); Новоаннинский р-н, хут. Сатаровский, 24.06.1987, Старицкая, Покидова, № 275 (VOLG);

**В3:** Камышинский р-н, 2 км на запад с. Белогорки, 8.08.1949, Жудова (MW); **Примечание.** Несмотря на весьма устойчивые отличия между *E. palustre* L. и *E. arvense* L. по соотношению длины первого междоузлия боковой веточки и соответствующего влагалища на стебле, а также другим признакам, эти два вида особенно часто смешиваются при определении. Большая часть просмотренных образцов, определенных как *E. palustre* L., на самом деле относится к *E. arvense* L. А приведенный список местобитаний вида говорит о том, что *E. palustre* L. является одним из наиболее редких хвощей в Нижнем Поволжье.

**1. 5. *E. fluviatile* L.** 1753, Sp. Pl: 1062; А. Бобров, 1974, Фл. европ. ч. СССР, 1 : 66. *E. heleocharis* Ehrh. 1783, Hannover Mag. 18 : 286; Ильин, 1927, Фл. Юго-Востока, 1 : 28; Ильин, 1934, Фл. СССР, 1 : 108; – *E. limosum* L. 1753, Sp. Pl: 1062; Петров, 1905. Матер. к позн. фауны и флоры России. Отд. бот. М., Вып. 5.

VI–VII. Весьма требователен к условиям увлажнения, типичными местобитаниями являются мелководья пойменных водоемов и субстраты, постоянно насыщаемые выходящими на поверхность грунтовыми водами (днища балок, родниковые ручьи и речки, ольшаники и т.д.); предпочитает торфянистые или торфянисто-илистые отложения, реже обитает на песчаных грунтах.

Голарктический (северный внетропический).

#### **Саратовская обл.**

**С1:** Окр. Балашова, пойма Хопра, болото, 6.06.1934, Куничкина (SGU); Балашовский у., у Перевесинки, в пойме Хопра, Монакова (SGU); Балашовский у., имение Отрадное, 07.1921, Монакова (SGU);

**С2:** [Аткарский у.], оз. Лебяжье близ Шереметьевки, 5.06.1901, Петров (MW); Петровский уезд, с. Даниловка, VII?. 1883, Литвинов (MW); Широко-Карамышский р-н, р. Медведица, 29.06.1961, Кутейников (SGU); Аткарский у., окр. Николаевки, 30.06.1919, Беляков (SGU); Татищевский р-н, с. Ягодная Поляна, 7.07.1949, аноним (SGU); Татищевский р-н, Октябрьский городок, 07.1937, Новокрещенов (SGU);

**С4:** [Пугачевский р-н], Чапаевский зерносовхоз, около Брыкова пруда, 27.07.1930, Тереножкин (SGU); С4: 30 км ю-ю-з Красного Кута, окр. с. Дьяковки, 25.06.1993, Скворцов, Бочкин, Клинова и др. (МНА).

#### **Волгоградская обл.**

**В1:** Нехаевский р-н, хут. Захоперский, пойма Хопра, 3.07.1987, Клинова, Викторов № 268 (VOLG); окр. Урюпинска, 28.06.1987, Клинова № 274 (VOLG); Урюпинский р-н, окр. хут. Бугровского, 24.06.1988, Клинова (VOLG); Подтелковский р-н, урочище Шемякин, 1.07.1990, Клинова (VOLG); Алексеевский р-н, окр. хут. Бабинский, оз. Бабинское, 20.08.1986, Белянина, Сагалаев (МНА); Кумылженский р-н, хут. Глазуновский, 19.01.1938, Широкова (SGU);

**В2:** Михайловский р-н, Рахинское лесничество, 7–8 км вост. г. Михайловка, 30.05.1988, Клинова (МНА); Еланский р-н, с. Терновое, р. Терса, 11.06.1988, Клинова (МНА); Серафимовичский р-н, 19–20 км с-в хут. Клетско-Почтовского, лиман Малый Орловский, 29.07.1993, Сагалаев, Бочкин, Ильминских (МНА); Фроловский р-н, хут. Выездинский, 23.06.1991, Клинова (VOLG); Арчадинское лесничество. Чернь (Сукачев, 1902); Ольховский

р-н, ж.-д. ст. Зензеватка, 2.06.1986, Клинова (VOLG); Жирновский р-н, с. Б. Князевка, 16.08.1989, Клинова (VOLG);

**B5:** Светлоярский р-н, в 10 км вост. ж.-д. ст. Тингута, пойма р. Б. Тингута, 16.05.1990, Бочкин, Клинова, Полонская (МНА).

#### **Астраханская обл.**

**A3:** Ахтубинский р-н, Н. Баскунчак, водоем у пионерлагеря, 27.05.1990, Клинова, Шанцер и др. (МНА).

**7. *E. hyemale* L.** 1753, Sp. Pl.: 1062; Ильин, 1927, Фл. Юго-Востока, 1 : 29; Ильин, 1934, Фл. СССР, 1:110; Бобров, 1974, Фл. европ. ч. СССР, 1 : 6.

VII–IX. По светлым байрачным и пойменным лесам, на мезофильных склонах степных балок, в песчаных массивах при неглубоком залегании грунтовых вод; предпочитает рыхлые, хорошо дренированные субстраты.

#### **Саратовская обл.**

**C2:** [Аткарский у.], пойма р. Былгазы, 4.06.1901, Петров (MW); г. Саратов, Зеленый о-в, около оз. Бритвенного, 16.08.1938, Князевская (SGU); левобережье Волги, Н. Банновка, 16.08.1938, Феофинова (SGU); Широко-Карамышский р-н, с. Б. Копены, у Белого озера, 25.07.? Кружилина (SGU); за Бахметьевкой, притеррасье, дубовый лес, 24.06.1948, аноним (SGU); Базарный Карабулак, лесхоз, 53 кв, 12.07.1950, Миловидова, Ланина (SGU); Красноармейский р-н, с. Садовое, 2.07.1955, Сносирская и др. (SGU);

**C3:** Хвалынский у., кн. Голицына (MW); Вольский р-н, Первомайское лесничество, 13.07.1950, Зайцева (SGU);

**C4:** Духовницкий р-н, сосняк, 8.07.1960, Щетинина (SGU);

**C5:** [Краснокутский р-н.], около Дъяковки, 4.10.1937, Кениг (SGU); с. Ровное, близ Ерика, 5.07.1951, ЗИС (SGU).

#### **Волгоградская обл.**

**B1:** Подтелковский р-н, хут. Шакин, 8.05.1976, аноним № 279 (VOLG); Урюпинский р-н, окр. хут. Бугровского, пойма р. Хопра, 24.06.1988, Клинова (VOLG); **B2:**

**B3:** Фроловский р-н, между дер. Падок и лесничеством Пильня, Арчединско-Донские пески, пойма р: Арчеды, 20.07.1993, Шанцер, Полонская (МНА); Сталинградская обл., Камышинский р-н, в 6 км с-з. дер. Чухонастовки, 25.06.1949, Коренева (MW); Арчединский лесхоз, 3.06.1984 Складенко, Максимова № 281 (VOLG);

**B4:** Суровикинский р-н, близ хут. Пятиизбянского, балка Петиповская, 11.05.1987, Белянина, Сагалаев, Шевырева (МНА); Сиротинский р-н, к западу от хут. Хлебного, 2.07.1950, Левин (MW) **B7:** Пески по Еруслану, 14.08.1952, Nikitin (MW).

**Примечание.** В регионе достаточно широко распространен гибрид *E. hyemale* – *E. × moorei* Newm. (*E. hyemale* L. × *E. ramosissimum* Desf.). От родительских видов *E. × moorei* хорошо отличается габитуально, так как побеги на длинных корневищах располагаются поодиночке, не образуя куртинок, как это свойственно *E. hyemale* L. и *E. ramosissimum* Desf.; многие морфологические признаки гибрида являются переходными (ярко-зеленые или серо-зеленые неветвистые стебли, сплюсцивающиеся при гербаризации; неустойчивые признаки поверхности стебля и боковых веточек: на одних побегах ребра морщинистые, как у *E. ramosissimum*, на других – с двумя рядами бугорков, как у *E. hyemale*). Особенно часто такие экземпляры встречаются в

Волго-Ахтубинской пойме, где отмечается также и типичный *E. ramosissimum*, но пока не обнаружен настоящий *E. hyemale*. В гербарии А. Becker экземпляр такого типа из окр. Сарепты (MW) определен как *E. elongatum* Willd. Кроме того, *E. × moorei* обнаружен в следующих пунктах:

**В3:** Серафимовичский р-н, Арчединско-Донские пески, 18–20 км от хут. Клетскопочтовского, 4.07.1989, Клинова, Бочкин (МНА);

**В4:** Сиротинский р-н, к ю-з от хут. Бурова на Дону, венцы, 17.06.1950, Смирнов, Левин, Павлов, Крапивина (MW); **В6:** [Волго-Ахтубинская пойма], Громки, 28.06.1986, Теляшева, Михеева № 280 (VOLG); г. Волгоград, о-в Голодный, 25.07.1993, Бочкин, Ильминских (МНА);

**8. *E. ramosissimum* Desf.** 1799, Fl. Atl. 2 : 398; Ильин, 1934, Фл. СССР, 1 : 109; А. Боборов, 1974, Фл. европ. ч. СССР, 1 : 66; – *E. ramosum* Schleich. A. Becker, 1858, Bul. Soc. Nat. Moscou, 38, 1 : 83.

Голарктический (южный умеренный).

### **Саратовская обл.**

**С2:** Аткарский у., по склонам к р. Дюне, 1919, Беляков (SGU); Красноармейский р-н, с. Садовое, 28.06.1955, Зубкова (SGU); окр. Саратова, дорога на Кумысную Поляну, 2.07.1947, Тарасов (SGU); [Татищевский р-н], Ягодная Поляна, 25.06.1949, аноним (SGU);

Ворошиловский р-н, с. Пудовкино, 21.06.1938, аноним (SGU); окр. ст-цы Разбойщина, 1.07.1957, Бурханова (SGU).

### **Волгоградская обл.**

**В1:** Подтелковский р-н, окр. хут. Попов, 28.05.1982, Белянина, Удинцева (МНА); Подтелковский р-н, окр. быв. хут. Ряутский, 28.05.1982, Белянина, Удинцева (МНА);

**В2:** Новоаннинский р-н, хут. Сатаровский, балка Дубовая, 24.06.1987, Старицкая, Покидова № 300 (VOLG);

**В3:** 58 км с-с-в Камышина, долина р. Даниловки к востоку – пос. Даниловка, 4.06.1993, Сагалаев, Клинова (МНА); Камышинский р-н, Камышинский опорный пункт ВНИАЛМИ, у водосборного бассейна, 9.06.1950, Барсукова (MW); Камышинский р-н, в 4 км на с-з от с. Чухонастовки, 7.05.1950, Жудова (MW); Городищенский р-н, 3 км к З от ж-д ст. Горьковской, балка Яблонева, 13.05.1990, Бочкин, Сагалаев, Полонская (МНА); Дубовский р-н, близ 1,5 км ю-в с. Прямая Балка, 11.06.1949, Григорьева (MW); Арчединский лесхоз, 18.06.1960, Грошева, Небольсина № 302 (VOLG); Камышинский р-н, хут. Терновка, 6.06.1979, Фролова, Колыхалова № 318 (VOLG); р.п. Иловля, пески на восточной окраине, 17.07.1969, Коблова № 286 (VOLG); Фроловский р-н, Арчединский лесхоз, 22.06.1986, Коблова? № 287 (VOLG); Арчединский лесхоз, 12.06.1987, Алтанец № 291 (VOLG); окр. Дубовки, 31.05.1957, Слуцкая № 296 (VOLG); ст. Качалино, 22.06.1978, Бурмистрова, Дубовая, Бондарева № 297 (VOLG); возле ст. Чапурники, около ж-д полотна, Матвеев № 288 (VOLG);

**В4:** Верховья Голубой, пойма, 20.05.1938, Смирнов (MW); Сиротинский р-н, близ ст-цы Трехостровской на Дону, основание восточного склона между Трехостровской и хут. Акатовым, 4.06.1950, Смирнов, Левин, Крапивина, Киселева (MW); Калачевский р-н, пойма р. Голубой близ хут. 2-го Голубинского, 13.06.1991, Шанцер, Сагалаев, Клинова, Крамаренко (МНА); Калачевский р-н, 1-я терраса правого борта долины р. Голубой, 15.06.1991, Шанцер, Клинова, Крамаренко, Сагалаев (МНА); Калачевский р-н, пойменные луга по р. Голубой возле хут. Большеголубинский, 4.08.1993, Сагалаев, Костина (МНА);

Чернышковский р-н, Цимлянские пески, ок. 8 км к ю-в от хут. Морского, 4.07.1991, Клинова, Шанцер (МНА); Доно-Цимлянские пески, между хут. Морской и Комаров, 3.08.1993, Клинова, Шанцер (МНА); Доно-Цимлянские пески, ок. 10 км севернее от хут. Додонов, 5.08.1993, Клинова, Шанцер (МНА); Серафимовичский р-н, хут. Большой, 1.06.1977, студ. сборы № 285 (VOLG);

**B5:** Сарепта, Becker Г.О.А. (MW); Сарепта, глинистый склон к р. Сарпе, 14.07.1928, Смирнов (MW); Волгоград, Сарепта, склоны Ергеней, 30.06.1989, Бочкин, Сагалаев, Клинова, Полонская (МНА); окр. Волгограда, близ пос. Сарепты, Чапурниковская балка, 1.07.1976, Маценко (МНА); Красноармейский р-н, Тингутинский лесхоз, склоны балки Хараусун, 2.07.1950, Иванова, Несветайлова (MW); Красноармейский р-н, Тингутинский лесхоз, луг в низовьях Хараусун, 21.06.1950, Жудова (MW); Ергени, песчаное днище южного истока Тингутинской балки, 4.08.1964, Алексеев (MW); Котельниковский р-н, хут. Красный Яр, 20.07.1990, Клинова (VOLG); Светлоярский р-н, сев. оконечность оз. Цаца, по руслу р. Ласты, 29.08.1990, Клинова (VOLG);

**ВАП:** пойма Волги у Волгограда, Бакалда, 12–13.09.1966, Скворцов (МНА); Волго-Ахтубинская пойма, р-н оздоровительного лагеря, 24.05.1973, Никитлева, Кузьмина № 310 (VOLG); Среднеахтубинский р-н, Вязовка, 15.09.1977, аноним № 313 (VOLG); **B7:** Северный Прикаспий, вост. берег оз. Эльтон, 21.07.1952, Непли № 616 (МНА).

#### **Астраханская обл.**

**A1:** Енотаевский р-н, с. Пришиб, пойма, 25.08.1934, Клетухина (SGU); Досанг, 0,5 км к югу от пос., между р. Ахтуба и ж.-д., аноним, 4.06.1941 (SGU); Флора Дельты Волги, Коржинский, (МНА); пос. Степной, 12.05.1950, Николаев (MW);

**A3:** Подножие горы Б. Богдо, 22.06.1952, Непли (МНА); гора Б. Богдо близ оз. Баскунчак, пионерлагерь к северу от горы, 27.05.1993, Клинова, Рыбникова, Сагалаев, Шанцер (МНА); Оз. Баскунчак, гора Б. Богдо, 29.05.1994, Попов (МНА).

#### **Республика Калмыкия.**

**K2:** шоссе Элиста – Ставрополь, 20 км ю-з Элисты, склоны Ергеней, 7.07.1987, Сагалаев, Бочкин, Потапова (МНА); Целинный р-н, территория племсовхоза им. Калинина, балка Песчаная, 10.05.1981, Белянина, Маценко (МНА); М.-Дербетовский р-н, ю-з склон балки системы р. Ласты, 5 км восточнее с. Плодовитое, 5.08.1948 Каден (MW); М.-Дербетовский р-н, южная окраина д. Кожевня, 5.08.1948, Каден № 485 (MW); Малодербетовский р-н, 14 км к востоку от пос. Плодовитое, 18.05.1981, Белянина, Маценко (МНА); 15 км ю-з от Элисты, 15.06.1994, Скворцов, Костина (МНА); ю-в от Элисты, 5 км ю-в хр. Хамур, балка Найн-Шар, Майоров, Шанцер (МНА); Целинный р-н, 10 км ю-з Элисты, верховья р. Найн-Шар, 13–15.08.1993, Сагалаев (МНА); Сарпинский р-н, 4 км к западу от пос. Бурбин, долина р. Зельмень, 21.05.1981, Белянина, Маценко (МНА).

Выражаю глубокую признательность кураторам гербариев, в которых приходилось работать, а также всем коллегам за помощь при проведении полевых работ и в ходе подготовки этой работы.

Полевые сборы выполнялись в том числе и совместно с сотрудниками ГБС РАН в рамках реализации проектов РФФИ ((гранты 93-04-06762, 96-04-48474, 98-04-49267) и МНФ (гранты N1B000 и N1B300); руководитель проектов – проф. А.К. Скворцов.



1. Петров С. Растительность Аткарского и южной части Саратовского уездов Саратовской губернии (по наблюдениям за лето 1901 г. и лето 1902 г.) // Материалы к познанию фауны и флоры России. Отд. ботан. М., 1905. Вып. 5. С. 1–104.
2. Киреев Е.А. Материалы к флоре Саратовской области // Вопросы ботаники Нижнего Поволжья: Межвуз. науч. сб. Саратов, 1993. Вып. 7. С. 66–71.
3. Skvortsov A.K. Die Baumbirken an der südöstlichen Grenze ihrer europäischen Verbreitung (im Gebiet Wolgograd) // 100 Jahre Arboretum (1879–1979). В., 1980. S. 151–158.
4. Зозулин Г.М., Селедец В.П., Абрамова Т.И. Новые и редкие виды растений в бассейне реки Дона в Ростовской и Волгоградской областях // Ботанические исследования. Ростов н/Д: Изд-во Рост. ун-та, 1968. С. 18–26.
5. Чернов В.Н. Новые и редкие растения Саратовского уезда // Тр. Сарат. о-ва естествоиспытателей. 1925. Т. 10, вып. 2; Изв. Сарат. о-ва естествоиспытателей. 1925. Т. 1, вып. 23. С. 93–128.
6. Келлер Б.А. Ботанико-географические исследования в Саратовской губернии // Тр. о-ва естествоиспытателей при Казан. ун-те. 1901. Т. 35, вып. 4. С. 1–181.
7. Еленевский А.Г., Радыгина В.И., Буланый Ю.И. Определитель сосудистых растений Саратовской области (Правобережье Волги). М.: Изд-во МПГУ, 2001. 278 с.
8. Пояркова А.И. Сем. Ophioglossaceae // Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части СССР. 9-е изд., испр. и доп. / Под общ. ред. Б.К. Шишкина. Л.: Колос, 1964. С. 53.
9. Шилова И.В., Решетникова Т.Б., Панин А.В. Новые флористические находки в Саратовской области // Бюл. Ботан. сада СГУ. 2003. Вып. 2. С. 3–5.
10. Becker A. Verzeichnis der um Sarepta wildwachsenden Pflanzen // Bul. Soc. Natur. Moscou. 1858. N 1. P. 1–85.
11. Цингер В.Я. Сборник сведений о флоре Средней России. М., 1885. 520 с.
12. Пилипенко В.Н. Редкие виды растений Астраханской области. Астрахань: Изд-во АГПУ, 132 с.
13. Димо Н.А., Келлер Б.А. В области полупустыни: Почвенные и ботанические исследования на юге Царицынского уезда Саратовской губернии. Саратов: Сарат. губ. земство, 1907. 533 с.
14. Еленевский А.Г., Мичурин В.Г., Решетникова Т.Б. и др. Редкие и критические растения Саратовской флоры // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1994. Т. 99, вып. 1. С. 101–103.
15. Березуцкий М.А., Дайковский В.С., Забалуев А.П. и др. Дополнение к “Конспекту флоры Саратовской области” // Вопросы ботаники Юго-Востока: Межвуз. науч. сб. Саратов, 1988. Вып. 6. С. 89–92.
16. Сагалаев В.А. О некоторых новых, редких и малоизвестных видах флоры Волгоградской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1988. Т. 93, вып. 4. С. 99–106.
17. Сукачев В.Н. К флоре Арчадинского лесничества Донской области // Изв. СПб. ботан. сада. 1902. Т. 2, вып. 2. С. 47–61.
18. Березуцкий М.А., Панин А.В., Серова Л.А., Шилова И.В. Флористические находки в Саратовской области // Ботан. журн. 2004. Т. 89, № 2. С. 320–323.
19. Скворцов А.К. К изучению лесной флоры Сталинградской области // Там же. 1959. Т. 44, № 4. С. 554–558.
20. Янишевский Д.Э. Несколько данных о редких растениях водной флоры Юго-Восточного Края // Работы Волж. биол. станции. 1921. Т. 6, вып. 2. С. 62–80.
21. Куницын А.Г. Несколько данных к флоре Нижневолжской области и Уральской губернии // Природа и сел. хоз-во засушливо-пустын. обл. СССР. 1927. № 12. С. 53–58.
22. Лейсле Ф.Ф. Лиманы // Растительность Каспийской низменности между реками Волгой и Уралом. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1936. Т. 1. С. 177–222.
23. Чернов В.Н. Определитель водных растений Нижне-Волжского края. Саратов, 1930. 78 с.
24. Фурсаев А.Д. К флоре юго-востока европейской части СССР // Ботан. журн. 1933. Т. 18, № 6. С. 439–445.
25. Конспект флоры Саратовской области: В 4-х ч. / Под ред. А.А. Чигуряевой. Саратов, 1977–1983.
26. Фурсаев А.Д. Растительность северной части Сарпинских озер (Нижне-Волжский край) // Учен. зап. Сарат. ун-та. 1933. Т. 10, вып. 2. С. 61–81.

## SUMMARY

### *Klinkova G.Yu. Survey of ferns and horsetails in the Lower Volga Region*

The diversity of higher spore-bearing plant species was studied in the given region with a view to prepare a book "Flora of the Lower Volga Region" for publication. The information, based on more than 20-year field investigations as well as extracted from publications and herbaria, is presented.

УДК 575.5:634.942:575(477)

## АНАЛИЗ СИСТЕМАТИЧЕСКИХ РАЗЛИЧИЙ МЕЖДУ *PINUS SYLVESTRIS* И *PINUS MUGO* ПО ДАННЫМ ПОПУЛЯЦИОННО-ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ

*И.И. Коршиков, Я.В. Пирко*

В систематике и филогении растений в последнюю четверть века активно начали применять надежные методы генетического анализа, основанные на непосредственном исследовании ДНК таксонов либо на изучении изменчивости первичных продуктов наследственного кода индивидуумов – изоферментов или запасных белков. Преимущество белков над количественными морфопризнаками фенотипа в подобных анализах заключается в том, что на генетическом контроле моногенно наследуемых изоферментов не отражаются влияния природно-климатических и ценологических факторов, а поэтому они с высокой степенью точности отражают особенности генотипа [1]. Используя это, генетики разных стран активно и успешно изучают популяционно-генетическое разнообразие и филогению древесных растений, преимущественно хвойных [2]. Особый интерес представляют исследования аллозимной изменчивости близкородственных видов в общем их ареале или сопредельных приграничных районах, где существенно повышается вероятность возникновения зон гибридизации, а соответственно и интенсификации эволюционных процессов [3–6]. Существуют основания полагать, что между видами *Pinus sylvestris* L. и *Pinus mugo* Turta в Центральной Европе в процессе их исторического развития на сопредельных территориях сформировались зоны гибридизации. Способность к гибридизации *P. sylvestris* и *P. mugo* доказана при искусственных скрещиваниях с получением полноценных гибридных семян [7]. К тому же палеоботанические остатки *P. sylvestris* и *P. montana* Mill. var. *pumila* обнаружены вместе в плиоценовых отложениях на юге Европы [8]. Предполагают, что скрещиваясь между собой, *P. sylvestris* и *P. mugo* дали начало многочисленным промежуточным формам.

По этой причине систематика *P. mugo* крайне запутана [9]. Многочисленные описанные формы, возможно, имеющие близкое генетическое родство, отдельные систематики рассматривают как самостоятельные виды, в частности к ним относят *Pinus rhaetica* Brugg. [7] и *Pinus uliginosa* Neumann [10].

Цель нашей работы – оценка генетического сходства и различий между *P. sylvestris* и *P. mugo* на основе анализа аллозимной изменчивости в популяциях Украинских Карпат и Расточья.

Семена для последующего анализа аллозимной изменчивости были собраны в ходе самостоятельных экспедиций со 107 деревьев *P. sylvestris* из 4 природных популяций, две из которых находятся во Львовской области (заповедник “Расточье”) и две – в национальном парке Украинских Карпат. У *P. mugo* семена собраны со 164 деревьев из 5 популяций, расположенных на Черногорском макросклоне этого парка. Для изучения генетической изменчивости в качестве молекулярно-генетических маркеров использовали изоферменты 9 ферментных систем. Электрофорез ферментов, экстрагируемых из гаплоидных эндоспермов семян, проводили в пластинках 7,5%-го полиакриламидного геля (рН 8,9) с *трис*-глициновым электродным буфером (рН 8,3). Для установления генотипа дерева по каждому аллозимному локусу анализировали по 6–8 эндоспермов семян. Частоты аллелей изучаемых локусов в популяциях обоих видов определены нами ранее [11, 12] (табл. 1).

Для определения степени генетических различий между видами использовали частоты аллелей и генотипов, гетерогенность которых определяли при помощи стандартного  $\chi^2$ -теста, критерия идентичности ( $I$ ) и показателя сходства ( $r$ ) Л.А. Животовского [13]. Для оценки уровня дифференциации популяций обоих видов и их межвидовых различий рассчитывали коэффициенты генетической дистанции М. Nei [14].

В результате электрофоретического разделения 9 ферментов *P. sylvestris* и *P. mugo* установлен генетический контроль изоферментов по 20 локусам (см. табл. 1). Во всех изученных популяциях обоих видов локусы Sod-1, Sod-2, Sod-3, Sod-4 и Adh-2 оказались мономорфными (см. табл. 1). У *P. sylvestris* было обнаружено 51, а у *P. mugo* – 55 электрофоретических вариантов, из которых общими для обоих видов были 44 аллеля. Наиболее часто встречающиеся у *P. sylvestris* аллели также преобладают и у *P. mugo*, за исключением локуса Mdh-3. По этому гену практически произошла фиксация альтернативных аллелей. Так, аллели Mdh-3<sup>1.00</sup> и Mdh-3<sup>0.86</sup> в среднем встречались в популяциях *P. sylvestris* с частотами 0,692 и 0,257, а у *P. mugo* – 0,110 и 0,860 соответственно [11, 12]. Это свидетельствует о наличии существенных генетических различий у изучаемых видов.

В совокупной выборке растений обоих таксонов выявлен 61 аллельный вариант, из которых 11 были присущи только *P. sylvestris*, а 7 – только *P. mugo*. Большая часть перечисленных аллелей – редкие, частота встречаемости которых в популяциях обычно не превышала 0,100. У *P. mugo* и *P. sylvestris* выявлено 79 и 64 генотипа соответственно. Общих генотипов, т.е. встречающихся у обоих видов, оказалось 51, а видоспецифичных у *P. sylvestris* – 28, а *P. mugo* – 13.

У *P. sylvestris* наиболее изменчивыми были семь локусов – Mdh-4, Acp, Dia-1, Got-2, Got-3, Gdh и Mdh-3, средняя наблюдаемая гетерозиготность которых составила 29,9–50,5% (см. табл. 1). У *P. mugo* к числу высокополиморфных относятся также 7 локусов: Got-2, Mdh-4, Gdh, Dia-4, Acp, Lap-I и

Таблица 1

Число аллелей и генотипов в популяциях *Pinus mugo* Turta и *Pinus sylvestris* L. по изученным ферментным системам

| Фермент и его обозначение     | Лocus | Число             |                         |                   |                         | Гетерозиготность  |           |                         |           |
|-------------------------------|-------|-------------------|-------------------------|-------------------|-------------------------|-------------------|-----------|-------------------------|-----------|
|                               |       | аллелей           |                         | генотипов         |                         | <i>Pinus mugo</i> |           | <i>Pinus sylvestris</i> |           |
|                               |       | <i>Pinus mugo</i> | <i>Pinus sylvestris</i> | <i>Pinus mugo</i> | <i>Pinus sylvestris</i> | наблюда-<br>емая  | ожидаемая | наблюда-<br>емая        | ожидаемая |
| Аспаратаминотрансфераза (GOT) | Got-1 | 3(1)              | 3(1)                    | 4(2)              | 4(2)                    | 0,043             | 0,062     | 0,028                   | 0,060     |
|                               | Got-2 | 5(2)              | 4(1)                    | 7(3)              | 5(1)                    | 0,287             | 0,302     | 0,495                   | 0,455     |
|                               | Got-3 | 4(1)              | 3                       | 5(2)              | 4(1)                    | 0,256             | 0,271     | 0,486                   | 0,459     |
|                               | Gdh   | 3(1)              | 2                       | 4(1)              | 3                       | 0,469             | 0,495     | 0,495                   | 0,435     |
| Глутаматдегидрогеназа (Gdh)   | Dia-1 | 4(1)              | 3                       | 8(4)              | 4                       | 0,628             | 0,568     | 0,393                   | 0,436     |
|                               | Dia-2 | 3(1)              | 2                       | 4(2)              | 2                       | 0,134             | 0,148     | 0,019                   | 0,019     |
|                               | Dia-4 | 3                 | 3                       | 4(1)              | 4(1)                    | 0,421             | 0,434     | 0,066                   | 0,103     |
|                               | Mdh-2 | 3(1)              | 2                       | 3(1)              | 2                       | 0,043             | 0,039     | 0,047                   | 0,045     |
| Малатдегидрогеназа (Mdh)      | Mdh-3 | 4(2)              | 4(2)                    | 6(3)              | 6(3)                    | 0,220             | 0,237     | 0,505                   | 0,448     |
|                               | Mdh-4 | 3                 | 4(1)                    | 5(1)              | 7(3)                    | 0,339             | 0,462     | 0,299                   | 0,333     |
|                               | Sod-1 | 1                 | 1                       | 1                 | 1                       | -                 | -         | -                       | -         |
|                               | Sod-2 | 1                 | 1                       | 1                 | 1                       | -                 | -         | -                       | -         |
| Супердоксидисмутаза (Sod)     | Sod-3 | 1                 | 1                       | 1                 | 1                       | -                 | -         | -                       | -         |
|                               | Sod-4 | 1                 | 1                       | 1                 | 1                       | -                 | -         | -                       | -         |
|                               | Fdh   | 3(1)              | 3(1)                    | 4(1)              | 4(1)                    | 0,174             | 0,175     | 0,224                   | 0,228     |
|                               | Adh-1 | 2                 | 2                       | 2                 | 2                       | 0,062             | 0,059     | 0,009                   | 0,009     |
| Формиатдегидрогеназа (Fdh)    | Adh-2 | 1                 | 1                       | 1                 | 1                       | -                 | -         | -                       | -         |
|                               | Асп   | 3                 | 3                       | 6(3)              | 3                       | 0,519             | 0,508     | 0,308                   | 0,269     |
|                               | Lap-1 | 4                 | 4                       | 8(4)              | 4                       | 0,578             | 0,517     | 0,234                   | 0,210     |
|                               | Lap-2 | 3                 | 4(1)                    | 4                 | 5(1)                    | 0,208             | 0,202     | 0,234                   | 0,224     |
| Итого*/Среднее                |       | 55(11)*           | 51(7)*                  | 79(28)*           | 64(13)*                 | 0,219             | 0,224     | 0,192                   | 0,198     |

Примечание. В скобках указано количество видоспецифических аллелей и генотипов.

Dia-1, средняя наблюдаемая гетерозиготность которых варьировала от 28,7 до 62,8%. Между сравниваемыми видами установлены существенные отличия в уровнях средней наблюдаемой гетерозиготности для 9 из 15 полиморфных локусов, которые для локусов Dia-1, Got-2, Acp, Got-3, Mdh-3 и Lap-1 составили 1,6–2,5 раза, а в случае локусов Dia-4, Adh-1 и Dia-2 достигали 6,4–7,1 раза. При этом более высокая гетерозиготность по последним трем локусам была свойственна *P. mugo*. Среднестатистическое дерево в изучаемых популяциях *P. mugo* в Украинских Карпатах было гетерозиготно по 21,9%, а у *P. sylvestris* – только по 19,2% генов. Из этого анализа следует, что в условиях Карпатского региона *P. mugo* оказалась более полиморфным видом, чем *P. sylvestris*.

Анализ гетерогенности средних для вида аллельных частот и генотипов с использованием стандартного критерия  $\chi^2$ , показал достоверные отличия между 25 из 44 общих аллельных вариантов и 24 из 51 обнаруженных общих генотипов. У *P. mugo* и *P. sylvestris* наиболее существенные отличия в частотах аллелей и генотипов установлены для локусов Mdh-3, Got-3, Lap-1, Dia-4, Dia-1, Mdh-4, Gdh-1 и Acp-2 (табл. 2). По критерию идентичности Животовского [13] достоверные различия в частотах встречаемости аллелей обнаружены в 12, а при анализе генотипов – в 13 из 15 описанных полиморфных локусов. В среднем, показатель сходства ( $r$ ) Животовского [13] по аллельному и генотипическому составу между изучаемыми видами сосны составил 0,956 и 0,912 соответственно. Следует отметить, что встречаемость достоверных отличий в частотах аллелей и генотипов у отдельных пар популяций *P. sylvestris* и *P. mugo* была ниже, чем при сопоставлении средних частот аллелей в совокупных выборках растений этих видов. При исследовании популяционно-генетической изменчивости *P. sylvestris* и *P. mugo*, в Польше заметные отличия в частотах аллелей были установлены лишь по трем (Adh, Shdh-A, Mdh-C) из 10 изученных полиморфных локусов [15].

В последующей системе генетического анализа частоты аллелей обычно используют для выяснения внутри- и межпопуляционной изменчивости вида, а в случае сравнительного анализа разных видов – для выяснения их генетического сходства [2, 5]. Для этого в качестве унифицированного критерия наиболее часто применяют коэффициент генетической дистанции Nei [14], который учитывает отличия в аллельных частотах всех проанализированных локусов. Коэффициент генетической дистанции Nei ( $D_N$ ) в изучаемых популяциях *P. mugo* в Украинских Карпатах изменялся в пределах от 0,011 до 0,035, составив в среднем 0,020. Между четырьмя популяциями *P. sylvestris* Украинских Карпат и Расточья значения  $D_N$  были заметно ниже: 0,005–0,011, составив в среднем 0,008. В то же время, при сравнении популяций *P. mugo* и *P. sylvestris* значения этого коэффициента варьировали от 0,036 до 0,083, в среднем составив 0,065, т.е. в 3–8 раз выше, чем  $D_N$  у одного из этих видов. Межвидовые отличия по средним значениям дистанции Nei были несколько выше для популяций Прикарпатья (Расточье) – 0,070, чем для горных популяций Украинских Карпат – 0,063. В общем, среднее значение этого коэффициента оказалось в 2 раза больше, чем то, которое было получено при изучении малочисленных выборок *P. sylvestris* и *P. mugo* (по 10 особей) из дендрариев ботанических садов с использованием ограниченного числа полиморфных локусов (7), – 0,032 [16]. По данным В.Л. Семерикова [17], проводшего сравнительный анализ *P. mugo*, произрастающей в Болгарии, и природных популяций *P. sylvestris* из раз-

Таблица 2

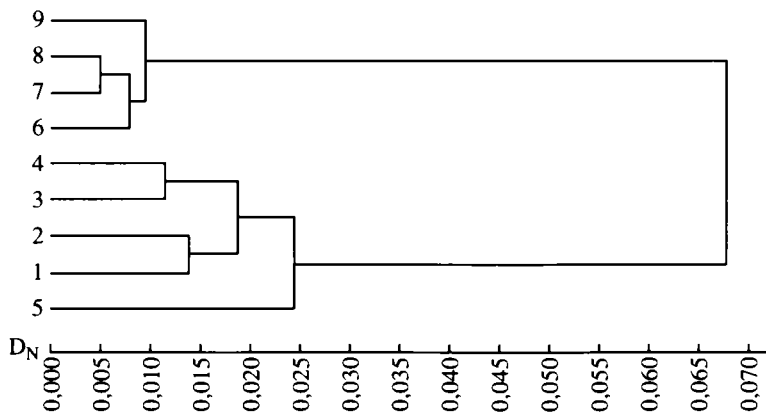
Сравнение гетерогенности аллелей и генотипов в популяциях *Pinus mugo* Turra и *Pinus sylvestris* L. в Украинских Карпатах и Расточье

| Локус | Аллель      |          | Генотип  |             |
|-------|-------------|----------|----------|-------------|
|       | I           | $\chi^2$ | I        | $\chi^2$    |
| Got-1 | 11,87**     | 13,60**  | 18,32**  | 9,20 (n.s.) |
| Got-2 | 14,93**     | 22,56**  | 33,35*** | 25,95***    |
| Got-3 | 86,54***    | 135,3*** | 154,2*** | 115,5***    |
| Gdh   | 11,39**     | 20,60*** | 35,94*** | 30,28***    |
| Dia-1 | 23,46***    | 32,78*** | 52,09*** | 34,73***    |
| Dia-2 | 18,93***    | 16,25*** | 33,25*** | 14,70**     |
| Dia-4 | 55,09***    | 71,76*** | 109,8*** | 71,61***    |
| Mdh-2 | 7,09*       | 8,61*    | 14,35*** | 8,76*       |
| Mdh-3 | 131,6***    | 227,9*** | 227,9*** | 162,9***    |
| Mdh-4 | 29,60***    | 49,44*** | 61,83*** | 45,43***    |
| Adh-1 | 2,91 (n.s.) | 4,33*    | 6,31*    | 4,64*       |
| Acp-2 | 6,28*       | 29,26*** | 50,51*** | 27,35***    |
| Lap-1 | 45,92***    | 73,77*** | 97,50*** | 71,44***    |

Примечание. I – критерий идентичности по Л.А. Животовскому;  $\chi^2$  – тест на гетерогенность; уровень значимости различит: \*P < 0,05, \*\*P < 0,01, \*\*\*P < 0,001; n.s. – отличия не достоверны.

ных частей евразийского континента, значения  $D_N$  варьировали от 0,110 до 0,168. Среднее значение этого коэффициента между исследованными в Польше пятью популяциями *P. mugo* и тремя популяциями *P. sylvestris* составило 0,120 [15]. При сравнении видов рода *Pinus* L., способных к интрогрессивной гибридизации с образованием жизнеспособных гибридов, значение коэффициента генетической дистанции  $Nei$  обычно составляет около 0,1 [3, 18, 19]. В частности, такие значения  $D_N$  установлены при сравнении латвийских, белорусских и украинских популяций *Picea abies* L. Karst. с алтайскими и красноярскими популяциями *Picea obovata* Ledeb. [5], зона гибридизации которых предположительно находится в районе Екатеринбурга и Сыктывкара [6]. Исследования аллоферментного разнообразия и различий между близкородственными *Pinus washoensis* Mason and Stockwell и расами *Pinus ponderosa* Laws. в США показали высокую степень их генетического подобия ( $D_N = 0,004-0,013$ ) в географически близких районах и значительную дифференциацию в изолированных популяциях Скалистых гор (0,060–0,082) [20]. В результате исследований в Китае популяционно-генетической изменчивости *Pinus tabulaeformis* Carr., *P. densata* Mast. и *P. yunnanensis* Franchet по 13 аллозимным локусам установлено, что *P. densata* – третичный гибрид, произошедший от двух других видов, в последующей адаптивной эволюции превратившийся в самостоятельный вид [4]. Согласно литературным данным, генетическое расстояние  $Nei$  между изолированными популяциями вида достигает 0,060, между подвидами оно варьирует от 0,02 до 0,16 (среднее  $D_N = 0,058$ ), а между видами одной подсекции изменяется в широких пределах от 0,032 до 0,652, при среднем  $D_N = 0,24$  [16].

Для иллюстрации межпопуляционной и, особенно, межвидовой дифференциации *P. sylvestris* и *P. mugo*, используя коэффициенты генетической дистанции  $Nei$  как матрицу, с помощью невзвешенного парно-группового метода



Дендрограмма, отображающая взаимосвязи между популяциями *Pinus sylvestris* и *P. mugo*

1–5 – популяции *P. mugo*, 6–9 – *P. sylvestris*

кластерного анализа была построена дендрограмма. На ней четко видны два кластера, объединяющие популяции каждого из видов (см. рисунок).

В целом установленные значения генетической дистанции Nei между природными популяциями *P. sylvestris* и *P. mugo* в Украинских Карпатах и Расточье следует отнести к нижнему пределу межвидовых отличий для рода *Pinus* L., что свидетельствует о генетическом родстве этих видов и возможной интрогрессивной гибридизации в изучаемом районе. Степень этого родства и наличие зон гибридизации между *P. sylvestris* и *P. mugo* точнее можно выяснить при более полном анализе параметров изменчивости и дифференциации популяций не только в районах их совместного произрастания, но и в крайне удаленных локалитетах их ареалов. Однако, если учесть, что между этими видами не существует жестких репродуктивных барьеров, то не следует ожидать существенного увеличения генетического расстояния. Для хвойных характерен высокий уровень обмена генами, в связи с чем популяции многих видов могут представлять собой цепочкообразную систему [21]. Главным фактором, влияющим на структуру популяций, является система размножения, а так как *P. mugo*, в отличие от *P. sylvestris* в природе размножается еще и вегетативно, можно ожидать, что определенным популяциям в изолированных районах произрастания *P. mugo* будет свойственна более высокая степень генетической уникальности, что и подтверждают результаты наших исследований [12]. Особенности системы размножения, по-видимому, можно объяснить более значимые межпопуляционные отличия у *P. mugo*, чем у *P. sylvestris*, в исследуемой нами части их ареала [11, 12]. Образованию зон гибридизации между *P. mugo* и *P. sylvestris* не должны способствовать и существующие фенологические барьеры. В силу того что *P. mugo* занимает более высокие, а поэтому и более холодные участки горных склонов, в смежных с *P. sylvestris* частях ареала может отсутствовать синхронность в сроках их “цветения”. Особенности группового расположения в пространстве *P. mugo* и *P. sylvestris*, генетическая гетерогенность переносимой пыльцы, определяемая еще и расстоянием между отдельными популяциями, асинхронность в репродуктивных фазах должны способствовать дальнейшей генетической дивергенции этих видов.

1. Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. 2-е изд. М.: Наука, 1989. 327 с.
2. Коршиков И.И., Терлыза Н.С., Бычков С.А. Популяционно-генетические проблемы дендротехногенной интродукции (на примере сосны крымской). Донецк: Лебедь, 2002. 328 с.
3. Conkle M.T., Schiller G., Grunvald C. Electrophoretic analysis of diversity and phylogeny of *Pinus brutia* Ten. and closely related taxa // Syst. Bot. 1988. Vol. 13. P. 411–414.
4. Wang X.-R., Szmidt A.E., Lewandowski A., Wang Z.-R. Evolutionary analysis of *Pinus densata* Masters, a putative Tertiary hybrid. I. Allozyme variation // Theor. and Appl. Genet. 1990. Vol. 80, N 5. P. 635–640.
5. Гончаренко Г.Г., Потенко В.В. Параметры генетической изменчивости и дифференциации в популяциях ели европейской (*Picea abies* (L.) Karst.) и ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.) // Генетика. 1991. Т. 27, № 10. С. 1759–1772.
6. Krutovskii K.V., Bergmann F. Introgressive hybridization and phylogenetic relationships between Norway, *Picea abies* (L.) Karst., and Siberian *P. obovata* Ledeb., spruce species studies by isozyme loci // Heredity. 1995. Vol. 74, N 5. P. 464–480.
7. Патлай И.Н., Ирошников А.И., Молотков П.И. Селекция и семеноводство сосны // Селекция лесных пород. М.: Наука, 1982.
8. Правдин Л.Ф. Сосна обыкновенная. М.: Наука, 1964. 190 с.
9. Кондратюк Є.М. Дикоростучі хвойні України. Київ: Вид-во Акад. наук УРСР, 1960. 120с.
10. Boratyński A. Chronione i godne ochrony drzewa i krzewy polskiej części Sudetów, Pogorza i Przedgórze Sudeckiego. 7. *Pinus mugo* Turra i *Pinus uliginosa* Neumann // Arboretum Kórn. 1994. Vol. 39. P. 63–85.
11. Пирко Я.В., Коршиков И.И. Генетическая структура, изменчивость и дифференциация популяций *Pinus sylvestris* L. в Украинских Карпатах и Расточье // Цитология и генетика. 2001. Т. 35, № 6. С. 28–33.
12. Коршиков И.И., Пирко Я.В. Генетическая изменчивость и дифференциация болотных и суходольных популяций сосны горной (*Pinus mugo* Turra) в высокогорье Украинских Карпат // Генетика. 2002. Т. 38, № 9. С. 1235–1241.
13. Животовский Л.А. Показатель сходства популяций по полиморфным признакам // Журн. общ. биологии. 1979. Т. 40, № 4. С. 587–602.
14. Nei M. Genetic distance between populations // Amer. Natur. 1972. Vol. 106. P. 283–292.
15. Siedlewska A., Prus-Glowacki W. Allozyme variability of putative hybrid swarm population (*Pinus mugo* Turra × *P. sylvestris* L.) from Topielisko peat-bog near Zieloniec // Genet. Pol. 1994. Vol. 35, N 4. P. 285–302.
16. Шурхал А.В., Подогаз А.В., Животовский Л.А. Уровни генетической дифференциации жестких сосен род *Pinus*, подрод *Pinus*, по данным аллозимной изменчивости // Генетика. 1993. Т. 29, № 1. С. 79–90.
17. Семерилов В.Л. Дифференциация сосны обыкновенной по аллозимным локусам: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1991. 20 с.
18. Jacobs B.F., Werth C.R., Gutman S.J. Genetics relationships in *Abies* (fir) of Eastern United States: An electrophoretic study // Canad. J. Bot. 1984. Vol. 62. P. 609–616.
19. Millar C.I., Strauss S.H., Conkle M.T., Westfall R.P. Allozyme differentiation and biosystematics of the Californian closed cone pine (*Pinus* subsect. *Oocarpae*) // Syst. Bot. 1988. Vol. 13, N 3. P. 351–370.
20. Niebling C.R., Conkle M.Th. Diversity of Washoe pine and comparisons with allozymes of ponderosa pine races // Cand. J. Forest Res. 1990. Vol. 20, N 3. P. 298–308.
21. Govindaraju D.R. Estimates of gen flow in forest trees // Biol. Linn. Soc. 1989. Vol. 37, N 4. P. 345–357.

Донецкий ботанический сад НАН Украины

Поступила в редакцию 12.02.2004 г.



**Korshikov I.I., Pirko Ya.V. Analysis of systematic differences between *Pinus sylvestris* L. and *Pinus mugo* Turra according to the data on genetic variability of populations**

The isozymes of 9 enzyme loci were used as molecular-genetic markers to study a genetic variability of 20 allozyme loci in the populations of *Pinus sylvestris* and *P. mugo* in Ukrainian Carpathians. The species differed significantly in rate of heterozygosity, allelic and genotypic heterogeneity. Nei's genetic distance between five *P. mugo* populations and four *P. sylvestris* populations varied from 0,036 to 0,083 (average 0,065). The cluster analysis dendrogram shows that populations of both species associate with two different clusters.

УДК 576.35:582.852

**КАРИОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ  
ЭПИФИТНЫХ КАКТУСОВ  
ТРИБ RHIPSALEAE И HYLLOCEREAE**

*В.Х. Панкин*

Предыдущие цитологические и кариологические исследования семейства кактусовых показали наличие полиплоидии, различия в кариотипах или в хромосомных числах. Так, различные уровни плоидности обнаружены в подсемействах *Opuntioideae* и *Cactoideae* семейства Cactaceae [1, 2]. Кариологические исследования Пинкавы на растениях в естественных местах произрастания *Opuntia* показали варьирование чисел хромосом у *Opuntia bigelowii* Engelm. subsp. *bigelowii* ( $2n = 3x = 33$ ), у пентаплоидного гибрида между триплоидом *O. arbuscula* Engelm. и диплоидом *O. spinosior* (Engelm.) Torgue или триплоидом *O. kewinensis* V. and K. Grant. ( $2n = 2x = 22$ ). Известны также диплоидные и триплоидные популяции *O. fulgida* Engelm. subsp. *fulgida* [1], что указывает на важную роль естественной спонтанной гибридизации в эволюции семейства Cactaceae.

Cota и Philbrick [2] исследовали 20 таксонов рода *Echinocereus* (*Cactoideae*) и обнаружили различия по уровню плоидности и структурам кариотипов. Так, все подвиды *Echinocereus engelmannii* (Parr.) Lem. оказались тетраплоидными ( $2n = 4x = 44$ ). Среди других таксонов этого рода подобного различия по плоидности обнаружено не было, но имелись различия по структуре кариотипов и длине генома. У *E. cinerascens* (DC.) Lem. ЯОР (ядрышкообразующий район) не визуализируется как вторичные перетяжки, тогда как у *E. pensilis* четко идентифицируются три спутничные хромосомы [3].

Установлены различия по длине генома, числу и положению спутничных хромосом в кариотипе (1 или 2 пары) у представителей различных популяций *Myrtillocactus geometrizans* subsp. *geometrizans* [4].

В роде *Ferocactus* пока обнаружены только виды с диплоидными числами хромосом [5].

До настоящего времени в тропическом эпифитном роде *Rhipsalis* были известны только числа хромосом, о которых сообщалось без данных по структуре кариотипов. Отмечено наличие тетраплоидных форм *Rhipsalis baccifera*, например у африканского подвида *Rh. baccifera* subsp. *mauritiana* и мадагаскарского *Rh. baccifera* subsp. *horrida* ( $2n = 4x = 44$ ). Однако на Мада-

гаскаре была обнаружена и октоплоидная форма подвида *Rh. baccifera* subsp. *horrida* ( $2n = 8x = 88$ ) [6–8].

Вследствие того, что очень немногие представители эпифитных кактусов были цитологически изучены, целью этой работы было дать не только информацию о числе хромосом, но и полную кариологическую характеристику изучаемых таксонов, по структуре кариотипа, длине генома, характеристике спутничных хромосом в трибах *Rhipsalideae* и *Hylocereeae*.

Эти данные помогут сформировать дальнейшие идеи относительно развития кариотипов и оценить их преобразования в эволюции эпифитных кактусов.

## ПРОИСХОЖДЕНИЕ ИССЛЕДОВАННЫХ РАСТЕНИЙ

*Rhipsalideae* A.P. de Candolle

*Lepismium* Pfeiffer, subgenus *Houlletia* Barthlott & Taylor

*L. houlletianum* (Lemaire) Barthlott sensu stricto: Бразилия, Рио Гранде до Сул, точное место произрастания неизвестно. Сбор Horst & Uebelmann (полевой номер HU 1003). Культивируется в Sukkulenten Sammlung Zuerich (номер ZSS 89 3747/0). Сигнальный экземпляр (Voucher specimen): ZSS 17137.

*L. houlletianum* (Lemaire) Barthlott sensu stricto: Бразилия, Санта Катарина, 50 км восточнее г. Альфредо Варнер. Сбор W. Barthlott, культивируется в Ботаническом саду университета г. Бонн (номер 05 750). Сигнальный экземпляр (Voucher specimen): Bonn 05 750.

*L. houlletianum* forma *regnellii* (Lindberg) Barthlott & Taylor: Бразилия, Рио Гранде до Сул, юго-запад Санта Катарина и Вакария. Сбор Horst & Uebelmann (полевой номер HU 933). Культивируется в Ботаническом саду университета г. Бонн (номер 02 178). Сигнальный экземпляр (Voucher specimen): Bonn 02 178, дубликат ZSS 17722.

*Rhipsalis* Gaertner, subgenus *Epalagogonium* K. Schumann

*R. floccosa* Salm-Dyck et Pfeiffer, subsp. *pittieri* (Britton & Rose) Barthlott: Венесуэла, Арагуа, Национальный парк de Ranko Grande, Vertiente norte, культивируется Ботаническим садом Маракаи. Сбор D. Supthut (номер 8749). Культивируется Sukkulenten Sammlung Zuerich (номер ZSS 87 4341/0). Сигнальный экземпляр (Voucher specimen): Z, Pankine, no. 1.

*Hatiora* Britton & Rose, subgenus *Rhipsalidopsis* (Britton & Rose) Barthlott

*H. epiphylloides* (Campos-Porto & Werdermann) F. Buxbaum, sensu stricto: Бразилия, точное место произрастания неизвестно. Сбор B. Orssich (февраль 1990). Культивируется Ботаническим садом университета г. Бонн (номер 11 649–20). Сигнальный экземпляр (Voucher specimen): Bonn, B. Orssich, номер 11 649–20.

*HYLOCEREA* (Britton & Rose) F. Buxbaum

*Epiphyllum* Hawarth

*E. sp.* (HU 988) [спорный таксон, предположительно природный гибрид. Но вполне возможно, что это тот самый вид, упоминаемый еще A.P. de Candolle как *Cereus coccineus* Salm-Dyck ex A.P. de Candolle, затем *Helicocereus coccineus* (A.P. de Candolle) Britton et Rose. Но исследуемое растение, предположительно, относится к роду *Epiphyllum*]. Место произрастания: Бразилия, Санта Катарина, Кампо Алегре. Сбор Horst & Uebelmann (номер HU 988). Культивируется в частной коллекции W. Uebelmann. Сигнальный экземпляр (Voucher specimen): Z, Pankine no. 2.

Растения выращивали в умеренной оранжерее Ботанического сада университета Цюриха. Для стимулирования роста молодых корней температуру воздуха в месте укоренения черенков поддерживали на уровне 25–28°. Кончики корней перед фиксацией обрабатывали насыщенным водным раствором  $\alpha$ -Br-нафталина при температуре 25° от 150 до 245 мин (*R. pittieri* – 150 мин, *H. epiphylloides* – 180 мин, *Epiphyllum* sp. HU 988 – 220 мин, *L. houlletianum* – 245 мин) в открытых колбах, помещенных во время обработки на стол-качалку при 120 кол./мин. Эта операция способствовала обогащению раствора кислородом, что стимулировало митотические деления в меристемных клетках. После предобработки корешки быстро отсушивали на фильтровальной бумаге и фиксировали в смеси этанола и ледяной уксусной кислоты в соотношении 3:1. Наилучшие результаты были получены при промывке материала в фиксаторе в течение 10 мин и 48-часовой фиксации при комнатной температуре. Зафиксированный материал хранили в 70%-ном этаноле при температуре –20°. Перед окраской проводили мацерацию тканей меристем: отобранные корешки отмывали от фиксатора в 3 сменах натрий-цитратного буфера pH 4,8 концентрацией 0,01M по 5 мин. Затем материал помещали в смесь ферментов, состоящей из 2% пектиназы и 2% целлюлазы на 150 мин при 37°. После мацерации меристемы очень осторожно отмывали от ферментов в 3 сменах буфера по 5 мин каждая [9]. После промывки материал помещали в 45%-ную уксусную кислоту для удаления остатков буфера. Окраску проводили 5%-ным ацетокармином со следами хлорного железа 24 ч при комнатной температуре.

Темноокрашенную часть меристемы корня помещали на предметное стекло в каплю концентрированного раствора хлоралгидрата (5 г на 2 мл H<sub>2</sub>O). Слишком крупные меристемы разделяли на несколько частей. Затем материал накрывали покровным стеклом. Для лучшего расхождения хромосом в метафазных клетках и отсутствия их наложений друг на друга, затрудняющего впоследствии составление кариотипа или делающего его невозможным, препарат помещали между двумя слоями фильтровальной бумаги и осторожно разглаживали тыльной стороной пинцета круговыми движениями с постепенным увеличением давления. Сильным нажатием большого пальца на покровное стекло через 2 слоя фильтровальной бумаги хромосомы распределяли в одной плоскости. При всех этих операциях покровное стекло ни в коем случае не должно сдвигаться. Для предотвращения высыхания препарата границы покровного стекла герметизировали лаком. В этом случае готовый препарат может сохраняться около недели. Материал анализировали на микроскопе Olympus при фазовом контрасте при увеличении объектива 100х, окуляра 10х на масляной иммерсии. Фотографирование вели на пленке Kodak-Technopan.

Все исследованные виды оказались диплоидами ( $2n = 22$ ). Результаты исследований по каждому таксону даются ниже.

*Lepismium houlletianum* [90–40 Barthlott (Bonn)] (рис. 1)

Кариотип состоит из 11 пар метацентрических хромосом, 3-я пара хромосом – спутничная. По спутникам установлен гетероморфизм. Одна гомологичная хромосома этой пары несет линейный спутник длиной 0,9 ± 0,04 мкм, второй спутник не визуализировался. Видимо, это связано с силь-

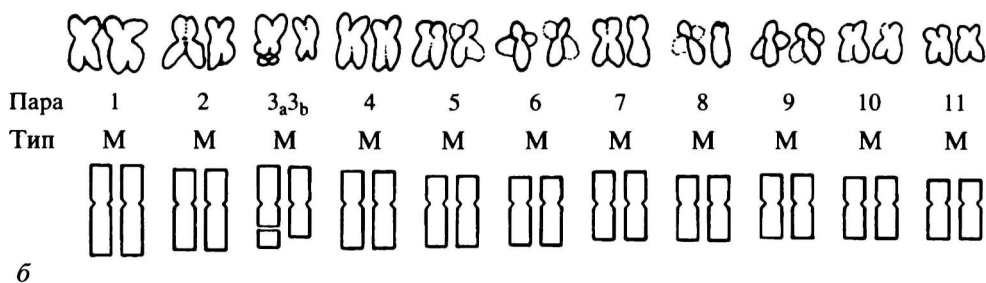
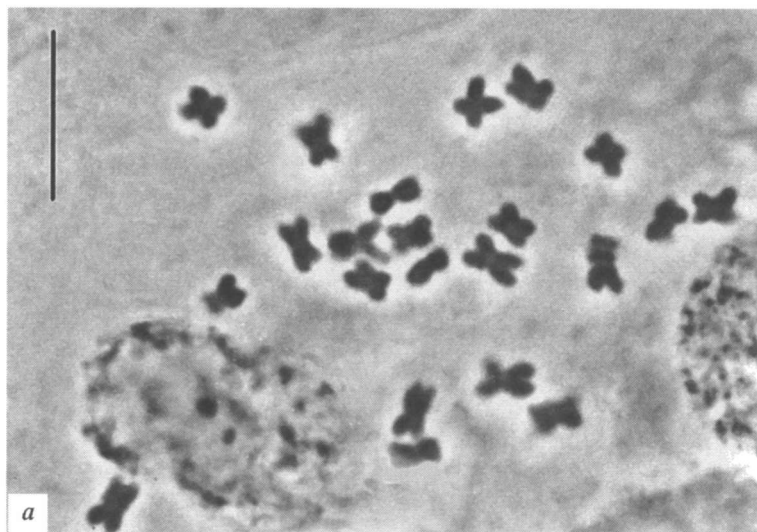


Рис. 1. Метафаза (а), кариотип (б) и цветущий побег (в)  
*Lepismium houlettianum* [90–40 Barthlott (Bonn)]

ной спирализацией ЯОР. Хотя все хромосомы метацентрические, но их удалось идентифицировать по длине и центромерному индексу.

*Lepismium houlettianum* [HU 1003 (ZSS)] (рис. 2)

Кариотип аналогичен описанному выше, также состоит из 11 пар метацентрических хромосом, однако спутник отмечен на 2-й, а не на 3-й паре. Сателлитный гетероморфизм здесь также имеет место. Идентифицируется

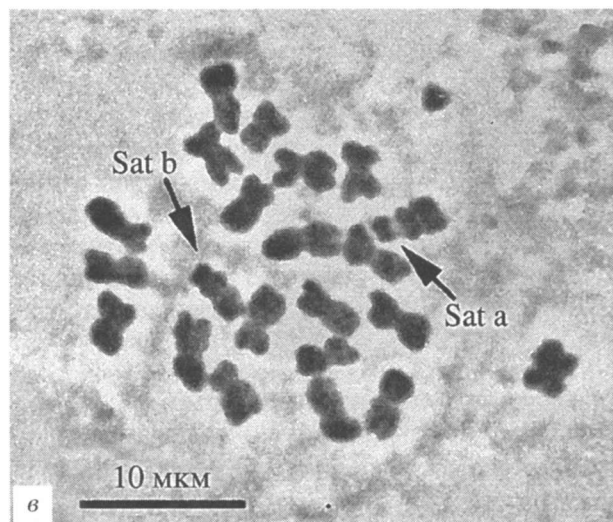
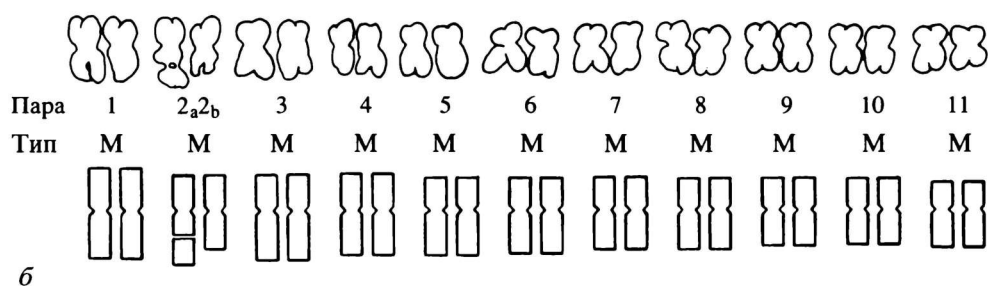
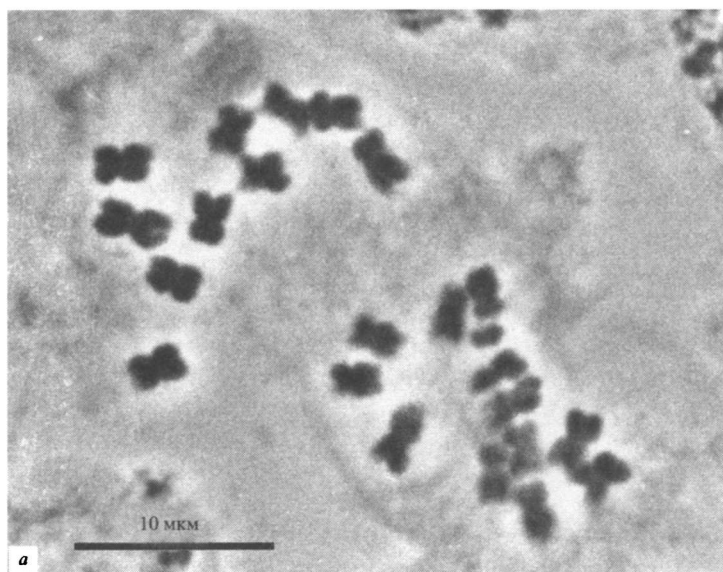


Рис. 2. Метафаза (а), кариотип (б), прометафаза с двумя хорошо различимыми спутниками Sat a и Sat b (в) и побеги (z) *Lepismium houlettianum* [HU 1003 (ZSS)]

только один спутник длиной  $1,25 \pm \text{мкм}$ . Второй спутник в метафазе различим быть не может, но в некоторых случаях заметен на стадии профазы.

*Lepismium houlettianum* forma *regnellii* [HU 933 (Bonn)] (рис. 3).

Кариотип отличался от двух, описанных выше, по следующим характеристикам: две гомологичные хромосомы 1-й пары имели различную длину ( $3,76 \pm 0,16$  и  $3,79 \pm 0,17$  мкм) и различный центромерный индекс ( $42,12 \pm 3,74$  и  $45,14 \pm 2,40\%$ ). Обе гомологичные хромосомы 2-й пары несли хорошо различимые гетероморфные спутники длиной  $0,58 \pm 0,03$  и  $0,83 \pm 0,06$  мкм соответственно. Почти все хромосомы кариотипа могли быть идентифицированы по длине и центромерному индексу, однако возникли сложности при определении 8-, 9- и 10-й пар, так как хромосомы были подобны друг другу.

*Rhipsalis floccosa* subsp. *pittieri* [ZSS] (рис. 4)

Кариотип состоит из 10 метацентрических и одной субметацентрической пар хромосом. Обе гомологичные хромосомы 4-й пары несли хорошо различимые линейные спутники длиной  $0,69 \pm 0,11$  мкм. Хромосомы мелкие и трудно различимые, за исключением сателлитных и субметацентрических хромосом.

*Hattoria epiphylloides* subsp. *epiphylloides* [B.Orssich (Bonn)] (рис. 5)

Все 11 пар хромосом метацентрические, 3-я пара по кариотипу несет линейные, хорошо различимые спутники длиной  $0,66 \pm 0,06$  мкм, однако сами гомологичные хромосомы этой пары были гетероморфны, различаясь между собой по длине и центромерному индексу. Пары 6-я и 7-я, а также с 9-й по 11-ю были подобны между собой и трудно различались по морфологическим признакам.

*Epiphyllum* sp. [HU 988 (W. Uebelmann)] (рис. 6)

Все 11 пар хромосом метацентрические, 2-я пара несли гетероморфные спутники. На одном из гомологов спутник легко различим, расположен на относительно длинной нити, его размер составляет  $1,05 \pm 0,14$  мкм. Второй спутник слабо различим, заметно короче первого, его длина составляет  $0,76 \pm 0,31$  мкм. Подобное различие по размерам спутников связано, вероятно, с дифференциальной спирализацией хромосом. Составление кариотипа этого вида было затруднительным, так как удалось надежно идентифицировать только спутничные хромосомы.

Для определения генетических расстояний нами использовался многомерный статистический анализ количественных признаков исследуемых видов, в частности метод максимальных корреляций между евклидовыми расстояниями. Кластерный анализ проводили с помощью иерархического агломеративного алгоритма [10]. Этот алгоритм применяют при заранее неизвестном количестве кластеров. Для многомерного статистического анализа использовали пакет программ AGROS 2.07, позволяющий также проводить отбор признаков на основе кластерного анализа. Для выявления групп тесно связанных признаков использовали иерархический агломерационный алгоритм средней связи, основанный на последовательном объединении признаков с максимальными коэффициентами корреляции [10]. При этом вначале каждый признак рассматривают как отдельный кластер. На каждой последующей итерации (шаге) объединяют два наиболее коррелирующих признака. Критерий оптимальности кластеризации состоит в том, что усредненный коэффициент корреляции примерно вдвое больше межкластерного [11].

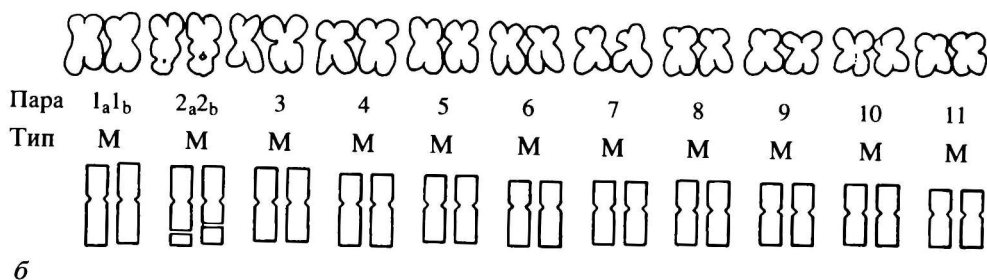
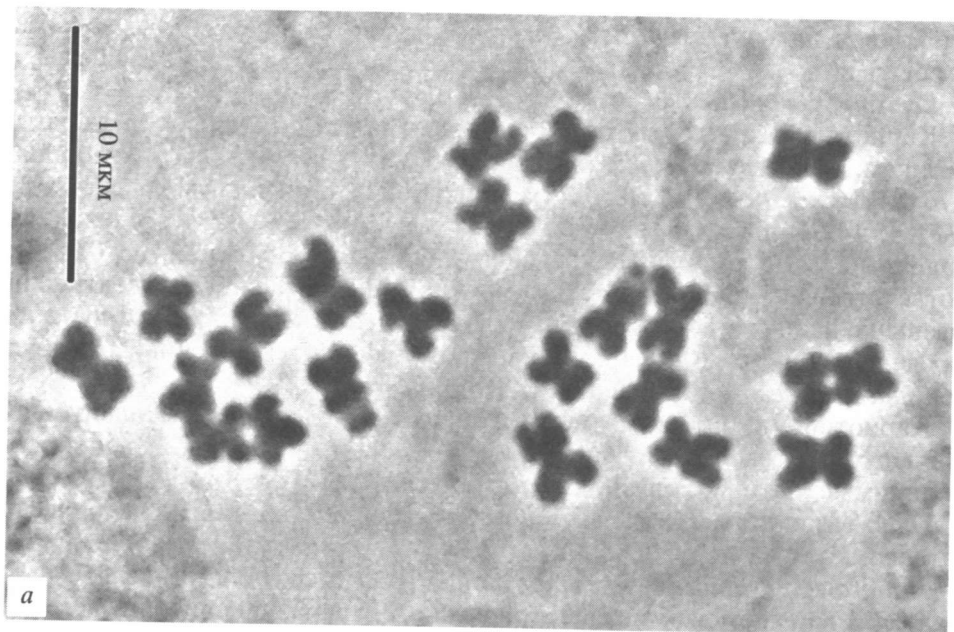
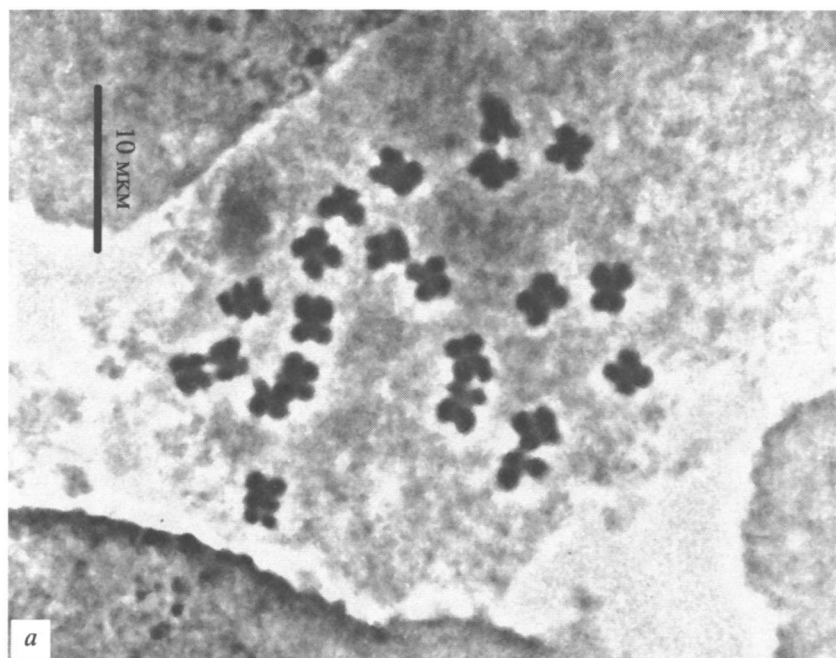


Рис. 3. Метафаза (а), кариотип (б) и молодой побег (в) *Lepismium houlettianum f. regnellii* [HU 933 (Bonn)]



|      |   |   |   |   |   |   |   |   |    |    |    |
|------|---|---|---|---|---|---|---|---|----|----|----|
|      |   |   |   |   |   |   |   |   |    |    |    |
| Пара | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9  | 10 | 11 |
| Тип  | M | M | M | M | M | M | M | M | SM | M  | M  |
|      |   |   |   |   |   |   |   |   |    |    |    |

б

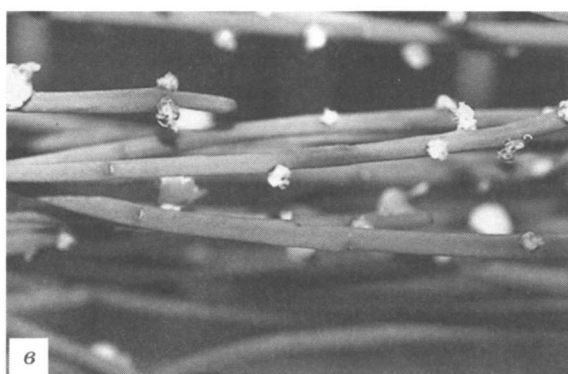


Рис. 4. Метафаза (а), кариотип (б) и побеги (в) с характерными ареолами и плодами *Rhipsalis floccosa ssp. pittieri* (ZSS)



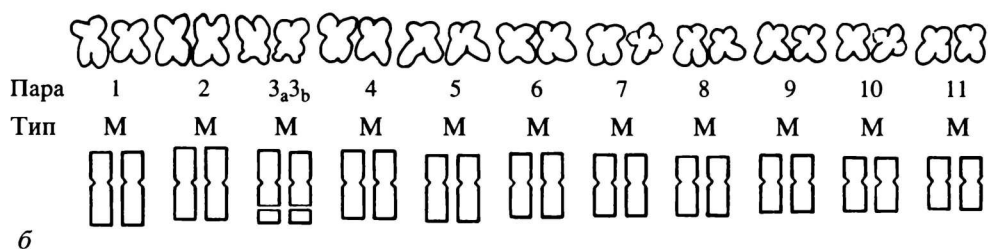
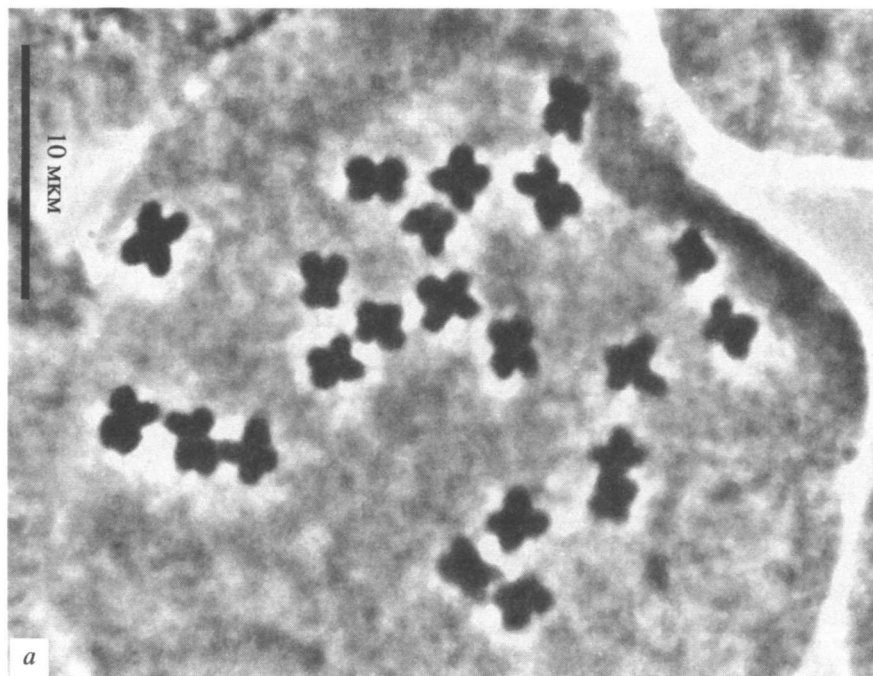


Рис. 5. Метафаза (а), кариотип (б) и молодое растение (в) *Hattoria epiphylloides* ssp. *epiphylloides* [B. Orssich (Bonn)]

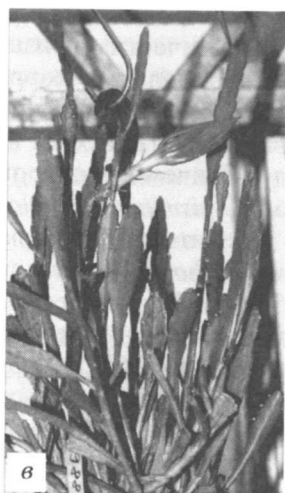
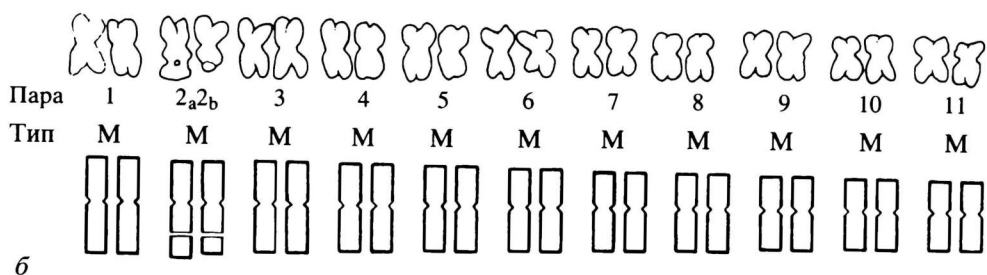
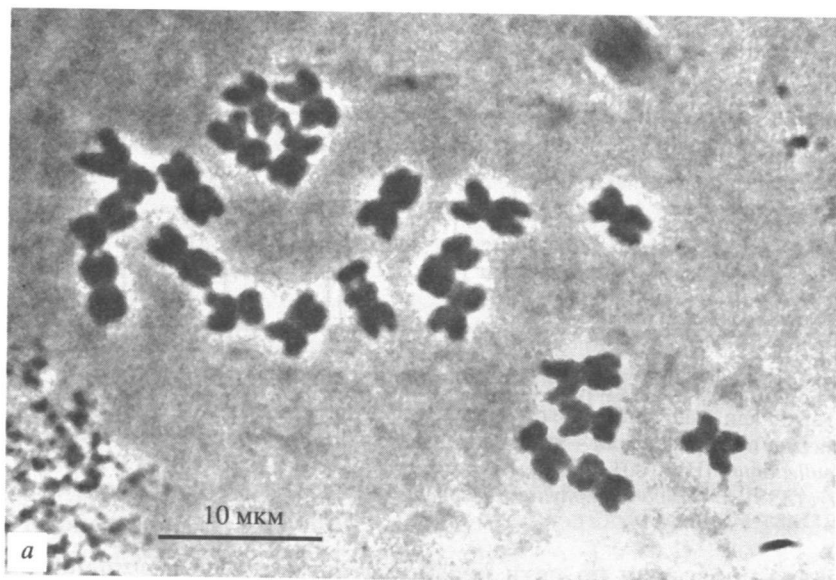


Рис. 6. Метафаза (а), кариотип (б), зацветающее растение (в) и цветок (г) *Epirhyllum* sp. [HU 988 (W. Uebelmann)]

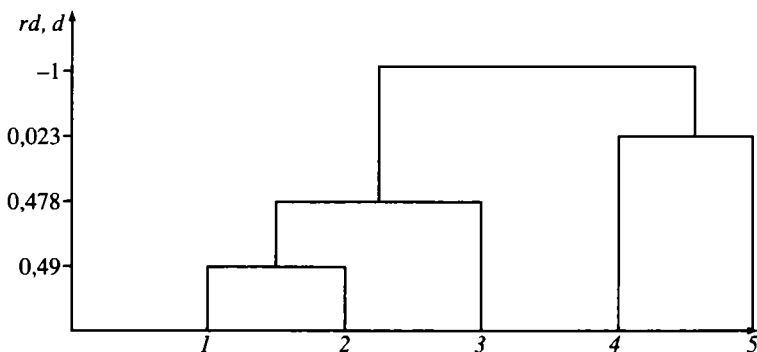


Рис. 7. Результаты кластерного анализа пяти таксонов

По вертикали – значения меры сходства коэффициента корреляции между евклидовыми расстояниями; по горизонтали – таксоны: 1 – *Lepismium houletianum* [90–40 Barthlott (Bonn)], 2 – *L. houletianum* [HU 1003 (ZSS)], 3 – *L.h f. renellii* [HU 933 (Bonn)], 4 – *Rhipsalis floccosa* ssp. *pittieri* (ZSS), 5 – *Hatiora epiphylloides* ssp. *epiphylloides* [Orssich (Bonn)]

Анализ проводили по пяти представителям трибы *Rhipsalideae* A.P. de Candolle: 1) *Lepismium houletianum* [90–40 Barthlott (Bonn)]; 2) *Lepismium houletianum* [HU 1003 (ZSS)]; 3) *Lepismium houletianum* forma *regnellii* [HU 933 (Bonn)]; 4) *Rhipsalis floccosa* subsp. *pittieri* [ZSS]; 5) *Hatiora epiphylloides* subsp. *epiphylloides* [B.Orssich (Bonn)]. По каждому кариотипу учитывали такие признаки, как общая длина пары хромосом и ее центромерный индекс. Учитывая, что у исследованных кариотипов 2-я, 3-я и 4-я пары хромосом могут нести спутник, а по первым трем парам также возможен гетероморфизм, их признаки (общая длина хромосомы, центромерный индекс, длина спутника) учитывали не в среднем по паре, а по каждой хромосоме. Число проанализированных объектов (видов) – 5. Число признаков – 33.

Дендрограмма кластерного анализа изучения кариологических данных 5 представителей трибы *Rhipsalideae* A.P. de Candolle представлена на рис. 7.

Как видно из дендрограммы, сходство по кариологическим признакам у изучаемых таксонов выражено в разной степени. Наибольшая корреляция между признаками кариотипа наблюдается у видов 1, 2 и 3, коэффициент корреляции около 0,5. Такие результаты можно было ожидать, исходя из того, что эти формы относятся к одному и тому же виду. Причем на дендрограмме видны и систематические различия между формами *Lepismium houletianum* (1, 2) и – *Lepismium houletianum* forma *regnellii* (3). По литературным данным, forma *regnellii* отличается от типовых форм *Lepismium houletianum* и по морфологическим признакам, таким как окраска побегов и форма цветка [6].

Произошедшее недавно систематическое разделение внутри подсемейства [6] подтверждается и результатами наших исследований. Коэффициент корреляции между таксонами 1, 2, 3 и 5 равен –0,023, что свидетельствует о полном отсутствии какого-либо сходства по кариологическим признакам. Они действительно являются разными видами внутри трибы *Rhipsalideae*, различаются по морфологическим признакам, что можно увидеть на рис. 2–6. Получены интересные данные по корреляции между таксоном 4 и остальными таксонами (рис. 1). Коэффициент корреляции –1 говорит о значимом отличии кариотипа *Rhipsalis floccosa* subsp. *pittieri* [ZSS] (4) от остальных таксонов.

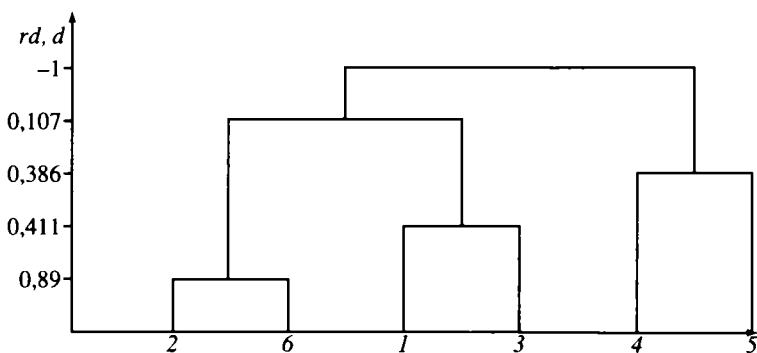


Рис. 8. Результаты кластерного анализа шести таксонов  
Усл. обозн. см. рис. 7, 6 – *Epriphyllum*, sp. [HU 988 (W. Uebelmann)]

В результате проведенного анализа можно сделать следующие выводы  
1. Кариотипы 1, 2, 3 значимо сходны между собой, причем таксон 3 имеет незначительные отличия от первых двух.

2. Относительно таксона 5 нельзя точно утверждать что-либо о сходстве кариотипов с другими сравниваемыми видами трибы *Rhipsalideae* ( $r = -0,023$ ).

3 Кариотип вида 4 резко отличается от кариотипов других сравниваемых таксонов ( $r = -1$ ).

В данной работе были описаны кариотипы не только пяти представителей трибы *Rhipsalideae* A.P. de Candolle, но и одного представителя трибы *Hylocereeae* (Britton & Rose) F. Buxbaum. Представители этой трибы имеют общие с *Rhipsalideae* ареалы распространения и физиологические особенности, связанные с эпифитным образом жизни, но систематически отдалены от них. Для определения сходства кариотипов представителей этих двух триб был также проведен анализ кариологических данных методом кластеризации по максимуму коэффициента корреляции между евклидовыми расстояниями. Этот анализ проводили по тем же признакам кариотипа, что и предыдущий, но уже по шести таксонам.

Дендрограмма кластерного анализа изучения кариологических данных представителей триб *Rhipsalideae* A.P. de Candolle и *Hylocereeae* (Br.&R.) F. Buxb представлена на рис. 8.

По результатам данного кластерного анализа можно сделать следующие выводы.

1. Кариотипы таксонов 1, 2 и 3 существенно сходны между собой.

2. Виды 4 и 5 также имеют относительное сходство кариотипов ( $r = 0,386$ ).

3. Кариотипы видов 4 и 5 резко отличаются от кариотипов других сравниваемых таксонов трибы *Rhipsalideae* ( $r = -1$ ).

4. Большое сходство между видами 2 и 6 можно объяснить параллельным развитием представителей двух различных триб внутри подсемейства *Cereoideae*, обусловленным приспособлением к эпифитному образу жизни. Бартлотт и Хант отмечали наличие параллелизма при сравнительном анализе триб *Rhipsalideae* и *Hylocereeae*, имеющих значительное сходство по

морфологическим признакам, связанными с эпифитным образом жизни, но различное филогенетическое происхождение. Так, прослеживается филогенетическая близость трибы *Rhipsalideae* с *Notocactinae* (*Corryocactus*), а трибы *Hylocereeae* – с *Echinocereae* (*Harrisia*, *Acanthocereus*) и *Cereeae* (*Cereus*) [7].

5. Аналогичные результаты по двум приведенным выше анализам и сходство их с систематическими данными позволяет рекомендовать кластерный анализ кариологических признаков в качестве одного из методов для разрешения сложных таксономических ситуаций.

Большинство исследованных в этой работе видов имели метацентрические хромосомы. Однако отмеченный гетероморфизм, особенно спутничных хромосом, говорит об эволюционных процессах, протекающих в кариотипах *Lepismium*, *Hattoria* и *Epiphyllum*. Можно сделать предположение, что подобный гетероморфизм возник вследствие гибридизации между различными видами и разновидностями. В ряде работ отмечено, что подобный сателлитный гетероморфизм (или амфипластия) присутствовал в кариотипах гибридных особей вплоть до 2, 3-го поколений [12–17]. Гетероморфизм ЯОР хромосом одного из родителей, возможно, следует по причине метилирования цитозина в 5'-позиции либо модификацией гистонов rRNA гена [15].

Сравнительный анализ кариотипов показал различия по их структуре даже внутри представителей различных популяций *Lepismium houlettianum*. Здесь отмечается не только сателлитный гетероморфизм, но и наличие гетероморфной 1-й пары хромосом у *Lepismium houlettianum* forma *regnellii*. Видимо, это явилось следствием адаптации организмов к различным условиям в местах их произрастания. Это же, по-видимому, могло явиться причиной гетероморфизма сателлитных хромосом у *Hattoria epiphyllodes* subsp. *epiphyllodes*.

Кариотип *Rhipsalis floccosa* ssp. *pittieri* отличался от изученных в этой работе представителей трибы *Rhipsalideae* наличием одной субметацентрической пары хромосом, тогда как все описанные пока кариотипы состоят из метацентрических хромосом. Сателлитный гетероморфизм у этого таксона отмечен не был, обе спутничные хромосомы хорошо идентифицируются и несут спутники равной длины.

У представителя трибы *Hylocereeae*, *Epiphyllum* sp. (HU 988), как и у упомянутых выше представителей трибы *Rhipsalideae*, наблюдали сателлитный гетероморфизм. По личному сообщению W. Uebelmann, им было найдено одно растение этого вида и все имеющиеся в коллекциях, в том числе и изучаемый нами экземпляр, являются его клоном.

Можно предположить, что *Cereus coccineus*, найденный в том же самом месте и описанный Де Кандоллем в 1828 г. [18], и *Epiphyllum* sp. (HU 988) являются одним видом. Возможно, и найденный в Санта-Катарина *Heliocereus coccineus* (Salm-Dyck) Sheinvar принадлежит к тому же самому таксону.

Horst и Uebelmann предположили, что это растение может иметь гибридное происхождение [19]. Данное исследование показало наличие у *Epiphyllum* sp. (HU 988) сателлитного гетероморфизма, что могло бы быть использовано в качестве аргумента в поддержку этого мнения.

В заключение следует отметить, что исследованные представители эпифитных кактусов триб *Rhipsalideae* и *Hylocereeae* различаются между

собой как по структурам кариотипов (длина и центромерный индекс хромосом, положение сателлитных хромосом), так и по общей длине генома. Вероятно, наличие спутничного гетероморфизма является результатом эволюции хромосом, которая может возникать при адаптации видов к меняющимся условиям произрастания: от засушливых областей к влажным, а также к эпифитному образу жизни. Это подтверждает и тот факт, что гетероморфизм обнаружен у представителей двух систематически отдаленных таксонов, но являющихся эпифитами, – трибы *Rhipsalideae* и *Hyllocereae*.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Pinkava D.J., Baker M.A., Parfitt B.D. et al. Chromosome numbers in some Cacti of Western North America V // Syst. Bot. 1985. Vol 10. P. 471–483.
2. Cota H.J., Philbrick C.T. Chromosome number variation and polyploidy in the genus *Echinocereus* (Cactaceae) // Amer. J. Bot. 1994. Vol. 81, N 8. P. 1054–1062.
3. Cota H.J., Wallace R.S. Karyotypic studies in the genus *Echinocereus* (Cactaceae) and their taxonomic significance // Caryologia. 1995. Vol. 48. P. 105–122.
4. Cid R., Palomino G. Cytotypes and meiotic behavior in Mexican populations of *Myrtillocactus geometrizans* var. *geometrizans* (Cactaceae) // Cytologia. 1996. Vol. 61. P. 343–348.
5. Cota H.J., Rebman J.P., Wallace R.S. Chromosome numbers in *Ferocactus* (Cactaceae: Cactoideae). // Ibid. P. 431–437.
6. Barthlott W., Taylor N.P. Notes towards a monograph of *Rhipsalideae* (Cactaceae) // Bradleya. 1995. Vol. 13. P. 43–79.
7. Barthlott W., Hunt P.R. Cactaceae. // The families and genera of vascular plants. B., etc.: Springer, 1993. Vol. 2. P. 161–197.
8. Barthlott W. IOPB chromosome number reports. LIV // Taxon. 1976. Vol. 25. P. 644–645.
9. Schwarzscher T., Ambros P., Schweizer D. Application of Giemsa banding to orchid karyotype analysis // Plant Syst. Evol. 1980. Vol. 134. P. 293–297.
10. Айвазян С.А., Бежаева З.И., Староверов О.В. Классификация многомерных наблюдений. М.: Статистика, 1974. 240 с.
11. Смиряев А.В. и др. Биометрия в селекции и генетике растений. М.: МСХА, 1992. 268 с.
12. Навашин М.С. “Амфипластия” – новое кариологическое явление // Проблемы кариологии и цитогенетики в исследованиях на видах рода *Crepis*. М. 1985. С. 108–111.
13. Навашин М.С. Полиплоидные мутанты у *Crepis*: Триплоидный и пентаплоидный мутанты *Crepis capillaris* // Там же. С. 40–48.
14. Навашин М.С. Хромосомы и видообразование // Там же. С. 311–339.
15. Chen Z.J., Pikaard C.S. Epigenetic silencing of RNA polymerase I transcription: A role for DNA methylation and histone modification in nucleolar dominance // Genes and Develop. 1997. Vol. 11. P. 2124–2136.
16. Chen Z.J., Comai L., Pikaard C.S. Gene dosage and stochastic effects determine the severity and direction of uniparental ribosomal RNA gene silencing (nucleolar dominance) in *Arabidopsis* allopolyploids // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1998. Vol. 95. P. 14891–14896.
17. Pikaard C.S. Nucleolar dominance // Transcription of ribosomal RNA genes by eucaryotic RNA polymerase I. Austin: Springer and Landes, 1998. P. 277–294.
18. Candolle A.P. de. Prodromus systematis naturalis. Paris: Treuttel et Wurtz, 1828. Vol. 3. P. 467–469.
19. Uebelmann W. Horst und Uebelmann Feldnummerliste. Zufikon: Uebelmann Selbstverl., 1996.

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

Поступила в редакцию 6.11.2004 г.

## SUMMARY

### ***Pankin V.Kh. Karyological analysis of some epiphytic cactus species in the tribes *Rhipsalideae* and *Hyllocereae****

The karyological analysis of five cactus species has been carried out for the first time. All the species were found out to be diploid ( $2n = 22$ ). *Lepismium houlletianum* s.str. (two different collections), *L. houlletianum* f. *regnellii* and *Epiphyllum* sp. (HU 988) appeared to be heteromorphic in the nucleolarorganizing region (NOR). Symmetrical kariotype was usual for *Rhipsalis floccosa* ssp. *pitteri* and *Hatiora epiphyllodes* s.str.

УДК 581.14:582.594.2

## АРХИТЕКТУРНАЯ МОДЕЛЬ С ЧЕРЕДУЮЩИМИСЯ ДЕТЕРМИНИРОВАННЫМИ И НЕДЕТЕРМИНИРОВАННЫМИ ПОБЕГАМИ (ПОДСЕМЕЙСТВО *EPIDENDROIDEAE*, *ORCHIDACEAE*)

Г.Л. Коломейцева

### КРАТКИЙ ОБЗОР ГИПОТЕЗ ПРОИСХОЖДЕНИЯ И ЭВОЛЮЦИИ ОРХИДНЫХ

За последние несколько лет в связи с прогрессом в области молекулярной биологии представления об эволюции в семействе *Orchidaceae* Juss. в значительной степени изменились. Современные представления об анцестральных формах орхидных увеличивают их возраст (древность происхождения) и связывают продвинутость некоторых черт семейства с последними этапами относительно краткой активной эволюции [1].

Появление и формирование анцестральных видов семейства орхидных некоторые исследователи связывают с Катазийской подобластью Средиземногорной области Лавразии [2] и относят к началу или к середине мелового периода мезозойской эры (140–100 млн лет до н.э.) (табл. 1).

Невозможность предъявить непосредственные доказательства времени появления орхидных (например, наиболее достоверные палеонтологические находки ископаемых предков орхидных относятся к миоцену третичного периода кайнозойской эры – 20–10 млн лет до н.э. [3]) и пролить свет на происхождение и самые ранние стадии эволюции этого семейства, обусловило появление множества теоретических построений, основанных на филогенетических, биогеографических, коэволюционных и молекулярно-генетических методиках.

П. Герендин и П. Крейн [4] сделали обзор по самым последним представлениям об ископаемой истории однодольных, объединив более ранние и современные взгляды на эволюцию семейства *Orchidaceae*. Среди ученых имеются сторонники лилейных предков орхидных из *Asparagales*, *Dioscoreales*, *Liliales*, *Pandanales* [5, 6, 2], а также коммелиновых (*Arecales*, *Commelinales*, *Poales*, *Zingiberales*) [7]. В обзоре М. Чейза [1] прослежены родственные связи основных гипотетических групп предков орхидных, основанные на сравнении трех генов (двух пластидов и одного ядра), которые показывают, что



Таблица 1

Шкала географического времени эволюции цветковых растений (по [5])

| Миллион лет | Эра          | Период       | Эпоха      | Возраст (млн лет) |
|-------------|--------------|--------------|------------|-------------------|
| 0           | Кайнозойская | Четвертичный | Плейстоцен | 2,5               |
| 10          |              | Третичный    | Плиоцен    | 2,5–10            |
| 20          |              |              | Миоцен     | 10–27             |
| 30          |              |              | Олигоцен   | 27–38             |
| 40          |              |              | Эоцен      | 38–54             |
| 50          |              |              | Палеоцен   | 54–65             |
| 60          | Мезозойская  | Меловой      | Ранний     | 65–110            |
| 70          |              |              |            |                   |
| 80          |              |              |            |                   |
| 100         |              |              |            |                   |
| 110         |              |              |            |                   |
| 120         |              | Юрский       | Поздний    | 110–135           |
| 130         |              |              |            |                   |
| 140         |              |              |            | 135–160           |
| 150         |              |              |            |                   |
| 160         |              |              |            |                   |

орхидные тесно связаны с порядками *Asparagales* (*Asteliaceae* Dumortier), *Amaryllidales* (*Blandfordiaceae* Dahlgren et Clifford, *Asphodelaceae* Juss.), *Haemodorales* (*Hypoxidaceae* R. Brown), *Liliales* (*Lanariaceae*), что подтверждает взгляды, высказанные ранее Д. Хатчинсоном [8] и А.Л. Тахтаджяном [9]. Кроме того, с орхидными тесно связаны и такие семейства, как *Doryanthaceae* Dahlgren et Clifford, *Iridaceae* Juss., *Ixioliriaceae* Nakai, *Tecophilaeaceae* Leybold.

Если предположить, что орхидные, которые особенно близко стоят к перечисленным группам однодольных, произошли одновременно с ними, то они также должны были эволюционировать 110 млн лет назад, еще во время существования единого суперконтинента, по которому орхидные распространились до расхождения материков. Большинство орхидных не способно самостоятельно распространяться на большие расстояния [5], но, как отмечает Р. Дресслер, в геологическое время даже ограниченные возможности межконтинентального распространения имеют большое значение.

Современные исследования, основанные на использовании молекулярно-генетических методов [1], свидетельствуют, что орхидные (как и другие представители надпорядка *Lilianaе*) – группа с достаточно резкими реликтовыми чертами строения и распространения. Так, Б. Лаварак и др. [10] возможное территориальное происхождение предков орхидных относят к Африканскому континенту, время их обособления от других однодольных относят к концу юрского и началу мелового периодов (140–120 млн лет назад), а их расселение по всей Гондване, включая территории будущих Африки и Америки, – к середине мелового периода. Согласно теории Б. Лаварака и др. [10], в середине мелового периода (100–80 млн лет назад), когда от Гондваны откололись плиты с современными территориями Индии, Новой Каледонии и Новой Зеландии, на них обособилась часть орхидной флоры. Еще че-

рез 20 млн лет (т.е. 60 млн лет назад) от Гондваны отделились Африка и Северная Америка, а еще через 10 млн лет оставшаяся часть древнего материка распалась на Австралию, Антарктиду и Южную Америку. С этого времени орхидная флора Южной Америки, Африки, Индии, Новой Каледонии и Австралии начала развиваться обособленно, по разным эволюционным линиям. Когда 40 млн лет назад Индия сошлась с Азией, образовав в месте контакта Гималаи, орхидные подверглись взрывной эволюции в Лавразии, поскольку уровень высот Гималаев предоставил им возможность занять новые экологические ниши. Еще позже, 20–15 млн лет назад Австралия и Лавразия начали совместно формировать Новую Гвинею с более влажным климатом, при этом лавразийские эпифитные и наземные орхидные стали перемещаться к Австралии и Новой Гвинее, а менее специализированные австралийские наземные орхидные начали перемещаться в Лавразию. 15 млн лет назад климат стал нестабильным, резко меняясь от влажного к сухому и от жаркого к резко континентальному, и не только в Австралии, но и в Малайзии и Новой Гвинее, орхидные были вынуждены преодолевать эти климатические барьеры или вымирать. Так, ранние иммигранты в Австралию и Новую Каледонию обособились в эндемичные группы.

Проблема происхождения орхидных связана и с вопросом о том, на каких континентальных массах они эволюционировали, но на этот вопрос есть только догадки, не подтвержденные фактами. Первые орхидные, как предполагает М. Чейз [1], эволюционировали в древнем Южном полушарии и позднее распространились из Гондваны, осваивая новые территории. Возможно, ровный тропический климат способствовал тому, что чрезвычайную степень реликтовости сохранили не только их предки, оставшиеся в местах своего первичного распространения, но и успешно эволюционировавшие потомки, выработавшие более специализированные отношения с окружающей средой. Эти роды сохранили остаточные признаки предковых групп, существовавших за пределами Южного полушария (в том числе и клубневидные побеги), и их современное распространение на ограниченных территориях можно считать таким же признаком реликтовости, как и у других примитивных родов, сохранившихся сегодня только в Южном полушарии. Северная умеренная зона содержит намного меньше групп орхидных с реликтовым распространением, поскольку на нее сильно повлияло оледенение, которому никогда не подвергалось Южное полушарие.

Тем не менее самыми примитивными из ныне существующих орхидных признаны наземные орхидные из Китая и Японии – *Tangtsinia* S.C. Chen; *Sinorchis* S.C. Chen, *Diplandrorchis* S.C. Chen, *Archineottia* S.C. Chen [11, 12].

Если орхидные и их близкие родственники из других перечисленных семейств произошли от общих предков (живших приблизительно 90–100 млн лет назад), то они должны иметь более ярко выраженные черты тропических растений, приспособленных к постоянному теплу и влажности, чем те ксерофитно изменившиеся таксоны, которые мы наблюдаем сегодня. Тропические таксоны в этих близкородственных орхидных семействах часто представлены геофитными клубнелуковичными родами или родами с подземными вертикально нарастающими утолщенными корневищами – *Hypoxis*, *Curculigo* Gaertn. (оба из *Hypoxidaceae* R. Br.) и *Cyanastrum*, *Kabuyea*, *Walleria* (из *Tecophilaeaceae* Leyb.), а также ахлорофилльными микотрофами – *Aristea* и *Geosiris* (оба из *Iridaceae* Juss.).

Таблица 2

Распространение орхидных из подсемейства *Epidendroideae* Lindl. в тропических районах Африки, Азии и Америки (классификация триб и подтриб приведена по [14])

| Триба                       | Подтриба                        | Род                                | Число видов                     |                  |                    |
|-----------------------------|---------------------------------|------------------------------------|---------------------------------|------------------|--------------------|
|                             |                                 |                                    | Тропическая Африка и Мадагаскар | Тропическая Азия | Тропическая Африка |
| <i>Epidendreae</i>          | <i>Polystachyinae</i><br>Pfitz. | <i>Polystachya</i>                 | 163                             | 5                | 27                 |
|                             |                                 | <i>Neobenthamia</i>                | 1                               | —                | —                  |
|                             |                                 | <i>Imerinaea</i>                   | 1                               | —                | —                  |
| <i>Cymbidieae</i><br>Pfitz. | <i>Eulophiinae</i><br>Benth.    | <i>Eulophia</i>                    | 159                             | 40               | (1)                |
|                             |                                 | <i>Oeceoclades</i>                 | 32                              | —                | —                  |
|                             |                                 | <i>Ptero-</i><br><i>glossaspis</i> | 6                               | —                | 2                  |
|                             |                                 | <i>Geodorum</i>                    | —                               | 16               | —                  |
|                             |                                 | <i>Cremastra</i>                   | —                               | 2                | —                  |
|                             |                                 | <i>Gyanaeorchis</i>                | —                               | —                | 2                  |
|                             | <i>Cyrtopodiinae</i><br>Benth   | <i>Acrolophia</i>                  | 20                              | 9                | 9                  |
|                             |                                 | <i>Graphorkis</i>                  | 5                               | —                | —                  |
|                             |                                 | <i>Eulophiella</i>                 | 4                               | —                | —                  |
|                             |                                 | <i>Ansellia</i>                    | 2                               | —                | —                  |
|                             |                                 | <i>Galeandra</i>                   | —                               | —                | 20                 |
|                             |                                 | <i>Cyrtopodium</i>                 | —                               | —                | 12                 |
|                             | <i>Goveniinae</i><br>Dressler   | <i>Bromheadia</i>                  | —                               | 11               | —                  |
|                             |                                 | <i>Govenia</i>                     | —                               | —                | 20                 |
|                             |                                 | <i>Warrea</i>                      | —                               | —                | 3                  |
|                             |                                 |                                    |                                 |                  |                    |
| <i>Vandaeae</i><br>Lindl.   | <i>Angraecinae</i><br>Summerh.  | <i>Angraecum</i>                   | 200                             | 1                | —                  |
|                             |                                 |                                    |                                 |                  |                    |
|                             | <i>Aeridinae</i> Pfitz.         | <i>Acampe</i>                      | 1                               | 12               | —                  |
|                             |                                 | <i>Taenio-</i><br><i>phyllum</i>   | —                               | 200              | —                  |

В связи с этим многие ученые наиболее древними и рано обособившимися группами в семействе орхидных считают не корневищные симподиально нарастающие виды [2, 5], а клубневые облигатные микотрофные ахлорофилльные виды [13, 14], которые напоминали такие современные роды, как *Epipogium* R. Br., *Rhizanthella* R.S. Rogers, *Burnettia* Lindl. На основании анализа времени расхождения материков и распределения родового состава орхидных Р. Дресслер [5] сделал вывод, что более примитивные роды орхидных с трансокеаническим тропическим происхождением (дизъюнкцией) были разделены на очень ранних этапах третичного периода кайнозойской эры (65–60 млн лет назад), когда континенты еще были сближены (см. табл. 1.). Наиболее примитивными орхидными Л. Гарай считал пантропические роды *Corymborkis* Thou. и *Vanilla* Pl. ex Mill., африканский и южно-американский *Palmorchis* Barb. Rodr., род *Tropidia* Lindl. с островов Тихого океана. Несколько позже (в середине третичного периода), по его мнению, вышли на арену эволюции такие пантропические роды, как *Bulbophyllum* Thou., *Calanthe* Lindl., *Eulophia* R. Br., *Goodyera* R. Br., *Habenaria* Willdenow, *Liparis*

L.C. Richard, *Malaxis* Sw., *Polystachya* Hook., азиатско-африканские роды *Brachycorythis* Lindl., *Cheirostylis* Bl., *Disperis* Sw., *Nervilia* Gaud., *Phaius* Lour., *Satyrium* Sw., *Zeuxine* Lindl., тихоокеанские роды *Coilochilus* Schltr. и *Erythrodes* Bl., а также роды, распространившиеся из Азии через Чукотку и Аляску в Северную Америку (*Aplectrum* Nuttall, *Pogonia* Juss., *Tipularia* Nuttall) [15]. А наиболее высокоорганизованные роды орхидных появились в самом конце третичного периода, возможно даже в плиоцене (четвертичном периоде или раннем антропогене), т.е. всего 3–2,5 млн лет назад. Это, например, пантропический вид *Polystachya concreta* (Jacq.) Garay et Sweet, африканские роды *Oeceoclades* Lindl. и *Pteroglossaspis* Reichb. f., а также такие африканские и азиатские роды, как *Acampe* Lindl., *Angraecum* Bory, *Agrostophyllum* Bl., *Oberonia* Lindl., *Taeniophyllum* Bl.

Довольно четкое межконтинентальное распределение родов орхидных можно проследить на примере наиболее высокоорганизованного подсемейства *Epidendroideae* (согласно классификации Р. Дресслера [14]) (табл. 2).

Анцестральными морфологическими чертами предковых форм орхидных многие авторы [2, 5, 14, 16, 17] считали неутолщенные прямостоячие моноциклические побеги, соединенные корневищными участками в симподиально нарастающие системы побегов, несущие расставленные, спирально расположенные пликатные листья и терминальные соцветия (брактеозные кисти). Завязь у этих древних предков орхидных, по их представлениям, была разделена на три части, цветки имели шесть тычинок и были автоопыляемыми, плоды были мясистыми, а мелкие семена имели твердую оболочку.

Специализация генеративных органов шла по пути преобразования актиноморфных цветков с однотипными лепестками и чашелистиками и прямой колонкой с терминальным (не смещенным набок) рыльцем в высокоспециализированные зигоморфные цветки с более или менее редуцированным аппаратом андроея и видоизмененной изогнутой колонкой со смещенным в боковое положение рыльцем. Все эти преобразования происходили в процессе коэволюции орхидных с насекомыми. Вероятно, подобно высокоорганизованным двудольным (и однодольным, включая порядки *Commelinales* и *Zingiberales*), которые также эволюционировали вместе с опылителями, орхидные распространились одновременно с ними, т.е. 90–100 млн лет назад [18].

## **РАЗЛИЧНЫЕ ВЗГЛЯДЫ НА МОРФОСТРУКТУРУ ГИПОТЕТИЧЕСКИХ ПРЕДКОВ ОРХИДНЫХ: ПРОТИВОРЕЧИЯ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ И МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИХ ПОДХОДОВ**

Используя приведенные выше таксоны в качестве образца для создания гипотетических древних предков орхидных, М. Чейз [1] предположил, что они являлись симподиально нарастающими корневищными травянистыми растениями с короткими, прямостоячими, и, вероятно, не ветвящимися и не вьющимися стеблями (ветвление неизвестно для этих семейств, за исключением некоторых древовидных *Iridaceae* (*Witsenia*, *Nivenia*, *Klattia*) и клубневых *Tecophilaeaceae* (*Walleria*); возможно, с веламеном на корнях (поскольку подобные структуры отмечены у других представителей порядка

Таблица 3

Различия в представлениях о некоторых примитивных чертах гипотетических предков орхидных (по [14, 1])

| Номер | Морфологические черты предполагаемых предков орхидных (по [5, 14])                         | Морфологические черты предполагаемых предков орхидных (по [1])                         |
|-------|--|--|
| 1     | Корневищные малолетние травы с прямостоячими, иногда ветвящимися или лиановидными стеблями | Корневищные малолетние травы с прямостоячими не ветвящимися и не лиановидными стеблями |
| 2     | Листья спирально расположенные, складчатые, возможно черешчатые, с сетчатым жилкованием    | Листья широкие, складчатые   |
| 3     | Соцветие терминальное, брактеозная кисть   | Соцветие боковое, с одиночными цветками  |
| 4     | Завязь нижняя, трехгнездная, отдельный слой между завязью и околоцветником отсутствует     | Завязь нижняя, трехгнездная  |
| 5     | Шесть тычинок с пудрообразной или клейкой пыльцой, пыльники открываются к центру цветка    | Шесть тычинок с пудрообразной пыльцой, пыльники открываются к наружной стороне цветка  |
| 6     | Плоды мясистые   | Плоды сухие  |

*Asparagales*); цветки более вероятно появлялись из пазухи каждого листа на отдельном цветоносе, как это типично для всех этих таксонов; листья были складчатыми, широкими; цветки имели нижнюю завязь, разделенную на три части и шесть тычинок, которые были открыты наружу и производили пудрообразную пыльцу; плодами были сухие (а не мясистые) коробочки, наполненные мелкими семенами в твердых оболочках (табл. 3).

Таким образом, у вновь представленных гипотетических предков орхидных по М. Чейзу [1] есть несколько существенных отличий от гипотетических предков Р. Дресслера [14], Л. Гарая [15], Л.В. Аверьянова [2]. Они состоят в том, что М. Чейз по-другому видит некоторые примитивные черты предковых форм орхидных. Например, у растений из надпорядка лилейных, ближайших к орхидным, нет пыльников, открытых внутрь цветка, нет мясистых плодов (за исключением таких родов, как *Astelia* из *Asteliaceae* Dumortie, а также *Curculigo*, *Molineria* и *Empodium* из *Hypoxidaceae* R. Brown). Это позволило ему сделать предположение о малой вероятности того, чтобы последний общий предок орхидных и других близких к аспарагусовым лилейных имел бы такие черты, как открывающиеся внутрь цветка пыльники и мясистые плоды.

М. Чейз [1] предположил, что анцестральные предки орхидных росли под пологом влажного тропического леса, были вечнозелеными автотрофными или, возможно, бесхлорофилльными микоризообразующими растениями, по габитусу напоминали клубневые виды из родов *Calanthe* Lindl. или *Nervilia* Gaud., а, возможно, и некоторые корневищные виды из рода *Cypripedium* L. Переход между бесстебельными и имеющими стебель предками орхидных М.В. Чейз видел в становлении симподиального нарастания и в увеличении длины стебля, размер которого мог оказать существенное влияние на расположение соцветий, поскольку сдвиг от боковой к терминальной позиции, как

считал М. Чейз, легко осуществим при удлинении стебля. Соцветия всех симподиально нарастающих предков орхидных М. Чейз предложил считать боковыми, поскольку они происходят из боковой почки последнего фотосинтезирующего или чешуевидного листа побега.

С нашей точки зрения, характеристика положения соцветия на побеге имеет существенное значение для понимания происхождения и филогении семейства орхидных. Ошибки в оценке природы соцветий и степени детерминированности верхушки побега могут способствовать неправильной интерпретации родственных связей внутри семейства. Однако как в действительности проходила смена терминального соцветия на боковое соцветие и какое именно соцветие первично – терминальное или боковое – ответа на эти вопросы до сих пор не было дано. Мы предлагаем собственную версию происхождения боковых соцветий в подсемействе *Epidendroideae*.

### ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ТЕРМИНАЛЬНЫХ И БОКОВЫХ СОЦВЕТИЙ В ПОДСЕМЕЙСТВАХ ORCHIDACEAE

В настоящее время группой американских ботаников предложена новая система семейства орхидных, в которой виды делятся на пять подсемейств: *Apostasioideae*, *Cypripedioideae*, *Vanilloideae*, *Orchidoideae* и *Epidendroideae* [19]. У представителей трех из них (*Apostasioideae*, *Cypripedioideae*, *Orchidoideae*) соцветия только терминальные, в то время как в подсемействах *Vanilloideae* и *Epidendroideae* имеются виды и с терминальными, и с боковыми соцветиями. Считая, что в подсемействе *Vanilloideae* нет симподиально нарастающих видов, мы решили более внимательно изучить особенности побегообразования и развития соцветий в подсемействе *Epidendroideae*, как его широко понимают американские ботаники, теперь включающие в него и подсемейство *Vandoideae* [14].

Мы выделили в подсемействе *Epidendroideae* трибы с терминальными и боковыми соцветиями, а также трибы, в которые входят виды и с боковыми, и с терминальными соцветиями. Оказалось, что триба, в которую входят только виды с боковыми соцветиями, всего одна – *Vandaeae* (табл. 4).

Согласно нашей классификации архитектурных моделей (АМ) орхидных [20], основанной на методе архитектурного моделирования Е. Алле, Р. Ольдемана и П. Томлинсона [21], виды из триб с терминальными соцветиями развиваются по АМ Serebryakova, АМ Holtum и АМ Irmish, виды из триб с боковыми и терминальными соцветиями развиваются по АМ Serebryakova, АМ Lindley, АМ Seidenfaden и АМ Smirnova, виды из трибы *Vandaeae* с боковыми соцветиями развиваются по АМ Corner и АМ McClure (табл. 5).

Дальнейший анализ архитектурных моделей орхидных показал, что ранее мы не совсем точно соотносили их с архитектурными моделями древесных тропических пород.

Первое уточнение касается АМ Chamberlain с адвентивным верхушечным ветвлением и детерминированным первичным побегом. В соответствии с этой архитектурной моделью развиваются некоторые виды из подсемейства *Epidendroideae* (в понимании Р. Дресслера [14]). Это, например, виды из рода *Listera* R. Br. В то же время у многих более высокоорганизованных представителей подсемейства *Epidendroideae* (например, из родов *Pholidota*

Таблица 4

Наличие разных типов соцветий в трибах подсемейства *Epidendroideae*, согласно классификации Р. Дресслера [14]

| Триба с терминальными соцветиями   | Триба с боковыми соцветиями | Триба с боковыми и терминальными соцветиями  |
|--|-----------------------------|--|
| <i>Neottieae</i><br><i>Triphoreae</i><br><i>Gastrodieae</i><br><i>Malaxideae</i><br><i>Calypsoeae</i><br><i>Epidendreae</i> I (New World Groups) | <i>Vandaeae</i>             | <i>Cymbidieae</i><br><i>Palmorchideae</i><br><i>Maxillarieae</i><br><i>Arethuseae</i><br><i>Coelogyneae</i><br><i>Epidendreae</i> II (Old World Groups)<br><i>Podochileae</i><br><i>Dendrobiinae</i> |





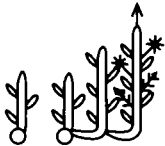



Lindl. ex Hook. и *Otochilis* Lindl.) первичный побег не способен образовать терминальное соцветие. Однако стрессовые условия выращивания в культуре *in vitro* на стерильных агаризованных средах могут провоцировать цветение первичного побега даже у этих видов. Принимая во внимание это обстоятельство, мы считаем, что развитие видов из родов *Pholidota* и *Otochilus* можно отнести к вновь введенной AM Seidenfaden.

Второе замечание касается AM Leeuwenberg, которая отличается от AM Chamberlain тем, что после цветения каждый (в том числе и первичный) побег образует более одного побега ветвления с терминальным соцветием. В семействе *Orchidaceae*, подсемействе *Orchidoideae* в соответствии с этой архитектурной моделью можно представить себе развитие некоторых родов (например, *Rhizanthella* R.S. Rogers). Главной отличительной особенностью развития орхидных по AM Leeuwenberg в подсемействе *Orchidoideae* является быстрый распад системы побегов – гибель материнского побега почти сразу же после цветения и обособление дочерних побегов. Кроме того, под действием неблагоприятных факторов (например, при отсутствии естественных консортивных партнеров в условиях интродукции) способность к ветвлению обычно утрачивается и развитие идет по AM Holtum.

В подсемействе *Epidendroideae* также имеются виды, ветвление которых в генеративном возрастном состоянии напоминает ветвление тропических деревьев, развивающихся по AM Leeuwenberg, однако их первичные побеги никогда не завершаются терминальным соцветием. Это характерно, например, для некоторых видов из рода *Scaphyglottis* Poepp. & Endl. По аналогии с ложной архитектурной моделью Chamberlain, такая архитектурная модель может быть названа ложной архитектурной моделью Leeuwenberg. Однако при этом следует особо подчеркнуть, что ложные архитектурные модели (ложная AM Chamberlain и ложная AM Leeuwenberg) не аналогичны, а гомологичны истинным AM Chamberlain и AM Leeuwenberg и возникли на более поздних этапах биоморфологической эволюции орхидных.

Третье замечание касается архитектурной модели с боковыми соцветиями (AM Tomlinson-2) [20]. Характерной особенностью растений, развивающихся по этой архитектурной модели, является недетерминированный рост побегов, боковые соцветия, цветение первичного побега, симподиальное нарастание и базитонное ветвление. Почти всем этим требованиям соответст-

Таблица 5  
Архитектурные модели орхидных

| Название АМ              | Схема архитектурной модели  |
|--------------------------|---|
| АМ Serebryakova          |    |
| АМ Lindley               |    |
| АМ Smirnova              |    |
| АМ Seidenfaden           |    |
| АМ McClure               |   |
| АМ Corner                |  |
| АМ Holtum                |  |
| Предпочеговая АМ Irmisch |  |



ует структура побеговой системы некоторых орхидных из трибы *Vandaeae* (например, *Doritis pulcherrima* Lindl.). Единственное различие состоит в том, что тип нарастания у всех представителей этой трибы считается не симподиальным, а моноподиальным. Таким образом, в семействе орхидных нами пока не найдены виды, развивающиеся по АМ Tomlinson-2. Поэтому вместо этой архитектурной модели мы ввели другую архитектурную модель, характерную для симподиально нарастающих видов с боковыми соцветиями, у которых в генеративное возрастное состояние вступает не первичный побег, а побеги более поздних порядков. Эту архитектурную модель (АМ Lindley) мы назвали в честь Д. Линдли – выдающегося английского ботаника XIX в.

## ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ ПРЕДПОБЕГОВОЙ АМ IRMISCH

Развитие орхидных с предпобеговой АМ Irmisch мы изучали по литературным источникам [22–26] и гербарным образцам. Включенные нами в эту группу виды из подсемейства *Epidendroideae* (*Epipogium aphyllum* (F.W. Sch.) Sw., *Corallorhiza trifida* Chatel., *Calypso bulbosa* (L.) Oakes.), на наш взгляд, имеют определенное сходство в строении подземных протосом (термин Э.С. Терехина и З.И. Никитичевой [27]) (рис. 1, 2, 3). Протосомами Э.С. Терехин и З.И. Никитичева назвали специализированное, свободно живущее тело паразитных цветковых растений, не способное без изменения организации к половой репродукции, что полностью подходит для описания начальных стадий предпобегового развития у орхидных.

На наш взгляд, протосомы облигатно-микосимбитрофных афотофильных орхидных нельзя считать составной частью системы их побегов: протосому нужно рассматривать как внесеменную стадию эмбрионального развития, т.е. особую структуру предпобеговой системы, не несущую нормальных фотосинтезирующих листьев, корней, репродуктивных структур. Различая у орхидных предпобеговую (протосомы) и побеговую системы (собственно корне-побеги), мы тем не менее считаем, что все предпобеговые системы орхидных характеризуются вполне определенными типами нарастания.

В связи с этим мы обратили внимание, что в литературе, посвященной проросткам орхидных, вместо одного из пяти известных способов нарастания (дихотомического, дихоподиального, моноподиального, симподиального и ложнодихотомического), протосомам орхидных почему-то приписывается особый тип нарастания – коралловидное. Так, подземные органы *Epipogium aphyllum*, с легкой руки Т. Ирмиша [22], назвавшего это растение коралловидно-корневищным ('korallenwurz'), современные исследователи называют коралловидно-разветвленными [23, 25, 26] или вильчато-разветвляющимися [23] корневищами. Начальные стадии побегообразования ювенильного растения *Calypso bulbosa* называют коралловидным протокормом [23], коралловидным корневищем [26] или бабочковидным ювенильным растением [24]. А о *Corallorhiza trifida* одновременно говорят как о растении с моноподиальным типом нарастания [24] и растении с коралловидно-разветвленным корневищем [26].

Чтобы попытаться разобраться, о каком именно типе нарастания идет речь, мы обратились к рисунку *Epipogium aphyllum* из работы Т. Ирмиша [21], где показаны продольные разрезы трех типов – коралловидной прото-

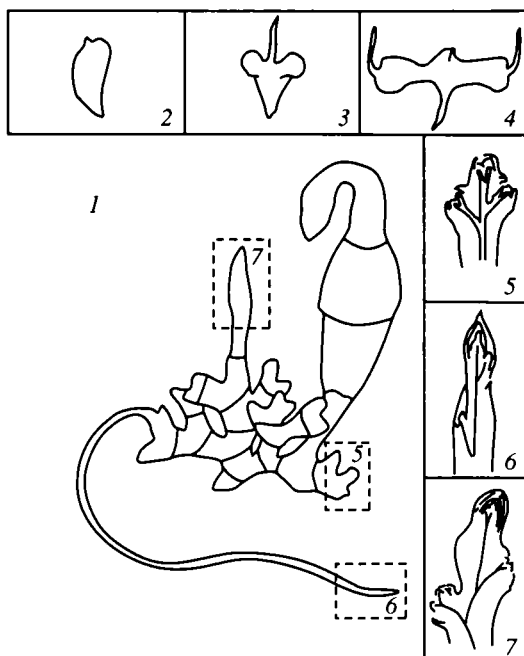


Рис. 1. Реконструкция схемы нарастания протокарма (2), протосомы (3, 4) и генеративного растения (1) *Eripogium aphyllum* (по рисункам из [22, 23])

5 – продольный разрез верхушки коралловидного побега, 6 – продольный разрез верхушки столоновидного побега, 7 – продольный разрез верхушки побега с зачатком терминального соцветия

сомы, столоновидного побега и верхушки побега с зачатком терминального соцветия (рис. 1). Из рисунка видно, что столоновидный побег имеет придаточные почки, каждая из которых развивается в пазухе собственного листа. Совершенно другую картину можно наблюдать в случае почкования коралловидной протосомы. Здесь мы видим шесть парных почек, причем каждая пара расположена в пазухе общего листа. Однако обозначения автора в качестве основной почки нарастания выделяют одну из двух верхушечных почек побега. Но парные почки можно представить иначе, считая их придаточными, разветвляющими побег надвое и образующими дихазий. Такую интерпретацию ветвления коралловидной протосомы могло бы подтвердить и наличие единственного кроющего листа для каждой пары апикальных почек побега, а также ветвление сосудистой системы растения на третьем рисунке с изображением начала развития соцветия (рис. 1, 5–7).

Однако большие сомнения в наличии истинного дихотомического нарастания у *Eripogium aphyllum* вызывает рисунок из работы И.В. Татаренко [23] с рудиментарными апикальными отростками у побега на начальных стадиях развития (см. рис. 1, 3, 4). Такие же рудиментарные отростки мы нашли и у взрослых экземпляров *Eripogium aphyllum*, хранящихся в гербарии ГБС РАН. Эти отростки, скорее всего, указывают на наличие у более примитивных предковых форм орхидных моноподиального нарастания по АМ Holtum и АМ Leeuwenberg. Наблюдаемый же у коралловидно разветвляющихся побегов *Eripogium aphyllum* тип нарастания с рудиментарной вершинкой и, вероятно,

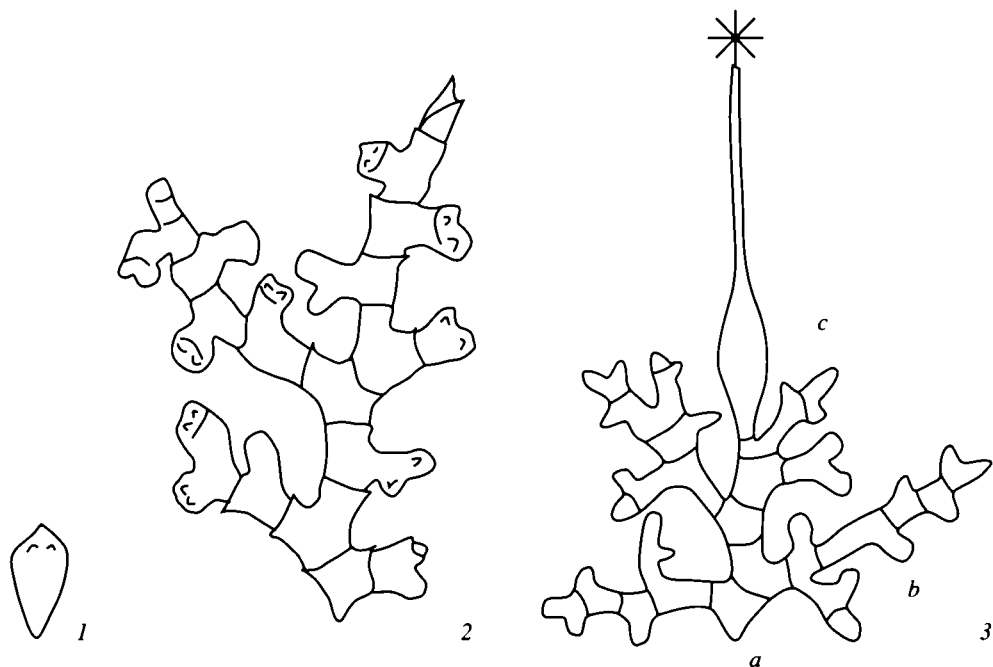
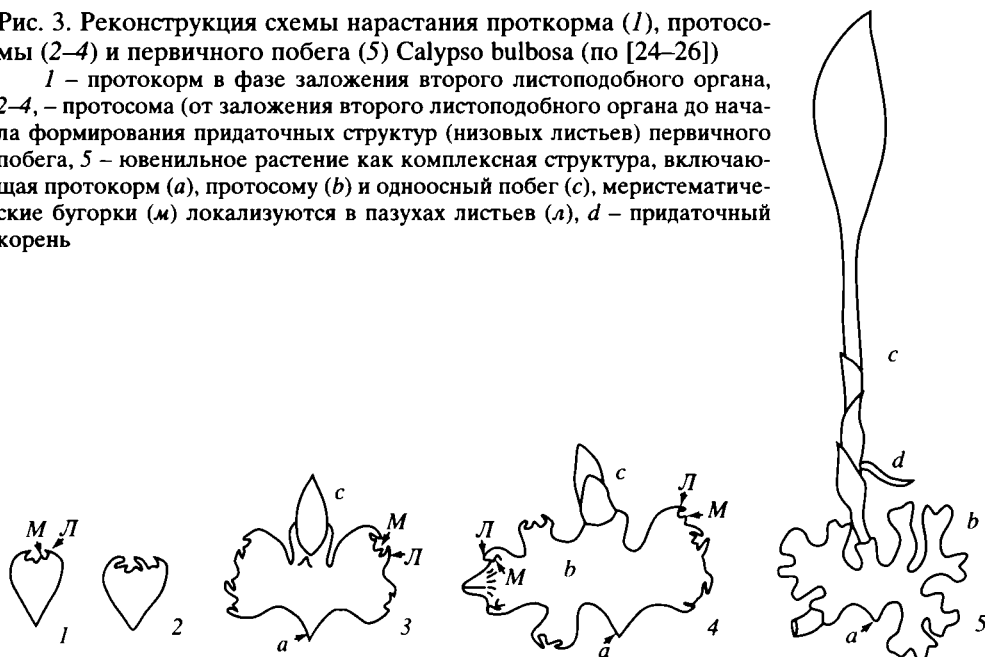


Рис. 2. Реконструкция схемы нарастания протокорма (1), протосомы (2) и генеративного растения (3) *Carallorhiza trifida*

Генеративное растение состоит из протокорма (а), протосомы (b) и первичного побега с терминальным соцветием (с) (по рисункам [22] и гербарным образцам Гербария ГБС РАН)

Рис. 3. Реконструкция схемы нарастания протокорма (1), протосомы (2–4) и первичного побега (5) *Calypso bulbosa* (по [24–26])

1 – протокорм в фазе заложения второго листовидного органа, 2–4, – протосома (от заложения второго листовидного органа до начала формирования придаточных структур (низовых листьев) первичного побега, 5 – ювенильное растение как комплексная структура, включающая протокорм (а), протосому (b) и одноосный побег (с), меристематические бугорки (м) локализуются в пазухах листьев (л), d – придаточный корень



пазушным ветвлением более всего напоминает ложнодихотомическое нарастание. Ложнодихотомическое нарастание делает возможным одновременное цветение сразу нескольких одновозрастных отростков на одном растении. Иногда одна из двух парных почек дает также начало длинному столоновидному побегу с моноподиальным типом нарастания, описанному выше.

Особенности нарастания *Corallorhiza trifida* выражены не так явно, однако моноподиальным [24] его считать никак нельзя. Здесь, по нашему мнению, неявно проявляется ложнодихотомическое нарастание, хотя отростки побегов и не всегда равновелики (рис. 2).

Особенности начальных стадий развития *Calypso bulbosa* заключаются в резкой смене типов нарастания у ювенильного растения. Здесь дихотомическое нарастание протокорма сменяется ложнодихотомическим нарастанием протосомы с заложением трех почек по обеим сторонам оси симметрии, затем одна из боковых почек дает начало моноподиально нарастающему зеленолистному первичному (ювенильному) побегу, который после перевершивания становится первым побегом в симподиально нарастающей системе побегов растения (рис. 3).

Таким образом, на примере онтогенеза нескольких видов орхидных из подсемейства *Epidendroideae* можно показать, во-первых, вторичность ложнодихотомического типа нарастания по отношению к моноподиальному типу нарастания, во-вторых, способность ложнодихотомически нарастающей протосомы давать начало как детерминированным, так и недетерминированным побегам и, в-третьих, возможность смены способов нарастания (например, ложнодихотомического на моноподиальный и симподиальный) в онтогенезе одной особи. Обращает на себя внимание и явное сходство габитуса протосом у всех трех обсуждаемых видов орхидных, что указывает скорее даже не на общего предка, а на жесткие структурные ограничения данного типа архитектоники.

Нужно подчеркнуть, что биоморфы рассмотренных выше видов орхидных мы, безусловно, не считаем полностью идентичными биоморфам их предковых форм, поскольку на протяжении десятков миллионов лет эволюции под давлением изменяющихся биотических и климатических условий в их вегетативном облике могли происходить (и происходили) различные трансформации. Однако вполне логичным кажется выявление анцестральных черт у орхидных на начальных стадиях их онтогенеза, таких как протокормообразование и протосомообразование.

Далее мы попытаемся обосновать появление у некоторых орхидных из подсемейства *Epidendroideae* чередующихся побегов двух типов (детерминированного и недетерминированного) наличием ложнодихотомического нарастания у их предковых форм.

## **ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ ТЕРМИНАЛЬНЫХ СОЦВЕТИЙ У ОРХИДНЫХ С АМ SMIRNOVA**

Дать ключ к пониманию происхождения боковых или терминальных соцветий в той группе семейства орхидных, которая внутри триб содержит виды с боковыми и виды с терминальными соцветиями, как нам кажется, может изучение особой группы орхидей, развивающихся по архитектурной модели с двучленным модулем, которую мы назвали AM Smirnova [20].

Таблица 6

Виды орхидных, развивающиеся по AM Smirnova и представленные в коллекции ГБС РАН

| Подсемейство   | Триба                     | Подтриба   | Род   | Вид   |
|--|---------------------------|--|---|---|
| <i>Epidendroideae</i><br>(Epidendroid<br>phylad)                       | <i>Arethuseae</i> Lindl.  | <i>Bletiinae</i> Benth.                                | <i>Mischobulbon</i><br>Schltr.<br><i>Nephelaphyllum</i><br>Bl.<br><br><i>Tainia</i> Bl. | <i>Mischobulbon</i><br><i>cordifolium</i><br><i>Nephelaphyllum</i><br><i>pulchrum</i><br><i>Nephelaphyllum</i><br><i>tenuiflorum</i><br><i>Tainia</i><br><i>hookeriana</i><br><i>Epidendrum</i><br><i>stamfordianum</i> |
|  | <i>Epidendreae</i>        | <i>Laeliinae</i> Benth.                                | <i>Epidendrum</i> L.  | <i>Epidendrum</i><br><i>stamfordianum</i>   |
| <i>Epidendroideae</i><br>(Dendroboid<br>subclade)                      | <i>Podochileae</i> Pfitz. | <i>Eriinae</i> Benth.<br><i>Thelosiinae</i><br>Schltr. | <i>Eria</i> Lindl.<br><i>Thelasis</i> Bl.   | <i>Eria spirodela</i><br><i>Thelasis</i><br><i>pygmaea</i>  |
| Группа таксонов с –<br>неопределенным<br>систематическим<br>положением |                           | <i>Collabiinae</i>                                     | <i>Collabium</i><br>Seidenf.  | <i>Collabium</i><br><i>assamicum</i><br><i>Collabium</i><br><i>chinense</i>   |

На живых образцах коллекции ГБС РАН нами были выявлены и изучены виды, развивающиеся по этой архитектурной модели, – это *Collabium assamicum* (Hook. f.) Seidenf., *C. chinense* (Rolfe) Tang et Chen, *Epidendrum stamfordianum* Batem., *Eria spirodela* Aver., *Mischobulbon cordifolium* (Hook. f.) Schltr., *Nephelaphyllum pulchrum* Bl., *N. tenuiflorum* Bl., *Tainia hookeriana* King & Pantl., *Thelasis pygmaea* Lindl. Систематическая принадлежность перечисленных видов по последней классификации Р. Дресслера [14] приведена в табл. 6.

Некоторые затруднения Р. Дресслера с систематическим положением отдельных родов, вызванные интенсивными перетасовками орхидных, в последнее время осуществляемыми группой американских систематиков с использованием молекулярно-генетических методик [1, 28], по-видимому, не позволили ему в 1993 г. сделать окончательные классификационные построения. Поэтому он отнес роды *Chrysoglossum* Bl., *Collabium* Bl. и *Diglyphosa* Bl. из подтрибы *Collabiinae* Schltr. к группе не вписывающихся в общую систему родов. Однако, поскольку прежде Р. Дресслер относил хризоглоссумы и коллабиумы к подсемейству *Vandoideae*, трибе *Cymbidieae* Pfitz., подтрибе *Cyrtopodiinae* Benth. [5], мы предположительно считаем, что все перечисленные виды являются растениями из подсемейства *Epidendroideae*, причем хризоглоссумы и коллабиумы имеют тесные родственные связи с такими представителями трибы *Cymbidieae*, как *Cymbidium* Sw., *Diglyphosa* Bl., *Eulophia* R. Br. ex Lindl., *Eulophiella* Rolfe, *Geodorum* Jacks., *Grammatophyllum* Bl. Согласно анализу морфоструктур орхидных, проведенному нами по литературным источникам и на живых коллекционных растениях, виды с AM Smirnova в этих родах также встречаются.

Помимо азиатских и африканских видов, некоторые американские виды также развиваются по AM Smirnova. Кроме *Epidendrum stamfordianum*, это, например, *Alamania punicea* La Llave & Lexarza, *Cattleya walkeriana* Gardn. и др. [29].



Рис. 4. *Collabium chinense* – типичный представитель орхидных с двучленным модулем

Какие же особые признаки позволили нам описать новую модель побегообразования в семействе орхидных?

Прежде всего, мы обратили внимание на необычную модульность этих растений. В морфологической литературе утвердилась мысль о том, что у всех симподиально нарастающих травянистых растений в качестве элементарной единицы побеговой системы выступает одноосный побег с терминальным или боковыми соцветиями. В данном случае это утверждение оказалось ошибочным. Нами были выявлены орхидные, побеговая система которых состоит из чередующихся детерминированных (оканчивающихся соцветием) и

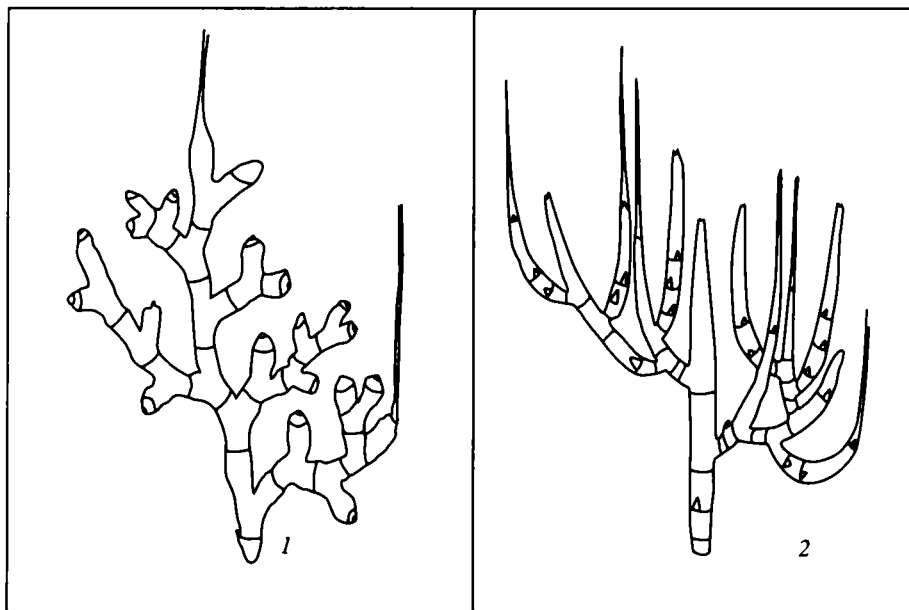


Рис. 5. Конвергентное сходство протосомы *Corallorhiza trifida* с ложнодихотомическим типом нарастания (1) и побегов *Collabium chinense* с симподиальным типом нарастания (2)

недетерминированных (оканчивающихся паренхиматизированной меристемой) моноциклических побегов, т.е. в симподиуме у генеративного растения чередуются стерильные (соматические) побеги и вегетативно-генеративные побеги с терминальными соцветиями. Это позволило нам в качестве модуля побеговой системы (или элементарной единицы побеговой системы) рассматривать не единичный побег, а пару побегов, т.е. для травянистых многолетников впервые был описан двучленный модуль [30] (рис. 4).

Другое наблюдение оказалось не менее неожиданным. Рассматривая морфоструктуру разных видов, развивающихся по АМ Smirnova, мы обнаружили сходство симподиального нарастания их побеговой системы с ложнодихотомическим нарастанием протосом, развивающихся по АМ Irmisch (рис. 5).

Условно обозначив вегетативно-генеративные побеги с терминальными соцветиями как фертильные, а соматические недетерминированные моноциклические побеги как стерильные (при этом полностью отдавая себе отчет в том, что использованный термин “фертильный побег” в морфологической литературе отражает несколько иное понятие и относится к цветоносной части вегетативно-генеративного побега [27]), мы рассмотрели особенности побегообразования у видов с АМ Smirnova более подробно.

Самым первым представителем из группы с АМ Smirnova, на который мы обратили внимание, был наземный вид из Юго-Восточной Азии *Collabium assamicum*. Прежде всего, мы заметили, что и фертильные, и стерильные побеги развиваются из внепазушных (экстрааксиллярных), “приподнятых” над телом последнего или предпоследнего междоузлия, почек. Оба типа побегов (как стерильный, так и фертильный) обладали определен-

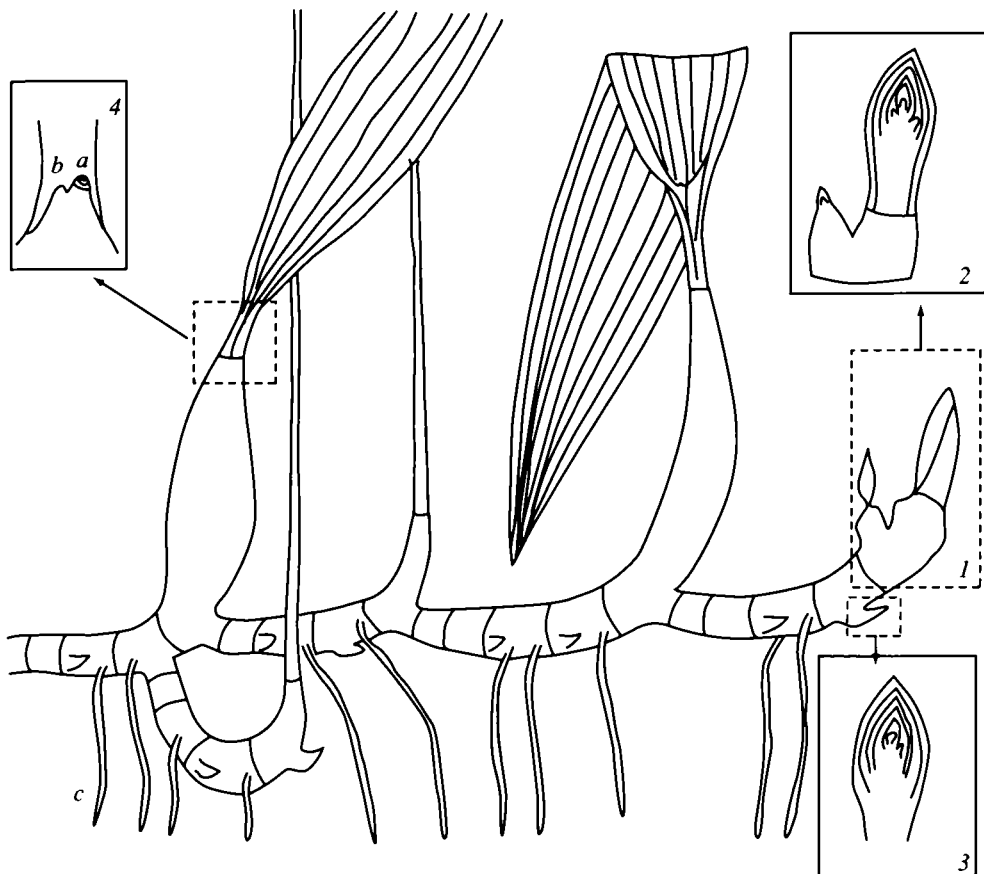


Рис. 6. Схема нарастания *Collabium assamicum*

1 – реверсия в развитии фертильного побега (недоразвитый лист и развивающаяся почка фертильного побега на аномальном метамере), 2 – схема продольного разреза стерильного и фертильного побегов, 3 – схема продольного разреза покоящейся почки стерильного побега, 4 – схема продольного разреза верхушки стерильного побега: а – паренхиматизированная апикальная меристема, b – живая придаточная почка, c – придаточные корни

ной степенью автономности и несли по одному (редко по два) придаточных корня, развивающихся на третьем и четвертом междоузлиях. Каждый стерильный побег при благоприятных условиях был способен развить по два фертильных побега и наоборот. Еще одной особенностью побегообразования *Collabium assamicum* явилось отсутствие почки у первого корневищного междоузлия как у стерильных, так и у фертильных побегов.

Верхушка стерильного побега *Collabium assamicum* завершается паренхиматизированной апикальной меристемой, вблизи которой хорошо заметна зачаточная придаточная почка последнего междоузлия. Фертильный побег заканчивается терминальным соцветием. У *Collabium assamicum* мы не видим парных верхушечных почек, здесь ветвление явно боковое, однако чередование в системе стерильных и фертильных побегов указывает, как нам представляется, на возможность ложнодихоподиального нарастания у их предковых форм (рис. 6).



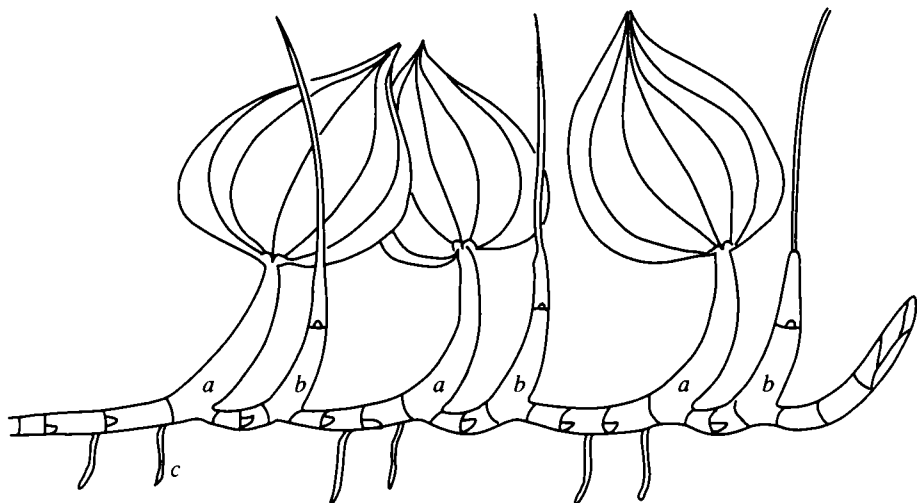


Рис. 7. Схема нарастания *Collabium chinense*

*a* – стерильный побег, *b* – фертильный побег, *c* – придаточные корни

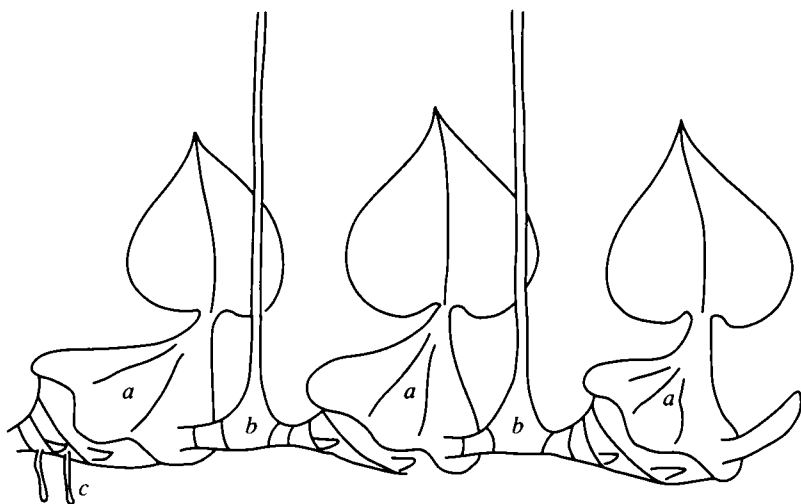


Рис. 8. Схема нарастания *Mischobulbon cordifolium*

Усл. обозн. см. рис. 7

Другой близкородственный вид – *Collabium chinense* – развивается почти по такой же схеме чередования стерильных и фертильных побегов (рис. 7). Основные отличия заключаются в меньшем числе метамеров у обоих типов побегов, а также в отсутствии придаточных корней на междоузлиях фертильных побегов.

У *Mischobulbon cordifolium* редукция вегетативной части вегетативно-генеративного побега еще более выражена. Здесь мы можем наблюдать у фертильных побегов не только полное отсутствие корней и уменьшение числа метамеров до двух, но и наличие только одной почки регулярного возобновления. В то же время стерильный побег имеет три экстрааксиллярных почки у первого, второго и третьего междоузлий, а также две почки в

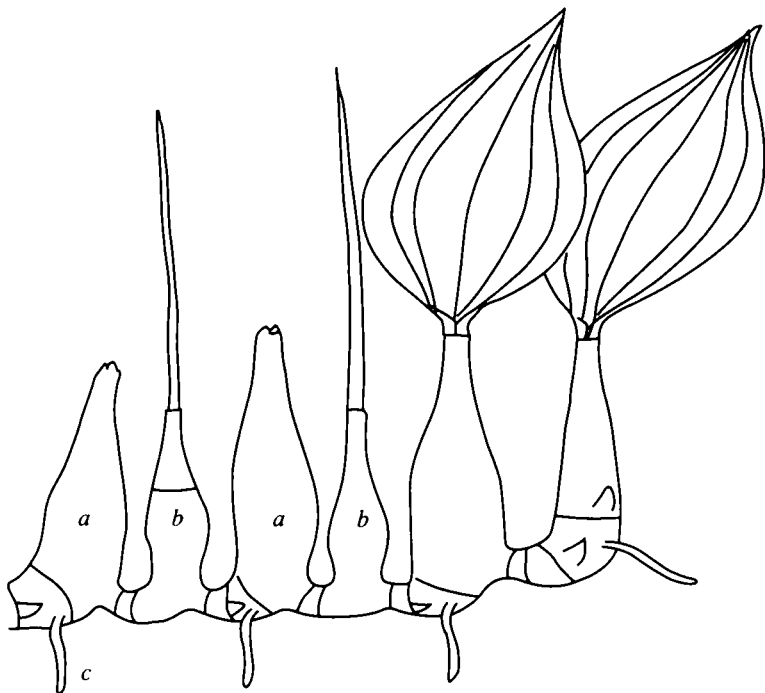


Рис. 9. Схема нарастания *Nephelaphyllum tenuiflorum*  
Усл. обозн. см. рис. 7

пазухе единственного листа (паренхиматизированную апикальную и придаточную почку последнего утолщенного междоузлия). Несколько придаточных корней несут второе и третье корневищные междоузлия стерильного побега, у фертильного побега корни отсутствуют (рис. 8).

Схема нарастания *Nephelaphyllum tenuiflorum* отличается от описанной выше схемы нарастания *Mischobulbon cordifolium* меньшим числом междоузлий стерильного побега. Корни на фертильном побеге также отсутствуют.

У *Nephelaphyllum tenuiflorum* интересно строение верхушки стерильного побега. Его апикальная почка, расположенная ближе к срединной жилке листа и скрытая в "чехле", останавливает рост и паренхиматизируется, в то время как вторая (придаточная) почка сохраняет жизнеспособность в течение нескольких вегетационных сезонов и реализуется как травматическая в случае гибели обеих корневищных почек регулярного возобновления. В этом экстремальном случае придаточная почка верхушки стерильного побега всегда дает начало стерильному побегу, но никогда не развивается в фертильный побег (рис. 9).

Можно сказать, что нарастание американского эпифитного вида *Epidendrum stamfordianum* незначительно отличается от нарастания описанных выше наземных видов из Юго-Восточной Азии с АМ Smirnova. У этого вида экстрааксиллярные почки регулярного возобновления несут второе и третье междоузлия стерильных побегов и два первых междоузлия фертильных побегов. Придаточные корни развиваются на корневищных междоузлиях как стерильных, так и фертильных побегов. От описанных выше видов конструкция *Epidendrum stamfordianum* отличается, прежде всего, наличием

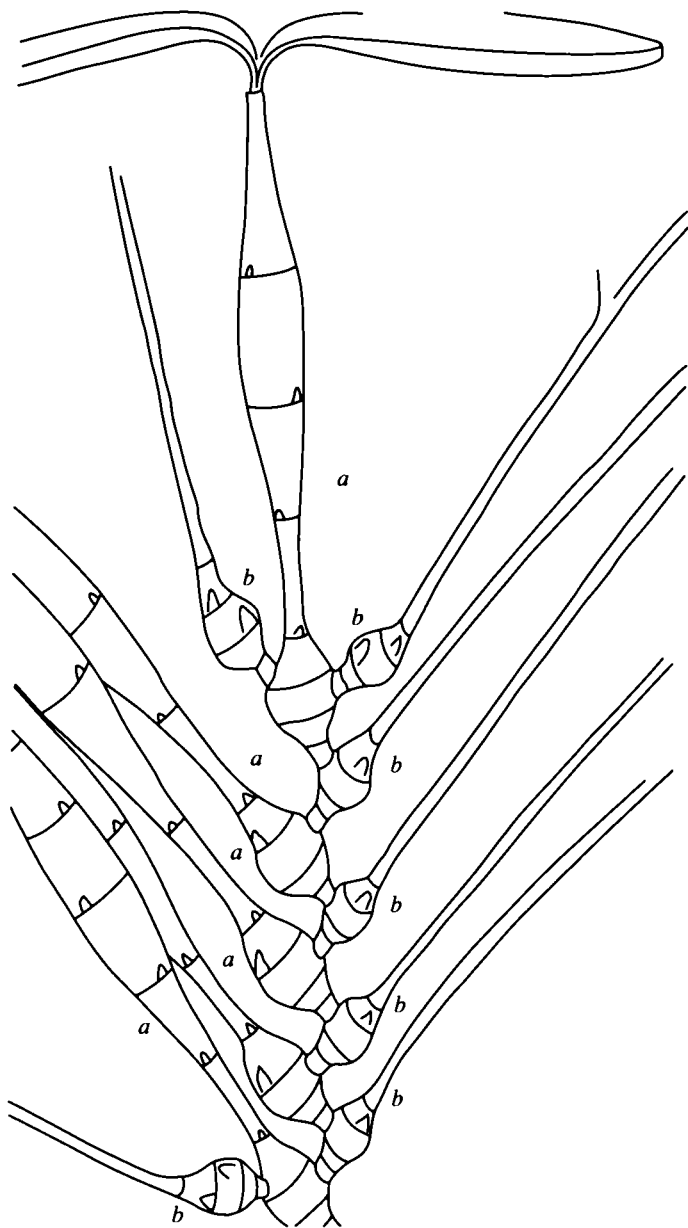


Рис. 10. Схема нарастания *Epidendrum stamfordianum*  
Усл. обозн. см. рис. 7

многочленных псевдобульб, а также явным двусторонним распределением стерильных и фертильных побегов (рис. 10).

У некоторых эпифитов и литофитов с АМ Smirnova связь почек регулярного возобновления с определенными междоузлиями не просматривается. Например, у *Thelasis rugmaea* на теле стерильного побега могут одновременно развиваться две придаточные (адвентивные) почки, каждая из которых дает начало собственному фертильному побегу. Каждый из дочерних сте-

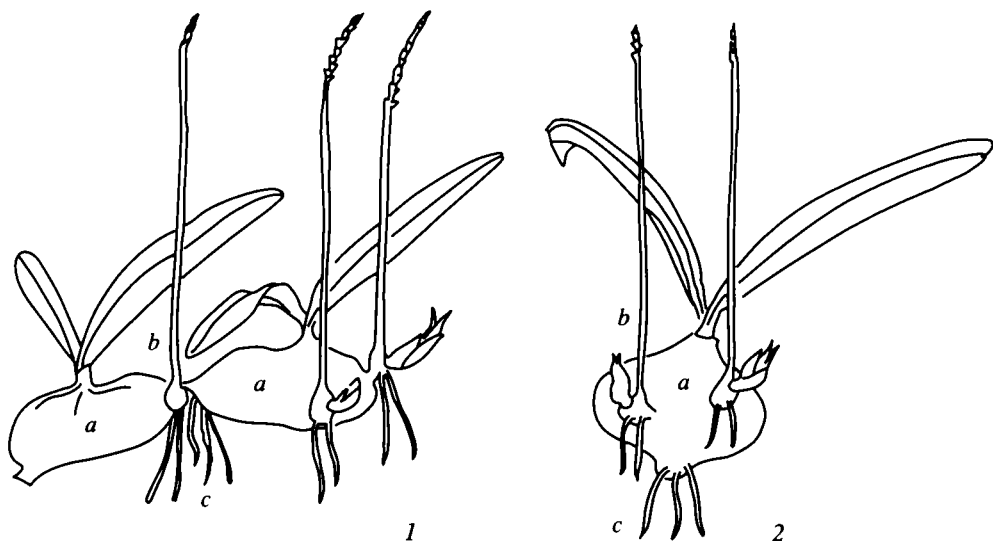


Рис. 11. Схема нарастания *Thelasis pygmaea*  
1 – вид сбоку, 2 – спереди; ост. обозн. см. рис. 7

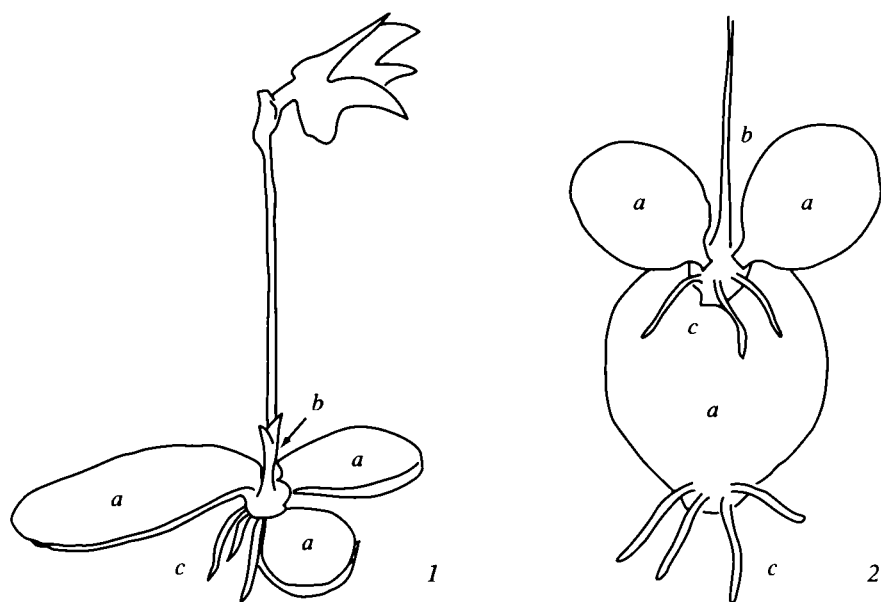


Рис. 12. Схема нарастания *Eria spirodela*  
1 – вид сбоку, 2 – снизу; ост. обозн. см. рис. 7

рильных побегов появляется из адвентивной почки на теле материнского фертильного побега. Придаточные корни несут побеги обоих типов, при этом на единственном междоузлии фертильного побега обычно появляется только два корня (рис. 11).

Еще бóльшая степень редукции наблюдается у некоторых литофитов, например у *Eria spirodela*. У этого вида стерильный побег трансформировал-

ся в плоский, ребристый снизу диск и полностью лишился листьев. Фертильный побег появляется из адвентивной почки с нижней стороны стерильного побега и, как правило, несет две экстрааксиллярные почки, дающие начало паре дочерних стерильных побегов. Здесь, как и в предыдущем примере, корневищные участки обоих типов побегов несут придаточные корни (рис. 12).

## ТРАНСФОРМАЦИИ ВНУТРИ АМ SMIRNOVA

Трансформации внутри АМ Smirnova наглядно выявляются даже на нескольких примерах. Они, например, могут состоять в различных способах локализации фертильных и стерильных побегов относительно друг друга (табл. 7). В то время как у большинства изученных наземных и эпифитных видов (*Epidendrum stamfordianum*, *Eulophia hookeriana*, *Collabium assamicum*, *C. chinense*, *Nephelaphyllum pulchrum*, *N. tenuiflorum*) и фертильные, и стерильные побеги появляются из внепазушных (экстрааксиллярных) почек друг друга, у экстремальных безлистных литофитов адвентивный фертильный побег может появляться из адвентивной почки стерильного побега (*Thelasis pygmaea*) либо стерильные побеги могут быть пазушными, локализуясь на адвентивном фертильном побеге (*Eria spirodela*).

Другим вариантом трансформации АМ Smirnova является развитие парных дочерних стерильных или фертильных побегов у видов, растущих в особо экстремальных условиях как на деревьях (*Thelasis pygmaea*), так и на скалах (*Eria spirodela*). Но у *Eria spirodela* парные стерильные побеги локализуются на вегетативном участке фертильного побега, в то время как у *Thelasis pygmaea* парные фертильные побеги появляются на теле стерильного побега, каждый из них дает начало одному стерильному побегу.

К особым видам трансформации, редкой среди симподиально нарастающих видов орхидных из подсемейства *Epidendroideae*, можно отнести полную утрату листового аппарата стерильными побегами. Биоморфа с парными безлистными побегами встречается редко, в качестве примера можно привести *Eria spirodela* (рис. 13).

Таблица 7

Локализация почек регулярного возобновления фертильных и стерильных побегов у разных видов с АМ Smirnova

| Природа почки регулярного возобновления фертильного побега, локализующейся на стерильном побеге | Природа почки регулярного возобновления стерильного побега, локализующейся на фертильном побеге   |                         |
|---|---|-------------------------|
|   | Экстрааксиллярная почка   | Адвентивная почка       |
| Экстрааксиллярная почка   | <i>Epidendrum stamfordianum</i><br><i>Eulophia hookeriana</i><br><i>Collabium assamicum</i><br><i>Collabium chinense</i><br><i>Nephelaphyllum tenuiflorum</i> | —                       |
| Адвентивная почка   | <i>Eria spirodela</i>   | <i>Thelasis pygmaea</i> |

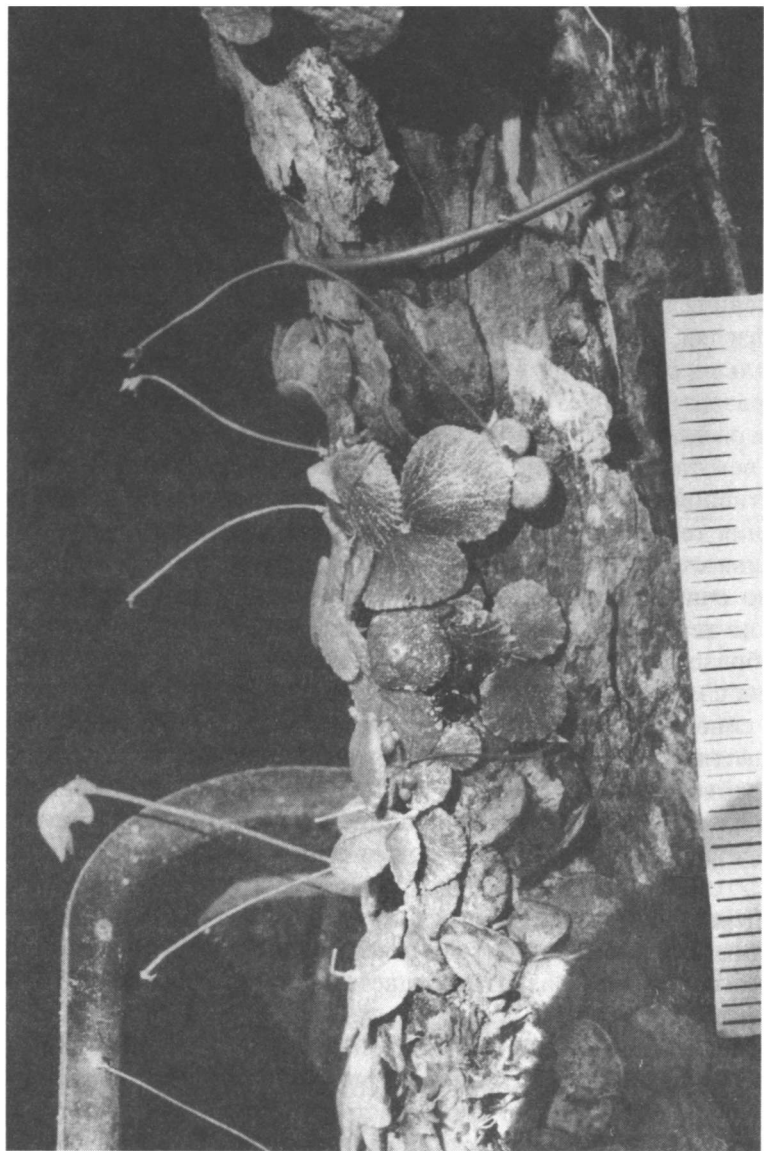


Рис. 13. *Eria spirodela* – пример биоморфы корневищного (безризомного) безлистного растения с двучленным модулем, развивающейся по АМ Smitova

Лабильность вегетативных структур и разнообразие биоморф у видов, представленных АМ Smirnova, по нашему мнению, свидетельствует о том, что эта архитектурная модель могла быть конструкционной основой для некоторых вариантов других архитектурных моделей.

### **ТИПЫ ОБРАЗОВАНИЯ ТЕРМИНАЛЬНЫХ СОЦВЕТИЙ И ЦИКЛИЧНОСТЬ РАЗВИТИЯ ПОБЕГОВ У ОРХИДНЫХ ИЗ ПОДСЕМЕЙСТВА EPIDENDROIDEAE**

Особое строение фертильного побега у орхидных, развивающихся по АМ Smirnova, позволило нам описать новый тип образования терминального соцветия (коловантное соцветие), которое не так уж редко встречается в подсемействе *Epidendroideae* наряду с протерантными (генеративно опережающими), синантными (развивающимися одновременно), гистерантными (вегетативно опережающими) и гетерантными (неявно терминальными) типами образования терминальных соцветий [31, 32].

На наш взгляд, особого обсуждения требует гетерантный тип образования терминального соцветия в трибе *Coelogyneae*. Примером орхидей с таким типом развития соцветий является *Coelogyne cristata* Lindl., у которой внепочечное развитие цветоносного побега напоминает начало внепочечного развития вегетативно-генеративного побега с последующим формированием вегетативной части – псевдобульб, листьев, корней. Но на самом деле после цветения такой цветоносный побег быстро отмирает, утрачивая статус терминального соцветия и приобретая статус бокового соцветия. Это дает нам право считать соцветия такого типа у всех представителей трибы *Coelogyneae* не терминальными, а боковыми [32].

Таким образом, только начальные стадии развития гетерантных соцветий роднят их с настоящими терминальными соцветиями, такими, как протерантные, синантные, коловантные. Отличие состоит в том, что гетерантное соцветие *Coelogyne cristata* после цветения отмирает полностью, не оставляя живого вегетативного участка и отдавая функции регулярного возобновления лежащей ниже корневичной почке. В то же время иногда боковое соцветие *Coelogyne cristata* может становиться терминальным, при стрессовом воздействии преобразуясь в недоразвитый побег с терминальным соцветием, практически демонстрируя коловантный тип образования терминального соцветия. Эти случаи реверсии явно указывают на первичность коловантного типа развития соцветий по отношению к гетерантному типу развития соцветий.

Выделяя в онтогенезе побега взрослой симподиально нарастающей орхидеи (сокращенный цикл онтогенеза) три фазы развития – внутриспочечную (эмбриональную), внеспочечную (постэмбриональную) и фазу вторичной деятельности [33], мы разработали схемы взаимосвязей между этапами органогенеза (выделенными по методике Ф.М. Куперман [34]) и типами образования соцветий в семействе орхидных (табл. 8)

Как видно из схемы, при протерантном типе образования соцветий внутриспочечная фаза развития охватывает сразу шесть этапов органогенеза, включая дифференциацию конуса нарастания (I этап), дифференциацию стебля, а также заложение листьев и осей второго порядка (II этап), диффе-

Таблица 8

*Схема взаимосвязи между этапами органогенеза корне-побега  
(в сокращенном цикле онтогенеза взрослых симподиально нарастающих орхидных)  
и типами образования терминальных соцветий*

| Период онтофилогенеза                  |  | Кормогенез                            |    |                             | Спорофиллогенез |                  | Спорогенез       |                  | Гаметогенез |                             | Зиготогенез                 |                             | Карпогенез |  |  |
|--|--|---------------------------------------|----|-----------------------------|-----------------|------------------|------------------|------------------|-------------|-----------------------------|-----------------------------|-----------------------------|------------|--|--|
|  |  | Индекс этапа органогенеза             |    |                             |                 |                  |                  |                  |             |                             |                             |                             |            |  |  |
|  |  | I                                     | II | III                         | IV              | V                | VI               | VII              | VIII        | IX                          | X                           | XI                          | XII        |  |  |
| Тип образования терминального соцветия | Протерантный (генеративно-опережающий)   | Внутрипочечная фаза                   |    |                             |                 |                  |                  | Внепочечная фаза |             |                             | Фаза вторичной деятельности |                             |            |  |  |
|  | Синантный (одновременный)                | Внутрипочечная фаза                   |    |                             |                 |                  | Внепочечная фаза |                  |             |                             |                             | Фаза вторичной деятельности |            |  |  |
|  | Гистерантный (генеративно-запаздывающий) | Внутрипочечная фаза                   |    | Внепочечная фаза            |                 |                  |                  |                  |             | Фаза вторичной деятельности |                             |                             |            |  |  |
|  | Коловантный (стерильный побег)           | Внутрипочечное и внепочечное развитие |    | Фаза вторичной деятельности |                 |                  |                  |                  |             |                             |                             |                             |            |  |  |
|  | Коловантный (фертильный побег)           | Внутрипочечная фаза                   |    |                             |                 | Внепочечная фаза |                  |                  |             | Фаза вторичной деятельности |                             |                             |            |  |  |

ренциацию оси соцветия (III этап), заложение и дифференциацию осей соцветия (IV этап), дифференциацию цветка (V этап), формирование пыльников и завязи (VI этап). Внепочечная фаза начинается с быстрого роста в длину оси соцветия, завершением бутонизации и цветением. Формирование вегетативной части вегетативно-генеративного побега (увеличение линейных размеров побегов и листьев, образование корней) начинается только спустя некоторое время после завершения цветения (одновременно с прохождением X этапа органогенеза).

Синантный тип развития терминального соцветия характеризуется



уравновешенными долями последовательных этапов органогенеза, которые проходят во внутривидовой и межвидовой фазах органогенеза. Формирование плодов (X этап органогенеза) начинается, как правило, еще до полного формирования вегетативной части вегетативно-генеративного побега.

Гистерантный тип развития терминального соцветия предполагает завершение побегообразования до начала дифференциации оси соцветия, поэтому вегетативный рост побега у растений с таким типом развития завершается до стадии дифференциации осей соцветия. При этом развитие генеративной части вегетативно-генеративного побега полностью переносится во внутривидовую стадию.

Своеобразие коловантного типа развития терминального соцветия состоит в том, что модуль симподиума здесь двучленный, т.е. состоит из двух побегов – стерильного (вегетативного) и фертильного (вегетативно-генеративного). Органогенез стерильного побега охватывает всего два первых этапа, затем побег переходит в фазу вторичной деятельности, т.е. внешне остается неизменным до гибели всех спящих почек. Фертильный побег, как правило, характеризуется синантным типом развития, при этом генеративная часть побега (терминальное соцветие) локализуется на вершине недоразвитой вегетативной части побега.

Если разбирать генезис тех или иных типов образования терминальных соцветий в подсемействе *Epidendroideae*, то явная связь прослеживается только между коловантным и гистерантным соцветиями. Здесь первичным, безусловно, является коловантное соцветие, характерное для AM Smirnova, на что указывает появление аномальных фертильных побегов в стрессовых условиях культуры.

Эволюцию жизненных форм цветковых растений обычно рассматривают в свете концепций филэмбриогенеза и гетерохронии [35]. При этом эволюционные преобразования корне-побега изучаются с точки зрения изменения его внутривидового развития (архилаксисов), его межвидового развития (девиаций) и его вторичной деятельности (анаболий или надставок). Основным отличием здесь является тот возраст корне-побега (стадия морфогенеза), в котором возникают изменения органа потомка по сравнению с предком.

Но эволюцию жизненных форм орхидных можно и нужно рассматривать не только в свете функциональной специализации их корне-побегов (как основного элемента структуры биоморфы, проявляющегося в метаморфозах стебля, почки и корня), но и в свете функциональной специализации их предпобеговых систем, т.е. протокормов и протосом (поскольку онтогенетические изменения, лежащие в основе эволюции организмов, происходят не только на поздних, но и на ранних этапах их индивидуального развития). Кроме того, морфологическая эволюция зависит не только от гетерохронии в развитии органов, от слияния, выпадения или сдвига стадий развития, но и от скачков (спонтанно возникающих мутаций) и реверсий (биоморфологических возвратов к предковым формам).

## ГИПОТЕТИЧЕСКИЙ РЯД ТРАНСФОРМАЦИЙ БИОМОРФ И ЭВОЛЮЦИИ АРХИТЕКТУРНЫХ МОДЕЛЕЙ В ПОДСЕМЕЙСТВЕ *EPIDENDROIDEAE*

Гипотетический ряд предполагаемых трансформаций биоморф и преобразований архитектурных моделей в подсемействе *Epidendroideae* показан на рис. 14.

1. Наиболее вероятными биоморфами анцестральных предков орхидных из подсемейства *Epidendroideae* мы считаем наземные травы, развивающиеся по архитектурным моделям AM Holtum и AM Leewenberg с полициклическими побегами и моноциклическими терминальными соцветиями.

2. Вероятно, отрицательной анаболией было обусловлено выпадение конечной фазы (цветения) у первичного побега анцестральных предков в подсемействе *Epidendroideae*, приведшее к появлению потомков с ложнодихоподиальным и симподиальным нарастанием.

3. У облигатно-микосимбитрофных афотофильных орхидных из подсемейства *Epidendroideae* начальные стадии развития отражают те изменения, которые происходили на самых первых этапах биоморфологической эволюции этого подсемейства. Отросток в развилке дихазия протосомы *Epipogium aphyllum* может свидетельствовать о первичном моноподиальном нарастании предковых форм в подсемействе *Epidendroideae* (т.е. о первичности AM Holtum и AM Leewenberg по отношению к AM Irmisch).

4. Метаморфоз со сменой предпобеговой системы протокорма и протосомы на побеговую систему – пример архалаксиса (изменения (уклонения) развития на ранней стадии морфогенеза). Этот тип метаморфоза присущ всем орхидным без исключения на определенной стадии их онтогенеза. Так, начальные стадии развития протосом у некоторых вторично-наземных видов орхидных умеренного климата, таких как *Calypso bulbosa*, *Cremastra variabilis* (Bl.) Nakai, *Oreorchis patens* (Lindl.) Lindl., проходят по AM Irmisch, а последующее побегообразование идет по AM Lindley. В этом случае первичность псевдодихотомического нарастания (AM Irmisch) по отношению к симподиальному нарастанию (AM Lindley) проявляется наиболее наглядно.

5. Безусловно, одной из самых крупных девиаций в большом жизненном цикле симподиально нарастающих орхидных явилось построение вегетативного фундамента из оснований ряда последовательных побегов с неполным циклом развития (ювенильного, имматурных, виргинильных) у видов с AM Serebryakova, AM McClure, AM Lindley и других. Эта девиация обусловлена терминальными отрицательными анаболиями у первичного и нескольких последовательных усиливающихся побегов, не способных перейти в генеративную фазу.

6. Торможение развития второй почки регулярного возобновления в системе побегов у предковых форм орхидных из подсемейства *Epidendroideae* обусловило чередование недетерминированных и детерминированных побегов в генеративном возрастном состоянии. На наш взгляд, недоразвитие последнего междоузлия у фертильного побега *Collabium assamicum*, приводящее к появлению двухвершинной конструкции и сочетающее в себе признаки фертильного и стерильного побегов (см. рис. 6), может свидетельствовать о наличии ложнодихоподиальности у предковых форм орхидных с AM Smirnova (т.е. связи с AM Irmisch).

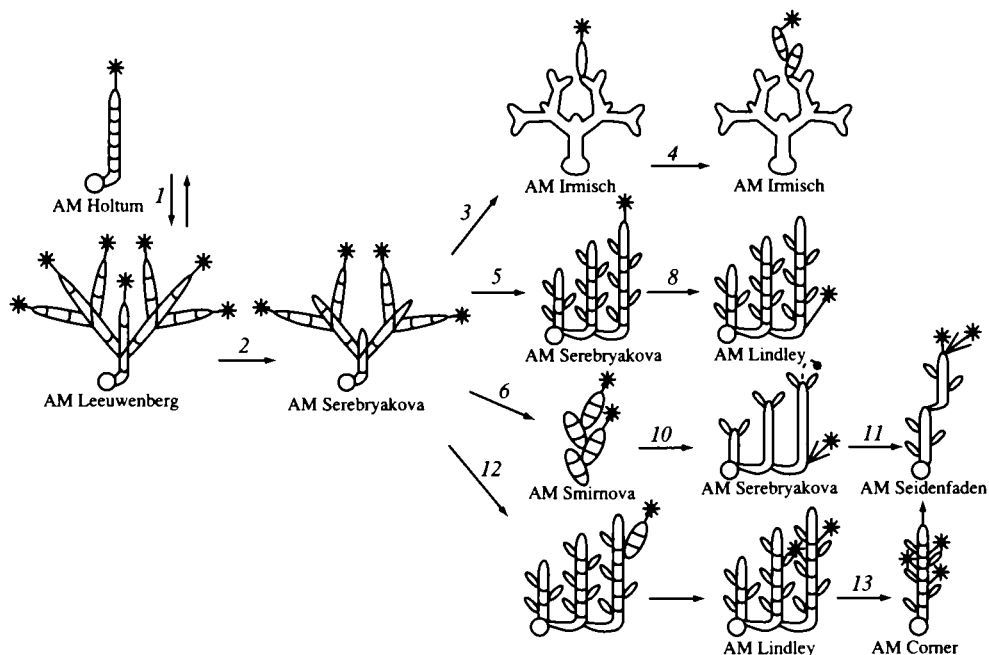


Рис. 14. Вероятные пути эволюционного преобразования некоторых архитектурных моделей в семействе *Orchidaceae*

7. Приобретение генеративным растением адвентивного ветвления с сохранением чередования детерминированных и недетерминированных побегов (специализация AM Smirnova для экстремального эпифитного или литофитного образа жизни).

8. Упрощение строения фертильного побега, превращение его в боковое соцветие (отрицательная анаболия) проще всего можно проследить на примере преобразования AM Smirnova в AM Lindley с боковыми корневищными соцветиями. Трансформации проявляются в отсутствие корней у фертильного побега, максимальном уменьшении его вегетативного тела и в моноцикличности его генеративной части. На большую вероятность именно такого сценария появления боковых корневищных побегов в родах *Bulbophyllum*, *Coelogyne*, *Eria* указывают нередкие в условиях культуры случаи реверсии – появления вместо боковых соцветий аномальных генеративно-вегетативных побегов с терминальным соцветием [32].

На то что AM Smirnova первична по отношению к AM Lindley с боковыми соцветиями, указывают и другие случаи реверсии, которые наблюдались в стрессовых условиях интродукции [32, 36]. Аномальное побегообразование с развитием коловантных соцветий в условиях культуры мы наблюдали у видов, принадлежащих к различным субтрибам подсемейства *Epidendroideae*, распространенным на Мадагаскаре (*Eulophiella roempleriana* Schltr.), в Юго-Восточной Азии (*Calanthe vestita* Lindl., *Coelogyne cristata*, *Bulbophyllum pectinatum* Finet., у многих видов из рода *Dendrobium* Sw.), в Южной Америке (*Oncidium sarcodes* Lindl.).

Именно первичностью AM Smirnova по отношению к AM Lindley можно объяснить присутствие лишней цветочной почки на вегетативном теле

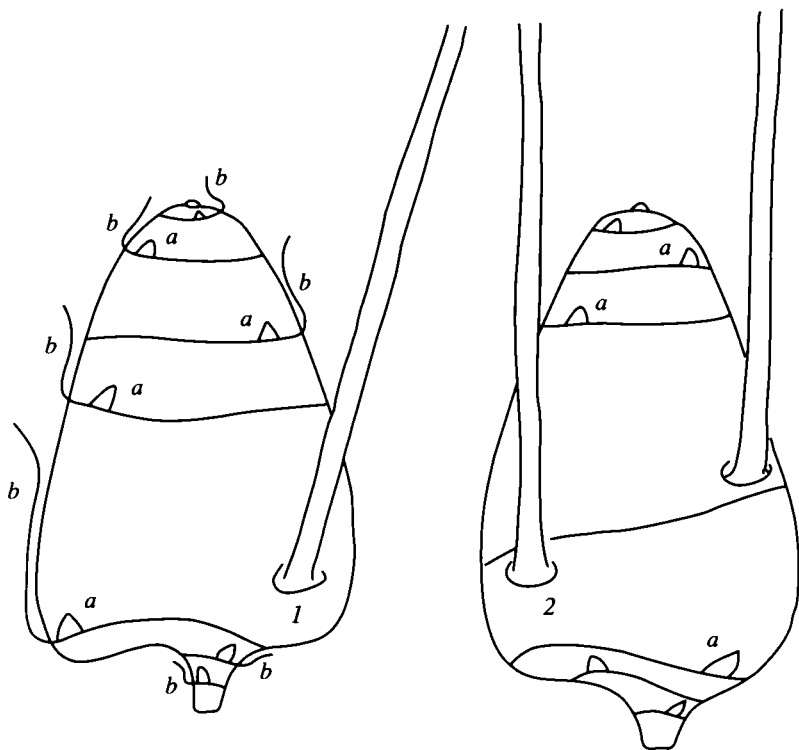


Рис. 15. Схема расположения почек на побеге *Calanthe vestita*

1, 2 – внепазушные генеративные побеги, не “привязанные” к очередному метамеру; *a* –пазушная придаточная почка, *b* – чешуевидные и нормальные зеленые листья

*Calanthe vestita*, которая обычно развивается по АМ Lindley. На рис. 15 видно, что 8 метамеров побега несут соответствующие почки, при этом четвертое междоузлие имеет сразу две почки – вегетативную аксиллярную над телом междоузлия и генеративную адвентивную на теле междоузлия. Адвентивная генеративная почка, хотя и формируется как очередная (лежит на стороне, соответствующей очередной почке), не связана с собственным междоузлием. Аксиллярная почка первого корневищного междоузлия является почкой регулярного возобновления, она начинает развиваться после периода покоя. Интродукционное стрессовое воздействие в условиях культуры может спровоцировать развитие аксиллярной почки на лежащем ниже междоузлии. Эта аксиллярная почка развивается в неурочное время без периода покоя, образуя не генеративный боковой побег, а вегетативно-генеративный побег с верхушечным соцветием (рис. 16), который цветет не в январе–феврале, а в мае–июне.

9. Приобретение побегами генеративного растения однометамерной псевдобульбы (т.е. утрата полицикличности вегетативной частью вегетативно-генеративного побега) и становление бокового корневищного моноциклического соцветия. Этот процесс смены цикличности побегом мог происходить многократно у триб, представленных биоморфами со вторично утолщенными побегами. Вообще же биоморфы с утолщенными псевдобульбами, корневищами, клубнекорневищами, на наш взгляд, нельзя использо-

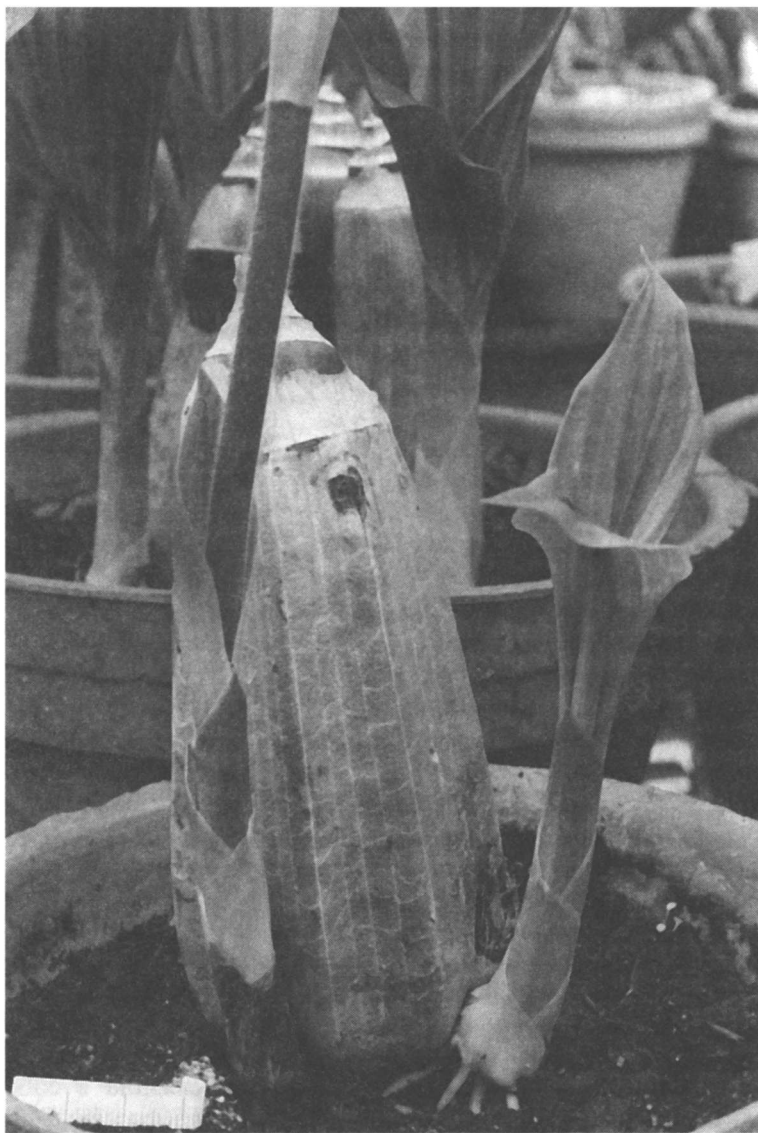


Рис. 16. Развитие терминального соцветия на аномальном побеге *Calanthe vestita*

вать для однонаправленных эволюционных построений, так как в филогенезе они могут сменять друг друга многократно.

10. В подсемействе *Epidendroideae* первичные трансформации вегетативного тела, возможно, происходили не только путем разделения фертильных и стерильных побегов (приводя к развитию по АМ Smitova с терминальными соцветиями), но и путем совмещения функций фертильного и стерильного побегов в одном побеге при протерантном и синантном типах образования терминальных соцветий (приводя к развитию по АМ Serebryakova) (см. рис. 14). При этом основным способом филэмбриогенеза становится архалаксис – изменение (уклонение) развития на ранней стадии морфогенеза. Здесь эволюционные изменения происходили, по-видимому, в результате ге-

Рис. 17. Схема нарастания *Pleione formosana*

*a* – синантное развитие терминального соцветия дочернего побега, *b* – материнский побег, *c* – придаточные корни

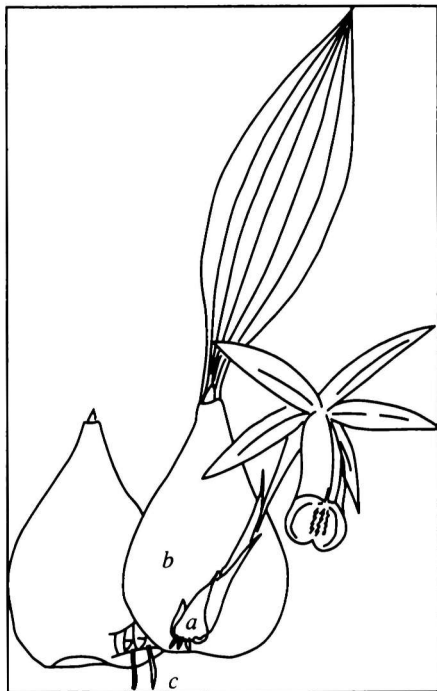


Рис. 18. Локализация основных почек возобновления на побегах *Pholidota chinensis* (AM Seidenfaden)



терохронии (протерантное развитие соцветия – прогенез, синантное развитие соцветия – акселеративный прогенез), которые морфологически выражаются в рекапитуляции (повторении признаков предков) – недоразвитом вегетативно-генеративном побеге с полностью сформированным терминальным соцветием уже внутри почки.

Такой вариант развития мы наблюдали на примере орхидей из рода *Pleione* D. Don (рис. 17). Здесь на самом крупном междоузлии побега (псевдобульбе) имеется экстрааксиллярная почка регулярного возобновления, которая в зависимости от условий затенения материнского побега способна перемещаться на теле псевдобульбы дочернего побега вверх или вниз. Она дает начало вегетативно-генеративному побегу регулярного возобновления с синантным типом развития. После цветения вегетативная часть этого вегетативно-генеративного побега развивает полноценную псевдобульбу (с уже элиминированным верхушечным соцветием). На определенном этапе развития (до разворачивания листьев) этот побег можно представить как полностью развитый коловантный побег из двучленного модуля AM Smirnova или как деформированный двухвершинный побег. Этот вариант развития предполагает полное удаление из системы стерильных побегов, как малоэффективных придатков в условиях экстремального эпифитного или литофитного образа жизни. Второй вариант развития указывает на более глубокие корни, берущие начало в ложнодихоподиальном типе нарастания предковых форм и приводящие к совмещению стерильного и фертильного побегов в одном вегетативно-генеративном побеге.

11. К предыдущему типу филонтогенеза побега добавляется вариант с адвентивным ветвлением. Природу вегетативно-генеративных побегов регулярного возобновления близких к *Coelogyne* Lindl. и *Pleione* D. Don родов *Pholidota* и *Otochilus* из подтрибы *Coelogyinae* (AM Seidenfaden) можно представить следующим образом. Изученные нами *Pholidota articulata* Lindl., *P. chinensis* Lindl., *P. guiberitae* Fin., *Otochilus porrectus* Lindl. и др. имеют почки регулярного возобновления как корневищного, так и стеблевого происхождения. С их помощью у одной и той же особи может осуществляться корневищное, стеблевое или псевдоверхушечное ветвления (рис. 18). При этом вегетативно-генеративная псевдоверхушечная почка, дающая начало дочернему побегу с терминальным соцветием, имеющим синантный тип развития, – это самая верхняя придаточная почка побега, переместившаяся вниз, на тело собственного метамера (в данном случае – на тело псевдобульбы).

Благодаря изучению орхидных с AM Smirnova нам удалось адекватно описать уникальную биоморфу, редко встречающуюся среди тропических орхидей. Речь идет о маленькой орхидее из Юго-Восточной Азии – *Eria pusilla* (Griff.) Lindl., особенности побегообразования которой пытались описать неоднократно, но не очень успешно [37, 38]. На наш взгляд, в архитектурной модели этого вида проявляются признаки двух архитектурных моделей – AM Serebryakova и AM Smirnova. От AM Serebryakova вид получил способность к синантному развитию соцветия и совмещению стерильного и фертильного побегов в одном побеге, а от AM Smirnova остались предрасположенность к адвентивному побегообразованию и способность к развитию сдвоенной одночленной псевдобульбы. Согласно нашим наблюдениям, каждая половина сдвоенной псевдобульбы *Eria pusilla* способна развивать от одной до трех по-

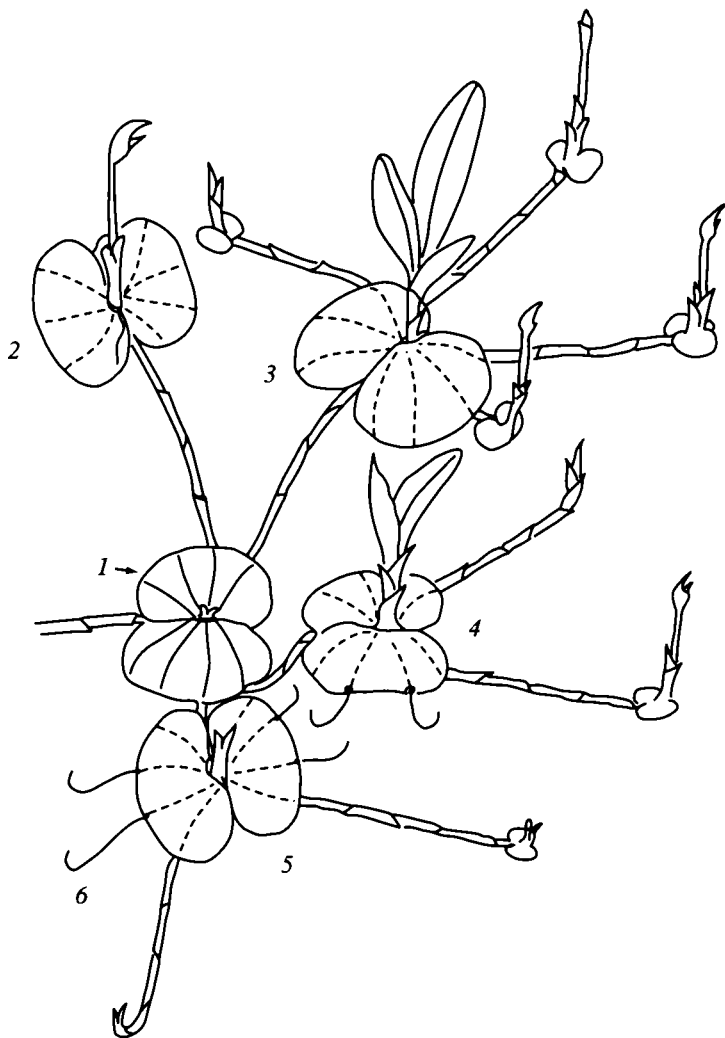


Рис. 19. Схема нарастания *Eria pusilla*

чек регулярного возобновления, т.е. каждая псевдобульба может адвентивно ветвиться сразу в шести направлениях. Все адвентивные побеги регулярного возобновления протерантные – т.е. верхушечное соцветие на них развивается еще до полного разворачивания листьев. Характерной особенностью этого вида является одновременное образование побегов с длиннometамерными и короткometамерными корневищными участками (рис. 19).

12. Развитие по AM Lindley с боковыми стеблевыми соцветиями также можно представить как вариант преобразования AM Smirnova. Для этого функцию регулярного возобновления должна взять на себя одна из аксиллярных почек, расположенных в самом основании стерильного побега, кроме того, должно увеличиться число метамеров, несущих фертильные побеги с максимально уменьшенной вегетативной частью. На то, что такой вариант преобразования AM Smirnova в AM Lindley вполне реален, указывают реверсии, которые в условиях стресса (повышенной температуры) можно





Рис. 20. Коловантное соцветие *Dendrobium nobile*

наблюдать, например, у представителей рода *Dendrobium* (рис. 20). Появление у многих представителей триб *Arethuseae*, *Cymbidieae*, *Dendrobiinae*, *Epidendreae* таких побегов (отличающихся от побегов травматической реитерации терминальными соцветиями), на наш взгляд, указывает на явную связь с AM Smirnova.

Вегетативная часть фертильных побегов в результате базальной аббревиации сильно укорачивается, и они превращаются в полициклические или моноциклические соцветия. При этом сами недетерминированные вегетативно-генеративные побеги могут быть полициклическими или моноциклическими.

13. Появление моноподиально нарастающих видов в трибе *Vandaeae* (с AM Corner и AM Tomlinson-2) могло произойти от предковых форм, развивающихся по AM Lindley путем приобретения первичным побегом полицикличности и поликарпичности, а также благодаря способности апикальной почки первичного побега к бесконечному нарастанию.

Здесь следует отметить, что если побегообразование у орхидных из подсемейства *Epidendroideae*, трибы *Vandaeae* происходит по AM Corner (и, возможно, по AM Tomlinson-2), то у лиановидных видов из подсемейства *Vanilloideae* побегообразование, по-видимому, идет по другой архитектурной модели, более близкой к AM Irmisch. Растения из родов *Clematelistephium* N. Halle, *Erythrorchis* Bl., *Galeola* Lour., *Pseudovanilla* Garay, *Vanilla* Pl. ex Mill. (триба *Vanilleae*, подсемейство *Vanilloideae*) более древние по происхождению, чем виды из трибы *Vandaeae*, они не имеют сочлененных опадающих листьев, у их почек нет специализированных почечных чешуй (катафиллов), в пазухе каждого листа располагается только одна почка возобновления, единственный корень междоузлия располагается строго на узле. Скорее всего, лиановидные виды из трибы *Vanilleae* развиваются по особой модели побегообразования, отличной от AM Corner, которую следует признать примером конвергентной эволюции побеговых систем в двух разных подсемействах семейства *Orchidaceae* – в подсемействе *Vanilloideae*, трибе *Vanilleae* и в подсемействе *Epidendroideae*, трибе *Vandaeae*.

## ВЫВОДЫ

Всего в настоящее время для семейства орхидных нами описано 10 архитектурных моделей (AM Irmisch, AM Holtum, AM Kumazawa, AM Serebryakova, AM Seidenfaden, AM Smirnova, AM Tomlinson-1, AM Lindley, AM Corner, AM McClure). При этом метод архитектурного моделирования мы применили не только к побеговым системам фотофильных видов, но и к предпобеговым системам (протосомам) облигатно-микотрофных афотофильных видов.

Приведенный выше обзор показывает, что наименее изменившимся габитусом, максимально сохранившим черты анцестральных предков в подсемействе *Epidendroideae* обладают облигатно-микотрофные афотофильные виды, развивающиеся по архитектурным моделям AM Holtum и AM Irmisch. Неопределенную структуру протосом орхидных, часто называемых коралловидно-корневищными, коралловидно-разветвленными [23] или бабочковидными [24] побегами, мы отнесли к общему типу предпобеговой архитектурной модели Irmisch с ложнодихотомическим типом нарастания.

AM Smirnova и AM Irmisch, по нашему мнению, – пример конвергентного развития побегов (AM Smirnova) и протосом (AM Irmisch) в подсемействе *Epidendroideae*.

AM Smirnova характеризуется развитием симподиума особого типа. Особенность структуры этого симподиума состоит в развитии асимметричной главной оси, в которой стерильные побеги чередуются с фертильными и развиваются из экстрааксиллярных или адвентивных почек друг друга.

Вероятно, первичные трансформации вегетативного тела орхидных из подсемейства *Epidendroideae* могли идти по следующим сценариям:

разделение фертильных и стерильных побегов, приводящее к развитию по АМ Smirnova с терминальными коловантными соцветиями;

взаимное преобразование фертильных и стерильных побегов относительно друг друга, приводящее к развитию по АМ Serebryakova и АМ Lindley;

совмещение функций фертильного и стерильного побегов в одном побеге, приводящее к развитию по АМ Serebryakova и, возможно, по АМ Chamberlain;

приобретение недетерминированного роста апикальной меристемой первичного побега, приводящее к развитию по АМ Corner.

Наиболее наглядно, на наш взгляд, о путях преобразования вегетативного тела растений свидетельствуют особенности начальных стадий развития, а также спонтанные случаи “возврата к предкам” (реверсии), наблюдаемые при интродукционных стрессах. На то что АМ Smirnova в семействе орхидных первична по отношению к АМ Lindley, АМ McClure, АМ Corner указывают реверсии, которые иногда наблюдаются в стрессовых условиях интродукции и выражаются в появлении вместо моноциклических боковых цветоносных побегов коловантных побегов с терминальными соцветиями.

Лиановидные виды из подсемейства *Vanilloideae* развиваются по особой модели побегообразования. Вероятно, эту архитектурную модель и архитектурную модель АМ Corner следует признать примером конвергентной эволюции побеговых систем в двух разных подсемействах семейства *Orchidaceae*.

На основании изучения роста и развития видов из подсемейства *Epidendroideae* введена новая архитектурная модель – АМ Lindley, которая характеризуется симподиальным нарастанием, недетерминированным ростом побегов, боковыми соцветиями, вступлением в генеративное возрастное состояние не первичного побега, а побегов более поздних порядков.

Показаны генеалогические связи архитектурных моделей орхидных и возможные пути их эволюционных преобразований.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Chase M.W. The origin and biogeography of *Orchidaceae* // Pridgeon A.M., Cribb J.C., Chase M.W., Rasmussen F.N. *Genera Orchidacearum*. N.Y.: Oxford Univ. press, 2001. Vol. 2: *Orchidoideae*, pt 1. P. 1–5.
2. Аверьянов Л.В. Происхождение и некоторые особенности эволюции, биологии и экологии орхидных (*Orchidaceae*) // Ботан. журн. 1991. Т. 76, № 10. С. 1345–1359.
3. Schmid R., Schmid M.J. Fossil history of the *Orchidaceae* // *Orchid biology: Review and perspectives* / Ed. J. Ardit. Ithaca: N.Y.: Cornell Univ. press, 1977. Vol. 1. P. 25–45.
4. Herendeen P.S., Crane P.R. The fossil history of the monocotyledons // *Monocotyledons: Systematics and evolution* / Ed. P.J. Rudall et al. Kew; L., 1995. P. 1–21.
5. Dressler R.L. *The Orchids – natural history and classification*. Cambridge (Mass.): Harvard Univ. press, 1981. 332 p.
6. Rasmussen F.N. Orchids // *The families of the monocotyledons* / Ed. R.M. Dahlgren et al. B.: Springer, 1985. P. 249–274.
7. Vermeulen J.J. The system of the orchidales // *Acta bot. neerl.*, 1966. N 15. P. 224–253.
8. Hutchinson J. *The families of flowering plants: Arranged according to a new system based on their probable phylogeny*. 3rd ed. Oxford: Clarendon press, 1973. 968 p.
9. Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. 439 с.
10. Lavarack B., Harris W., Stocker G. *Dendrobiums and its relatives*. Portland (Ore.): Timber press, 2000. 288 p.
11. Chen S.C. *Sinorchis* – a primitive new genus of *Orchidaceae* from China // *Acta phytotaxon. sinica*. 1978. Vol. 16, N 4. P. 82–85.

12. Chen S.C. On *Diplandrorchis*, a very primitive and phylogenetically significant new genus of Orchidaceae // Ibid. 1979. Vol. 17, N 1. P. 1–6.
13. Schelpe E.A., C. L. E. Evolutionary trends in the growth forms of the Orchidaceae // J. Natal. Univ. College. Sci. Soc. 1944. Vol. 4. P. 3–10.
14. Dressler R.L. Phylogeny and classification of the Orchid family. Portland (Ore.): Dioscorides press, 1993. 314 p.
15. Garay L.A. Evolutionary significance of geographical distribution of orchids // Proc. of the Fourth World Orchid Conf. 1964. P. 170–187.
16. Holttum R.E. Growth habit of the Monocotyledons – variations on a theme // Phytomorphology. 1955. Vol. 5. P. 399–413.
17. Benzing D.H., Atwood J. Orchidaceae: Ancestral habits and current status in forest canopies // Syst. Bot. 1984. Vol. 9. P. 155–165.
18. Crepet W.L., Nixon K.C. Fossil Clusiaceae from the late Cretaceous (Turonian) of New Jersey and implications regarding the history of bee pollination // Amer. J. Bot. 1998. Vol. 85. P. 1122–1133.
19. Pridgeon A.M., Cribb J.C., Chase M.W., Rasmussen F.N. Genera Orchidacearum. Vof. 1. General introduction, Apostasioideae, Cypripedioideae. N.Y.: Oxford Univ. press, 1999. 197 p.
20. Коломейцева Г.Л. Биоморфы орхидных и модели их развития // Бюл. Гл. ботан. сада. 2004. Вып. 188. С. 129–147.
21. Halle F., Oldeman R.A.A., Tomlinson P.B. Tropical trees and forests: An architectural analysis. B. etc.: Springer, 1978. 441 p.
22. Irmisch T. Beitrage zur Biologie und Morphologie der Orchideen. Leipzig: Abel, 1853. Taf. 6: Opuse Biologica, Bd. 3, N 20. S. 81.
23. Татаренко И.В. Орхидные России: Жизненные формы, биология, вопросы охраны. М.: Аргус, 1996. 208 с.
24. Виноградова Т.Н. Морфология и биология некоторых бореальных орхидных (*Orchidaceae* Juss.) на ранних стадиях их развития: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1999. 24 с.
25. Виноградова Т.Н., Филин В.Р. О жизненной форме, протокормах и корневищах *Calypso bulbosa* (L.) Oakes (*Orchidaceae*) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1993. Т. 98, вып. 2. С. 61–73.
26. Мамаев С.А., Князев М.С., Куликов П.В., Филиппов Е.Г. Орхидные Урала: Систематика, биология, охрана. Екатеринбург: УрО РАН, 2004. 124 с.
27. Терехин Э.С., Никитичева З.И. Постсеменное развитие паразитных Angiospermae. 1. Метаморфоз // Ботан. журн. 1968. Т. 53, N 1. С. 39–57.
28. Chase M.W., Solitis D.E., Rudall P.S. et al. Higher – level systematics of the monocotyledons: An assessment of current knowledge and a new classification // Monocots: Systematics and evolution / Ed. K.L. Wilsin and D.A. Morrison. Collingwood: CSIRO. 2000. P. 3–16.
29. Withner C.L., Harding P.A. The Cattleyas and their relatives. Portland; Cambridge: Timber press, 2004. 300 p.
30. Коломейцева Г.Л. Морфологические типы орхидных // Бюл. Гл. ботан. сада. 2003. Вып. 185. С. 112–137.
31. Коломейцева Г.Л. Структурные единицы роста орхидных // XI Междунар. совещ. по филогении растений. М.: Изд-во МГУ, 2003. С. 50–52.
32. Коломейцева Г.Л. Морфологические типы орхидных // Бюл. Гл. ботан. сада. 2003. Вып. 185. С. 112–137.
33. Жмылев П.Ю., Алексеев Ю.Е., Карпущина Е.А., Баландин С.А. Биоморфология растений: Иллюстрированный словарь. М.: Гриф и К, 2002. 240 с.
34. Куперман Ф.М. Морфофизиология растений. М.: Высш. шк., 1984. 240 с.
35. Жмылев П.Ю. Эволюция жизненных форм растений: Суждения и предположения // Журн. общ. биологии. 2004. Т. 65, № 3. С. 232–240.
36. Смирнова Е.С. Морфология побеговых систем орхидных. М.: Наука, 1990. 208 с.
37. Andersen T.F., Johansen B., Lund I. et al. Vegetative architecture of *Eria* // Lindleyana. 1988. Vol. 3, N 3. P. 117–132.
38. Ву Нгок Лонг. Род *Eria* (*Orchidaceae* Juss.) во флоре Вьетнама: Морфологическая эволюция и таксономия: Автореф. дис. ... канд. биол. наук, Киев, 2002. 24 с.

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

Поступила в редакцию 13.10.2004 г.

***Kolomeitseva G.L. Architectural model with alternate determinate and indeterminate cormi in the subfamily Epidendroideae (Orchidaceae)***

The genealogy of shoot formation models has been shown in the family *Orchidaceae* for the first time. The hypothesis about the primary status of architectural models (AM) AM Holtum and AM Irmisch relative to other AM types in the subfamily *Epidendroideae* has been substantiated. The structural characteristics of vegetative corpus of plants with AM Smirnova (alternation of determinate and indeterminate cormi), similar to the species with AM Irmisch, have been found out. The ways of possible transformation of AM Smirnova are described. The evidence for primary status of AM Smirnova relative to AM Lindley, AM McClure and AM Corner is cited. It is hypothesized in the paper that the liana-like species in the subfamily *Vanilloideae* are growing according to the particular model, different from AM Corner. This fact is an example of convergent evolution of shoot system in the family *Orchidaceae*. The new architectural model – AM Lindley – is introduced and its characteristics are described. The method of architectural modeling may be applied in the family *Orchidaceae* not only for cormus systems but also for protocorm ones.

УДК – 581.44:635.977

**СТРОЕНИЕ И РИТМ РАЗВИТИЯ  
ГЕНЕРАТИВНЫХ ПОБЕГОВ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ  
В СВЯЗИ С ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬЮ ЦВЕТЕНИЯ**

*М.В. Костина*

Для большинства древесных растений умеренной климатической зоны характерны относительно ранние сроки прекращения роста побегов и раннее цветение – весной или в начале лета. Переход к состоянию покоя позволяет растениям до наступления неблагоприятных условий переключить пути обмена веществ на подготовку к зиме. Однако у многих представителей этой жизненной формы, произрастающих в умеренном климате, можно изредка наблюдать разные варианты повторного цветения, а некоторые кустарники цветут в течение всего вегетационного периода.

В литературе имеется немало указаний на аномальные варианты строения и развития генеративных побегов древесных растений умеренной зоны [1–4]. Особенно тщательно эти явления изучали у плодовых растений [5–8]. Однако при описании аномальных структур обычно не указывается характер развития главной и боковых цветоносных осей, не приводится точных схем. Поэтому о строении и ритме развития атипичных генеративных побегов складывается весьма приблизительное представление.

Существуют разные точки зрения на причины вторичного цветения. Большинство исследователей связывают его с комплексом факторов внешней среды: резким наступлением засухи, а затем обильным выпадением осадков и устойчиво теплой погодой; повреждением листьев и верхушек побегов вредителями и т.п. [1, 2, 5, 8]. Существует мнение, что повторное цветение – это частичный возврат к ремонтантному цветению растений, у которых в ходе эволюции выработалось устойчивое однократное цветение в течение вегетационного периода [3]. Р.В. Пивоварова [6] рассматривает вто-

ричное цветение видов рода *Prunus* s.l. как проявление анцестральных признаков, полагая, что исходным для этого рода было разветвленное соцветие.

Изучение генеративных побегов с позиций типологического подхода с учетом ритма развития позволит выявить и систематизировать их разнообразие и объяснить появление тех или иных вариантов строения и развития, нетипичных для вида.

## **СТРУКТУРНЫЙ И РИТМОЛОГИЧЕСКИЙ АСПЕКТЫ ИЗУЧЕНИЯ СИСТЕМ ЦВЕТОНОСНЫХ ПОБЕГОВ**

В современной морфологии соцветий существуют два разных подхода к изучению и классификации систем цветonoсных побегов – физиономический и типологический, подробно рассмотренные в работах Т.В. Кузнецовой [9–12].

Главное в физиономическом подходе – внешний облик соцветия, его габитуальные характеристики. Соцветие определяется обычно как часть побеговой системы растения, служащая для образования цветков и в связи с этим разнообразно видоизмененная [11]. Однако некоторые исследователи считают необходимым дополнить это определение еще и ритмологическим критерием, указывая на то, что соцветие представляет собой результат силлептического ветвления [13, 14].

В рамках типологического подхода, основателем которого был W. Troll [15], термин “соцветие” в его обычном узкофизиономическом понимании до известной степени теряет смысл. На первый план при этом подходе выступает не характер олистения и прочие признаки специализации соцветий, а особенности, присущие цветonoсным системам всех без исключения цветковых, поскольку именно они и могут быть основой для сравнения осевых систем между собой. Таких особенностей, естественно, очень немного. Основная закономерность, на которую опирается типологическая концепция, была подмечена А. Braun [16], и состоит в том, что практически во всякой цветonoсной системе есть некая особая структура, которая многократно воспроизводится на боковых осях, повторяющих строение главной. Таковую систему цветonoсных осей W. Troll [15] предложил называть синфлоресценцией или объединенным соцветием.

Типологический подход не ставит вопрос о границах синфлоресценции, поэтому в принципе возможно, например, описать всю крону цветущего дерева как единую синфлоресценцию. Однако в подавляющем большинстве случаев W. Troll [15] анализирует системы цветonoсных осей в пределах годовичных или односезонных побегов. У растений умеренной зоны, на основе изучения которых в основном и разрабатывался типологический подход, за один вегетационный период, как правило, наблюдается один цикл роста, т.е. развивается один элементарный побег. Следовательно, W. Troll рассматривал системы цветonoсных побегов, формирующиеся в результате силлептического ветвления в пределах элементарного побега. По всей видимости, именно особенности силлептического ветвления во многом обуславливают специфику соцветия как особой системы цветonoсных осей.

В рамках как физиономического, так и типологического подходов основное внимание уделяется структурному аспекту, в то время как ритмоло-

гический занимает подчиненное положение. Структурный аспект связан с выявлением закономерностей взаимного расположения осей, несущих цветки, и с изучением основных типов ветвления в группировках этих осей. В этом направлении проделана огромная работа и, видимо, основные типы соцветий уже выявлены и нашли отражение в учебной литературе для вузов [12, 17–20].

Ритмологический аспект делает упор на выявлении закономерностей, по которым ритм развития побегов и систем побегов отражается на формировании их структуры. Системы цветоносных побегов, как и системы вегетативных побегов, могут сформироваться в результате разных ритмологических вариантов развития дочерних побегов по отношению к материнскому побегу. Для описания этих вариантов D. Müller-Doblies и F. Weberling [21] предложили следующие термины: 1) силлепсис – развитие дочернего побега происходит без периода покоя и одновременно с продолжающимся ростом его материнского побега; 2) пролепсис – развитие дочернего побега происходит в том же сезоне, что и развитие материнского побега, но все же после небольшого периода покоя; 3) каталепсис – развитие дочерних побегов происходит с периодом покоя, причем лишь на следующий год после того, как разовьется материнский побег.

Побеговые системы, сформировавшиеся за разный промежуток времени, имеют целый ряд общих признаков, связанных с особенностями моноподиального или симподиального нарастания. Однако ритм развития дочерних побегов по отношению к материнскому побегу и динамика нарастания последнего отражаются на строении системы и во многом определяют ее качественные характеристики. При сравнении систем, образовавшихся в результате разных ритмологических вариантов ветвления и нарастания – силлепсиса, пролепсиса, каталепсиса, их нередко отождествляют друг с другом, тем самым усугубляя и без того запутанную методику сравнительно-сопоставительного анализа. *Дальнейшее изучение побеговых систем невозможно без уделения повышенного внимания ритмологическому аспекту их развития.*

Наименее изучены особенности строения и развития моноподиальных и симподиальных систем, образующихся в результате силлептического ветвления, происходящего во время роста материнского элементарного побега, т.е. побега, формирующегося за один цикл роста [22]. Использование элементарного побега в качестве структурно-ритмологической единицы носит достаточно универсальный характер. Это связано с тем, что рост подавляющего большинства растений происходит ритмично. Замедление роста побега обычно находит свое отражение в его строении. Границы между элементарными побегами, равно как и годичными, легко устанавливаются по наличию почечного кольца, образование которого связано с развитием укороченных междоузлий и почечных чешуй. Однако у целого ряда видов, в том числе произрастающих в умеренной зоне, не всегда удается провести границу между элементарными или годичными побегами по перечисленным выше признакам. В этом случае рассматривать системы, образовавшиеся в результате разных вариантов ветвления, нужно комплексно, учитывая ритмологические и структурные особенности как главной, так и боковых осей.

По мнению О.Б. Михалевской [23], силлептические побеги нельзя считать самостоятельными элементарными побегами, поскольку они развива-

ются как части материнского побега и синхронно с ним. У силлептических побегов отсутствует начальная фаза развития, во время которой образуется формация низовых листьев. Развитие силлептических побегов начинается со средней фазы, характеризующейся интенсивным ростом. Вместе с материнским побегом силлептические побеги составляют единый разветвленный элементарный побег, образующийся за один цикл роста.

Для определения силлептического или пролептического типа пазушных побегов второй генерации Р.В. Tomlinson, А.М. Gill [24] предложили использовать такие признаки, как характер предлистьев (у двудольных это первые два филлома, формирующиеся на боковой оси) и их положение на оси пазушных побегов. Предлистья силлептических побегов, как правило, имеют листовидный характер и располагаются на некотором расстоянии от основания этих побегов. Предлистья же пролептических побегов обычно имеют чешуевидный характер и находятся в основании побега. Однако эти морфологические признаки не всегда соответствуют динамике развития побегов второй генерации и материнского побега, и нередко силлептические побеги имеют чешуевидные предлистья. Изменение размеров междоузлий и филломов на силлептических побегах, как отмечает О.Б. Михалевская [23], в этом случае похоже на таковое у пролептических побегов и соответствует одновершинной кривой. Однако восходящая ветвь этой кривой поднимается более круто, чем у пролептических побегов того же вида.

У древесных растений умеренной зоны за вегетационный период обычно наблюдается только один цикл роста, и элементарный побег соответствует годичному. Вегетативные побеги, как правило, силлептически не ветвятся. Развитие дочерних побегов происходит обычно только на следующий год из перезимовавших почек. (В более южных регионах у растений нередко за один цикл роста в результате силлептического ветвления происходит образование системы побегов.) Поэтому при изучении побеговых систем древесных растений умеренной зоны исследователи обычно манипулируют понятием “неразветвленный вегетативный побег”. В основном на основе этих побегов до вступления растения в генеративный период и происходит формирование многолетней осевой системы.

В период цветения и плодоношения немаловажную роль в построении побеговой системы растения начинают играть генеративные побеги. Понятие “генеративный побег” в литературе имеет весьма расплывчатое определение. При анализе многолетней системы древесных растений характер и положение генеративных побегов не принимаются во внимание или учитываются не всегда последовательно. Нередко исследователи противопоставляют систему скелетных осей соцветию, не принимая во внимание особенности строения и развития всего генеративного побега. В отличие от вегетативных побегов генеративные побеги, которые автор данной статьи определяет как *побеги, сформировавшиеся за один цикл роста и несущие, помимо филломов (листьев срединной формации, почечных чешуй и т.п.) и почек, еще и соцветие*, почти всегда представляют собой многоосную систему. Исключением являются генеративные побеги, несущие только один терминальный цветок. В этом случае формируется одноосная система. Генеративный побег, таким образом, имеет две составляющие – систему эфемерных цветоносных осей и вегетативную зону, обычно многолетнюю. Это определяет основное отличие генеративных побегов от вегетативных, которое от-



ражается на особенностях их локализации в побеговой системе растения. *Необходима дальнейшая разработка данной структурно-ритмологической единицы, являющейся связующим звеном между системами скелетных и цветonoсных осей.*

## ОСНОВНЫЕ ТИПЫ ЭЛЕМЕНТАРНЫХ ГЕНЕРАТИВНЫХ ПОБЕГОВ

С позиций тияологического подхода [15, 25, 9–11, 26, 27] генеративные побеги состоят из специализированной зоны цветоносов – флоральной единицы, или флоральной зоны в случае с интеркалярным цветорасположением, силлептических побегов, повторяющих строение главного побега, и вегетативной зоны.

Флоральная единица, или флоральная зона, – основной и обязательный структурный элемент синфлоресценции; для нее характерны свои законы построения и преобразования, которые частично нашли свое отражение в концепции псевдоциклов [25]. Как нам представляется, флоральная единица – это самостоятельный уровень побеговой организации тела растения. Своеобразие этого уровня обусловлено характером деятельности флоральной меристемы, которая продуцирует цветки или парциальные соцветия, занимающие в системе флоральной единицы положение отдельных цветков и подчиняющиеся тем же закономерностям расположения и ритма развития, что и отдельные цветки.

В зависимости от поведения верхушечной меристемы после образования флоральной единицы, или флоральной зоны, и от направления развития силлептических побегов второй генерации, повторяющих строение главной оси, можно выделить два основных типа генеративных побегов – симподиальный и моноподиальный [28–31].

У генеративных побегов симподиального типа образование флоральной единицы ведет к прекращению моноподиального нарастания и вызывает развитие силлептических побегов второй генерации (паракладиев) под флоральной единицей в базипетальной последовательности. После цветения и плодоношения отмирает вся система цветonoсных осей вплоть до почек возобновления, находящихся в вегетативной зоне генеративного побега (рис. 1, а). Флоральная единица может состоять из одного цветка, занимающего терминальное положение, иметь более сложное строение (кисть, тирс или их производные), а также открытый или закрытый характер [9–12]. Симподиальный тип генеративных побегов широко распространен среди растений умеренной зоны, особенно травянистых. Вероятно, поэтому он более изучен и подробно описан в работах W. Troll [15] и его последователей. Предпринималась даже попытка придать этому типу универсальный характер [11, 12].

У генеративных побегов моноподиального типа образование силлептических побегов второй генерации, повторяющих строение главной оси, не связано с формированием флоральной зоны и происходит в акропетальной последовательности. Флоральная зона, состоящая из отдельных цветков или парциальных соцветий, может располагаться в основании генеративного побега, либо в его средней или верхней части. После цветения и плодоношения отмирают только пазушные цветоносы флоральной зоны, а главная ось материнского и дочерних побегов входят в состав многолетней осевой системы

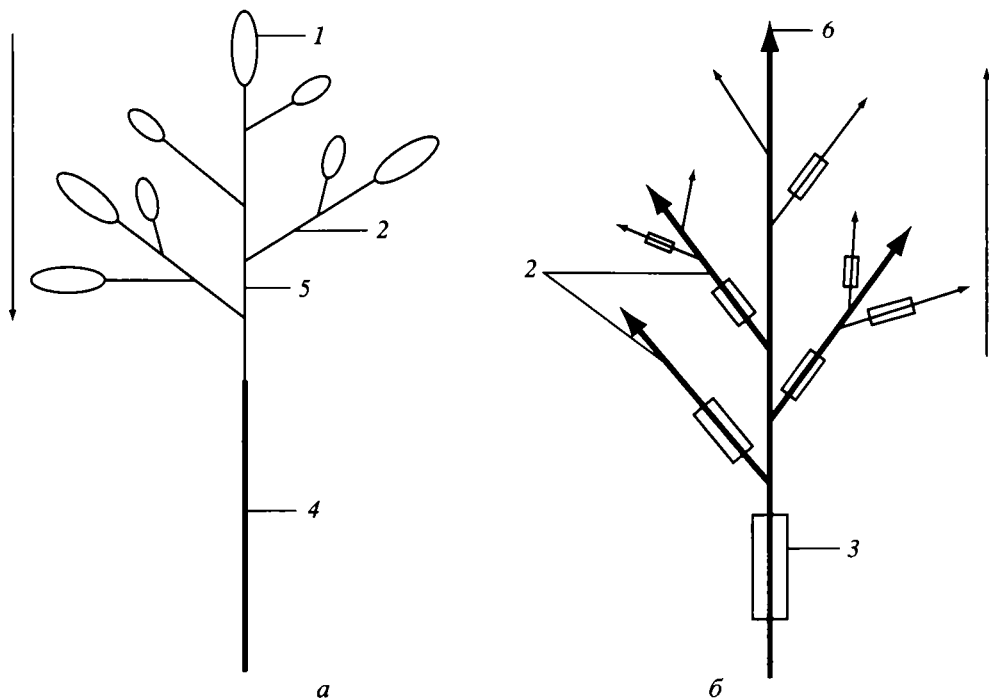


Рис. 1. Основные типы генеративных побегов

Объяснение см. текст; 1 – флоральная единица, 2 – силлептические побеги второй генерации (параклады), 3 – флоральная зона, 4 – потенциально многолетняя часть побега, 5 – малолетняя часть побега, 6 – продолжение верхушечного роста; стрелками показаны направления развития силлептических побегов

растения (рис. 1, б). Моноподиальный тип генеративных побегов может завершаться верхушечной почкой или верхушечная почка в конце цикла развития по тем или иным причинам отмирает. Однако отмирание верхушечной меристемы в отличие от генеративных побегов симподиального типа не связано с образованием флоральной зоны. Моноподиальный тип известен под названием “интеркалярное соцветие” или “интеркалярное цветорасположение” [11, 27] и встречается примерно у одной трети древесных растений умеренной зоны. Интеркалярному цветорасположению никогда не придавался статус самостоятельного типа. Ряд исследователей рассматривали интеркалярные соцветия как структуру, предшествующую в эволюционном плане генеративным побегам симподиального типа [11, 26, 27]. Другие морфологи [15], наоборот, полагали, что интеркалярные соцветия произошли из побегов симподиального типа путем пролификации соцветий.

По всей видимости, существует два основных, равнозначных типа генеративных побегов – моноподиальный и симподиальный, к которым можно отнести большинство генеративных побегов древесных растений умеренной зоны. (У длительноцветущих тропических древесных растений возможно существование и других вариантов расположения эфемерных цветonoсных осей в пределах элементарного побега.) Разнообразие генеративных побегов возникает в основном за счет варьирования их структурных элементов – разного строения флоральной единицы, или флоральной зоны, наличия или отсут-

вия силлептических побегов и степени их разветвленности, выраженности вегетативной зоны. Поэтому генеративные побеги, относящиеся к одному и тому же типу, могут внешне сильно отличаться друг от друга и выполнять разные функции в построении системы побегов древесного растения.

У древесных растений тропиков и субтропиков на основе генеративных побегов могут формироваться ствол и ветви, отходящие от него. У деревьев, произрастающих в умеренной зоне, генеративные побеги принимают участие только в образовании скелетных осей третьего и более высоких порядков ветвления. И только у некоторых кустарников, типа *Spiraea japonica* L.f., *Rosa rugosa* Thub., генеративные побеги участвуют в формировании стволиков.

### **ДЛИТЕЛЬНОЕ И ПОВТОРНОЕ ЦВЕТЕНИЕ, ОБУСЛОВЛЕННОЕ ОСОБЕННОСТЯМИ СТРОЕНИЯ И РИТМА РАЗВИТИЯ ГЕНЕРАТИВНЫХ ПОБЕГОВ СИМПОДИАЛЬНОГО ТИПА**

Длительное и повторное цветение видов, имеющих симподиальный тип генеративных побегов, осуществляется на основе двух структурно-ритмологических особенностей – разной длины генеративных побегов, развивающихся на одном растении, и последовательного развития и зацветания паракладиев в базипетальном направлении.

Наиболее полно все структурные элементы побегов этого типа представлены у ряда кустарников, генеративные побеги которых выполняют функции основных скелетных осей – стволиков. Развитие многолетней осевой системы у растений этой группы происходит следующим образом. На первых этапах онтогенеза куст формируется на основе вегетативных побегов. После вступления в период цветения и плодоношения (на 3–4-м году жизни) у этих видов образуются, в основном, только генеративные побеги. Генеративные побеги, развивающиеся из почек, расположенных подземно или приземно, достигают в длину 1–1,5 м и становятся стволиками, формируя собственную корневую систему и крону. А генеративные побеги, образующиеся в последующие годы из почек, расположенных в средней и верхней части таких стволиков, имеют небольшие размеры и выполняют функции ассимиляции и размножения (рис. 2, 3, а, б) [32–35].

К длительноцветущим кустарникам, имеющим описанный выше способ формирования многолетней осевой системы, относят все виды секции *Spiraea* рода спирея (*Spiraea*), такие, например, как *S. alba* Du Roi., *S. latifolia* (Ait.) Borkh., *S. salicifolia* L, из секции *Calospira* K. Koch – *S. japonica* L. f. Из рода роза (*Rosa* L.) длительно цветут ремонтантные, полиантовые, чайно-гибридные сорта садовых роз, а также *Rosa rugosa* Thub. из секции *Cinnamomeae* (Ser.) Rhed. Из рода *Rubus* – *R. odoratus* L., *R. parviflorus* Nutt. Целый ряд продолжительно цветущих кустарников принадлежит семейству *Caprifoliaceae* – *Diervilla linicera* Mill., *Symphoricarpus racemosa* Juss. Из семейства *Fabaceae* продолжительное цветение имеет *Genista tinctoria* L., из семейства *Saxifragaceae* – *Hydrangea bretschneideri* Dipp., *H. paniculata* Sieb.

У перечисленных видов, как это уже отмечалось выше, размеры генеративных побегов сильно варьируют – от 10–15 см до 1,5–2 м. Чем больших

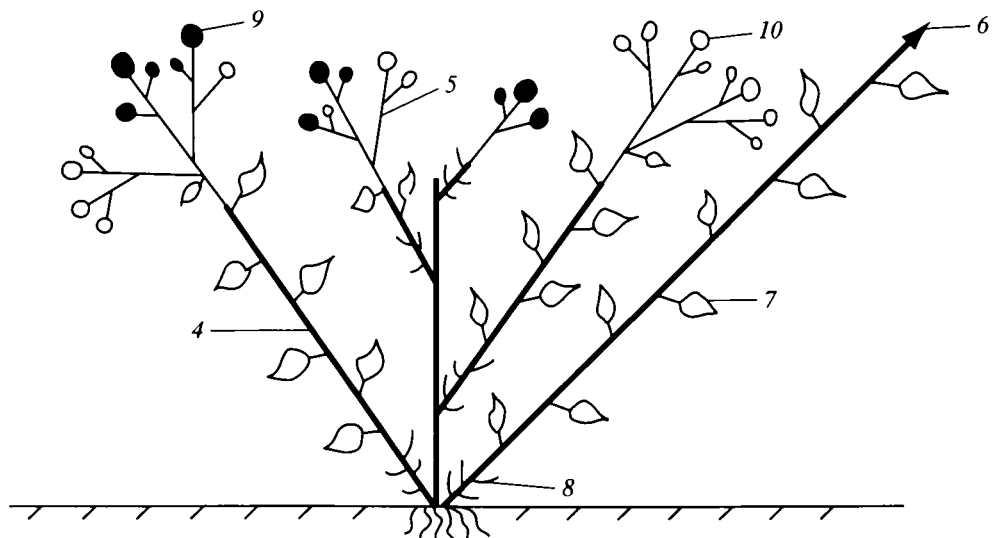


Рис. 2. Формирование осевой системы *Rosa rugosa* на основе генеративных побегов симподиального типа

4–6 – см. рис. 1, 7 – лист срединной формации, 8 – почечная чешуя (брактя), 9 – цветок, 10 – бутон

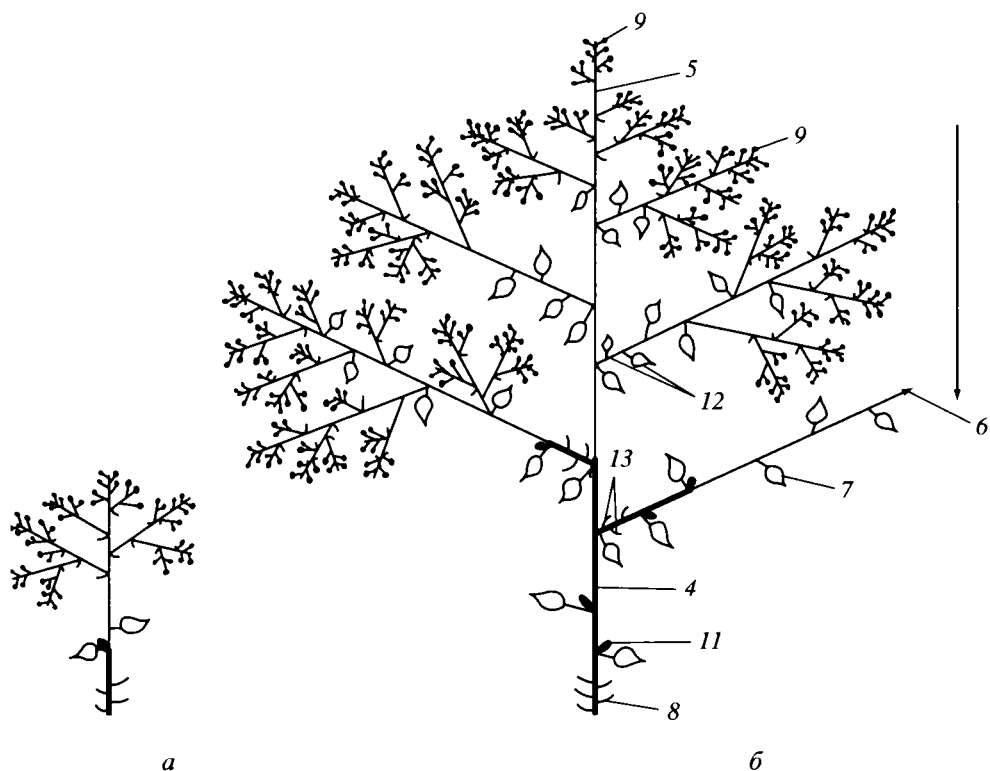


Рис. 3. Строение генеративных побегов симподиального типа *Spiraea japonica*

11 – почка возобновления, 12 – листовидные предлистья, 13 – чешуевидные предлистья, ост. обозн. см. рис. 1, 2

размеров достигают генеративные побеги, тем они позже переходят к цветению [30]. Самые мощные из них могут так и остаться на стадии бутонизации (см. рис. 2).

Вторая причина, обуславливающая длительное цветение, связана с формированием под флоральной единицей паракладиев, развивающихся в базипетальной последовательности. Чем ниже по оси материнского побега располагаются паракладии, тем больших размеров они достигают и тем позже зацветают. В базипетальной последовательности изменяется также характер их олиственности и степень разветвленности. Непосредственно под флоральной единицей развиваются небольшие безлистные паракладии. Ниже по оси генеративного побега формируются олиственные паракладии, у которых листовидные предлистья вынесены на значительное расстояние от основания паракладиев. Под паракладиями нередко можно наблюдать образование цветonoсных побегов второй генерации, которые в отличие от паракладиев развиваются не силлептически, а пролептически, т.е. после некоторого периода покоя. На пролептический характер их развития указывают чешуевидные филломы, находящиеся в основании. Следует отметить, что между паракладиями и пролептическими побегами нет резкой границы. Ритм развития побегов второй генерации изменяется постепенно (рис. 3, б).

Развитие пролептических побегов во многом определяется погодными условиями, складывающимися в конце вегетационного сезона. Теплая погода в конце лета и осенью стимулирует развитие все новых и новых цветonoсных побегов, часть которых не успевает перейти к цветению и уходит в зиму на стадии бутонизации или в вегетативном состоянии. При менее благоприятных погодных условиях эти цветonoсные побеги образовались бы только в следующем году в результате каталептического ветвления и выступали бы уже в роли побегов возобновления [32–34].

При описании строения и ритма развития генеративных побегов необходимо также остановиться на вопросах, связанных со степенью сформированности будущего элементарного побега в зимующей почке возобновления. У длительноцветущих кустарников в зимующих почках заложена только вегетативная сфера или часть вегетативной сферы генеративного побега, а соцветия развиваются в процессе открытого роста побега в текущем году. При этом степень сформированности побегов в почках не зависит от размеров генеративных побегов.

Цветение на протяжении всего вегетационного периода, обусловленное теми же причинами, что и у рассмотренных выше кустарников, можно нередко наблюдать и у видов, формирование стволиков которых происходит только на основе вегетативных побегов, как, например, *Cornus alba* L., *Weigela middendorffiana* (Carr.) C. Koch, *Sambucus nigra* L.

Так, у дерена белого на одном растении развиваются генеративные побеги длиной от 10 до 50–70 см. Чем больших размеров достигают генеративные побеги, тем позже они переходят к цветению (рис. 4, а, б). Длительное цветение этого вида связано также с образованием олиственных паракладиев, которые начинают развиваться под терминальным соцветием в конце весны или в начале лета и перевершинивают главную ось генеративного побега. Развивающиеся на них соцветия второго порядка зацветают только во второй половине лета [36]. При благоприятных погодных условиях у дерена белого могут сформироваться паракладии следующего порядка ветвления,

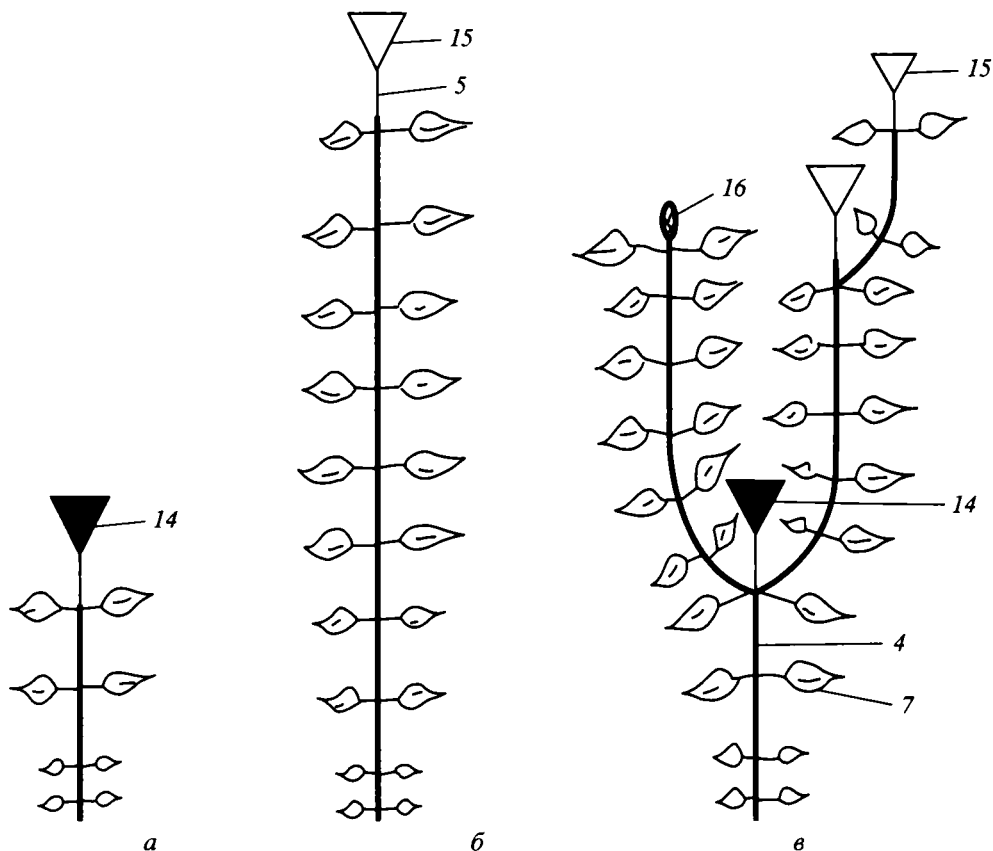


Рис. 4. Строение генеративных побегов симподиального типа *Cornus alba*

14 – соцветие в стадии цветения, 15 – соцветие в стадии бутонизации, 16 – верхушечная генеративная почка, ост. обозн. см. рис. 1, 2

соцветия которых, как правило, уходят в зиму в стадии бутонизации (см. рис. 4, в).

Следует отметить, что соцветия, формирующиеся на генеративных побегах, имеющих небольшие размеры (до 20 см), полностью сформированы в зимующих почках к концу вегетационного периода, предшествующего цветению. Соцветия же, формирующиеся на удлинённых генеративных побегах и на паракладах, развиваются в текущем году.

У многих древесных растений умеренной зоны, например представителей подсемейства *Maloideae* и многих видов рода *Acer*, размеры генеративных побегов варьируют незначительно (в пределах от 10–15 до 20–25 см). Генеративные побеги этих видов состоят только из флоральной единицы или из флоральной единицы и небольшого числа неолитвенных паракладиев. Вегетативная зона представлена малым количеством листьев срединной формации, в пазухах которых формируются почки возобновления. Генеративные побеги полностью сформированы в зимующих почках. Описанные выше особенности строения и ритма развития таких побегов обуславливают ранние сроки цветения этих видов.

Среди древесных растений умеренной зоны встречается немало видов с

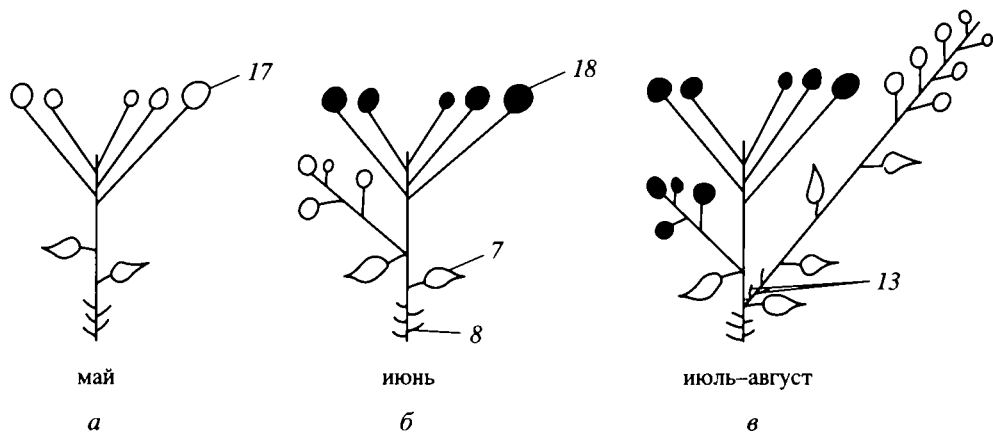


Рис. 5. Аномальное строение и ритм развития генеративного побега *Prunus cerasus*  
17 – цветок, 18 – плод, ост. обозн. см. рис. 2, 3

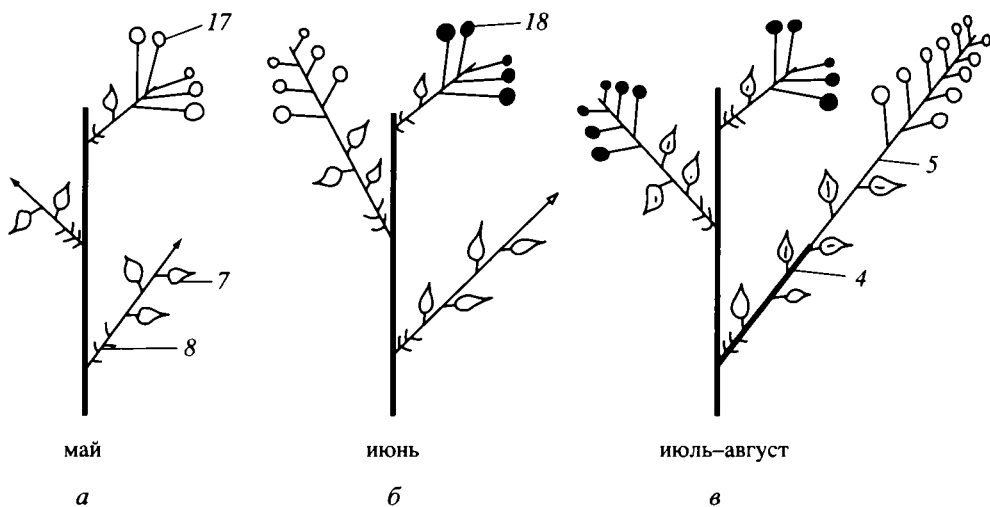


Рис. 6. Длительное цветение вишни сорта Гриот Всех Святых, обусловленное раз-  
ной длиной генеративных побегов  
Усл. обозн. см. рис. 1,2,5

однолетними генеративными побегами симподиального типа. Такие побеги после цветения и плодоношения опадают полностью, что связано с отсутствием почек возобновления в вегетативной зоне. Однолетние генеративные побеги характерны, например, для видов рода *Salix*, *Populus*, *Prunus* s.l., *Acer negundo* L., *Fraxinus excelsior* L. Степень сформированности генеративных побегов в зимующих почках у этих видов очень высока. С осени у них заложены не только вегетативная сфера и зачатки цветков, но и их основные элементы, что и обуславливает раннее и дружное цветение.

Однако изредка у раннецветущих видов, например, представителей ро-  
да *Malus*, *Prunus*, можно наблюдать повторное цветение. Это связано либо

с образованием под флоральной единицей олиственных паракладиев, развивающихся и зацветающих в базипетальной последовательности, либо с формированием генеративных побегов, размеры которых значительно превышают типичные для данного вида (рис. 5, а). Так, при определенных погодных условиях, складывающихся в первой половине лета, у *Prunus cerasus* L. нередко под соцветием начинают развиваться олиственные цветonoсные побеги второй генерации. Верхний побег обычно формируется силлептически и зацветает первым. Нижний побег образуется после некоторого периода покоя (пролептически) и переходит к цветению позже верхнего (рис. 5, в) [35, 37, 29].

Длительное цветение декоративного ремонтантного сорта вишни обыкновенной 'Гриот всех святых' обусловлено разной длиной генеративных побегов, формирующихся на одном растении. Наряду с генеративными побегами, имеющими нормальное для вишни обыкновенной строение и сроки цветения (рис. 6, а), у этого сорта развиваются генеративные олиственные побеги, достигающие 20–30 см длины. В пазухах листьев на таких побегах формируются почки возобновления, из которых на следующий год могут образоваться аналогичные побеги. Чем больше размер таких побегов, тем позднее они переходят к цветению, поскольку цветки на таких побегах формируются в процессе их роста в текущем году (рис. 6, б, в) [8, 35, 29].

### **ДЛИТЕЛЬНОЕ И ПОВТОРНОЕ ЦВЕТЕНИЕ, ОБУСЛОВЛЕННОЕ ОСОБЕННОСТЯМИ СТРОЕНИЯ И РИТМА РАЗВИТИЯ ГЕНЕРАТИВНЫХ ПОБЕГОВ МОНОПОДИАЛЬНОГО ТИПА**

Длительное цветение растений, имеющих моноподиальный тип генеративных побегов, может быть обусловлено двумя причинами: развитием и зацветанием силлептических побегов в акропетальной последовательности и формированием нескольких генеративных элементарных побегов в течение одного вегетационного периода.

Среди древесных растений умеренной зоны наиболее полно все особенности строения и ритма развития побегов моноподиального типа представлены у *Frangula alnus* Mill. [38, 28–31]. Цветение этого вида обычно наступает в середине мая. Генеративные побеги длиной до 10–15 см состоят или только из флоральной зоны, или из флоральной зоны и укороченных цветonoсных силлептических побегов второй генерации. Флоральная зона образована небольшими безлистными пазушными цветоносами, представляющими собой многочленные дихазии (рис. 7, а).

У молодых, интенсивно растущих, растений в течение одного вегетационного сезона может образоваться годичный побег, состоящий из нескольких элементарных побегов. Длина такого годичного побега достигает иногда 70–80 см. В пределах каждого элементарного генеративного побега формируются флоральная зона и обычно удлиненные цветonoсные силлептические побеги. Граница между элементарными побегами морфологически не выражена, т.е. на главной оси генеративного побега не формируется зона с укороченными междоузлиями и чешуевидными филломами,



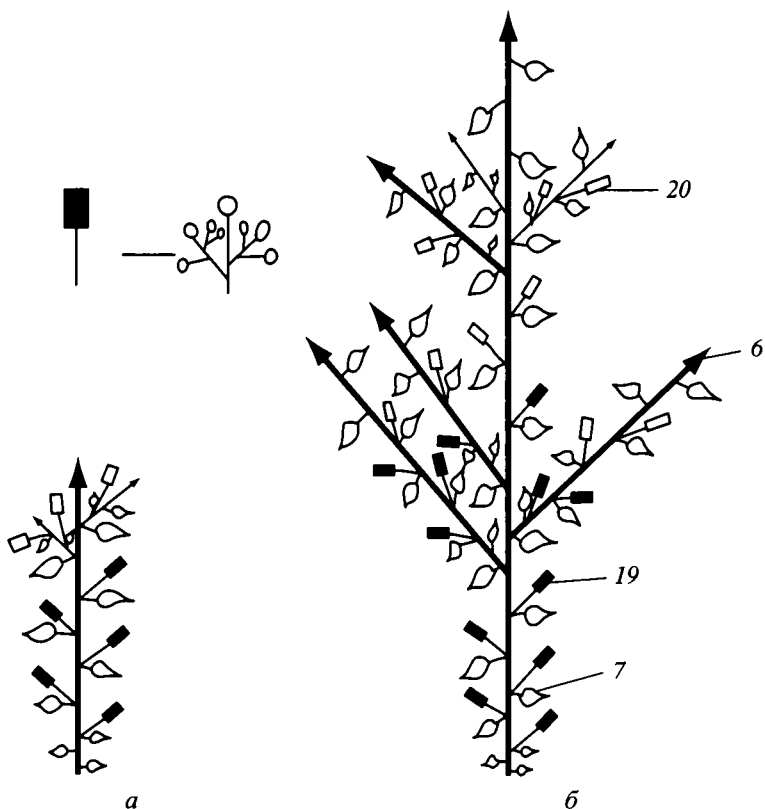


Рис. 7. Строение генеративных побегов моноподиального типа *Frangula alnus*

19 – пазушный цветонос в стадии плодоношения, 20 – пазушный цветонос в стадии цветения, ост. обозн. см. рис. 1, 2

или, по крайней мере, с листьями несколько меньшего размера по сравнению с листьями, расположенными выше или ниже (см. рис. 7, б). Возможно, что отсутствие морфологических границ между элементарными побегами связано с тем, что для этого вида не свойственно формирование почечных чешуй, функцию которых выполняют листья срединной формации. В процессе разворачивания почки возобновления или промежуточной почки все междоузлия значительно удлиняются и почечное кольцо не формируется.

Длительное цветение крушины ломкой с мая по сентябрь–октябрь обусловлено тем, что пазушные цветоносы, составляющие флоральную зону первого элементарного побега, формируются в зимующих почках с конца лета и зацветают в мае. Пазушные цветоносы, образующие флоральные зоны последующих элементарных побегов, а также флоральные зоны силлептических побегов, формируются в процессе роста материнского побега в акропетальной последовательности – снизу вверх и соответственно зацветают позже.

У большинства древесных растений умеренной зоны с моноподиальным типом генеративных побегов в течение вегетационного периода обычно образуется только один элементарный побег. Флоральная зона у многих видов

Рис. 8. Строение генеративных побегов *Ulmus laevis* и *U. pumila*

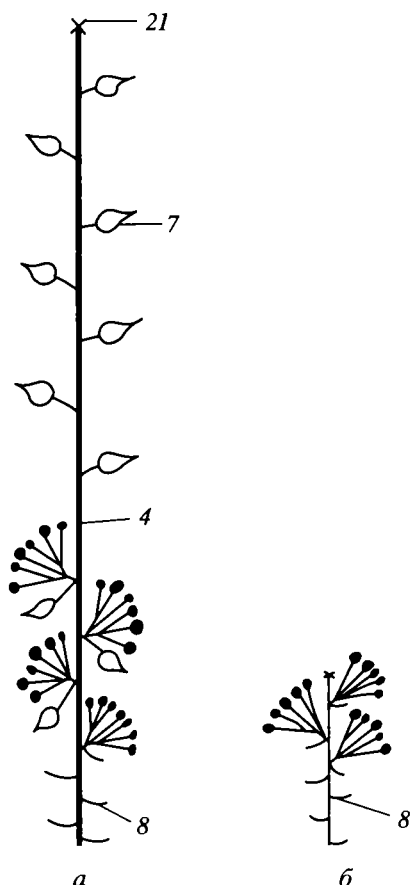
21 – прекращение верхушечного роста, ост. обозн. см. рис. 1, 2

располагается в основании генеративного побега, в пазухах почечных чешуй и нижних листьев срединной формации; цветоносные силлептические побеги не образуются. Виды с подобным типом строения генеративных побегов имеют дружное цветение в начале вегетационного периода. Это связано с тем, что в зимующих почках уже с лета или осени сформирован весь побег будущего года или, по крайней мере, его флоральная зона.

Такие генеративные побеги характерны, например, для многих видов рода *Lonicera*, например *Lonicera coerulea* L., видов рода *Euonymus*, *Hippophae rhamnoides* L., *Caragana arborescens* Lam. У видов с раздельнополыми цветками, например у *Quercus robur* L., формируется две флоральных зоны. В основании побегов, в пазухах почечных чешуй и нижних листьев срединной формации располагаются пазушные цветonoсы с мужскими цветками. Выше по оси материнского побега развиваются пазушные цветonoсы с женскими цветками.

У рассмотренных выше видов после цветения и плодоношения отмирают только пазушные цветonoсы, в то время как ось материнского побега входит в состав многолетней системы растения. Но среди древесных растений умеренной зоны встречаются виды с однолетними генеративными побегами моноподиального типа. У таких побегов в вегетативной зоне не формируются почки возобновления, и верхушечная меристема в конце вегетации погибает. Так, у всех видов рода *Ulmus* флоральная зона формируется в основании генеративных побегов. Однако у некоторых вязов, например у *Ulmus laevis* Pall., помимо укороченных безлистных генеративных побегов, полностью опадающих после цветения и плодоношения (рис. 8, б), развиваются удлиненные генеративные побеги с листьями (рис. 8, а). У других же видов этого рода, например у *U. pumila* L., формируются только укороченные однолетние генеративные побеги длиной менее 1 см (рис. 8, б) [39].

Повторное цветение во второй половине лета иногда наблюдается и у *Robinia pseudoacacia* L., что связано с формированием еще одного элементарного генеративного побега, имеющего флоральную зону.



## ЦВЕТЕНИЕ, ОБУСЛОВЛЕННОЕ УСКОРЕНИЕМ ИЛИ ЗАМЕДЛЕНИЕМ РИТМА РАЗВИТИЯ ГЕНЕРАТИВНЫХ ПОБЕГОВ ИЗ ЗИМУЮЩИХ ПОЧЕК

Помимо рассмотренных выше структурно-ритмологических особенностей генеративных побегов, обуславливающих продолжительность цветения, существуют и другие причины, вызывающие отклонения в этих сроках. Так, у многих раннецветущих растений в зимующих почках с лета или с осени целиком сформирован генеративный побег будущего года с зачатками соцветий и отдельных цветков, иногда вплоть до полной готовности пыльцы в пыльниках. Теплая погода в конце лета или в начале осени может спровоцировать **преждевременное развитие генеративных побегов из зимующих почек**, как, например, у видов рода *Prunus* и *Lonicera coerulea* L.

Другой вариант цветения в неурочное для вида время года обусловлен тем, что генеративные побеги в зимующих почках не достигают нормальной для данного вида степени дифференциации. Генеративные побеги могут развиваться из таких почек по мере их созревания в течение всего вегетационного периода. На части таких побегов цветки распускаются почти сразу после массового цветения данного вида, на остальных побегах – в июне–августе.

Нередко данное явление имеет место при ветвлении пазушных почек. Под внутриветочным ветвлением понимают формирование боковых дочерних почек на материнском побеге в период его внутриветочного роста [14]. У некоторых видов дочерние почки на этом этапе догоняют в своем развитии материнскую почку, в этом случае в конце вегетационного периода в пазухе листа формируется не одна почка, а группа, состоящая из материнской и одной или нескольких дочерних почек. Весной следующего года побеги из этих групповых почек развиваются, как правило, одновременно, но иногда дочерние почки несколько отстают в развитии от материнской. Поэтому цветки, формирующиеся из дочерних почек, распускаются в том же году, что и на побегах из материнской, но несколько позже. Описанное выше явление можно наблюдать, например, у видов рода *Prunus* [40].

У других видов побеги из дочерних почек развиваются обычно только через год, после образования побега из материнской почки (рис. 9, а), как, например, у *Weigela praecox* (Lemoine) Bailey. Но в некоторых случаях развитие дочерних почек несколько ускоряется по сравнению с нормой (рис. 9, б) [4].

\* \* \*

Помимо описанных выше модификационных изменений, происходящих в рамках типа, генеративные побеги могут претерпевать и более существенные структурно-ритмологические перестройки. Они связаны с изменением деятельности верхушечных меристем или ритма развития либо всего генеративного побега, либо силлептических побегов, либо элементов флоральной единицы. При этом возможно появление переходных форм, увеличивающих общее разнообразие систем цветоносных побегов. Такого рода перестройки генеративных побегов не всегда приводят к смене типа побега. Так, изменение деятельности верхушечных меристем может затрагивать только флоральную единицу, вызывая усложнение ее строения и не изменяя тип гене-

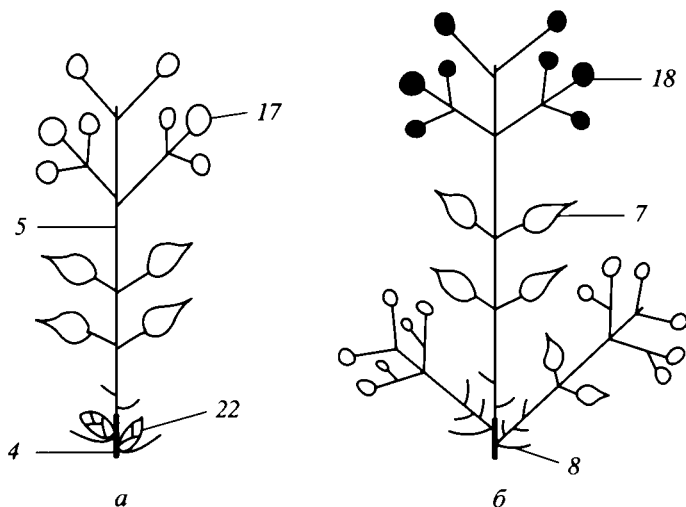


Рис. 9. Повторное цветение *Weigela praecox*, обусловленное ветвлением пазушных почек

22 – генеративная почка, ост. обозн. см. рис. 1, 2, 5

ративного побега. Преобразования такого рода отражены в концепции псевдоциклов [25]. В то же время пролификация генеративных побегов симподиального типа может привести к возникновению моноподиальных генеративных побегов. Данный модус перестройки побеговых систем был предложен W. Troll [15]. Прямо противоположный модус, связанный с прекращением деятельности верхушечных меристем после образования флоральной зоны моноподиальных побегов, разрабатывался J. Parkin [26] и Т.В. Кузнецовой [11, 27].

Изменение ритма развития побегов отражается на их структуре. Так, при замедлении развития силлептических побегов в их основании начинают формироваться почечные чешуи. Эти побеги выходят из системы элементарного побега и приобретают статус пролептических или каталептических. И, соответственно, наоборот: ускорение ритма развития пролептических или каталептических побегов переводит их в разряд силлептических. Ритмологические перестройки могут протекать как без изменения, так и с изменением типа генеративного побега.

Наибольшее число видов, имеющих генеративные побеги переходного типа, произрастает в тропической зоне, где имеются более благоприятные условия для перестройки деятельности верхушечных меристем и изменения ритма развития. Однако и среди древесных растений умеренной климатической зоны встречается немало видов с генеративными побегами, по тем или иным признакам отклоняющимися от основных типов.

У древесных растений умеренной климатической зоны с симподиальным типом генеративных побегов, как это уже было показано на примере видов секции *Spiraea*, не всегда удастся провести отчетливую границу между силлептическим и пролептическим характером развития побегов второй генерации. В этом отношении интересны и описанные выше генеративные побеги дерена белого. У этого вида олиственные силлептические побеги, разви-

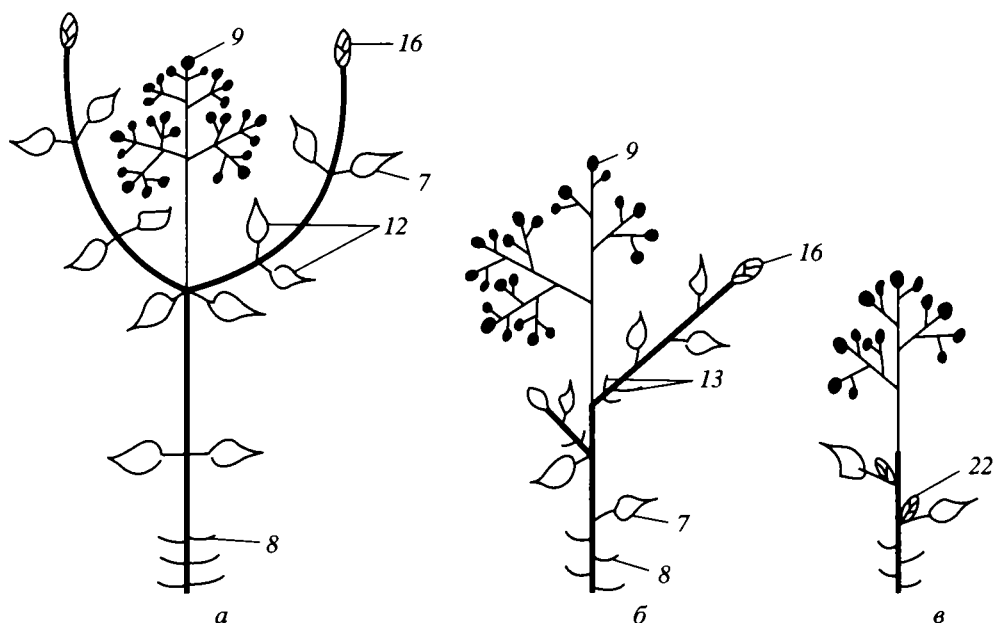


Рис. 10. Строение генеративных побегов *Acer platanoides* и *Grataegus sanguinea*  
Усл. обозн. см. рис. 2, 3, 4, 9

вающиеся в базипетальной последовательности под флоральной единицей, в конце вегетации отмирают не полностью. Одни переходят к цветению в год образования, другие завершаются терминальными почками и зацветают в следующем году. У многих видов древесных растений, например у *Acer platanoides* L., *Malus domestica* Bailey, под соцветием развиваются силлептические вегетативные побеги, которые переходят к цветению только на следующий год (рис. 10, а) [41, 42]. У ряда видов, например *Crataegus oxyacantha* L., под соцветием формируются пролептические вегетативные побеги (рис. 10, б) или почки возобновления (рис. 10, в).

У некоторых древесных растений строение цветonoсных систем по ряду признаков соответствует побегам моноподиального типа. Так, у *Tilia cordata* Mill и *Corylus avellana* L. пазушные цветonoсы формируются на побегах текущего года в пазухах ассимилирующих листьев. Однако у *Tilia cordata* в основании цветonoсов образуются две брактееи, одна из которых превращается в крыло, в пазухе которого развивается почка возобновления [43]. Такие цветonoсные побеги после цветения и плодоношения, которое происходит в июле, отмирают не полностью, ритм их развития можно считать промежуточным между силлептическим и пролептическим (рис. 11, а). Перечисленные выше структурные и ритмологические особенности развития пазушных цветonoсов объясняют причину столь позднего, по сравнению с большинством других древесных пород, цветения этого и других видов липы. У *Corylus avellana* цветonoсные побеги, завершающиеся мужскими сережками, развиваются пролептически в середине вегетационного периода. В основании этих побегов, в пазухах почечных чешуй, формируются почки возобновления (рис. 11, б).

У *Hamamelis vernalis* Sarg. и *H. virginiana* L., как и у лещины обыкновенной, пазушные цветonoсы формируются пролептически. Однако у

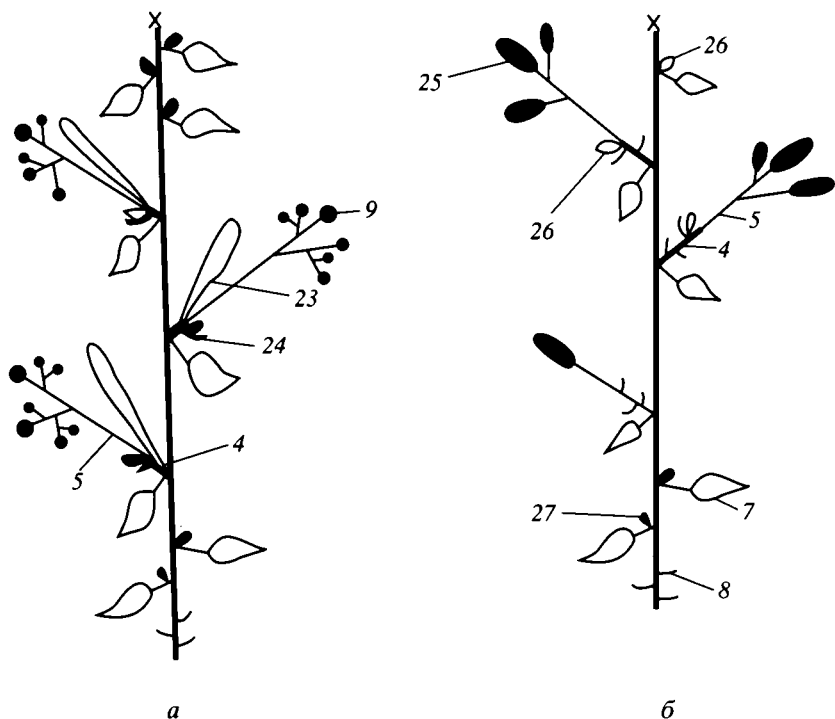


Рис. 11. Строение генеративного побега *Tilia cordata* и *Corylus avellana*  
 23 – предлист, разросшийся в крыло, 24 – чешуевидный предлист, 25 – мужская сережка, 26 – почка с женской сережкой, 27 – вегетативная почка, ост. обозн. см. рис. 1, 2

*Hamamelis vernalis*, цветущего ранней весной, пазушные цветоносы перезимовывают в стадии бутонизации, а у *H. virginiana* распускание цветков происходит осенью. Общая картина строения цветоносной системы этих видов по сравнению с орешником осложняется тем, что у них в основании цветоносов образуются дочерние побеги, находящиеся на разных стадиях развития. Одни из этих побегов зацветают почти одновременно с материнским, другие – на следующий год. Такие же цветоносные побеги с разной степенью дифференциации и ритмом развития могут формироваться и в основании вегетативной почки в процессе внутриветвистого ветвления.

Среди древесных растений умеренной зоны есть виды, у которых ритм развития генеративных побегов не совпадает с годовой климатической ритмикой. Мужские сережки у видов рода *Betula* и большинства видов рода *Alnus* начинают формироваться в июне на концах удлиненных побегов текущего года. Зимуют такие сережки в стадии бутонизации и имеют высокую степень дифференциации цветков, защита которых осуществляется не почечными чешуями, как у большинства древесных растений умеренной зоны, а элементами соцветия – прицветниками и прицветничками. Теплая погода может спровоцировать цветение мужских сережек в конце вегетационного сезона. Интересно отметить, что некоторые виды березы и ольхи, произрастающие в тропическом климате, успевают завершить цикл развития генеративных побегов в том же году осенним цветением.

Таким образом, продолжительность цветения растений определяется структурными и ритмологическими особенностями генеративных побегов. У длительноцветущих видов в отличие от видов, цветущих непродолжительное время, реализация этих особенностей в меньшей степени зависит от комплекса внешних факторов. Знание закономерностей организации генеративных побегов и способов перестройки позволит грамотно ориентироваться в разнообразии цветonoсных систем, объяснять и предсказывать существование атипичных для видов структур и ритмов развития.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Илличевский С.О. Вторичное цветение, его механизмы и его причины в связи с причинами цветения вообще // Рус. Ботан. о-во. 1925. Т. 10. С. 168–172.
2. Галахов Н.Н. Вторичное цветение растений // Природа. 1937. № 1. С. 40–66.
3. Головкин Б.П., Андреев Г.Н. Повторное цветение интродуцированных растений // Ботан. журн. 1963. Т. 48. № 1. С. 113–118.
4. Фролова Л.А. Вейгелы. М.: Изд-во МГУ, 1975. 40 с.
5. Ряднова И.М. О несвоевременном цветении у плодовых растений и связанных с этим изменением цветков и соцветий // Тр. Краснодар. ин-та виноделия и виноградарства. 1941. Вып. 3(25). С. 73–91.
6. Пивоварова Р.М. Аномалии в строении цветков вишни при запоздалом цветении // Ботан. журн. 1964. Т. 49, № 2. С. 244–247.
7. Курьянов М.А. Вторичное цветение и его значение в жизни плодовых растений // Бюл. науч. информ. ЦГЛ им. И.В. Мичурина. 1981. Вып. 37. С. 50–56.
8. Витковский В.Л. Морфогенез плодовых растений. Л.: Колос, 1984. 207 с.
9. Кузнецова Т.В. Методы исследования соцветий. I. Описательный метод и концепция синфлуоресценций Вильгельма Тролля // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1985. Т. 90, вып. 3. С. 62–72.
10. Кузнецова Т.В. Методы исследования соцветий. II. Концепция псевдоциклов // Там же. 1985. Т. 90, вып. 6. С. 92–105.
11. Кузнецова Т.В. Морфология соцветий: Современное состояние // Итоги науки и техники. Сер. Ботаника. М.: ВИНТИ, 1991. Т. 12. С. 51–174.
12. Кузнецова Т.В., Пряхина Н.И., Яковлев Г.П. Соцветие: Морфологическая классификация. СПб., 1992. 126 с.
13. Нухимовский Е.Л. Основы биоморфологии семенных растений. Т. 1. Теория организации биоморф. М.: Недра, 1977. 630 с.
14. Жмылев П.Ю., Алексеев Ю.Е., Карпухина Е.А., Баландин С.А. Биоморфология растений. М.: Изд-во МГУ, 2002. 240 с.
15. Troll W. Die Infloreszenzen. Jena: Fischer, 1964. Bd. 1. 615 S.; 1969. Bd. 2. 630 S.
16. Braun A. Betrachtung über die Erscheinung der Verjungung in der Natur. Leipzig: Engelmann, 1851. 51 S.
17. Васильев А.Е., Воронин Н.С., Еленевский А.Г. и др. Ботаника: Анатомия и морфология растений. М.: Просвещение, 1978. 478 с.
18. Тахтаджян А.Л. Жизнь растений. М.: Просвещение, 1981. Т. 5, ч. 1. С. 38–43.
19. Васильев А.Е., Воронин Н.С., Еленевский А.Г. и др. Ботаника: Анатомия и морфология растений. М.: Просвещение, 1988. 480 с.
20. Лотова Л.И. Морфология и анатомия высших растений. М.: Эдиториал УРСС, 2000. 528 с.
21. Müller-Doblies D., Weberling F. Über Prolepsis und verwandte Begriffe // Beitr. Biol. Pflanz. 1984. Bd. 59, N 1. S. 121–144.
22. Грудзинская И.А. Летнее побегообразование у древесных растений и его классификация // Ботан. журн. 1960. Т. 45, № 7. С. 968–978.
23. Михалевская О.Б. Структура и развитие боковых силлептических побегов у древесных растений и представление об элементарном побеге // Актуальные вопросы экологической морфологии растений. М.: Прометей, 1995. С. 70–76.
24. Tomlinson P.B., Gill P.M. Growth habits of tropical trees: Some guiding principles // Tropical forest ecosystems in Africa and South America: A comparative review. Washington, 1973. P. 129–143.
25. Maresquette H.J., Sell Y. Les problèmes physiologiques de la floraison descendante // Bull. Soc. fr. physiol. végét. 1965. N 1. P. 94–98.

26. *Parkin J.* The evolution of the inflorescence // *J. Linn. Soc. Bot.* 1914. N 287. P. 511–553.
27. *Кузнецова Т.В.* Методы исследования соцветий. III. Проблема интеркалярного соцветия // *Бюл. МОИП. Отд. биол.* 1987. Т. 92, вып. 1. С. 81–97.
28. *Костина М.В.* Основные типы элементарных побегов // *Фундаментальные проблемы ботаники и ботанического образования: Традиции и перспективы.* М., 2004. С. 31–32.
29. *Костина М.В.* Особенности ветвления и нарастания древесных растений в связи с продолжительностью цветения // *Конструктивные единицы в морфологии растений: Тр. XX школы по теорет. морфологии растений.* Киров: ВГУ, 2004. С. 175–178.
30. *Костина М.В.* Организация и ритм развития систем цветоносных побегов древесных растений умеренной климатической зоны // *Там же.* С. 178–181.
31. *Костина М.В.* Ритмологический аспект в изучении побеговых систем древесных растений умеренной климатической зоны // *Сборник научных трудов биолого-географического факультета МГОПУ: Актуальные вопросы экологии и биологии: Наука и образование.* М., 2004. Т. 3.
32. *Лучник З.И.* Декоративная долговечность кустарников в культуре. Новосибирск: Наука, 1988. 104 с.
33. *Челядинова А.И.* Закономерности органогенеза кустарников. М.: Изд-во МГУ, 1976. 40 с.
34. *Соколова Н.П.* Морфогенез вегетативных органов и жизненные формы в роде *Rubus* L. // *Бюл. МОИП. Отд. биол.* 1973. Т. 78, вып. 6. С. 84–99.
35. *Костина М.В.* Два способа формирования многолетней осевой системы у видов рода *Spiraea* L. // IX Моск. совещ. по филогении растений. М., 1996. С. 71–74.
36. *Михалевская О.Б., Сычева А.В.* Ритм роста, структура побегов и побеговых систем у представителей семейства *Comaceae* // *Бюл. Гл. ботан. сада.* 2003. Вып. 185. С. 105–112.
37. *Костина М.В.* Аномальные варианты строения и ритма развития генеративных побегов в роде *Prunus* s.l. (*Rosaceae*) // *Проблемы ботаники на рубеже XX–XXI вв.: Тез. докл. СПб., 1998.* С. 352–253.
38. *Труш И.А.* Развитие моноподиального побега *Frangula alnus* Mill. (*Rhamnaceae*) // *Морфогенез и ритм развития высших растений.* М.: МГПУ, 1987. С. 38–45.
39. *Костина М.В.* Эволюция структуры и ритма развития цветоносных побегов в роде *Ulmus* L. // Тез. докл. XI Междунар. совещ. по филогении растений. М.: Центр охраны дикой природы, 2003. С. 52–53.
40. *Костина М.В.* Ветвление пазушных почек у древесных представителей розоцветных // *Бюл. Гл. ботан. сада.* 1999. Вып. 180. С. 110–121.
41. *Михалевская О.Б.* Структура и регуляция развития побеговых систем и элементарных побегов у некоторых видов *Acer* (*Aceraceae*) // *Ботан. журн.* 2001. Т. 86, № 10. С. 42–52.
42. *Шумм П.Г.* Учение о росте и развитии плодовых и ягодных растений. М: Сельхозгиз; 1958. 447 с.
43. *Troll W.* Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie: Die blühende Pflanze. Jena: Fischer, 1957. Т. 2. 420 S.

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

Поступила в редакцию 22.IX. 2004

## SUMMARY

### ***Kostina M.V. Structure and rhythm of generative shoot development in woody plants in accordance with duration of blossoming***

By “generative shoot” the author suggests to understand “an elementary shoot, bearing a sylleptical system of floral axes (inflorescence) besides leaves and leaf buds”. Two principal types of generative shoots can be discerned according to the location of floral axes and the sequence of branch shoots, repeating the structure of maternal shoot. Shrubs are characterized by the longest period of blossoming. Their generative shoots also function as main skeletal axes.



# АДАПТАЦИИ ПАПОРОТНИКОВ К ЭПИФИТНОМУ ОБРАЗУ ЖИЗНИ НА ПРИМЕРЕ *PLATYCERIUM WILHELMINAE REGINAE* И *ASPLENIUM NIDUS*

Н.М. Державина

Эпифитизм [1] хорошо выражен у разных таксонов, особенно среди водорослей, лишайников, грибов и мхов. Ареалы многих из них охватывают довольно большие территории. Основное разнообразие папоротников-эпифитов ограничивается тропической зоной. В регионах с умеренным климатом, отличающимся зимней “физиологической засухой”, они представлены лишь несколькими видами из семейств *Polypodiaceae* и *Hymenophyllaceae*.

Эпифитные папоротники интересовали ботаников в разных аспектах [2–13 и др.]. Однако до сих пор ряд вопросов, связанных с их популяционной биологией, фенологией, экоморфологией и экофизиологией, био- и гистохимией, цитогенетикой и др., ждет разрешения.

Эпифиты демонстрируют разнообразные идиоадаптации к неблагоприятным условиям, из которых засуха и недостаток почвы могут быть самой серьезной угрозой их жизни. Если согласиться с мнением П. Ричардса [14], что растения, от которых произошли эпифиты, были преадаптированы, было бы интересно выяснить, какие же структурные и др. приспособления позволили некоторым папоротникам стать облигатными эпифитами.

В связи с этим ниже даны предполагаемые оценки некоторых структурно-функциональных характеристик двух видов папоротника, относящихся к облигатным эпифитам: *Platycerium wilhelminae reginae* Alderw. (*Polypodiaceae*) и *Asplenium nidus* L. (*Aspleniaceae*).

Виды изучены на материале фондовой оранжереи ГБС РАН, а часть информации обсуждается на основе литературных данных.

***Platycerium wilhelminae reginae*.** Встречается во влажных вечнозеленых тропических лесах Папуа Новой Гвинеи [15]. Ведет эпифитный образ жизни в средней части больших ветвей деревьев. Выращивается в оранжереях, пригоден для культуры в террариумах, комнатных условиях, pH почвы 5–6 [16].

***Asplenium nidus*.** Обитает на деревьях, предпочитая стволы ветвям [14], редко – на почве в тропических горных лесах (от 300 до 700 м над ур. моря [17]) Азии (от Сев. Индии, Южн. Японии и Южн. Китая до островов Товарищества), Мадагаскара, Коморских островов, Сев. Австралии и о-ва Лорд-Хау [18]. Культивируется в комнатных условиях и оранжереях. Все растение обладает седативным, очищающим, антибактериальным действием, используется для заживления ран, язв [19].

Срезы (парадермальные и поперечные) сделаны согласно методике [20]. Проводящие элементы ксилемы и флоэмы, мезофилл вайи и склеренхиму анализировали на мацерированном материале. Анатомические рисунки выполнены с помощью светового микроскопа Биолам-Д-13 (“Ломо”, Россия) и рисовального аппарата (РА-4, Россия).

Морфометрические показатели получены путем измерения и подсчета на микропрепаратах в 10–30-кратной повторности. Удельная поверхностная плотность вайи (сухая масса единицы площади вайи, мг/дм<sup>2</sup>) рассчитана по формуле: УППВ = М сух. / 100 / S, где М – сухая масса 10 дисков, мг; S – площадь диска, см<sup>2</sup>. Из средней части трофоспорофиллов сверлом № 2 делали высежки 10 дисков (в 3-кратной повторности), высушивали их при 105° и взвешивали. Число хлоропластов считали под микроскопом после мацерирования дисков при нагревании в 5%-ном растворе СгО<sub>3</sub> в 1-нормальной НСl на водяной бане при 50–60°. Повторность 30-кратная.

***Platyserium wilhelminae reginae*. Морфология.** У средневозрастных спорофитов короткие (4–5 см длиной) ортотропные ризомы. На первых этапах онтогенеза они растут перпендикулярно опоре (стволу), затем загибаются и принимают параллельное ей положение. На старых участках они голые, черного цвета с 2 рядами филлоподиев, оставшихся после опадения вай; на молодых – одеты чешуями.

На дорзальной стороне ризома в 2 ортостихах расположены тесно сближенные диморфные вайи: трофофиллы и трофоспорофиллы. Продолжительность жизни последних – более года, первых – менее года.

Трофоспорофиллы (фертильные вайи) на коротких черешках, сочные, кожистые, плоские, свисающие, широкотреугольные с низбегающей пластинкой, цельнокрайные. Они разделены на 2 крупных неравных трапецевидных сегмента, которые, в свою очередь, могут быть рассечены или разделены на неравные сегменты либо доли (рис. 1, 1а). Они вильчато расходятся на верхушке на широко расставленные доли следующего порядка. Длина вай в условиях оранжереи – до 60–70 см, в естественных условиях – до 1 м 80 см [15], F. Fukarek [21] приводит сведения о длине вай у видов этого рода до 5 м.

Жилкование *Platyserium* – типа [22], близкое к сетчатому. Жилки из черешка веерно расходятся, дихотомически ветвятся, анастомозируют. Жилки последующих порядков образуют густую сеть ареол. Конечные рекуррентные жилки заканчиваются в верхней эпидерме гидатодами (рис. 1, 1б). Нижняя сторона вайи одета плотным покровом из мертвых звездчатых трихомов (рис. 1, з), верхняя – более редким. Спорангии расположены в верхней части каждого неравного крупного сегмента (рис. 1, 1а).

Трофофиллы (стерильные вайи) двурядные, сидячие, округло-почковидной формы. Верхний край от крупнозубчатого до вильчато-лопастного. Эти вайи ортотропные, закрывающие ризом и основания фертильных вай, менее жесткие и сочные. В онтогенезе растения они появляются первыми, выполняя вначале ассимилирующую функцию. Наслаиваясь друг на друга, они вскоре отмирают, приобретая бежево-коричневый цвет, и начинают играть роль губки, удерживающей воду. Жилкование подобно описанному для трофоспорофиллов, имеются гидатоды. Трихомы, как и на фертильных вайях, более густые на нижней стороне, чем на верхней. Стерильные вайи прижимаются краями (кроме верхнего) к стволу дерева. Так формируется “скоба” между стволом (ветвью) форофита и папоротником, в которой скапливается гумус и задерживается вода.

От нижней стороны ризома отходят многочисленные придаточные корни черного цвета, обильно ветвящиеся, с густыми корневыми волосками. Корни внедряются не только в покровы дерева, но и в пространство между

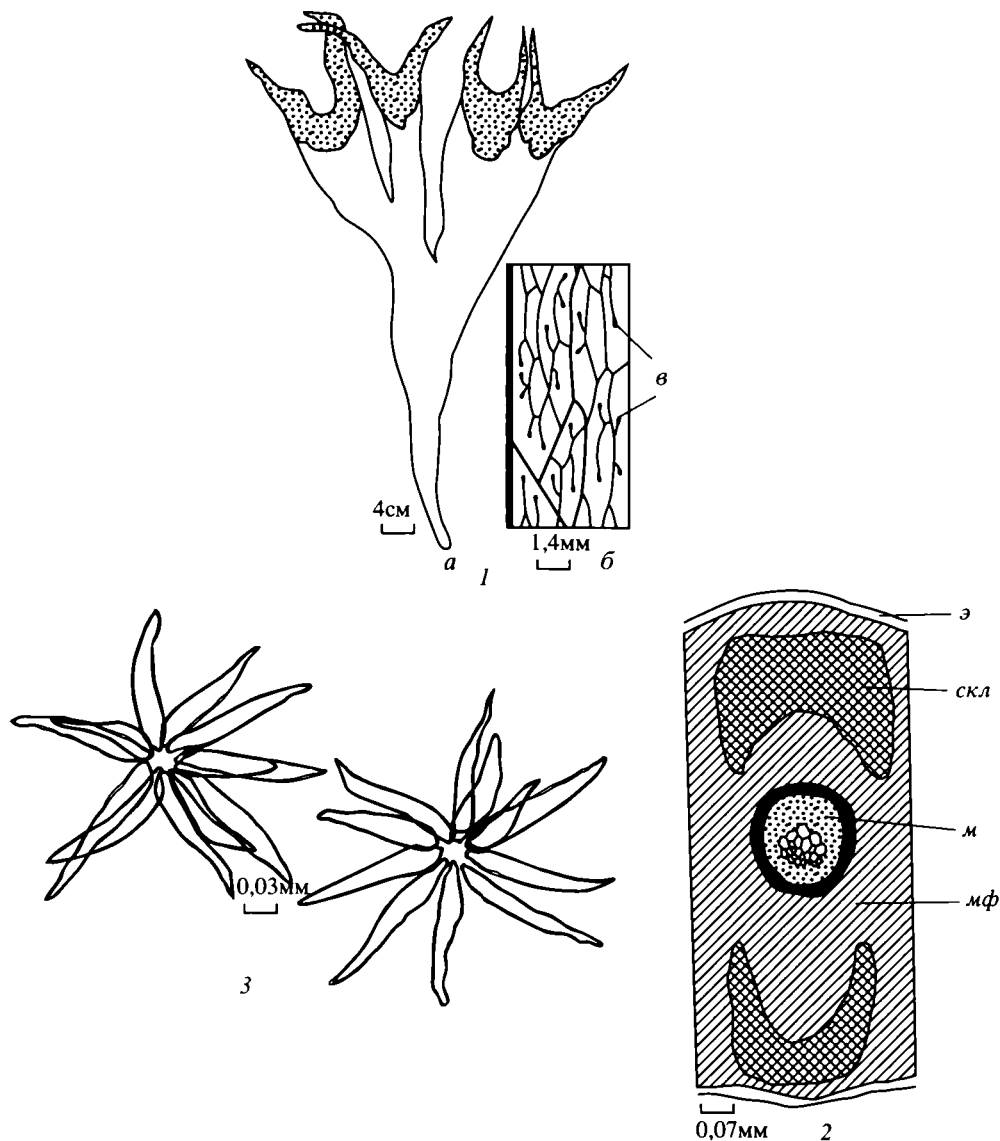


Рис. 1. *Platycerium wilhelminae reginae*

1а – тропоспорофилл, 1б – жилкование, 1в – гидатоды, 2 – схема строения вайи в области жилки: э – эпидерма, скл – склеренхима, м – меристема, мф – мезофилл, з – звездчатые трихомы

стерильными вайями, распластываются по ним, обеспечивая поглощение воды и питательных веществ из скопившегося там гумуса.

Ризом часто ветвится. Тип ветвления соответствует *Polypodium*-типу по W. Troll [23]. Папоротник принадлежит, следовательно, к акрогенным в понимании K. Goebel [24] и W. Troll [23]. Дочерние особи отделяются после отмирания материнского ризома. Иногда создается впечатление, что они развиваются на стерильных вайях. На самом деле они “прорастают” через них. В природе у видов рода *Platycerium* отмечают [7] появление почек по краю ниши на

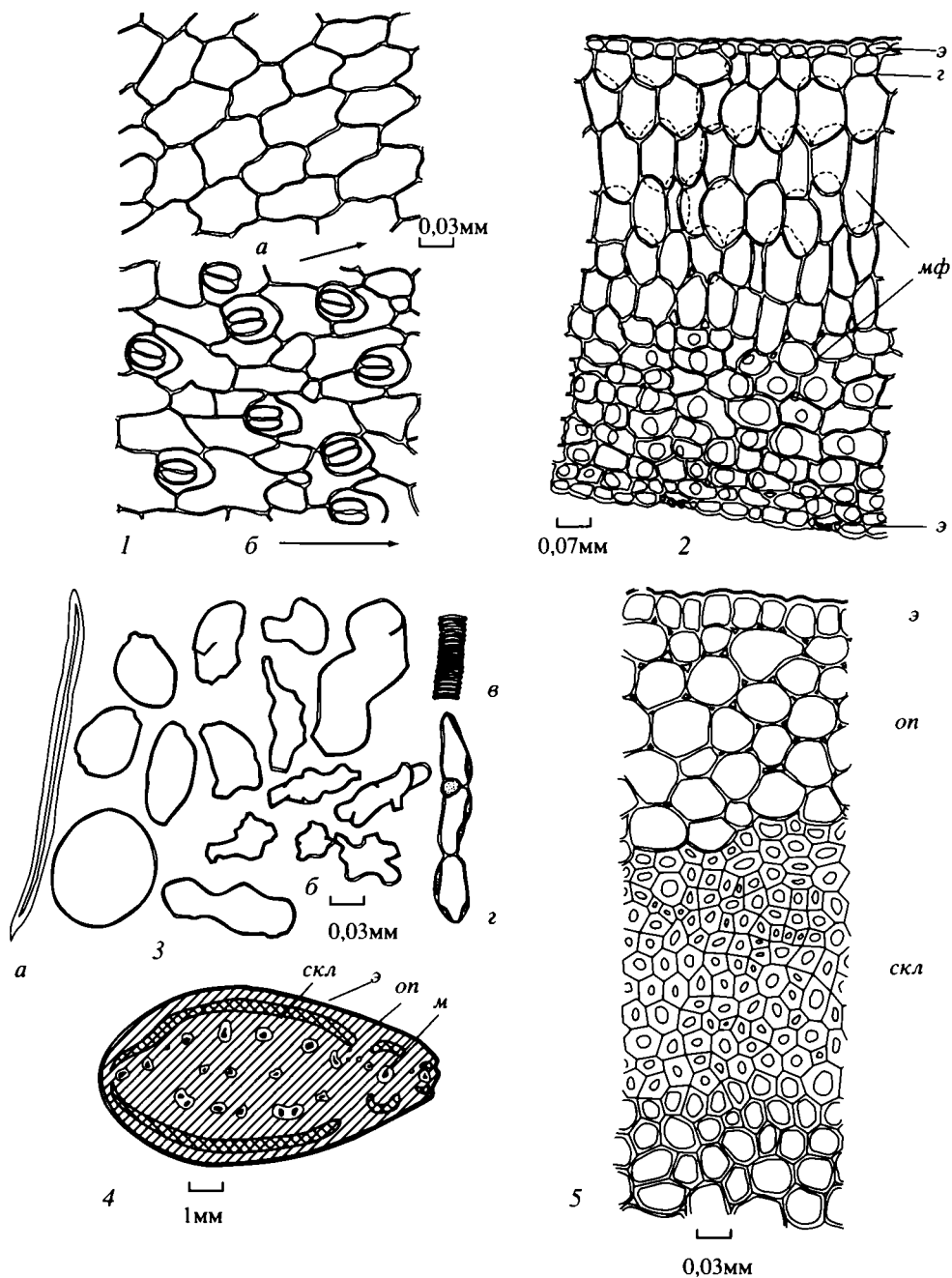


Рис. 2. *Platycerium wilhelminae reginae*

1а – верхняя эпидерма, 1б – нижняя эпидерма (стрелки указывают направления ближайших крупных жилок); 2 – поперечный срез вайи: з – гиподерма; 3 – мацерированный материал: а – волокно склеренхимы, б – клетки мезофилла, в – фрагмент трахеиды, г – ситевидные клетки; 4 – схема строения черешка; 5 – поперечный срез черешка (периферическая зона): оп – основная паренхима

мертвых стерильных вайях, в лаборатории – на концах корней молодых спорофитов, полученных в чистой культуре. Такие же сведения были приведены А.Л. Тахтаджяном [25]. Эти факты, безусловно, требуют проверки.

**Анатомия.** Проводящая система ризома – перфорированная диктиостела [26]. Как видно на схеме строения спороносящей вайи в области жилки (рис. 1, 2), над и под ней субэпидермально расположены мощные тяжи волокон склеренхимы подковообразной формы. Стенки клеток эндодермы с флобафенами. В составе средней жилки перицикл, паренхима, флоэма из ситовидных клеток с полями на боковых стенках, ксилема из кольчатых трахеид с тесно сближенными кольцами (рис. 2, 3г, 3в). Толщина пластинки в средней части между жилками в среднем 1062,1 мкм, в области жилок – 1570,9 мкм. Ближе к черешку ее толщина увеличивается примерно в 2 раза.

На детальном поперечном срезе вайи выявляется верхняя эпидерма, состоящая из сравнительно мелких слабо выпуклых, сжатых по высоте покровных клеток (рис. 2, 2). Их наружные тангентальные стенки утолщены и покрыты кутикулой. На парадермальных срезах эти клетки паренхимны (слегка вытянуты параллельно жилкам), их антиклинальные стенки слабоизвилистые (рис. 2, 1а). Субэпидермально расположен 1 слой клеток гиподермы. Под ней – 12–13-слойный мезофилл дорсивентрального типа, дифференцированный на 5–6-слойную палисадную (из крупных овальных или округлых клеток с небольшими выростами) и губчатую паренхиму из лопатных, сжатых в плоскости вайи клеток (рис. 2, 2). Масса единицы площади вайи, или удельная поверхностная плотность (УППВ), – 886,8 мг/дм<sup>2</sup>. Все клетки мезофилла содержат хлоропласты и крупные вакуоли. Среднее число хлоропластов в клетках – 71,6. Специализированная субэпидермально расположенная водоносная паренхима из крупных бесцветных клеток у видов *Platycerium*, о которой пишут Y. Ogura [27] и Y. Boyer [6], не обнаружена.

Вайи гипостоматические. Устьица несколько погружены. Брюшные стенки замыкающих клеток снабжены клювиками. Устьичный аппарат полощитный [28] (рис. 2, 1б). Продольные оси устьиц ориентированы параллельно главным жилкам, покровные клетки нижней эпидермы также вытянуты параллельно им. Размеры устьиц: длина – 46 мкм, ширина – 31 мкм. Среднее число устьиц на 1 мм<sup>2</sup> поверхности вайи – 144. Черешок на поперечном срезе в средней части овальной формы, сжат в спинно-брюшном направлении (рис. 2, 4). Клетки эпидермы толстостенные (рис. 2, 5), их стенки покрыты кутикулой. Кортекс представлен крупноклеточной паренхимой с мелкими межклетниками. С ада- и абаксиальной сторон он армирован мощными тяжами склеренхимы (рис. 2, 4). Большое число меристел объясняется веерным жилкованием. Такой тип стелы черешка назван *Platycerium*-типом [27]. В клетках эндодермы меристел обнаружены флобафены.

Корни имеют типичное для представителей семейства *Polypodiaceae* строение и относятся к типу *Davallia* (со склеренхиматизированной внутренней корой). Внешние клетки коры у эпифитов этого семейства имеют спирально утолщенные стенки [29]. Как показали исследования [9], у *Platycerium bifurcatum* мощное склеренхимное влагалище прервано напротив протоксилемных тяжей большой клеткой идиобластом. Ее внутренняя тангентальная стенка утолщена и пронизана многочисленными простыми порами в месте контакта с пропускной клеткой эндодермы. У последней отсутст-

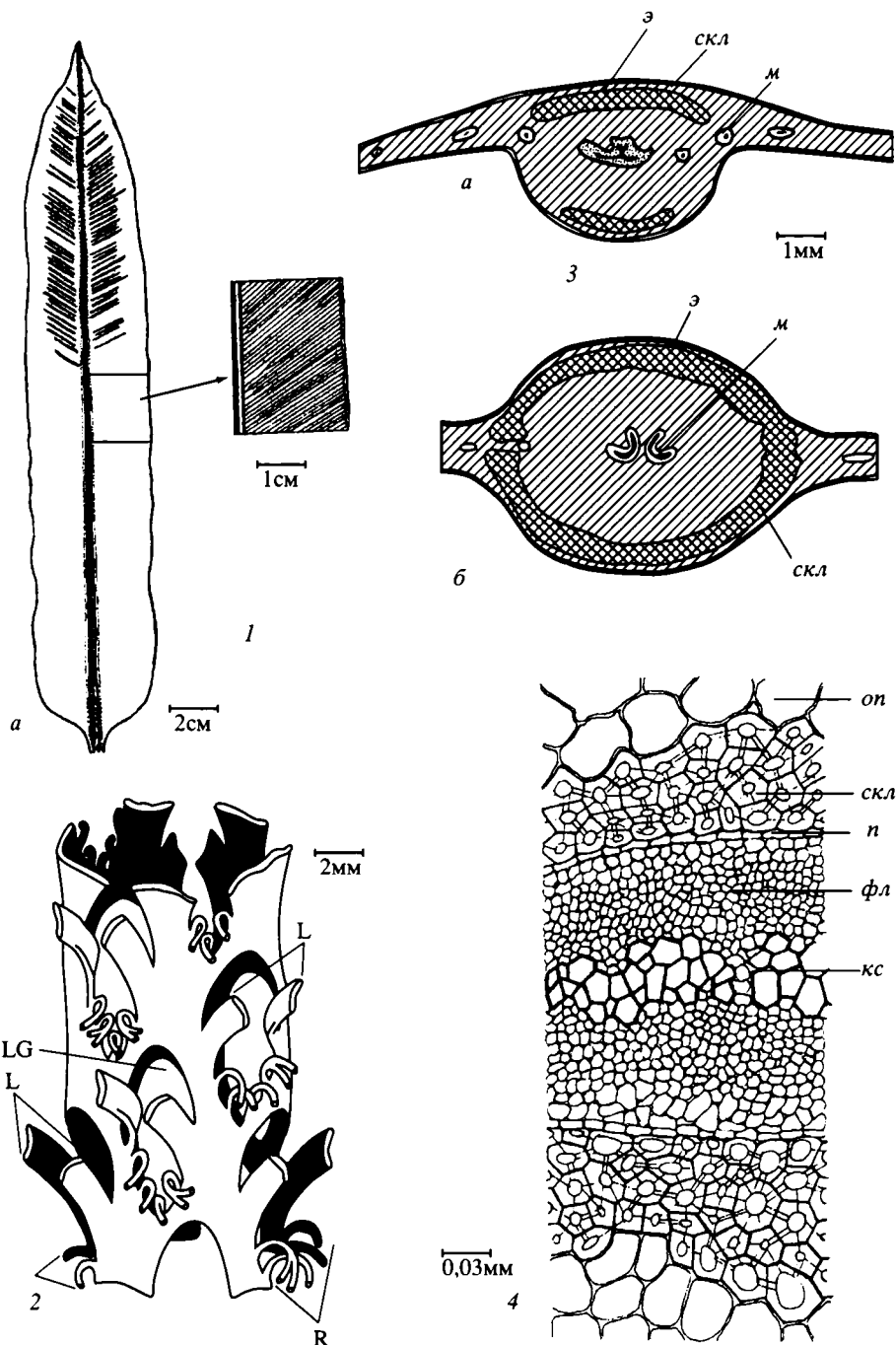


Рис. 3. *Asplenium nidus*

1а – трофоспорофилл, 1б – жилкование; 2 – фрагмент стелярного цилиндра ризома (по [26]); L – листовый след, LG – листовый прорыв, R – корневой след; 3 – схема поперечного среза вайи: а – в средней части, б – в основании (обозн. см. рис. 1); 4 – поперечный срез вайи (фрагмент меристелы): п – перицикл, фл – флоэма, кс – ксилема

ует поясок Каспари. Центральный цилиндр состоит из 1–3 слоев клеток перичикла, протоксилемы и флоэмы.

***Asplenium nidus*. Морфология.** Средневозрастные спорофиты имеют короткий толстый ортотропный ризом, апекс которого покрыт ланцетными, оттянутыми к верхушке коричневыми чешуями, похожими на волокнистые придатки [17]. От ризома, спирально располагаясь, отходят вайи в числе 8–12, образующие правильную воронку. Они мономорфные – трофоспорофиллы, простые, цельные, продолговатые (линейные), кожистые, варьирующие по длине и ширине. В условиях оранжереи их длина 50–60 см, ширина – до 11 см [16], в природе – длина 100 см и более [17] и даже до 2 м, а ширина – до 60 см [30]. Верхушка вайи обычно острая, край цельный, средняя жилка выпуклая с абаксиальной стороны (рис. 3, 1а). Жилки 2-го порядка отходят от главной под углом в 20–30°, многие дихотомируют, по краю вайи они объединены краевой волнистой жилкой (рис. 3, 1б). Сорусы продолговатые, расположены параллельно жилкам 2-го порядка между средней жилкой и краем на нижней стороне вайи (рис. 3, 1а). Споры плоско-вогнутые, размером 33–39 × 24–27 мкм с волнистым крыловидным периспорием и сетчато-складчатым экзоспорием [17].

Придаточные корни, сильно ветвясь, вырастают внутрь воронки, в которой накапливается гумус. Изредка на абаксиальной стороне черешков вайи образуются придаточные почки (эпипетиолярное ветвление). В соответствии с представлениями К. Goebel [24] и W. Troll [23] его можно отнести к филлогенным папоротникам.

**Анатомия.** Проводящая система ризома – диктиостела в узком смысле слова [26] (рис. 3, 2).

Как видно на схеме строения вайи в области средней жилки, с абаксиальной стороны жилка почти плоская, с абаксиальной – овально-выпуклая (рис. 3, 3а). Субэпидермально с нижней и верхней сторон расположены тяжи склеренхимы. На поперечном срезе в средней части вайи жилка состоит из 1 крупной меристелы и нескольких мелких. В ее составе перичикл, флоэма и 4-лопастная ксилема. Особенность вида – армированность меристел волокнами склеренхимы с простыми порами (рис. 3, 4). В основании вайи жилка состоит из 2 серповидных меристел, отвернутых друг от друга (рис. 3, 3б). В черешке меристелы так же расположены и не соединяются, образуя Х-образную структуру, как указывает Y. Ogura, это *Asplenium* – тип черешка [27].

На детальном анатомическом срезе вайи выявляется мелкоклеточная верхняя эпидерма. Ее клетки включают 1–2 кристалла оксалата кальция [27]. Покровные клетки сжаты в дорсивентральном направлении, их наружные тангентальные стенки утолщены и покрыты кутикулой (рис. 4, 1). На парадермальном срезе видны вытянутые параллельно жилкам паренхимные клетки с извилистыми стенками (рис. 4, 3а). Мезофилл гомогенный из 8–9 слоев относительно крупных овальных или лопастных клеток (рис. 4, 2а) с небольшими межклетниками, вытянутых параллельно жилкам. Удельная поверхностная плотность вайи (УППВ) – 654,8 мг/дм<sup>2</sup>. Клетки с крупными вакуолями и хлоропластами в постенном слое. Среднее число хлоропластов в клетке – 35,2.

Вайи гипостоматические. Устьица расположены вровень с покровными клетками. Устьичный аппарат аномоцитный (рис. 4, 3б). Ставроцитный,

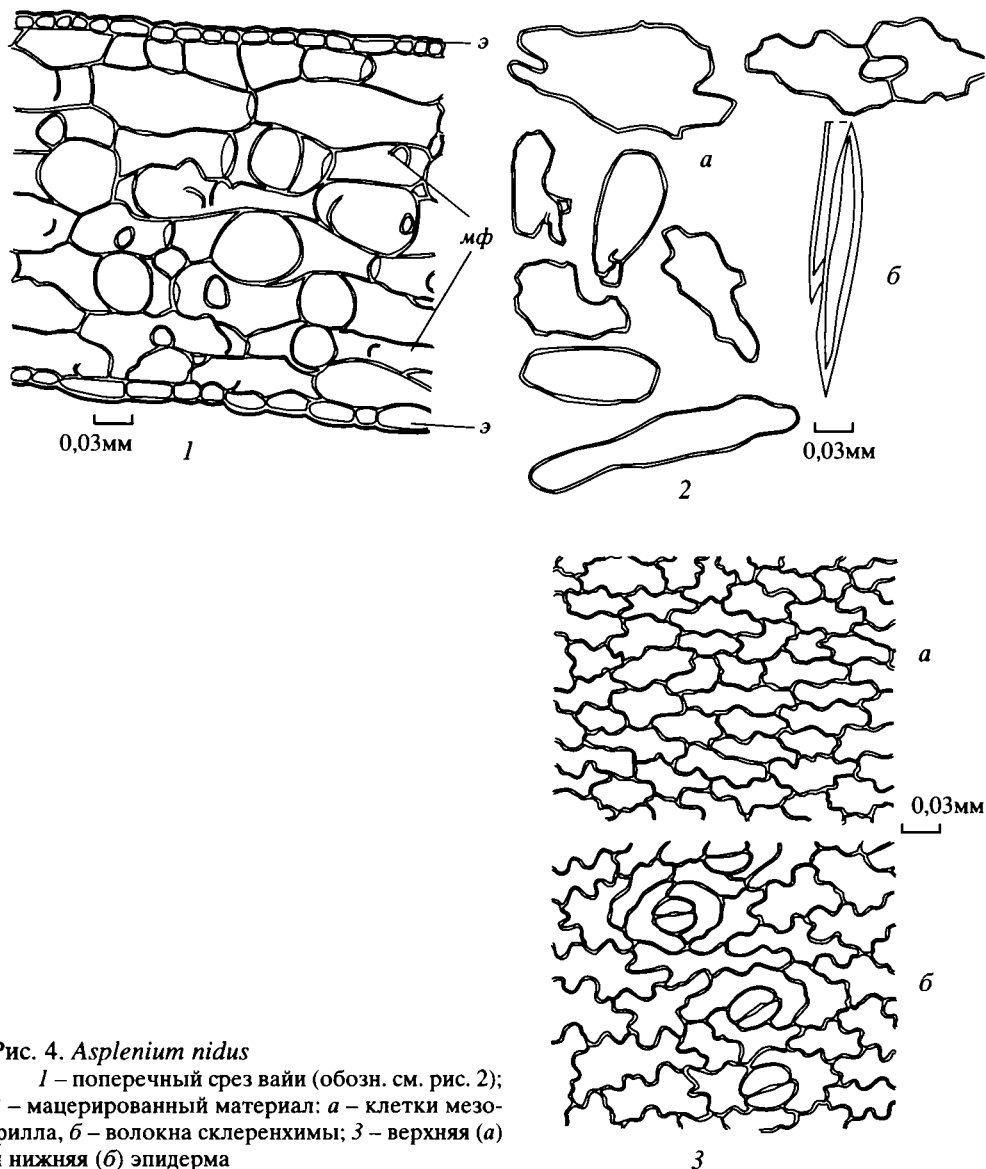


Рис. 4. *Asplenium nidus*

1 – поперечный срез вайи (обозн. см. рис. 2);  
2 – мацерированный материал: а – клетки мезо-  
филла, б – волокна склеренхимы; 3 – верхняя (а)  
и нижняя (б) эпидерма

указанный для этого вида W. Van Cotthem [31] – не обнаружен, зато выявлен диацитный, не отмеченный этим автором. Размеры устьиц: длина – 52,0 мкм, ширина – 41,3 мкм. Число устьиц на 1 мм<sup>2</sup> – 60. Покровные клетки нижней эпидермы больших размеров, чем верхней; их антиклинальные стенки с крупными извилинами. Толщина пластинки в среднем 391,14 мкм.

По анатомическому строению коры корней виды семейства *Aspleniaceae* (*Asplenium*-тип строения) занимают особое положение, не показывая близких отношений с другими семействами [29]. У них выражена внутренняя склеренхиматизированная кора со склереидами, имеющими чрезвычайно толстую внутреннюю и тонкую внешнюю стенки [29]. Стела типичного для папоротников строения (см. *Platyserium*).



Изучение адаптивных механизмов исследуемых папоротников включает 2 этапа: 1) анализ климатических условий в местах произрастания видов; 2) оценку структурно-функциональных и других особенностей, за счет которых они регулируют жизненные процессы в этих условиях.

## ЭКОЛОГО-ФИТОЦЕНОТИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ ЖИЗНИ ЭПИФИТОВ

*Platycerium wilhelmmae reginae*. Большая часть Папуа Новой Гвинеи, где встречается этот папоротник, покрыта гилеей, включая горные варианты этого биома. На юго-западном побережье – сезонно влажные леса. Наиболее характерная черта гигротермического режима этого региона – круглогодичное увлажнение (на северо-востоке до 6000 мм осадков в год, на юго-западе – 1500 мм, причем количество осадков превышает испаряемость – 1500 мм в год) и выравненный фон температуры (зимняя –  $23^{\circ}$  – у подножия гор, летняя –  $27-28^{\circ}$  до  $35^{\circ}$ ). Радиационный баланс –  $125 \text{ ккал/см}^2$  в год (на побережье), в высоких участках – от 60 до  $100 \text{ ккал/см}^2$  в год. Климат экваториальный, влажный, зенитальных дождей.

*Asplenium nidus*. Общая особенность гигротермических условий в местах обитания этого папоротника – высокие температуры в течение всего года (зимняя от  $12^{\circ}$  до  $24^{\circ}$ , летняя – от  $24^{\circ}$  до  $32^{\circ}$ , максимальная –  $41^{\circ}$  (Сев. Австралия) и резкая сезонность увлажнения. Общее количество осадков от 500 (Сев. Австралия) до 3000 мм в год. Испаряемость – от 1000 до 2000 мм в год. Радиационный баланс  $60-70-80 \text{ ккал/см}^2$  в год и выше. Влажный период сходен с условиями, характерными для экваториальных дождевых лесов. Сезонная засуха может быть выражена в разной степени в зависимости от продолжительности периода дождей и от общей суммы выпавших за год осадков. Климат – от субтропического до тропического муссонного.

На первый взгляд кажется, что *Asplenium* обитает в более жестких условиях водоснабжения, чем *Platycerium*. Однако в горных лесах, где преимущественно селится этот вид, складывается сравнительно постоянный режим влажности при более низких температурах [14]. Кроме этого он обитает на меньшей высоте (на стволах деревьев, а не в кронах, как предыдущий папоротник).

Строгая приуроченность обоих эпифитов к определенным видам деревьев не отмечена [14], [32].

Особенностям корки форофитов исследователи придают немалое значение. Причем важны не только ее физические характеристики (степень грубости, особенности слушивания, водоудерживающая способность), но и химические свойства, например pH [33], а также состав стекающей по стволу после дождя воды [32]. Y. Boyer [6], исследовавший 2 вида *Platycerium* в разных типах леса Берега Слоновой Кости, отмечал, что эти папоротники не были встречены на стволах с гладкой коркой. Правда, есть ссылка [6] на устное сообщение о “процветании” *Platycerium* на цементной колонне. Экспериментально автор доказал (высевая чистые культуры спор на фрагменты гладкой корки и корки с углублениями), что заселение этих видов связано, главным образом, с неровностями корки, а не с ее химическим составом.

Большинство папоротников эпифитов (51% [33]) растет в небольших накоплениях перегноя. Поскольку оба исследованных вида принадлежат по

А. Schimper [34] к высокоспециализированным гнездовым и скобочным эпифитам, то структурные особенности позволяют им накапливать значительное количество гумуса “висячий ярус почв” [35] и принадлежать по классификации F. Went [32] к гумифилам (гумусовым эпифитам). Термин “исключительно эпифитный” используется [6] для гумуса, накопленного *Platyserium*. Считается, что эти накопления едва ли могут быть сравнимы с почвой в ее истинном смысле.

Накопление гумуса начинается с разложения внешних слоев корки. Этот процесс может осуществляться грибами либо корнями эпифита. Одни эпифиты используют мертвые ткани корки, другие – живые. А. Schimper [34] считает, что поэтому не нужно проводить резкую границу между эпифитами, сапрофитами и паразитами. К разлагающейся корке форофита добавляются гниющие ткани самого папоротника (вайи, корни), которые составляют 10–30% от общего количества гумуса [6]. Внешние поступления – 5–10%. Это опавшие с форофита и принесенные ветром листья, ветки, плоды, семена и пр. Кстати, крупные “гнезда” *Asplenium* формируются на “кочках” земли, принесенной муравьями, которая пронизана корнями папоротника и ходами самих насекомых [35].

Размеры частиц субстрата обычно менее 2 мм (в нишах *Platyserium*). Наиболее тонкая фракция около 50 мкм (частицы, смытые дождем), богата катионами [6]. Этот же автор отмечал локализацию ионов К в живых вайях, а Са<sup>++</sup> – в субстрате. Г. Вальтер [36] указывает, что эпифиты способны получать N в виде ионов аммония с атмосферными осадками или в виде растворов, капающих с листьев форофитов.

Несмотря на то что вода, стекающая с листьев деревьев во время дождя, содержит сравнительно большой процент сахаров и различных элементов [33], все же частые ливни обладают выщелачивающим действием, поэтому эпифиты испытывают недостаток свободных неорганических ионов [14].

Правда, потери элементов во время ливней могут частично компенсироваться их поступлением в “скобу” при отмирании вайи (Mg<sup>++</sup>, N, K<sup>+</sup>) [6].

Формирование гумуса идет медленно. Приблизительно подсчитано [33], что требуется 10 лет, чтобы у видов *Platyserium* сформировался его слой толщиной 10 см. Накопленный материал медленно разлагается, несмотря на богатую микрофлору, благоприятные условия аэрации, влажности и др.

Значения pH гумусных отложений различных эпифитов, исследованные D. Johansson [33], были выше, чем pH корки, и уменьшались от основания ствола к его вершине. Y. Boyet [6] приводит данные о pH гумусных отложениях для *Platyserium stemaria* – 4,6–6,4, для *P. angolense* – 6,0.

Исследование влагоемкости гумуса 3 эпифитных папоротников: *Drynaria laurenti* (скобочный), *Microsorium punctatum* (“ложногнездовой”) и *Platyserium angolense* (скобочный) показало [33], что у *Platyserium* она оказалась несколько ниже, чем у 2 других видов. Была доказана способность быстро абсорбировать воду (например, в течение короткого ливня) и долго ее удерживать, что, несомненно, важно для эпифитов. Очевидно, что накопленный перегной может служить водным резервуаром. Кроме того, выяснено [13], что вайи и субстрат *Asplenium nidus* и *Platyserium sp.* могут быть хорошими тест-объектами для мониторинга состояния окружающей среды. Субстрат аккумулирует в 4–30 раз больше тяжелых металлов, чем вайи эпифитов и листья форофитов.

“Скоба” и “гнездо” представляют собой консорции, т.е. “живую среду” [6], насыщенную бактериями и грибами. Их роль особенно велика на первых стадиях разложения органического вещества. В дальнейшем, как известно, процесс разложения замедляется, затягиваясь на годы.

В “скобах” *Platycerium* постоянно присутствуют некоторые паразитические грибы (*Rizoctonia*) [6], не оказывая патогенного воздействия на папоротник. Автор затрудняется оценить их отношения, предполагая, что это может быть и комменсализм и симбиоз. Сожительство с азотфиксирующими бактериями, т.е. способность эпифитов к азотфиксации, не доказана [14]. J. Ruinen (цит. по: [6]) вслед за A. Schimper [34], считает эпифиты микотрофами.

С древесными муравьями, использующими “скобы” и “гнезда” в качестве жилищ, у видов *Platycerium* и *Asplenium*, вероятно, складываются мутуалистические отношения на основе комменсализма. Благодаря их ходам (и других представителей мезофауны) осуществляется не только аэрация гумуса, но, по мнению R.J. Jones [37], защита растения от травоядных животных, в какой-то степени минеральное питание растения (за счет пищевых запасов и экскретов муравьев) [38]. Высказано мнение [37], что муравьи снабжают эпифиты азотом и другими питательными веществами, т.е., у муравьев с папоротниками не только топические, фабрические, но и трофические связи.

Главные лимитирующие факторы, обеспечивающие не только географическое, но и вертикальное распределение эпифитов на стволах и в кронах форофитов (по микроклиматическому градиенту), – это свет и вода. Но если под пологом леса особенности влаго- и теплообеспеченности значительно смягчаются, то в верхней части крон влагообеспеченность снижается, а теплообеспеченность усиливается.

Y. Boyer [6] выдвигает гипотезу о значимости света в распределении видов *Platycerium* на стволах форофитов, считая их гелиофитами. Г. Вальтер [36] называет *Asplenium nidus* тенистым, а В.Н. Гладкова [30] – световым эпифитом. Действительно, если не учитывать анатомию вай (см. далее анализ), то, по классификации П. Ричардса [14], оба вида следует отнести к солнечным эпифитам или, по P.J. Grubb et al. [39], – к фотофитам, поскольку они обитают в центральной, реже нижней частях крон (*Platycerium*) или опускаются вниз по стволу ниже первой развилины (*Asplenium*). Здесь создается микроклимат, промежуточный между микроклиматом подлеска и открытого пространства. Этим они отличаются от теневых и крайне ксерофильных эпифитов по [14].

Но, выигрывая в освещенности, они вынуждены приспосабливаться к дефициту воды. Ведь даже там, где дождь идет почти ежедневно, в промежутках между ливнями эпифиты могут терять большое количество воды и оказаться в условиях острого ее недостатка. Влажность воздуха к полудню может упасть до 40%, а в крайних случаях – до 25%, т.е. в течение нескольких часов им приходится испытывать водный дефицит, вероятно, не менее жесткий, чем в аридных условиях [35]. G.C. Evans (цит. по: [33]) обнаружил, что температура показывает меньший диапазон вариаций в подлеске, чем в верхних ярусах леса. Во время сухого сезона – те же закономерности. В сезон дождей различия более четкие и минимальные температуры на 1–2° выше в подлеске, чем у верхушек деревьев. В полуденные часы освещенные листья перегреваются. Их температура может превышать температуру возду-

ха на 10–15°. Чрезмерно высокие температуры листьев становятся при повышении температуры воздуха все более опасными, так как градиент давления водяного пара повышается быстрее, чем градиент температур.

Концентрация  $\text{CO}_2$  в 1 м от почвы снижается в 2 раза, затем до высоты 20 м ее снижение незначительно [40]. Следовательно, эпифиты, растущие на этих высотах, фотосинтезируют при концентрации  $\text{CO}_2$  выше средней в атмосфере вне леса (Medina et al.; цит. по: [40]).

Таким образом, для ответа на специфику условий среды эпифитам необходимы разнообразные структурные, функциональные и другие адаптации.

## БИОМОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ АДАПТАЦИИ ЭПИФИТОВ

**Фенология.** Оба изученных папоротника являются вечнозелеными растениями (правда, стерильные вайи *Platyserium* живут менее года), что рассматривают [41] как эволюционно примитивный признак – порождение влажного тропического климата. Установлено [34, 6, 42], что у папоротников сезонных тропических лесов, в том числе и *Platyserium*, ритмы развития синхронизированы с распределением сухих сезонов и сезонов дождей. С наступлением сухого сезона в Замбии (климат тропический континентальный) [6] начинается спороношение *Platyserium*. Одновременно вайи теряют хлорофилл и засыхают. Растения впадают в анабиоз – водный дефицит в вайях составляет 95%. С наступлением сезона дождей тургор восстанавливается и рост растений продолжается (пойкилогидричность). Споры дают начало гаметофитам. Причем гаметофиты могут без ущерба переносить обезвоживание [6]. Затем следует 2-й короткий сухой сезон и т.д. Таким образом, речь здесь идет об этиономных ритмах – множественных остановках роста, контролируемых внешними факторами. Возможно, что и особи *Platyserium wilhelminae reginae* на юго-западе ареала являются пойкилогидричными растениями либо проявляют тенденцию к пойкилогидричности.

У оранжерейных растений в условиях постоянно высоких температур и влажности подобная ритмика не обнаруживается. Правда, *Asplenium nidus* активизирует рост в весенний период [16].

Установлено [43, 44], что у ряда папоротников при отсутствии явных ксероморфных признаков в анатомическом строении растения легко переносят естественную дегидратацию и даже противостоят дессикации в  $\text{CaCl}_2$  и других химических реагентов. Это связывают с метаболическими и другими ограничителями стресса. Речь идет об обратимой гелефикации содержимого вакуолей, обеспеченной катехинподобными таннинами, и продольных колленхимоподобных утолщениях части стенок клеток палисадной ткани, защищающих их от механических повреждений. Эти исследования позволили высказать предположение [44], что папоротники занимают промежуточное положение между пойкило- и гомойогидрическими растениями.

**Функциональные особенности.** Специфика сходного образа жизни 2 исследованных видов говорит, что “матрицы их функциональных возможностей схожи” [45].

В целом величина осмотического давления в клетках вай у папоротников оказывается выше, чем у цветковых эпифитов [36]. У теневых гигрофи-

тов нижнего яруса леса (*Hymenophyllaceae*) оно не превышает 4–6,5 атм [34], у *Asplenium nidus* – 16,5 атм. Г. Вальтер [36] приводит величины осмотического давления у этого папоротника от 6,1 до 11,1 – 11,7 атм у молодых и старых вайй соответственно.

У водных папоротников сосущая сила в клетках вайй около 4 атм, у наземных – примерно 24 атм. У эпифитов с водозапасающей тканью она подобна сосущей силе трав без водозапасающей ткани – равна сосущей силе деревьев [6]. У *Platycerium* из тропических лесов Явы и Австралии в сухой период сосущая сила в клетках вайй составляла 28–34 атм [34], по данным Y. Boyer [6], она быстро увеличивалась с наступлением сухого сезона и достигала у пойкилогидричных *Platycerium* очень высоких значений – 50–85 атм. По мнению G. Blum (цит. по: [6]), адаптация к эпифитному образу жизни сопровождалась увеличением сосущей силы клеток.

У 2 видов *Platycerium* этот же автор отмечает важные компенсаторные корреляции: быстрое обезвоживание компенсируется высоким летальным дефицитом, а при медленном обезвоживании наблюдаются низкие значения летального дефицита. Причем у одного вида разные корреляции фиксируются у стерильных и фертильных вайй.

Известно, что испарение в тропическом лесу идет с большей скоростью, если испаряющая поверхность сильнее увлажнена и более нагрета, что наблюдается, вероятно, у *Platycerium* из климата зенитальных дождей, обитающего в условиях лучшего освещения, чем *Asplenium*, и имеющего большее число устьиц на единицу площади вайи. Известно, [46], что рассеченные листья (см. *Platycerium*) бывают холоднее листьев с цельной пластинкой (см. *Asplenium*), так как их более тонкие пограничные слои быстрее охлаждаются.

При начинающемся после ливня снижении гидратуры, когда исчерпается запас воды в гумусе, устьица закрываются и идет только кутикулярная транспирация. Отсутствие газообмена может нарушить фотосинтез. Из этой ситуации, по мнению P. Hovenkamp [47], эпифитные виды *Pyrrhosia* (близкого к *Platycerium* рода *Polypodiaceae*) выходят благодаря 2 синдромам: 1) суккулентности, как реакции на условия, в которых кратковременное затруднение водоснабжения чередуется с обильными ливнями; 2) пойкилогидричности – реакции на сезонный климат с длительным сухим периодом. Но у видов *Platycerium* в сезонном климате сочетаются обе эти стратегии, т.е. виды с водозапасающей тканью пойкилогидричны [34, 6, 48]. Таким образом, складывается ситуация, когда папоротники не “противостоят” действию неблагоприятных факторов, а “прячутся” от них в анабиоз.

У некоторых суккулентных видов *Pyrrhosia* и *Drymoglossum* обнаружен САМ-путь метаболизма, или “фотосинтез за закрытыми дверями” [49, 50]. При этом изменяется суточный ритм открывания и закрывания устьиц и разделяются во времени процессы акцепции CO<sub>2</sub> и его ассимиляции. Установлено [51], что эпифитные папоротники с САМ (изученные пока) являются настоящими солнечными растениями, способными выносить слабое затенение. Не исключено, что САМ характерен и для исследованного вида *Platycerium*. Правда, у *Platycerium grande* выявлен C<sub>3</sub>-путь метаболизма [51].

Эффективность использования воды у папоротников САМ [51] имеет положительные значения в течение ночи и отрицательные в течение дня (у *Asplenium nidus* показатели обратные). При этом она более низкая, чем у

САМ-орхидей из тех же или подобных условий и САМ-растений из истинно аридных условий. Эти факты позволили [51] сделать вывод, который согласуется с мнением [52], что у папоротников менее совершенные адаптации к засухе, чем у цветковых растений. Поэтому, базируясь на доступных данных, они предположили, что эпифитные папоротники произошли от теневых растений подлеска дождевых тропических лесов, развив САМ-путь метаболизма конвергентно другим эпифитам и наземным растениям. По мнению М. Kluge et al. [51], трудно представить, что папоротники происходят от преадаптированных ксерофильных предков, если не предположить, что преадаптация к засухе была утеряна.

Интересно, что у эпифитов нет  $C_4$ -пути фотосинтеза, что связывают с оптимизацией затрат на фотосинтез в связи с эпифитизмом [40].

У *Asplenium nidus* [51] фиксация  $CO_2$  происходит в течение всего светового периода, в ночное время  $CO_2$  выделяется. Максимальные значения поглощения  $CO_2$  были ниже, чем у других эпифитов на том же дереве в подобных условиях. Фотосинтез проходил по типу  $C_3$ -растений. Испарение и проводимость водяного пара оказались выше днем, чем ночью, т.е. этот папоротник не приспособлен к экономии воды [51].

Более высокие значения интенсивности фотосинтеза и дыхания у эпифитных цветковых по сравнению с папоротниками-эпифитами (Raven; цит. по: [53]) рассматривают как причину того, что последние обитают в тенистых, склонных к водному дефициту местах.

**Структурные особенности.** Если исходить из особенностей анатомического строения вай *Platyserium wilhelminae reginae*, используя традиционный набор ксероморфных признаков (изолатеральность мезофилла, высокая плотность тканей и др.), то вряд ли можно согласиться с мнением А. Schimper [34], считающего виды рода засухоустойчивыми, и Y. Boyer [6], называющего виды *Platyserium* из тропических лесов с сезонным увлажнением гемиксерофитами. Если оба исследованных вида и переносят обезвоживание в 60–70%, то не за счет их структурной анатомии. Используя анализ климатических и микроклиматических условий биотопов, следовало бы ожидать признаки ксероморфизма вай. Но в этом случае, вероятно, можно говорить лишь о ксероморфном синдроме при мезоморфном строении. Не нужно забывать и о пейноморфозе [54]: недостаточном азотном питании, нехватке кислорода и др.

Более или менее четко в анатомическом строении вай просматриваются гелиоморфные (наличие палисадной паренхимы, слабое погружение устьиц, малая извилистость атиклинальных стенок эпидермы и др. – *Platyserium*) и сциоморфные (равномерно-губчатый мезофилл, извилистые антиклинальные стенки клеток эпидермы, сравнительно небольшое число устьиц на единице площади вайи и др. – *Asplenium*) черты.

Применительно к этим видам нельзя говорить и о ксероморфном габитусе. Их биоморфы адаптированы прежде всего к накоплению гумуса и удержанию воды в нем. “Скоба” у *Platyserium* создается благодаря тому, что стерильные вайи прижимаются к стволу (ветви) вследствие эпинастии, либо благодаря отрицательному фототропизму, либо “в результате контакта” (Straszewski; цит. по: [6]). У *Asplenium* “гнездо” образуется в связи с воронкообразным размещением вай и своеобразным ростом переплетающихся корней. И в том, и в другом случае корни не обладают геотропизмом [6].

У обоих видов густая сеть жилок на единице площади вайи, что обычно считают ксероморфной чертой. Установлено [55], что жилкование не может быть критерием ксероморфности и показателем интенсивности транспирации, так как у некоторых представителей мангров и дождевого тропического леса плотная сеть жилок сочетается с низкой транспирацией.

Исследованные виды имеют большую поверхность вайй, что увеличивает транспирацию. Для ограничения этого процесса имеются разные компенсаторные механизмы, позволяющие говорить о синдроме ксероморфии: мертвые звездчатые трихомы на спинной стороне трофоспорофиллов у *Platyserium*, несомненно, влияют на водный и температурный режимы, образуя на поверхности вайй зону повышенной влажности [48], у *Asplenium* отсутствуют трихомы, но сравнительно небольшое число устьиц (при относительно крупных их размерах и гипостоматичности), вероятно, способствует более эффективному контролю за потерей воды (Ceulemans et al., Bissing; цит. по: [45]), кутикула и толстая наружная стенка клеток эпидермы, небольшой объем межклетников, обуславливает жесткость вайй и минимизирует потери воды благодаря повышенной сопротивляемости к диффузии водяного пара. Плотность листьев возрастает в связи с мелкоклеточностью и максимальные ее значения характерны для ксерофитов (не суккулентов) [45]. Сравнительно высокие значения УППВ<sup>1</sup> у исследованных крупноклеточных видов связаны при небольшой толщине пластинки у *Asplenium* с наличием механических тканей, армирующих жилки, а у *Platyserium*, кроме этого, – с развитием мощного мезофилла вайй, серотропные движения при завядании (если вид проявляет тенденцию к пойкилогидричности или пойкилогидричен).

В вайях обоих папоротников имеются **гидрофильные структуры**. Гиподерма у *Platyserium* наиболее важная из них [48]. Максимальная толщина вайй у *Platyserium*, но их утолщение связано не столько с развитием и уплотнением палисадной ткани, сколько с увеличением объема клеток. Несмотря на отсутствие специализированной водозапасающей паренхимы у этого папоротника, суккулентизация, вероятно, осуществляется на основе полифункциональности хлоренхимы. Н. Froebe и К. Strank [48] отмечают, что наличие водозапасающей ткани находится в зависимости от географии видов *Platyserium*. Она может или отсутствовать или состоять из многих слоев клеток. Особенно развита эта ткань у тех папоротников, которые обитают в сезонном тропическом климате с сухим периодом от нескольких недель до нескольких месяцев. Есть виды, у которых ее клетки содержат хлоропласты. К их числу относится и исследованный вид. Гидатоды сочетают в себе 2 функции: гуттацию и участие в поглощении воды [6]. Водоудерживающими свойствами обладают флобафены (продукты неполного окисления таннинов) [20].

Кроме этого, мертвые стерильные вайи, как было отмечено, образуют своеобразную губку, абсорбирующую воду. Гумус в “скобах” и “корзинах” обладает высокой влагоемкостью и большой водоудерживающей способностью. Кстати, полагают, [51], что у гнездовых эпифитов накопление влагоемкого гумуса – одна из экологических адаптаций, стабилизирующих в про-

<sup>1</sup> Для сравнения *Microsorium punctatum* – эпифит – 613,3 мг/дм<sup>2</sup>, *Ceterach officinarum* – пойкилогидричный петрофит – 1040,0 мг/дм<sup>2</sup> (данные автора).

межутках между ливнями поступление воды в растения, поэтому, как считают некоторые исследователи, у них нет потребности в специальных адаптациях, уменьшающих потери воды на транспирацию. Следовательно, эти папоротники занимают такие экологические ниши на форофите, в которых вряд ли создается водный дефицит.

Клетки коры корней у *Platyserium* за счет спиральных утолщений оболочек [29] способны выполнять такую же функцию, как веламен у *Orchidaceae*, обеспечивая поглощение дождевой воды, тумана и росы капиллярным путем. Сложно интерпретировать отмеченные выше аномалии эндодермы, обеспечивающие симпластный и апопластный транспорт веществ в стелу. Возможно, это следует связать с необходимостью скоростного поглощения воды во время короткого ливня.

Трудно не согласиться с мнением L.A. Garay (цит. по: [33]), что термины “эпифит” и “геофит” передают не столько значение экологических сред обитания, сколько выражают различные эволюционные адаптации, связанные прежде всего с модификациями корней.

Обобщая изложенное, отметим, что идиоадаптации двух исследованных папоротников к облигатному эпифитизму проявляются в комплексе структурно-функциональных характеристик растений на разных уровнях их организации: от клеточного до организменного. Наиболее существенно изменялся их габитус (жизненная форма) и эпиморфологические черты строения, анатомическая же структура, сохраняя консервативность, варьировала в определенных таксоноспецифичных пределах.

Ключевую роль в успешной колонизации форофитов папоротниками и их специализации к эпифитизму могли сыграть структурные модификации ваий и корней на основе их полифункциональности; пойкилогидричность и модификация фотосинтеза.

Работа проведена при финансовой поддержке гранта Президента РФ на поддержку ведущих научных школ (№ НШ – 2125.2003.4).

Автор выражает искреннюю благодарность Т.Е. Кобяковой – куратору отделения папоротников ГБС РАН за предоставленный материал для проведения исследований.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Barkman J.J. Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes. Assen: Van Corcum, 1958. P. 9.
2. Goebel K. Morphologische und Biologische Studien. I. Ueber Epiphytische Farne und Muscineen // Ann. Jard. Bot. Buitenz. 1888. Bd. 7. S. 1–73.
3. Pessin L.J. An ecological study of the polypody fern *Polypodium polypodioides* as an epiphyte in Missisipi // Ecology. 1925. N 6. P. 17–38.
4. Harley W.J. The ferns of Liberia // Contrib. Gray Herb. Harvard Univ. 1955. N 177. P. 58–101.
5. Alston A.H.G. The ferns and fern – allies of west Tropical Africa // Crown agents. L., 1959.
6. Boyer Y. Contribution a la étude de l'ecophysiologie de deux fougères épiphytiques: *Platyserium stemaria* et *P. angolense* // Ann. Sci. Natur. Ser. 12. 1964. N 5. P. 87–228.
7. Kunkel G. Über den ökologisch-floristischen bzw. geographischen Anzeigerwert einiger *Pteridophyten*, am Beispiel vom vorkommen in Liberia aufgezeichnet // Vegetatio. 1964. Bd. 12, Fasc. 1/2. S. 96–102.
8. Кадыров Г.М., Аскеров А.М. Эпифитные папоротники Тылыша // Учен. зап. Азерб. ун-та. Сер. биол. наук. 1972. № 1. С. 8–10.
9. Chaphle C.C.S., Peterson R.L. Root structure in the fern *Platyserium bifurcatum* (Cav.) C. Chk. (*Polypodiaceae*) // Bot. Gaz. 1987. Vol. 148, N 2. P. 180–187.



10. Hoshizaki B.J., Price M.G. *Platyserium* update // Amer. Fern. J. 1990. Vol. 80, N 2. P. 53–69.
11. Державина Н.М., Шорина Н.И. Структура и динамика ценопопуляционных скоплений *Polypodium vulgare* (Polypodiaceae) в лесах Западного Закавказья // Ботан. журн. 1992. Т. 77, № 2. С. 47–54.
12. D'Rozario A., Bera S., Banerjee M. Study of *Pyrrosa nuda* (Gies) Ching epiphyte on *Sonneratia apelata* from Sunderbuns mangrove forest, West Bengal // Indian Biol. 1977. Vol. 29. P. 21–27.
13. Второва В.Н., Маркерт Б., Лефлер У.С. Эпифитные папоротники лесных тропических экосистем как индикаторы состояния окружающей среды (на примере Южного Вьетнама) // Ботан. журн. 2001. Т. 86, № 6. С. 90–101.
14. Ричардс П. Тропический дождевой лес. М.: Мир, 1961. 448 с.
15. Hortus Third. A concise dictionary of plants cultivated in the United State and Canada. N.Y.; L.: Macmillan, 1976. Vol. 2. P. 884.
16. Сааков С.Г. Оранжевые и комнатные растения и уход за ними. Л.: Наука, 1983. 621 с.
17. Sledge W.A. The Ceylon species of *Asplenium* // Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.). Botany. 1965. Vol. 3, N 6. P. 233–277.
18. Тропические и субтропические растения / Под ред. Н.В. Цицина. М.: Наука, 1969. 153 с.
19. Singh H.B. Economically viable *Pteridophytes* of India // Pteridology in the new Millenium. Dordrecht: Kluwer, 2003. P. 421–446.
20. Барыкина Р.П., Веселова Т.Д., Девятков А.Г. и др. Справочник по ботанической микро-технике: Основы и методы. М.: Изд-во МГУ, 2004. 312 с.
21. Fukarek Fr. *Pteridophyta* // Urania Pflanzenreich. Höhere Pflanzen 1. Leipzig etc.: Urania, 1971. S. 13–119.
22. Wagner W.H. Types of foliar dichotomy in living ferns // Amer. J. Bot. 1952. Vol. 39. P. 578–592.
23. Troll W. Vergleichende Morphologie der höheren Phflanzen. B.: Boherntraeger, 1937. Bd. 1, T. 1. S. 309–516.
24. Goebel K. Verzweigung der Farne // Organographie der Pflanzen insbesondere der Archegoniaten und Samenpflanzen. Jena: Fischer, 1928. Bd. 1. S. 25–100.
25. Тахтаджян А.Л. Высшие растения. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. Т. 1.
26. Schmid R. The terminology and classification of steles: Historical perspective and the outline of system // Bot. Rev. 1982. Vol. 48, N 4. P. 817–931.
27. Ogura Y. Comparative anatomy of vegetative organs of the *Pteridophytes*. B.; Stuttgart: Borntraeger, 1972. 502 p.
28. Sen U., Hennipman E. Structure and ontogeny of stomata in *Polypodiaceae* // Blumea. 1981. N 27. P. 175–201.
29. Schneider H. Vergleichende Wurzelanatomie der Farne: Duss. / Univ. of Zurich. Aachen, 1996. 235 S.
30. Гладкова В.Н. *Aspleniaceae* // Жизнь растений. М.: Просвещение, 1978. Т. 4. С. 222–242.
31. Cotthem W. van. Comparative morphological study of the stomata in the *Filicopsida* // Bull. Jard. Bot. Nat. Belg. Bull. War Plantentium. Belg. 1970. Vol. 30(6), N 40. P. 81–239.
32. Went F.W. Soziology der Epiphyten eines tropischen Urwaldes // Ann. Jard. Bot. Buitenz. 1940. Bd. 50. S. 1–98.
33. Johansson D. Ecology of vascular epiphytes in West African rain forest // Acta phytogeogr. suec. 1974. Vol. 59. P. 1–136.
34. Schimper A. Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. Jena: Fischer, 1935. 588 S.
35. Второв П.П., Дроздов Н.Н. Биogeография. М.: Просвещение, 1978. 271 с.
36. Вальтер Г. Растительность земного шара: Эколого-физиологическая характеристика. М.: Прогресс, 1968. Т. 1: Тропические и субтропические зоны. 558 с.
37. Johns R.J. *Lecanopteris lomarioides* (Polypodiaceae) // Bot. Mag. 1995. Vol. 12. P. 89–95.
38. Huxley C. Symbiosis between ants and epiphytes // Biol. Rev. 1980. Vol. 55. P. 321–340.
39. Grubb P.J. et al. A comparison of montane and lowland rain forests in Ecuador // J. Ecol. 1963. Vol. 51. P. 567–601.
40. Lüttge U. Vascular epiphytes: Setting the scene // Vascular plants epiphyt. B., 1989. P. 15–41.
41. Gams H. Ökologie der extratropischen Pteridophyten // Manual of Pteridology. The Hague: Nighoff, 1938. P. 382–419.
42. Cornaš J. Life forms and seasonal patterns in the pteridophytes in Zambia // Acta Soc. bot. pol. 1977. Vol. 49, N 49. P. 669–690.
43. Oppenheimer H.R., Halevy A.H. Anabiosis of *Ceterach officinarum* Lam. et D.C. // Bull. Res. Counc. Israel. 1962. N 3. P. 127–147.

44. Stuart T.S. Revival of respiration and photosynthesis in dried leaves of *Polypodium polypodioides* // Planta. 1968. Vol. 83. P. 185–206.
45. Гамалей Ю.В. Таксономическая и экологическая специфичность структур и функций растений // Ботан. журн. 1999. Т. 84, № 6. С. 1–7.
46. Паутов А.А. Структура листа в эволюции тополей. СПб.: Изд-во СПб. ун-та, 2002. 164 с.
47. Hovenkamp P. A monograph of the genus *Pyrrosia* (*Polypodiaceae*). Leiden: Brill. Leiden Univ. press, 1986. 128 p.
48. Froebe H.A., Strank K.J. Zum Wasserhaushalt von *Platycerium* Desv. // Beitr. Biol. Pflanz. 1981. Bd. 56. S. 275–291.
49. Madison M. Vascular epiphytes: Their systematic occurrence and salient features // Selbyana. 1977. Vol. 2(1). P. 1–13.
50. Griffiths H. Carbon dioxide concentrating mechanisms and the evolution of CAM in vascular epiphytes // Vascular plants epiphyt. B., 1989. P. 42–81.
51. Kluge M., Avadhani P.N., Goh C.J. Gas exchange and water relations in Epiphytic tropical ferns // Ibid. P. 87–107.
52. Sinclair R. Water relations of tropical epiphytes // J. Exp. Bot. 1983. Vol. 34, N 149. P. 1652–1675.
53. Benzing D.H. The evolution of epiphytism // Vascular plants epiphyt. B., 1989. P. 15–41.
54. Greb A. Der Einfluss tiefer Temperatur auf die Wasser-Stickstoffaufnahme den Pflanzen und ihre Bedeutung für das “Xeromorphic problem” // Planta. Bd. 48, N 5. S. 523–563.
55. Васильева В.А., Васильев Б.Р. Морфологическое и анатомическое строение листа некоторых представителей мангров // Вестн. ЛГУ. Биология. 1988. Вып. 1, № 3. С. 24–32.

Орловский государственный университет

Поступила в редакцию 4.03.2004 г.

## SUMMARY

### *Derzhavina N.M. Adaptation of ferns to epiphytic mode of life: a case study of *Platycerium wilhelminae* and *Asplenium nidus**

The idioadaptations to obligatory epiphytic mode of life have been investigated in two fern species. These idioadaptations are displayed as a complex of structural-functional characteristics at different stages of plant organization. The structural modifications of fronds and roots have been shown to play a key role in successful colonization of pterophytes by epiphytes.

УДК 581.145.21:582.475

## АНАТОМИЯ СЕМЕННОЙ КОЖУРЫ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ *PINACEAE* И ЕЕ ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ СИСТЕМАТИКИ СЕМЕЙСТВА

А.Н. Сорокин, А.В. Бобров

Сосновые – *Pinaceae* Adans. – крупнейшее по объему семейство хвойных, объединяющее не менее 250 видов, распространенных практически исключительно в Северном полушарии, где некоторые из них играют роль важнейших лесообразующих пород [1, 2].

Большое теоретическое значение сосновых как центральной группы хвойных наряду с их огромной практической ценностью сделали представителей этого семейства объектами самых разносторонних исследований. Сосновые, несомненно, наиболее полно изученная группа голосеменных рас-

тений. Но, несмотря на это, систематика *Pinaceae* до сих пор разработана довольно слабо на всех без исключения таксономических уровнях. Так, например, множество нерешенных вопросов существует в области исследования микроэволюции и процессов видообразования внутри *Pinaceae*. Причем широко распространенное среди сосновых явление интрогрессивной гибридизации заметно усугубляет упомянутые проблемы. Во всех крупных родах существуют таксоны, видовой статус, а также возможное гибридогенное происхождение которых активно обсуждается. Примерами могут служить такие небольшие по объему роды как *Keteleeria* Carrière, *Pseudotsuga* Carrière, число видов внутри которых, по мнению разных авторов, колеблется от 3 до 9 и от 5 до 15 соответственно. Столь же сложным является вопрос о внутривидовых классификациях в семействе сосновых, и если по поводу систематики родов *Picea* A. Dietr. и *Pinus* L. существует некоторое согласие специалистов, то, скажем, общепринятая классификация рода *Abies* Mill. отсутствует. Также неоднократно подвергали сомнению необходимость выделения новых родов внутри обсуждаемого семейства, таких как *Cathaya* Chun & Kuang, включаемый некоторыми авторами в состав *Tsuga* или *Pseudotsuga*, а также монотипные *Hesperopeuce* (Engelm.) Lemmon и *Nothotsuga* Н. ex C. N. Page, сегрегированные из *Tsuga* s. l. Серьезные дискуссии не утихают по поводу выделения из *Pinus* s. l. родов-сегрегатов *Caryopitys* Small, *Cembra* Opiz, *Ducampopinus* A. Cheval., *Strobis* Opiz. Отдельную проблему составляют плохо изученные межродовые взаимоотношения и недостаточно разработанное надродовое деление семейства, чему в основном и посвящена настоящая работа. Одну из главных причин столь сложной ситуации в систематике *Pinaceae* можно усмотреть в сравнительно слабом и непоследовательном привлечении признаков строения женских репродуктивных органов, являющихся, по мнению подавляющего большинства исследователей, одними из наиболее консервативных структур растительного организма (например, [3, 4]).

Показательно, что две наиболее распространенные системы *Pinaceae* основываются именно на признаках вегетативной сферы. Согласно первой, сосновые подразделяются на три группы, которым разные авторы придают разный таксономический ранг. Первая группа (пихтовые), обладающие монотипными побегами, включает роды *Abies*, *Keteleeria*, *Tsuga*, *Pseudotsuga*, *Picea* и *Cathaya*. Вторая группа (лиственничные) – три рода (*Cedrus* Trew, *Larix* Mill., *Pseudolarix* Gordon), представители которых обладают двумя типами побегов: нормальными (ауксбласты) и укороченными (брахибласты), причем побеги обоих типов несут нормальные зеленые листья (хвою). В третью группу (сосновые) включают два рода – *Pinus* и *Ducampopinus*, представители которых также характеризуются диморфизмом побегов, однако в данном случае на ауксбластах развиваются чешуевидные нефотосинтезирующие листья, в пазухах которых закладываются нормально олиственные брахибласты. Основы подобной системы были заложены еще F. Vierhapper [5]. Дальнейшую разработку рассматриваемой классификационной схемы сосновых продолжил R. Pilger [6], которому, пожалуй, и можно приписать заслугу ее широкого распространения. После работы Pilger такая классификация семейства *Pinaceae* становится практически общепризнанной [2, 7, 8].

Нетрудно заметить, что рассмотренная система сосновых обладает явственным недостатком – она базируется на единственном признаке, причем

вегетативной сферы. Этот факт делает обсуждаемую систему практически искусственной и лишает ее филогенетической информации. Многочисленные упреки в ее адрес, по нашему мнению, весьма обоснованы. Так, например, М.Р. Frankis [9] указывает, что появление укороченных побегов могло происходить в процессе эволюции сосновых неоднократно, что видно по большому числу представителей как голосеменных (*Ginkgo* L., *Phyllocladus* L. C. & A. Rich ex Mirb., *Sciadopitys* Siebold & Zucc.), так и цветковых (*Berberis* L., *Malus* L., *Populus* L., *Ulmus* L.), достаточно удаленных друг от друга в систематическом отношении и также характеризующихся наличием брахибластов. Причем диморфизм побегов у представителей упомянутых таксонов, несомненно, – результат независимых эволюционных преобразований.

Прогрессивным шагом при подходе Pilger, по нашему мнению, следует считать обособление *Pinus* s. 1. в отдельную группу, поскольку отличия сосен от других родов по структуре побеговой системы представляются нам весьма значительными.

В качестве своеобразной альтернативы выше рассмотренной классификации сосновых зачастую рассматривают разделение этого семейства на две группы, предложенное P. Van Tieghem [10]. Исследуя первичную структуру корешков представителей *Pinaceae*, автор обнаружил, что в одних случаях (роды *Abies*, *Cedrus*, *Keteleeria*, *Pseudolarix*, *Tsuga*) корешок характеризуется наличием единственного центрального смоляного канала, в то время как в других (роды *Larix*, *Picea*, *Pinus*, *Pseudotsuga*) – нескольких смоляных каналов, расположенных по окружности (на поперечном срезе), каждый напротив соответствующего сосудисто-волокнистого пучка. Этот признак и был положен в основу его системы. Используя в качестве систематического единственный признак, Van Tieghem создал типичную искусственную систему сосновых, однако позднее другие исследователи этого семейства не раз к ней обращались.

На подтверждении или опровержении двух рассмотренных выше альтернативных классификаций (Pilger-Vierhapper и Van Tieghem) и строились все дальнейшие исследования сосновых, связанные с их систематикой. Значительный перевес в этом “состязании” оказался на стороне второго подхода. Так, система Van Tieghem [10] находит подтверждение в исследованиях анатомического строения листьев [11], коры [12], отчасти древесины [1, 13]. В пользу этой же системы свидетельствуют данные по строению женских репродуктивных структур сосновых: морфология шишек и семян [9], анатомия кроющих чешуй [14], анатомия семян [15–18], а также результаты исследования эмбриологических процессов [19]. Показательно, что даже хемо- и геносистематические исследования *Pinaceae* [20–22] подтвердили правомерность подхода Van Tieghem [10]. Тогда как классификация Pilger [6], напротив, не поддерживается результатами практически ни одного исследования *Pinaceae*, за исключением, пожалуй, работы венгерского ксилотомиста P. Greguss [23], выводы которой заметно противоречат данным, полученным отечественными исследователями древесины *Pinaceae* [1, 13]. Необходимо отметить, что несмотря на несогласие с системой Pilger, большинство исследователей все же поддержало инициативу этого автора об обособлении *Pinus* s. 1. в отдельное подсемейство [2, 9, 12].

Новым шагом в систематике *Pinaceae* стала работа М.Р. Frankis [9], в которой автор, анализируя морфологию шишек, шишечных чешуй и семян со-

сновых, а также привлекая ряд других характеристик, предлагает оригинальную систему *Pinaceae*. Согласно Frankis, семейство *Pinaceae* включает четыре подсемейства – три традиционных (*Abietoideae*, *Laricoideae*, *Pinoideae*) и одно монотипное, выделенное впервые (*Piceoideae*). Следует отметить, что в системе Frankis состав подсемейств *Abietoideae* и *Laricoideae* соответствует, за исключением родов *Pinus* s. l. и *Picea*, двум группам, предложенным Van Tieghem. Основой для данной классификации послужили четыре типа строения семян, шишек и шишечных чешуй, встречающиеся у представителей *Pinaceae*. Помимо оригинальной системы, Frankis приводит в работе филогенетическое древо сосновых, согласно которому все роды этого семейства изначально делятся на два ствола. Первый составляют рано разошедшиеся роды *Pinus*; и *Picea*, а второй бифуркирует на две ветви, в одной из которых более близкие *Cathaya* и *Pseudotsuga* соседствуют с *Larix*, а в другой наблюдаются две группы: *Tsuga*, *Hesperopeuce*, *Nothotsuga*, *Keteleeria*, *Pseudolarix* и *Abies*, *Cedrus*. Работа Frankis представляет собой, пожалуй, единственную попытку разработки классификации сосновых на основе признаков строения женских репродуктивных органов. В целом же можно отметить, что большинство имеющихся данных по строению женских репродуктивных структур *Pinaceae* до сих пор не находят своего отражения в системе этой группы хвойных. За рамками систематики остаются такие важные, на наш взгляд, признаки, как, например, морфология “ножки” шишки (длина, форма, наличие листьев или чешуй), степень срастания семенной и кроющей чешуй, анатомическое строение оси и чешуй шишек, природа семенной чешуи.

Особенно слабоизученной структурой репродуктивной сферы *Pinaceae* остается семенная кожура, возможности использования которой для целей филогенетической систематики других хвойных уже неоднократно продемонстрированы [24–26]. Нужно отметить, что полные, сравнимые описания анатомии семян сосновых в литературе отсутствуют. По строению семенной кожуры имеются лишь весьма неполные, отрывочные, зачастую не подтверждающиеся данные для небольшого числа видов [15, 16, 27, 28]. Из попыток привлечь признаки строения спермодермы *Pinaceae* в качестве систематических можно отметить разделение всех сосновых на две группы: с твердой “скорлупой” (*Pinus*, *Picea*, *Larix*, *Pseudotsuga*) и с “мягкой кожицей” (*Cedrus*, *Keteleeria*, *Tsuga*), предложенное еще в монографии К. Schnarf [16]. Строение семенной кожуры для систематики *Pinaceae* использовала также В.М. Тарбаева [15]. Автор считает, что эволюция семян сосновых шла по пути сокращения числа слоев спермодермы (особенно, экзотесты). Тарбаева предлагает на основании данных по строению семян модернизировать систему Van Tieghem [10], обособив в отдельное подсемейство род *Pinus*, что было сделано более ранними авторами (например, [9]).

Некоторые наши данные по строению семенной кожуры сосновых были опубликованы ранее [17, 18, 29], однако в этих работах рассматривались лишь отдельные таксоны семейства. Эти работы продемонстрировали необходимость исследований анатомии семян представителей максимального числа родов и внутривидовых таксонов сосновых, что и было сделано в рамках данной работы.

Нами исследованы семена более 70 представителей 11 (из 13) узко понимаемых родов *Pinaceae* (кроме монотипных *Cathaya* и *Nothotsuga*), отобран-

ных нами по принципу максимальной репрезентативности таксонов рассматриваемого семейства, а также с учетом их географического распространения.

Настоящее исследование позволило выявить значительное разнообразие вариантов строения семенной кожуры у представителей семейства *Pinaceae*, однако можно отметить в ее структуре и немало общих черт. Наши материалы подтвердили унитарность, характеризующую семена всех исследованных видов. Таким образом, семенные покровы *Pinaceae* представлены тестой, подразделенной на три гистогенетические зоны: экзо-, мезо- и эндотесту, развивающиеся соответственно из наружной эпидермы, срединных слоев и внутренней эпидермы интегумента. Экзотеста в большинстве случаев многослойная (исключение – виды *Hesperopeuce* и *Tsuga*), нередко дифференцированная на эпидерму и гиподерму, сложенную сильно удлинненными вдоль большей оси семени склеренхимными элементами. Реже экзотеста представлена всего одним типом клеток (*Picea* и некоторые виды *Abies*). Мезотеста большинства исследованных представителей семейства подразделена на паренхотесту, довольно однотипную в пределах сосновых, и лежащую конутри от нее склеротесту, демонстрирующую различные варианты дифференциации на подзоны. Склеротеста может в различной степени паренхиматизироваться и редуцироваться. У семян представителей некоторых родов (*Abies*, *Cedrus*, *Keteleeria*, *Pseudolarix*, *Tsuga* s. l.) в мезотесте развиты смоляные вместилища с индивидуальными эпителиальными обкладками. Эндотеста в большинстве случаев немногослойная, паренхимная, зачастую сильно сминаемая в процессе развития семени. В семенах представителей *Abies*, *Cedrus*, *Keteleeria* и *Pseudolarix* сохраняются дериваты двух проводящих пучков, расположенных в области ребер семени.

Полученные данные позволили установить архаические (например, мощная многослойная спермодерма; мезотеста, дифференцированная на типичную паренхо- и склеротесту; склеротеста, сложенная практически изодиаметрическими клетками) и специализированные (например, спермодерма тонкая, малослойная; нерегулярно выраженная паренхотеста; паренхиматизированная склеротеста; склеротеста, сложенная сильно вытянутыми элементами) черты строения спермодермы в семействе *Pinaceae*. При выявлении этих признаков мы опирались на представление о том, что преобразования семенной кожуры представителей этого семейства шли в основном по пути повышения эффективности анемохорной диссеминации. Хотя этот способ распространения семян у сосновых далеко не единственный. При определении черт архаичности – специализации строения спермодермы сосновых мы привлекали аналогичные данные по представителям *Cupressaceae* s. l. и *Taxodiaceae* s. l. [24], а также по некоторым группам цветковых растений, семена и односеменные невскрывающиеся плоды которых также распространяются преимущественно анемохорно. По-видимому, эволюция этих структур протекала в соответствии с некоторыми общими принципами специализации: достижением отчетливого распределения функций между различными зонами семенной кожуры, скоррелированности их функционирования, снижением затраты пластических веществ на их формирование, повышением эффективности распространения диаспор и т.д. Основываясь на признаках архаичности и специализации строения спермодермы у изученных представителей сосновых, мы можем проследить важнейшие направления преобразования структуры спермодермы у этих таксонов.

**В направлениях морфолого-эволюционных преобразований структуры семенной, кожуры сосновых, на наш взгляд, можно выделить шесть основных линий.**

**Первая** объединяет представителей родов *Abies*, *Cedrus* и *Keteleeria*, спермодерма которых характеризуется следующими общими чертами. Она сравнительно многослойная, в ней развиты обширные смоляные вместилища, а также сохраняются дериваты проводящих пучков. В различной степени наблюдается дифференциация мезотесты на три гистологические зоны: наружную паренхимную, срединную склеренхимную, сложенную заметно специализированными, сильно удлинёнными в тангентальном направлении элементами, и внутреннюю. Последняя зона в спермодерме *Cedrus* и *Keteleeria* представлена паренхимой, тогда как у видов *Abies* она в норме отсутствует, а есть лишь в невыполненных семенах. Образована она у разных представителей этого рода либо изодиаметрическими склереидами, либо тонкостенными элементами, нередко оба типа клеток различным образом сочетаются. Можно предположить, что изначальный тип спермодермы для рассматриваемой ветви специализации характеризовался дифференциацией склеротесты на две зоны, одну из которых (наружную) составляли удлинённые элементы, а другую (внутреннюю) – изодиаметрические. Затем происходила последовательная паренхиматизация внутренней зоны склеротесты, а в пределах рода *Abies* и её редукция. И лишь в неполноценных семенах пихт мы сейчас можем наблюдать исходный тип строения спермодермы данной ветви морфолого-эволюционных преобразований спермодермы *Pinaceae*. Стоит отметить и ещё одну особенность рода *Abies* – это весьма значительное разнообразие вариантов строения семенной кожуры в сравнении с другими родами семейства. Именно в пределах *Abies* (и отчасти *Keteleeria*) можно наблюдать дальнейшую, довольно глубокую, паренхиматизацию спермодермы.

**Вторая линия** близка к первой и включает лишь род *Pseudolarix*, спермодерма которой также характеризуется многослойностью (до 30), наличием смоляных вместилищ и дериватов проводящих пучков, а также гистологической дифференциацией мезотесты на три зоны. Однако существенным, по нашему мнению, отличием спермодермы *Pseudolarix* составляющих первую линию является иная структура мезотестальных элементов, которые в данном случае заметно удлинены вдоль большей оси семени, а не тангентально. В целом тип спермодермы *Pseudolarix* развивался параллельно *Abies*, *Cedrus* и *Keteleeria*-типам и находится с ними приблизительно на одном уровне специализации (за исключением некоторых подвинутых *Abies* – *A. nephrolepis* (Trautv.) Maxim., *A. sutchuenensis* (Franch.) Rehd. & Wilson).

**Отдельную третью линию** преобразований спермодермы у сосновых образуют представители родов *Tsuga* и *Hesperopeuce*, типы семенной кожуры которых можно охарактеризовать как значительно подвинутые и специализированные. На это указывают следующие особенности спермодермы этих *Pinaceae*: её немногослойность (не более 15 слоев), обычно однослойная экзотеста, представленная специализированными элементами, 1–2-слойная крупноклеточная паренхотеста, а также отсутствие проводящих пучков. По нашему мнению, данная линия, как и предыдущая, близка к первой, поскольку в спермодерме *Tsuga* и *Hesperopeuce* также имеются смоляные вместилища, а мезотестальные склереиды явственно (но не столь сильно) удлинены в

тангентальном направлении. Таким образом, данное направление демонстрирует один из вариантов глубокой специализации исходного типа семенной кожуры *Pinaceae*. Что касается взаимоотношения этих двух родов, то следует отметить, что спермодерма *Hesperopeuce* устроена чуть более архаично, хотя серьезных оснований для обособления этого рода по структуре семенной кожуры нет.

Изученные нами представители родов *Larix* и *Pseudotsuga*, по нашему мнению, представляют собой хорошо обособленную **четвертую линию** морфолого-эволюционных преобразований спермодермы сосновых. Эти два рода оказались очень близкими друг к другу по строению семенной кожуры. Основное отличие их спермодермы от рассмотренных выше вариантов – отсутствие смолоносной системы. Вторая особенность семенной кожуры представителей этих родов – строение мезотестальной склеротесты. Изначально дифференцированная на две зоны (как и в первой ветви), она демонстрирует несколько отличный путь специализации. Склерейды наружной зоны остаются слабо удлинненными в тангентальном направлении, их клеточные стенки заметно утолщаются и сильно сокращается объем полостей. Внутренняя зона склеротесты у представителей *Larix* и *Pseudotsuga* развита слабо и претерпевает последовательную редукцию. Склеротеста в данном случае практически не обнаруживает паренхиматизации, характерной для представителей *Pinaceae*, составляющих три рассмотренные выше линии. Дериваты проводящих пучков у изученных нами представителей этих родов не обнаружены.

**Пятую линию** специализации спермодермы *Pinaceae* образуют лишь представители *Picea*, семенная кожа которых находится на достаточно высоком уровне специализации: она сравнительно немногослойная (не более 20 слоев), невазкуляризированная, с весьма специализированной 1–2-слойной однородной экзотестой. Структура семенной кожуры некоторых *Picea* сравнима по уровню специализации с таковой представителей *Tsuga*, и даже обнаруживает с ней некоторое сходство по структуре экзотесты, отдельным особенностям строения мезотестальных склерейд и т.д. Однако между ними существует несколько очень существенных различий: отсутствие в спермодерме *Picea* смоляных вместилищ, а также особое строение склеротесты *Picea*, клетки которой, как и у *Pseudolarix*, вытянуты вдоль большей оси семени и не проявляют тенденции к удлинненности в тангентальном направлении. Следов редукции какой-либо второй зоны склеротесты в спермодерме *Picea* не обнаруживается, а наблюдается лишь некоторая паренхиматизация глубинных слоев единственной зоны склеротесты. Наиболее обосновано, по нашему мнению, считать склеротесту *Picea* первично (изначально) недифференцированной.

Особую **шестую линию** специализации семенной кожуры сосновых, по нашему мнению, образуют представители родов *Pinus* и *Dacrydium*, спермодерма которых характеризуется рядом признаков, уникальных для *Pinaceae*. К таковым можно отнести, например, очень многослойную экзотесту (до 15 слоев), развитую лишь на ребрах семени и образованную весьма разнообразными склеренхимными элементами, а также сравнительно мощную, обычно содержащую флобафены, паренхотесту. Склеротеста у представителей этих родов образована довольно крупными толстостенными клетками изодиаметрических или неправильных форм, нередко слегка удли-



ненными в разных направлениях. Как и в предыдущем случае, склеротеста здесь, по-видимому, первично однородная. Дериваты проводящих пучков у изученных представителей этих родов не обнаружены.

Род *Pinus* характеризуется довольно широким спектром специализации спермодермы: от сравнительно архаичных до весьма подвинутых. Тип спермодермы *Dicamporpinus* очень близок подвинутым представителям *Pinus* и, по нашим данным, не имеет в структуре спермодермы каких-либо индивидуальных особенностей, что говорит в пользу объединения этих двух родов.

Таким образом, по строению семенной кожуры мы выделяем внутри семейства *Pinaceae* **шесть морфолого-эволюционных линий**, развивающихся в значительной степени независимо друг от друга и в пределах которых можно проследить разнообразные, порой схожие направления специализации спермодермы. На наш взгляд, некоторые изменения в предложенную схему смогут внести лишь исследования спермодермы двух неохваченных моно-типных родов *Cathaya* и *Nothotsuga*, а также восточноазиатских таксонов *Pseudotsuga*.

На данном этапе исследований наши материалы не позволяют каким-либо образом “укоренить” шесть выделенных нами линий. Разные особенности строения спермодермы сближают разные линии, и выделить среди них какие-то более общие группы нам не представляется возможным. Можно сказать, что они отходят от предкового типа пучком. Их общий анцестральный тип, по нашему мнению, должен был бы обладать следующей структурой семенной кожуры: многослойная экзотеста, дифференцированная на эпидерму и гиподерму; многослойная мезотеста, состоящая из мощной паренхотесты и однородной склеротесты, клетки которой толстостенные, разноформенные (скорее более изодиаметрические), а также паренхимная эндотеста. Однако изученные представители ископаемых родов *Pinaceae* (*Pityostrobus* (Nathorst) Dutt и *Pseudoaraucaria* Fliche) явно не подходят на роль такого анцестора, так как обладают в основном весьма специализированной структурой семенной кожуры. Предполагаемый анцестральный тип спермодермы проще обнаружить среди ископаемых представителей *Cordaitanthales* и *Voltziales* s. 1., демонстрирующих значительное многообразие гистологической дифференциации семенной кожуры [24].

Исходя из того, что признаки строения репродуктивных органов – особенно женских фруктификаций – имеют большое значение для решения проблем филогенетической систематики [3, 4, 24], мы считаем необходимым провести анализ существующих систем семейства *Pinaceae* с учетом полученных нами материалов по строению спермодермы. Необходимым шагом в подобном исследовании является выявление систематически значимых признаков изученной структуры. В этом отношении семенная кожа является весьма удобным объектом (см., например, [17, 18, 24–26]). Наши исследования позволили выявить целый комплекс систематически значимых признаков анатомического строения спермодермы в семействе *Pinaceae*:

- структура клеток экзотесты, различных зон мезотесты и эндотесты (форма клеток, их ориентация относительно большей оси семени, степень утолщения стенок, содержание флобафенов в полостях);
- дифференциация гиподермы (гомоцеллюлярная или гетероцеллюлярная);

- гистологическая дифференциация мезотесты;
- топографическая дифференциация мезотесты;
- число клеточных слоев спермодермы и отдельных ее зон;
- наличие схизогенных и смоляных полостей в семенной коже;
- наличие в зрелой спермодерме дериватов проводящих пучков;
- тип семени (по локализации механической ткани).

Таким образом, по строению спермодермы в пределах семейства *сосновых* обособляется шесть групп родов, соответствующих шести линиям специализации структуры спермодермы. Выделение этих групп частично подтверждается целым рядом разносторонних исследований. Наиболее соответствующими результатам нашей работы оказались данные по анатомии коры и древесины сосновых, строению пыльцы, а также отчасти по биохимии и генетике этой группы [12, 13, 21, 22, 30]. Но самой близкой все же следует считать систему, предложенную М.Р. Frankis [9], по результатам морфологии женских шишек и семян. И напротив, резкое несовпадение с нашими материалами демонстрирует одна из наиболее распространенных классификаций семейства, основанная на структуре побеговых систем [6].

По нашему мнению, учитывая огромное филогенетическое значение признаков структуры семенных покровов [16, 24], предложенное подразделение семейства на основании анатомического строения семенной кожуры должно быть отражено в филогенетической системе *Pinaceae*. Вопрос о таксономическом ранге, который следовало бы придать этим группам, на наш взгляд, не имеет однозначного решения. Однако учитывая тот факт, что выделенные нами группы отчасти совпадают по объему с общепризнанными подсемействами *Pinaceae*, им вполне можно было бы придать этот же ранг.

Таким образом, предварительный вариант нашей системы *Pinaceae* должен выглядеть следующим образом:

### **Familia *Pinaceae* Adans. 1763**

#### **1. Subfamilia *Abietoideae* Rich, ex Sweet 1826 emend.**

1. *Abies* Mill. 1754
2. *Cedrus* Trew 1757
3. *Keteleeria* Carrière 1866

#### **2. Subfamilia *Pseudolaricoideae* L. Chu Li 1995**

4. *Pseudolarix* Gordon 1858

#### **3. Subfamilia *Tsugoideae* subfam. nov., nomen provisorium**

5. (?) *Nothotsuga* Hu ex C. N. Page 1988
6. *Tsuga* Carrière 1855 sensu lato (incl. *Hesperopeuce* (Engelm.) Lemmon 1890)

#### **4. Subfamilia *Laricoideae* Melchior & Werderm. 1954 emend. M.P. Frankis 1988**

7. (?) *Cathaya* Chun & Kuang 1958 (1962)
8. *Larix* Mill. 1754
9. *Pseudotsuga* Carrière 1867

#### **5. Subfamilia *Piceoideae* M. P. Frankis 1988**

10. *Picea* A. Dietr. 1824

#### **6. Subfamilia *Pinoideae***

11. *Pinus* L. 1753 sensu lato (incl. *Ducampopinus* A. Cheval. 1944)

В заключение подчеркнем, что данный вариант системы *Pinaceae* носит предварительный характер. Полномасштабная ревизия этого семейства на основе данных строения женских репродуктивных органов требует дальнейших детальных исследований фруктификаций *Pinaceae*.

Авторы выражают искреннюю благодарность всем коллегам, оказавшим неоценимую помощь в работе над статьей и в подборе материала для исследования: доктору биол. наук Л.С. Плотниковой, доктору биол. наук Е.С. Чавчавадзе, проф. А.П. Меликяну, проф. Ю.Н. Карпуну, доктору биол. наук В.Ф. Семихову, Dr. В.А. LePage, М.С. Романову, М. Зечевичу, А.А. Лучникову.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Чавчавадзе Е.С. Древесина хвойных. Л.: Наука, 1979. 192 с.
2. Чавчавадзе Е.С., Яценко-Хмелевский А.А. Семейство сосновые (*Pinaceae*) // Жизнь растений. М.: Просвещение, 1978. Т. 4. С. 350–374.
3. Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. 439 с.
4. Cronquist A. The evolution and classification of flowering plants. N.Y.: NYBG, 1988. 555 p.
5. Vierhapper F. Entwurf eines neuen Systems der Coniferen // Abh. Kgl. Zool. Bot. Ges. Wien. 1910. Bd. 5, N 4. S. 1–56.
6. Pilger R. Klasse *Coniferae* // Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig: Engelmann, 1926. Bd. 13. S. 121–166, 199–403.
7. Тахтаджян А.Л. Высшие растения. I. От псилофитовых до хвойных. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 488 с.
8. Krüssmann G. Handbuch der Nadelgehölze. 2. Aufl. B.; Hamburg: Parey, 1979. 366 S.
9. Frankis M.P. Generic inter-relationships in *Pinaceae* // Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh. 1988. Vol. 45, N 3. P. 527–548.
10. Van Tieghem P. Structures et affinités des *Abies* et des genres les plus voisins // Bull. Soc. bot. France. 1891. Vol. 38. P. 406–416.
11. Зеркаль С.В. Сравнительная анатомия листа сосновых (*Pinaceae* Lindl.): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Минск, 2000. 22 с.
12. Лотова Л.И. Анатомия коры хвойных. М.: Наука, 1987. 152 с.
13. Будкевич Е.В. Древесина сосновых. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. 151 с.
14. Napp-Zinn K., Yu-Shi Hu. Anatomical studies on the bracts in pinaceous female cones. III. Comparative study of (mostly Chinese) representatives of all genera // Bot. Jahrb. Syst. 1989. Vol. 110, N 4. P. 461–477.
15. Тарбаева В.М. Сравнительная морфология и анатомия семян голосеменных. Сыктывкар, 1995. 243 с.
16. Schnarf K. Anatomic der Gymnospermen-Samen. B.: Borntraeger, 1937. 156 S. (Handbuch der Pflanzenanatomie; Abt. II, T. 2, Bd. 10 [1]).
17. Sorokin A.N., Bobrov A.V.F.Ch. Seed coat anatomy and phylogeny of *Pseudolarix* Gord. (*Pinaceae*) // Тез. докл. II Междунар. конф. по анатомии и морфологии растений. СПб., 2002. С. 209–210.
18. Sorokin A. N., Bobrov A.V.F.Ch. Systematic position of the genus *Picea* A. Dietr. (*Pinaceae*) on the base of seed coat structure // Ботанические исследования в Азиатской России: Материалы XI съезда Рус. ботан. о-ва. Барнаул: АзБука, 2003. Т. 1. С. 152–154.
19. Buchholz J.T. Polyembryony among *Abietineae* // Bot. Gas. 1920. Vol. 69. P. 153–167.
20. Арефьева Л.П. и др. Иммунохимические связи в роде *Pinus* и его взаимоотношения с другими родами семейства *Pinaceae* // Бюл. Гл. ботан. сада. 2000. Вып. 179. С. 126–132.
21. Price R.A. et al. Relationships among the genera of *Pinaceae*: An immunological comparison // Syst. Bot. 1987. Vol. 33. P. 227–245.
22. Wang X.-Q. et al. Phylogeny and divergence times in *Pinaceae*: Evidence from three genomes // Mol. Biol. Evol. 2000. Vol. 17. P. 773–781.
23. Greguss P. Xylotomische Bestimmung der heute lebenden Gymnospermen. Budapest: Akad. Kiado, 1955. 308 S.

24. Бобров А.В. Филогения хвойных: (Анализ современных представлений). М., 2002. 194 с.
  25. Бобров А.В., Сорокин А.Н. Система, филогения и история расселения рода *Taxus* L. (*Taxaceae*) по данным строения женских репродуктивных органов // Докл. ТСХА. 2002. Вып. 274. С. 37–41.
  26. Bobrov A.V.F.Ch. et al. Seed morphology, anatomy and ultrastructure of *Phyllocladus* L. C. & A. Rich ex Mirb. (*Phyllocladaceae* (Pilg.) Bessey) in connection with the generic system and phylogeny // Ann. Bot. 1999. Vol. 83. P. 601–618.
  27. Ворошилова Г.И. Формирование крыла у семени хвойных // Биол. науки. 1983. № 8. С. 81–84.
  28. Radais M. Contribution à l'étude de l'anatomie comparée du fruit des Conifères // Ann. Sci. Natur. Sér. 7. 1894. Vol. 19. P. 165–368.
  29. Сорокин А.Н. Анатомия семенной кожуры представителей *Abies* в связи с филогенией, систематикой и историей расселения рода // Бюл. Гл. ботан. сада. 2004. Вып. 187. С. 93–103.
  30. Сладков А.Н. Введение в спорово-пыльцевой анализ. М.: Наука, 1967. 270 с.
- Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, Москва  
 Московский государственный университет  
 им. М.В. Ломоносова

Поступила в редакцию 14.09.2004 г.

## SUMMARY

### *Sorokin A.N., Bobrov A.V. Seed coat anatomy and its significance for systematics in the family Pinaceae Adans.*

Seed coat anatomy was investigated in more than 70 plant species from 11 genera, and a significant variability of seed structure was found out within the family. The principal trends in evolution of morphological characteristics were traced, and the systematically important characteristics were ascertained. A new classification system of the family has been developed. It is based both on results of original investigation and on publications. According to the system, the family *Pinaceae* includes 11 genera, broken down into 6 subfamilies.

УДК 581.141.4:632

## ВАСКУЛЯРИЗАЦИЯ ЧЕРЕШКА ТОПОЛЕЙ КАК ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ ПРИЗНАК

А.К. Скворцов, Н.Б. Белянина

При обработке рода *Populus* для “Определителя растений Средней Азии” [1], прежде всего, естественно, требовалось уточнить видовой состав рода в данном регионе. В частности, было важно подтвердить гибридную природу некоторых тополей, которые, судя по признакам внешней морфологии, занимали промежуточное положение между *P. afghanica* С.К. Schneider и *P. talassica* Kom., относящимися к разным группам: первый – к группе осокорей (дельтовидных тополей), второй – к группе тополей бальзамических.

В пределах бывшего СССР оба вида свойственны только горной Средней Азии (кроме Туркмении), встречаясь вдоль водотоков по долинам и ущельям, *P. afghanica* – на высотах главным образом 1000–2000 м, *P. talassica* – 1500 до 3800 м. В северо-восточных районах (в частности, в бассейне р. Или) оба вида спускаются и ниже названных пределов.

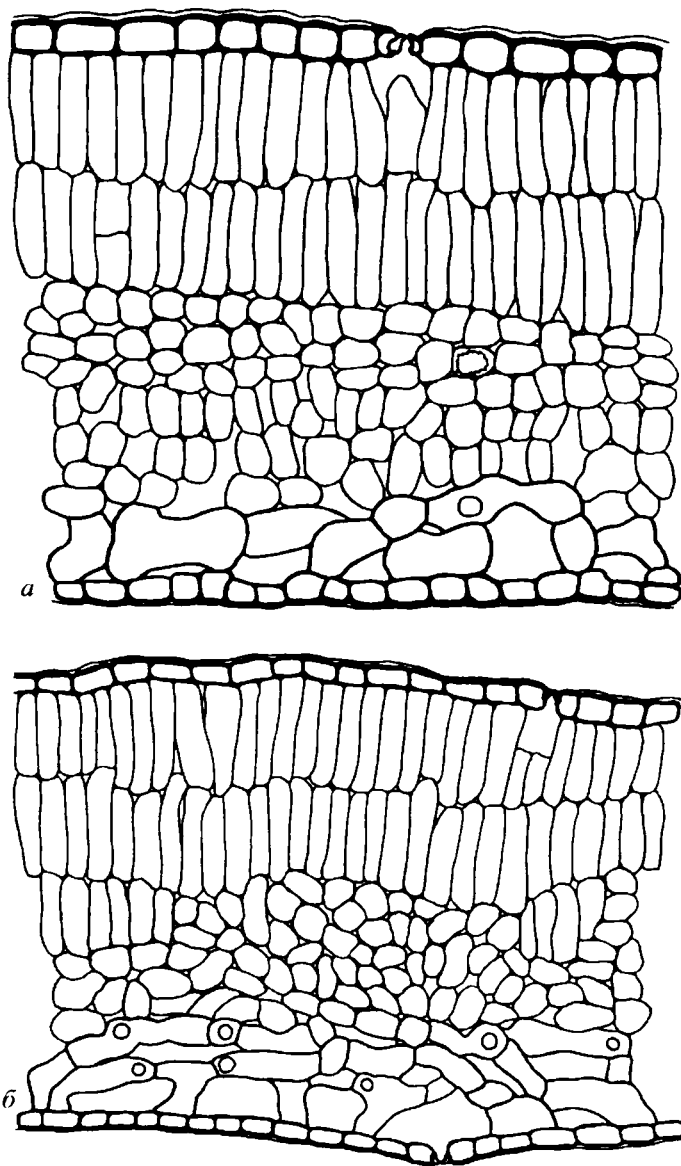


Рис. 1. Поперечные срезы платинки листа *Populus aghghanica* (а) и *P. talassica* (б)

Наш материал был собран в Северной Киргизии в августе 1970 г. в районе сел Афлатун и Кара-арча (выс. 1000–1400 м; здесь был встречен только *P. aghghanica*) и по среднему течению р. Чичкан (басс. Нарына, выс. 1700–1800 м, здесь растут оба вида вместе с предполагаемыми гибридами). Было исследовано по 7 экземпляров каждого вида и 8 экземпляров гибрида. Сразу же были сделаны и рисунки. Но переход авторов в 1972 г. из ботанического сада университета в Главный ботанический сад поставил перед ними иные задачи, и проблемы тополей остались дожидаться лучших времен. И вот дождались.

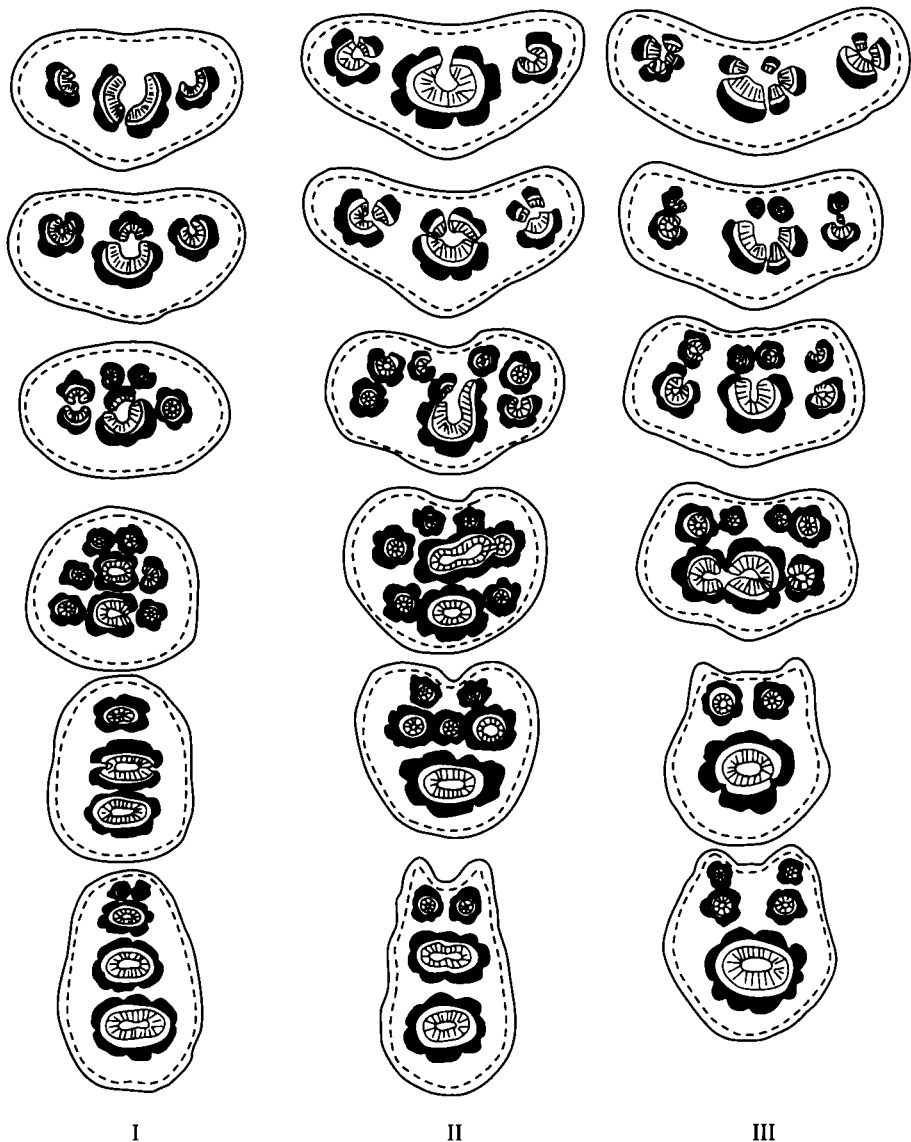


Рис. 2. Последовательные поперечные срезы черешков

I – *Populus aghganica*, II – *P. aghganica* × *P. talassica*, III – *P. talassica* (собраны в среднем течении р. Чичкан в Киргизии на высоте 1700–1800 м над ур. моря); проксимальный конец черешка – вверх

Мы начали с анатомии пластинки листьев. Она оказалась у обоих видов и гибрида очень сходной, практически неразличимой на отдельно взятом препарате (рис. 1) и почти такой же, как и у родственных видов из бореальных районов – *P. nigra* и *P. laurifolia* [2, 3]. Даже листья разных типов побегов показали все ту же структуру. На нижней (абаксиальной) стороне постоянно присутствует гиподерма из ветвящихся клеток, а под верхним эпидермисом – два слоя палисадной хлоренхимы. В губчатой паренхиме число слоев клеток и их величина менее постоянны. Иногда наблюдаются намеки на

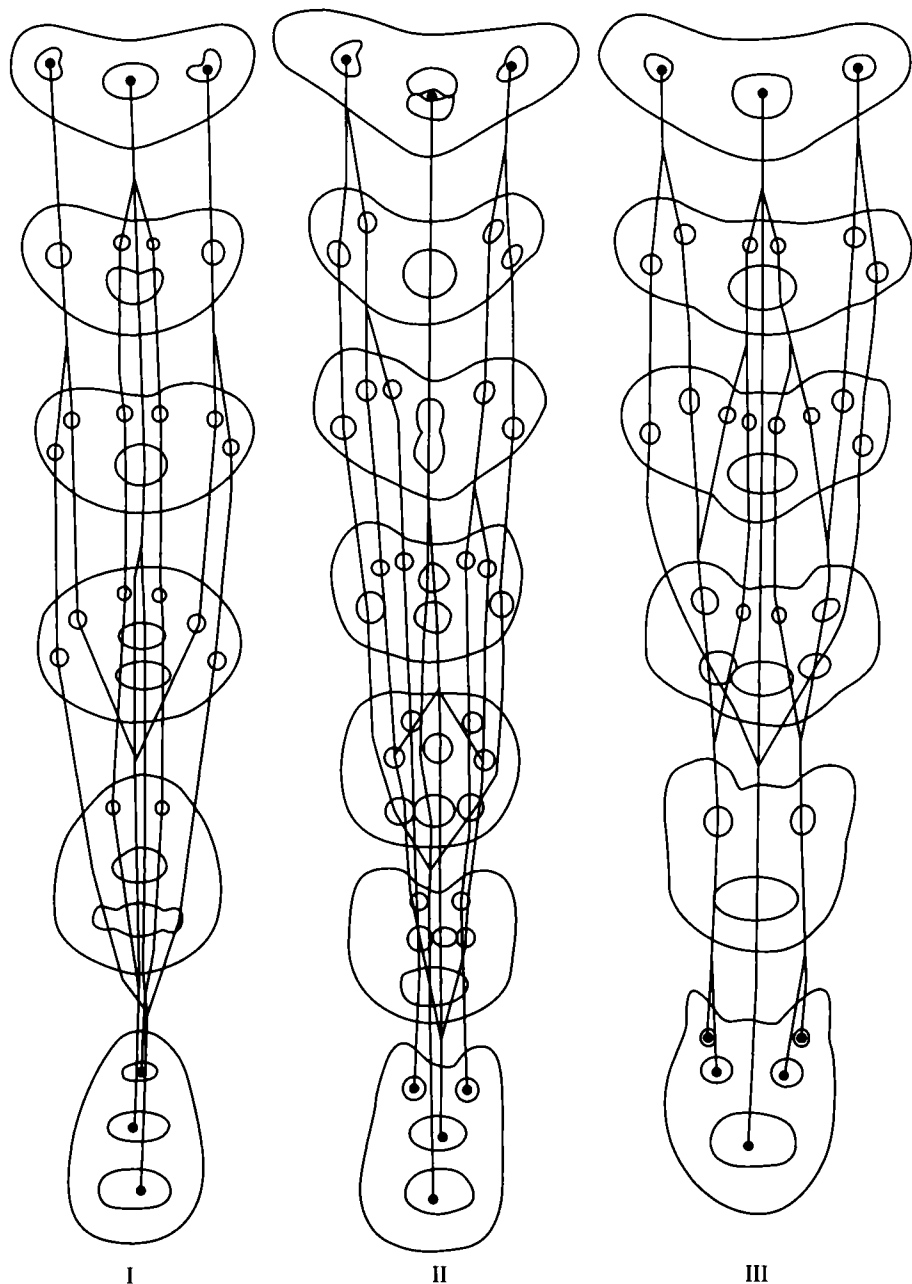


Рис. 3. Схема разветвления и слияния сосудистых пучков по длине черешка  
 Проксимальный конец черешка – вверх, последовательность срезов та же, что на  
 рис. 2, I–III – см. рис. 2

формирование третьего столбчатого слоя – у *P. afghanica* между губчатым слоем и гиподермой, у *P. talassica* – непосредственно под постоянными двумя палисадными слоями.

Совсем другая картина наблюдается в черешках. Здесь между *P. afghanica* и *P. talassica* обнаруживаются весьма существенные различия (рис. 2 и 3). При этом контур поперечного среза черешка оказывается связанным с расположением сосудистых пучков; это проявляется преимущественно в дистальной части черешка, т.е. непосредственно под пластинкой. В основании все черешки сходны.

Конечно, имеет место и некоторая индивидуальная изменчивость. Так, у *P. afghanica* вместо верхнего крупного пучка (как на рис. 2 слева внизу) может оказаться еще одна пара мелких пучков (обязательно сближенных – это характерно для *P. afghanica* и отличает его от *P. talassica*!). Однако поперечный контур черешка и общее расположение сосудистых пучков стойко сохраняются.

Предполагаемый гибрид по ходу пучков и их величине и расположению показал некоторые промежуточные черты, тем самым подтвердив свою гибридную природу.

Черные (дельтовидные) тополя в рамках Северной Евразии на уровне видов не представляют особых таксономических проблем (другое дело их гибриды – здесь еще преобладает неясность). Наоборот, в группе бальзамических тополей существует целый ряд проблем, еще не нашедших убедительного решения. В частности, неясны отношения между *P. laurifolia* и *P. pilosa*, между *P. suaveolens* и *P. maximowiczii*, между *P. suaveolens* и *P. koreana*; неясно, что такое описанный В.Л. Комаровым *P. ussuriensis*. Надо думать, детальные исследования черешков (именно по всей длине, а не в каком-то одном месте) смогут помочь делу и в этом случае.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Сковрцов А.К. Salicaceae // Определитель растений Средней Азии. Ташкент: Фан, 1972. Т. 3. С. 6–26.
2. Сковрцов А.К., Гольшиева М.Д. Исследование анатомии листьев в связи с систематикой рода *Salix* / Acta bot. hung. 1966. Vol. 12. P. 125–174.
3. Паутов А.А. Структура листа в эволюции тополей // Тр. СПб. о-ва естествоиспытателей. Сер. 3. 2000. Т. 78 С. 1–163.

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

Поступила в редакцию 27.01.2004 г.

#### SUMMARY

#### *Skvortsov A.K., Belyanina N.B. Petiole vascularization in poplars as a taxonomical character*

The leaf petioles have been studied in two Central-Asiatic species, *Populus afghanica* C.K. Schneid. and *P. talassica* Komarov, and their putative hybrid. Petioles of the poplar species appeared to be very different, while petioles of the putative hybrid occupied an intermediate position, corroborating its hybrid nature. Petiole vascularization has been concluded to be a promising character for taxonomy of other poplars, especially in the group of balsam ones.



## СТРУКТУРА ПЛОДА И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ *PACHYLARNAX (MAGNOLIACEAE)*

М.С. Романов, А.В. Бобров

Род *Pachylarnax* Dandy включает два вида, распространенных в Ассаме, Аннаме, на п-ове Малакка и о-ве Суматра. До описания J.E. Dandy [1] рода *Pachylarnax* типовой его вид – *P. praecalva* Dandy – рассматривался как сильно изолированный представитель *Manglietia* Blume s. l. или *Talauma* Juss. s. l. Однако Dandy установил, что для *Pachylarnax* характерен уникальный среди магнолиевых тип плода, описанный им как коробочка. Согласно Dandy, плод *Pachylarnax* развивается из синкарпного гинецея, при созревании нерегулярно вскрывается по дорзальным швам и по линиям срастания карпеллей, при этом происходит расхождение створок друг от друга. Существенные отличия *Pachylarnax* от других представителей магнолиевых по морфологии плода явилось для большинства систематиков убедительным аргументом для признания родового ранга этого таксона [2, 3, 4]. Эту точку зрения поддерживали и данные комбинированных “молекулярных” и морфологических изысканий, проведенных Н.Р. Nooteboom [5]. Показательно, что в последней работе Nooteboom рассматривает род *Magnolia* L. в очень широком смысле, включая в него все роды *Magnolioideae*, исключая *Pachylarnax*. Но через некоторое время R.B. Figlar & Nooteboom [6], базируясь на молекулярно-биологических исследованиях [7], включили в *Magnolia* s. lss. и *Pachylarnax*, превратив, таким образом, типовое подсемейство *Magnolioideae* в монотипное.

Согласно данным сравнительной морфологии [2, 8, 3], *Pachylarnax* состоит в тесном родстве с *Manglietiastrum* W. Y. Law и *Manglietia*. Это мнение не согласуется с данными Dandy – сомнительно, чтобы род, характеризующийся таким продвинутым типом плода, как коробочка, был близко родствен достаточно архаичным таксонам магнолиевых, плоды которых представляют собой типичные многолисточки [9]. С целью определения типа плода *Pachylarnax* и установления филогенетических связей рода с другими таксонами *Magnolioideae* мы исследовали морфологию плодов и анатомию перикарпия *P. praecalva*. Предварительные результаты наших исследований изложены ранее [10], в настоящей же статье мы приводим подробные данные по строению плодов *Pachylarnax* и близких родов.

Развивающиеся и зрелые плоды *Pachylarnax praecalva* были получены из карпологической коллекции Ботанического музея БИН РАН и Гербария БИН РАН (LE). Сухие плоды перед проведением анатомических исследований выдерживали в смеси Страсбургера (96°-ный этиловый спирт–глицерин–дистиллированная вода = 1:1:1), а затем заплavляли в парафин без проводки. С помощью салазочного микротомы получали срезы толщиной 10, 20 и 30 мкм. Срезы делали в поперечном и радиальном направлениях по отношению к продольной оси плодика. Для уточнения деталей анатомического строения и степени одревеснения клеточной стенки в различных топографических зонах проводили реакцию на одревеснение с флороглюцином и соля-

ной кислотой. Все гистохимические исследования проводили по стандартным методикам [11]. Готовые срезы заключали в глицерин. Рисунки делали с поперечных срезов, которые считаются наиболее информативными при изучении анатомии перикарпия [12].

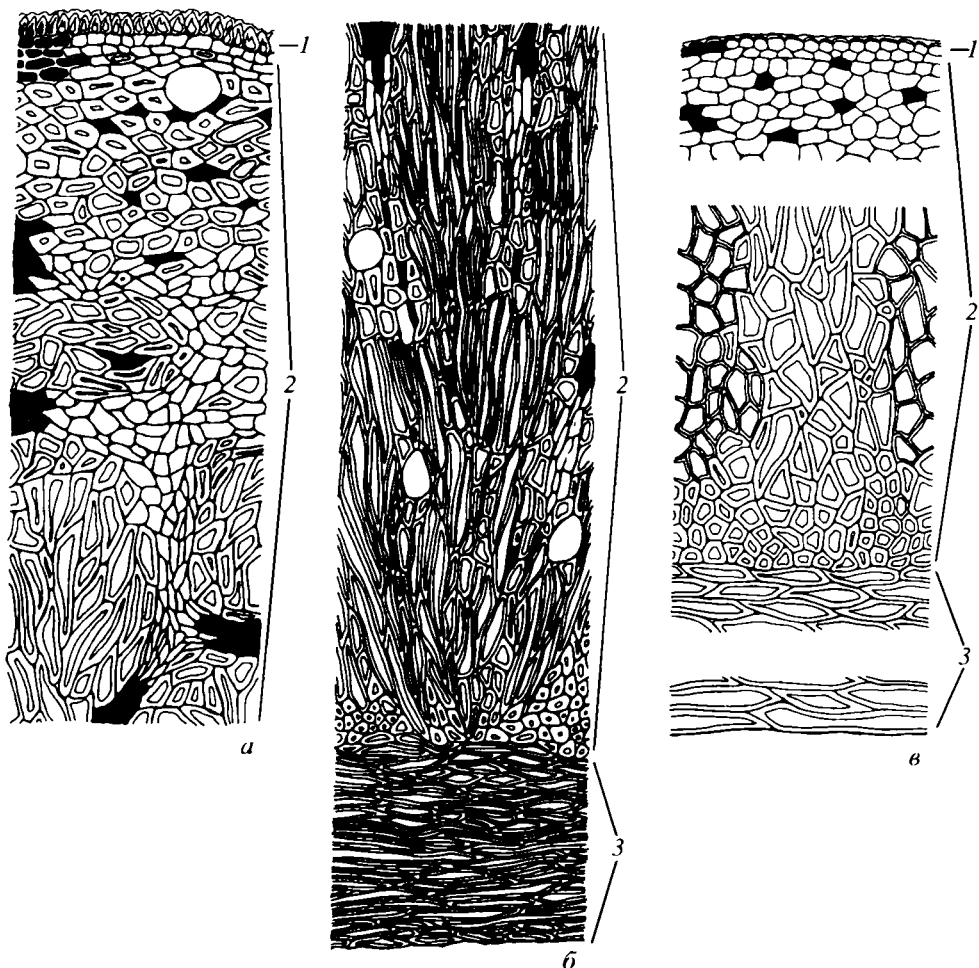
Плод *Pachylarnax praealva* – спиральный, синкарпный, шишковидный, полимерный или олигомерный, деревянистый, образованный 2–13 сросшимися карпеллями.

Плодоножка длиной 1,5–4 см, диаметром 0,5–0,8 см, цветоложе 0,7–1,1 см длиной и до 1 см в диаметре продолжается в прямую ось. Плод развивается из спирального шишковидного гинецея, количество развитых и выполненных плодиков с 1–3 (до 8) семенами меньше числа карпеллей, поскольку полноценно развиваются и дают сформированные семена только самые верхние карпелли, нижние же – партенокарпные, бессемянные, не вскрывающиеся. Плацентация сутуральная. Плод эллипсоидально-сферической формы длиной 3,5–6 см, наибольший диаметр – 3–5 см. Все карпелли срastаются и поэтому на невскрывшемся плоде их можно различить только по продольным углублениям, соответствующим границам между карпеллями, и плохо выраженным дорзальным швам. При высыхании плода верхние карпелли расходятся апикальными частями. Карпелли начинают отрываться от центральной оси, а также могут растрескиваться по дорзальному шву; иногда происходит разрыв сросшихся карпеллей. В результате получается вскрывшийся плод, несколько сходный с локулицидно-септицидной коробочкой; при небольшом количестве карпеллей, позволяющим им располагаться на одном уровне, габитуальное сходство плода с коробочкой усиливается. Нижние карпелли не имеют возможности вскрыться путем отрыва от оси плода, поэтому они стерильны и могут расходиться по линиям срastания. При расхождении верхних карпеллей обнаруживается несколько полостей, в каждой из которых располагается 1–3 (до 8) розовых семени, прикрепленных к оси плода. Стенка зрелой карпелли очень толстая, массивная, при созревании, вскрывании и высыхании становится очень плотной, сухой, деревянистой, окрашивается в бордовый или каштаново-коричневый цвет.

Общее число слоев клеток перикарпия 131–171 (см. рисунок, а, б).

Экзокарпий представлен однослойной эпидермой, состоящей из достаточно крупных вытянутых в радиальном направлении зубовидных клеток с неравномерно утолщенными стенками и флобафенами в полостях. Кутикула на поверхности перикарпия сильно волнистая, довольно мощная. В месте контакта соседних карпеллей можно наблюдать их практически полное срastание, за исключением того, что клетки экзокарпия в этой области изгибаются и заходят “внутрь плода” на глубину около 5–7 (–10) слоев клеток; экзокарпии соседних плодиков разделяются толстым слоем кутикулы. В месте срastания плодиков располагается один из многих описанных ниже тяжей паренхимы в мезокарпии.

Мезокарпий состоит из 110–130 слоев клеток и условно подразделяется на три части. Наружная часть – гиподерма – сложена 3–4 слоями паренхимных клеток прямоугольной формы, содержащих флобафены в полостях. Между клетками гиподермы встречаются отдельные склереиды с утолщенными слоистыми одревесневшими стенками. В следующей части, состоящей в основном из склереид с утолщенными слоистыми одревесневшими стенками, располагаются паренхимные по форме клетки с незначительно утол-



Поперечный срез перикарпия *Pachylarnax praecalva* (а, б) и *Kmeria duperreana* (в)  
а – наружная часть (масштаб 200 : 1), б – то же, внутренняя часть, в – *Kmeria duperreana*  
(масштаб 160 : 1); 1 – экзокарпий, 2 – мезокарпий, 3 – эндокарпий

щенными и одревесневшими стенками, некоторые из которых содержат флобафены в полостях, а также отдельные более крупные, округлые клетки, содержащие смолы. Самая массивная внутренняя часть мезокарпия состоит из очень крупных радиально ориентированных групп сильно радиально удлинённых склереид с утолщенными слоистыми одревесневшими стенками. Между группами склереид, состоящих из 150 клеток и более, располагаются узкие тяжи клеток с незначительно утолщенными и одревесневшими стенками (до 4–8 клеток по ширине), сжатых группами склереид и содержащих флобафены в полостях. Склереиды, располагающиеся в примыкающей к эндокарпию зоне мезокарпия, образуют практически единый массив склеренхимы, сложенный клетками, ориентированными в разных направлениях, в том числе вытянутыми вдоль оси карпелли и перпендикулярными клеткам эндокарпия. Среди этих склереид встречаются отдельные флобафенсодержащие паренхимные клетки и более крупные округлые клетки,

содержащие смолы. В мезокарпии располагаются дериваты крупных проводящих пучков. Эндокарпий состоит из 20–40 слоев вытянутых в тангентальном направлении клеток небольшого диаметра и с заметно утолщенными одревесневшими стенками. Клетки внутренних слоев могут быть вытянуты слабее. Кутикула на внутренней поверхности эндокарпия тонкая, неравномерная, волнистая.

Наши исследования показали, что плоды *Pachylarnax* характеризуются типичной для листовок *Magnolioideae* [9] гистогенетической дифференциацией перикарпия. В перикарпии *Pachylarnax* отсутствуют четко выраженные топографические и гистологические зоны, склеренхимные и паренхимные элементы распределены беспорядочно, полностью отсутствует анатомически дифференцированный механизм вскрывания. Вскрывание плода обеспечивается неравномерным обезвоживанием клеток мезокарпия с неодинаково утолщенными стенками. Несмотря на огромное разнообразие коробочек, перикарпий у плодов этого типа практически гомоцеллюлярный, а механизм вскрывания образован высоко специализированными элементами [12]. Такие признаки морфологии плодов *Pachylarnax*, как нефиксированное число карпеллей, расположенных по спирали, нерегулярный характер их вскрывания, также не позволяют рассматривать их в качестве коробочек. По совокупности морфолого-анатомических признаков плоды *Pachylarnax* можно рассматривать только как синкарпные спиральные многолистówki, относя их к олигомеризированному деревянистому подтипу последних. По нашему мнению, вентральное вскрывание зрелых мономеров синкарпного плода, многослойность перикарпия, особенно эндокарпия, являются признаками архаичными, что может рассматриваться как свидетельство довольно близкого родства *Pachylarnax* с теми родами *Magnoliaceae*, которые характеризуются апокарпными плодами с вентральным (или вентрально-дорзальным) вскрыванием плодиков и аналогичной мощностью перикарпия (в том числе эндокарпия). Согласно нашим материалам, к таковым относятся *Paramanglietia* Ни & W. C. Cheng, *Kmeria* Dandy, *Manglietiastrum* W. Y. Law и *Woonyoungia* W. Y. Law [9]. Особенно близок *Pachylarnax*, по нашему мнению, к монотипному роду *Kmeria*. Так, *Kmeria duperreana* (Pierre) Dandy характеризуется апокарпными спиральными шишковидными многолистóвками, олигомерными или полимерными, плодики которых вскрываются сначала по вентральному шву, а затем – по дорзальному. Перикарпий *Kmeria duperreana* дифференцирован на однослойный экзокарпий, представленный типичной эпидермой, мощный мезокарпий, образованный 170–190 слоями клеток с незначительно утолщенными и одревесневшими стенками (среди которых встречаются многочисленные массивные группы из 100 склереид и более), и эндокарпий, сложенный 17–26 слоями значительно удлинённых в тангентальном направлении клеток с утолщенными одревесневшими стенками (см. рисунок, в). Таким образом, по данным сравнительной карпологии, *Pachylarnax*, хотя и близок к некоторым родам *Magnoliaceae* с апокарпными плодами и обладает синкарпными многолистóвками (а не коробочками), представляет собой сепаратный род. Это согласуется с трактовкой родов *Magnolioideae*, которой придерживается монограф семейства W.Y. Law [2, 8, 3]. Отличия в структуре плода *Pachylarnax* от всех других исследованных родов *Magnolioideae* [9] не согласуются с объединением их в составе одного рода *Magnolia* s. lss. [6].

Авторы выражают свою глубочайшую признательность проф. Е.С. Чавчавадзе за огромную помощь при получении материалов для исследований и проф. А.П. Меликяну за критические замечания, сделанные при прочтении рукописи. Работа выполнена при поддержке РФФИ (проекты №№ 02-04-49748, 05-04-49143-а и 05-04-49204а.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Dandy J.E. The genera of *Magnoliaceae* // Kew Bull. 1927. Vol. 7, N 3. P. 257–264.
2. Law Y.W. A preliminary study on the taxonomy of the family *Magnoliaceae* // Acta phytotaxon. sinica. 1984. Vol. 22, N 2. P. 89–109.
3. Law Y.W. Studies on the phylogeny of *Magnoliaceae* // Proc. Intern. Symp. Fam. *Magnoliaceae*. Beijing: Science press, 2000. P. 3–13.
4. Nootboom H.P. Notes on *Magnoliaceae* with a revision of *Pachylarnax* and *Elmerrillia* and the Malesian species of *Manglietia* and *Michelia* // Blumea. 1985. Vol. 31, N 1. P. 65–121.
5. Nootboom H.P. Different looks at the classification of the *Magnoliaceae* // Proc. Intern. Symp. Fam. *Magnoliaceae*. Beijing: Science press, 2000. P. 26–37.
6. Figlar R.B., Nootboom H.P. Notes on *Magnoliaceae*. IV // Blumea. 2004. Vol. 49, N 1. P. 87–100.
7. Kim S., Park Ch.-W., Kum Y.-D., Suh Y. Phylogenetic relationships in family *Magnoliaceae* inferred from *ndhF* sequences // Amer. J. Bot. 2001. Vol. 88, N 4. P. 717–728.
8. Law Y.W. *Woonyoungia* Y. W. Law – a new genus of *Magnoliaceae* from China // Bull. Bot. Res. 1997. Vol. 17, N 4. P. 353–356.
9. Романов М.С. Сравнительная карпология и филогения представителей надпорядка *Magnoliana*: Дис. ... канд. биол. наук. М., 2004. 236 с.
10. Romanov M.S., Bobrov A.V.F.Ch. Pericarp structure and fruit type of *Pachylarnax* Dandy (*Magnoliaceae*) // Ботанические исследования в Азиатской России. Барнаул: Алт. гос. ун-т, 2003. P. 279–280.
11. Прошина М.Н. Ботаническая микротехника. М.: Высш. шк., 1960. 206 с.
12. Roth I. Fruits of angiosperms. B.: Borntraeger, 1977. 675 p.

Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, Москва  
Московский государственный университет  
им. М.В. Ломоносова

Поступила в редакцию 15.10.2004 г.

## SUMMARY

### **Romanov M.S., Bobrov A.V. Fruit structure and phylogenetic relationships of the genus *Pachylarnax* (*Magnoliaceae*)**

Pericarp anatomy of the genus *Pachylarnax* Dandy is similar to anatomical structure of apocarpous polyfollicles in some genera of *Magnoliaceae*, especially *Kmeria duperreana* (Pierre) Dandy. Comparative anatomical and some morphological characters show that the fruit of *Pachylarnax* should be treated as a polyfollicle, but not as a capsule. On the other hand, the differences in pericarp structure between *Pachylarnax* and other taxa of *Magnoliaceae* testify that *Pachylarnax* is a separate genus and it cannot be included into the genus *Magnolia* s.l.tss.

УДК 581.145:635.965.281

## **ИЗМЕНЕНИЯ АНАТОМИЧЕСКОГО СТРОЕНИЯ, ПАРАМЕТРОВ РОСТА И ПОВЫШЕНИЕ УСТОЙЧИВОСТИ К ПОЛЕГАНИЮ ЦВЕТОНОСОВ ГИАЦИНТА ПОД ДЕЙСТВИЕМ ЭТЕФОНА**

*М.В. Семенова, Е.Б. Кириченко, А.Н. Постников*

Выгонка гиацинтов для получения цветущих растений в марте–апреле сопровождается интенсивным ростом цветоноса, приводящим к его сильному вытягиванию и быстрому полеганию. Рост и развитие цветоноса связаны с изменением его анатомического строения [1]. Для предотвращения полегания используют ретарданты, в том числе этиленпродуцент 2-ХЭФК (2-хлор-этилфосфоновая кислота). Целью данного исследования являлось изучение особенностей анатомического строения цветоноса при действии 2-ХЭФК и анализ их связи с уменьшением степени полегания под действием этиленпродуцента.

Опыты были проведены в 1999–2000 и 2000–2001 гг. в оранжерее отдела декоративных растений ГБС. Выгонку проводили по разработанной в ГБС технологии [2,3]. Луковицы были высажены в горшки с песком и помещены в камеру для укоренения и проращивания. По окончании периода охлаждения растения были перенесены в теплицу, где располагались на стеллажах. Влажность воздуха в камере для укоренения составляла 96–99%; влажность воздуха в теплице – 75–80%. В камере для укоренения растения содержали в темноте, в теплице – в условиях естественного освещения.

Схема опыта (1999–2000 гг.): объект исследований – растения сорта Jan Bos (луковицы 14–15 см в окружности); варианты: 1) контроль, 2) 2-ХЭФК 0,3 мл/л, 3) 2-ХЭФК 0,5 мл/л, 4) 2-ХЭФК 0,7 мл/л; в вариантах 2, 4 – 10 растений, в вариантах 1, 3 – 15 растений.

Луковицы были помещены в камеру для укоренения и проращивания 21.10.99. По окончании периода охлаждения (14.02.2000) они были перенесены в теплицу. Ход температур в камере для укоренения и в теплице показан на рис. 1 и 2. Опрыскивание растений раствором 2-ХЭФК (50% д.в.) с добавлением Tween 65 в концентрации 0,5 мл/л проводили 14.02.2000 в фазу бутонизации (бутоны не окрашены). Средняя длина цветоносов и листьев на момент обработки составляла 9,0 и 15,3 см соответственно.

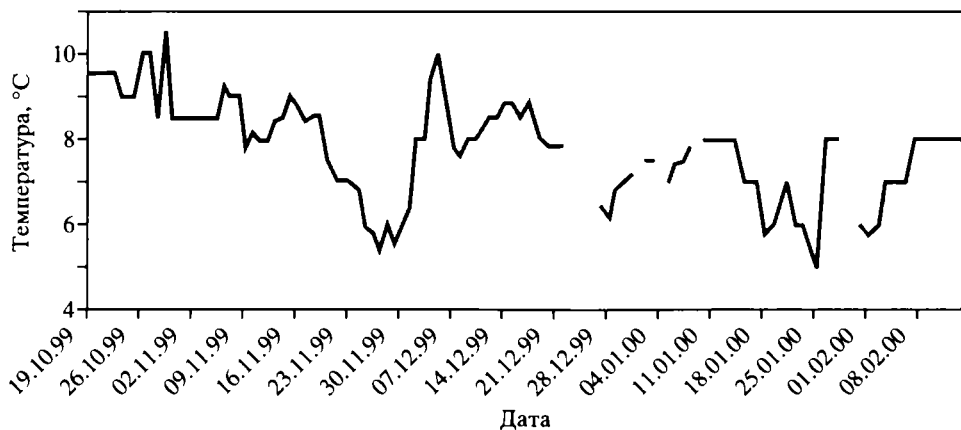


Рис. 1. График хода температур в камере для укоренения и проращивания

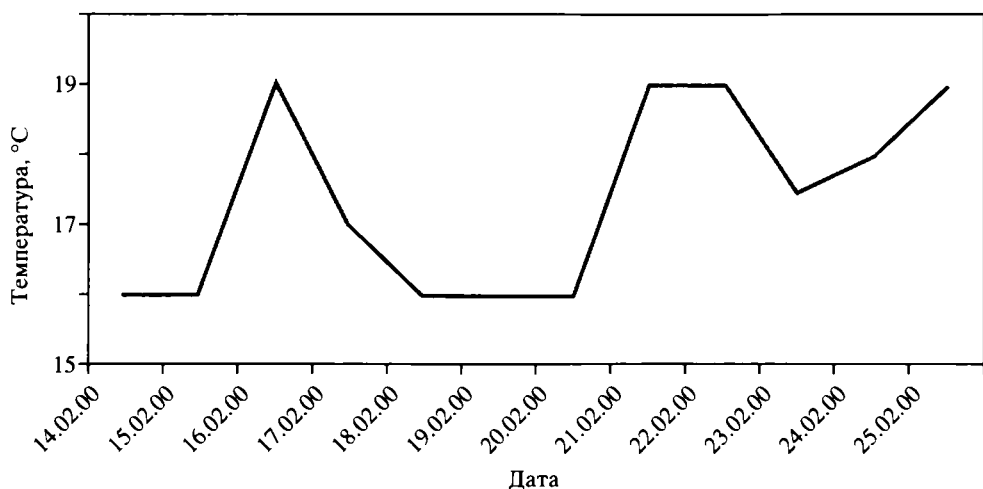


Рис. 2. График хода температур в теплице

Условия выращивания и схема опыта 2000–2001 гг. описаны ранее [4].

При оценке степени полегания цветоносов к не подверженным полеганию относили те растения, цветоносы которых занимали вертикальное положение. Оценку проводили в конце фазы цветения, когда растения достигали максимального развития.

В фазу цветения измеряли высоту цветоносов на 10 растениях каждого варианта.

Для анатомических исследований брали сегменты длиной 2–3 см из середины цветоноса трех типичных растений вариантов 1 и 3 (1999–2000 гг.) и вариантов 1 и 10 (2000–2001 гг.). В опытных вариантах отбирали для анализа не полегшие растения. Материал фиксировали в 70%-ном этаноле. Срезы изготавливали безопасной бритвой. Окрашивание срезов проводили с использованием карболового фуксина и пикроиндигокармина по методике, предложенной Е.С. Аксеновым [5]. Вначале срезы на 5–10 мин помещали в рабочий раствор карболового фуксина, после этого без промывки на 5–7 мин – в раствор

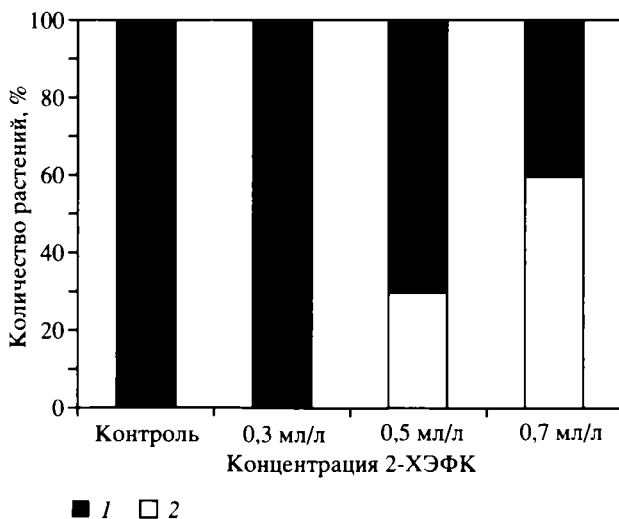


Рис. 3. Уменьшение степени полегания цветоносов гиацинта сорта Jan Bos под воздействием 2-ХЭФК (1999–2000 гг.)

1 – количество полегших растений, %, 2 – количество растений, не подверженных полеганию, %

пикроиндигокармина. Окрашенные срезы промывали 70%-ным этанолом и заключали в глицерин. Готовые препараты просматривали под световым микроскопом фирмы “Carl Zeiss” (Германия) при увеличении объектива 3,2× и 6,3× и увеличении окуляра 10×. С помощью фотонасадки проводили макросъемку препаратов на пленку Микрат 200 орто.

Было установлено, что 2-ХЭФК способствовала повышению устойчивости к полеганию цветоноса растений сорта Jan Bos (рис. 3) [4].

Устойчивость растений к полеганию связывают, в частности, с особенностями анатомического строения стебля. Так, в работе Л.Д. Прусаковой [6] установлено, что существуют различия в анатомическом строении стебля у полегающего и неполегающего пшенично-пырейных гибридов в условиях орошения. В стеблях растений полегающих гибридов сравнительно мало изменяется анатомическая структура при орошении, в то время как в стеблях устойчивого гибрида происходит ряд изменений: увеличиваются толщина стенки стебля и его диаметр, в нем лучше развиваются элементы механической ткани и проводящая система.

Поскольку этиленпродуценты вызывают изменения в анатомической структуре стебля [7, 8], это может быть одной из причин повышения устойчивости к полеганию под действием этих препаратов. Есть данные, что экзогенный этилен вызывает увеличение количества клеток в тканях стебля: под действием этиленпродуцента кампозана М увеличивалось количество сосудисто-волокнистых пучков, возрастало количество клеток механической ткани в стеблях озимой ржи [9]; увеличивалось образование вторичной ксилемы в стеблях растений фасоли [8]. Однако в работе Б.А. Курчия и Ф.Л. Калинина [10], а также в работе Н.В. Курушиной и В.В. Мосеева [11] не выявлено изменения количества клеток стебля озимой ржи под действием этиленпродуцента, и авторы пришли к выводу, что повышение прочнос-



ти стебля в большей степени зависит от строения и химического состава клеточных стенок (лигнификации и отложения целлюлозы).

Изучая действие этифона на анатомическое строение цветоноса гиацинта и нарцисса, Kamp и De Hertogh [1] установили, что у обработанных растений количество клеток в сердцевине стебля увеличивалось на 20–30%, что, по мнению исследователей, свидетельствовало об усилении деления клеток. Кроме того, этими исследователями отмечено замедление разрушения клеток сердцевинной паренхимы и коры. Наши исследования подтверждают данные об увеличении количества клеток в сердцевинной паренхиме стебля под действием этиленпродуцента (рис. 4–6), однако по нашему мнению, оно происходило не вследствие усиления деления, а в результате уменьшения деградации клеток сердцевинной паренхимы и коры. Обычно у гиацинта в период перехода от бутонизации к полному раскрытию цветков происходит уменьшение количества клеток коры и сердцевинной паренхимы стебля вследствие их деградации [1]. В стеблях контрольных растений присутствовали крупные межклеточные пространства, особенно в сердцевинной паренхиме (см. рис. 4, 5). Под действием этифона их размеры уменьшались (см. рис. 4, 5), что отмечалось также и в работе [1]. Эти очень крупные межклеточники, по всей вероятности, были образованы в результате автолиза клеток, о чем свидетельствует их форма. Автолиз клеток происходит в процессе интенсивного роста стебля в длину, и, поскольку удлинение стебля под действием 2-ХЭФК ингибируется (рис. 6), [4], то и деградация клеток, в особенности сердцевинной паренхимы, замедляется, что приводит к увеличению количества клеток на поперечном срезе цветоноса и уменьшению размеров межклеточных пространств. Таким образом, ингибируя очень интенсивный рост цветоноса и связанное с этим разрушение клеток, 2-ХЭФК способствует формированию цветоносов, устойчивых к полеганию.

Анализируя действие 2-ХЭФК на анатомическое строение стебля озимой ржи, Н.В. Курушина и В.В. Мосеев [11] пришли к выводу, что увеличение числа рядов клеток стебля злаков может быть обусловлено менее выраженным разрушением клеток сердцевинной паренхимы, происходящим вследствие ингибирования удлинения междоузлий этиленпродуцентом, что согласуется с нашими выводами об увеличении количества клеток в тканях цветоноса гиацинта в результате уменьшения деградации клеток при действии 2-ХЭФК.

Кроме перечисленных выше изменений, обнаружено нарушение развития центральной полости у растений сорта Jan Bos (рис. 4, 5) под действием этиленпродуцента. Растения гиацинта имеют полый цветоносный стебель [12]. У опытных растений сорта Jan Bos при действии экзогенного этилена ингибировалось образование полости, вместо нее в сердцевине цветоноса можно было наблюдать несколько сравнительно небольших полостей, целостность сердцевинной паренхимы также поддерживалась за счет клеточных оболочек отмерших клеток.

Центральная полость стебля образуется за счет разрушения определенного количества клеток сердцевинной паренхимы в процессе удлинения цветоноса. Развитие полости в цветоносных стеблях многих видов растений генетически детерминировано [13], к таким растениям относится и гиацинт.

Рядом исследователей было установлено, что механическое воздействие, сопровождающееся стимуляцией выделения этилена, ингибирует развитие центральной полости в стеблях фасоли и томата, черешках сельдерея

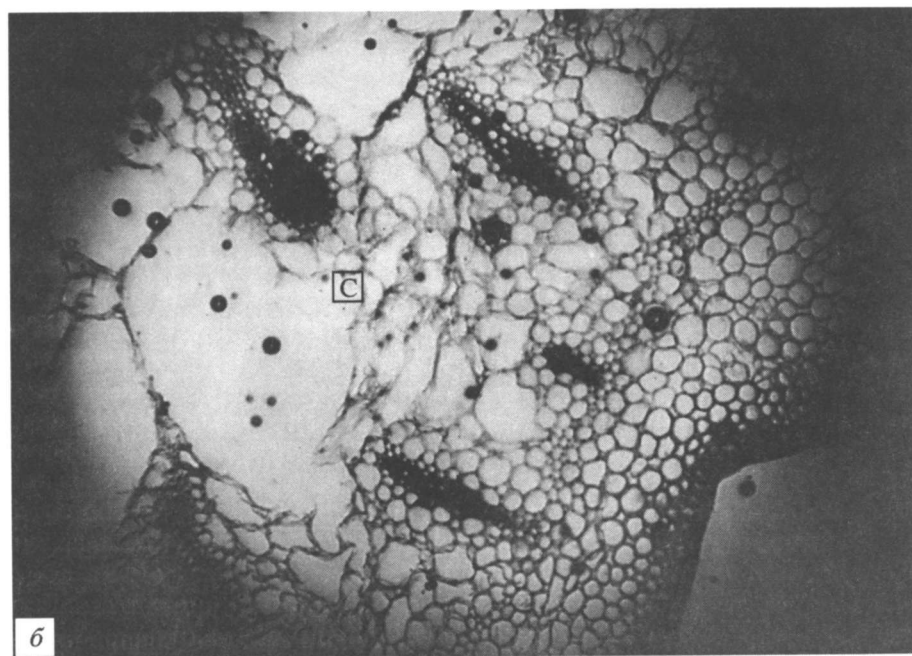
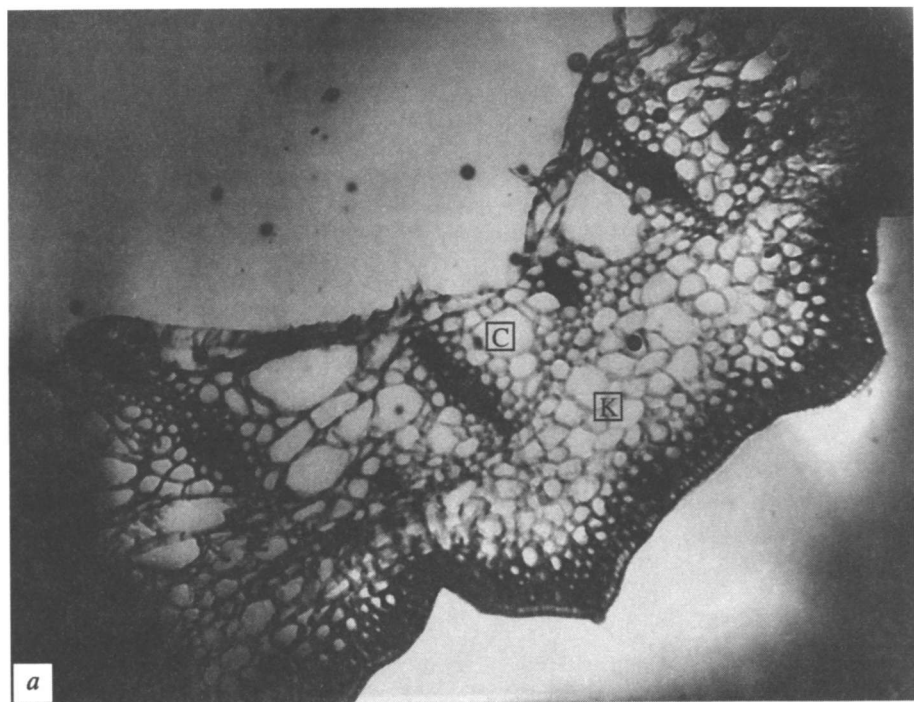


Рис. 4. Поперечные срезы цветоноса контрольного растения гиацинта сорта Jan Bos

*a* –  $\times 42$ , *б* –  $\times 80$ , *C* – сердцевина, *K* – кора

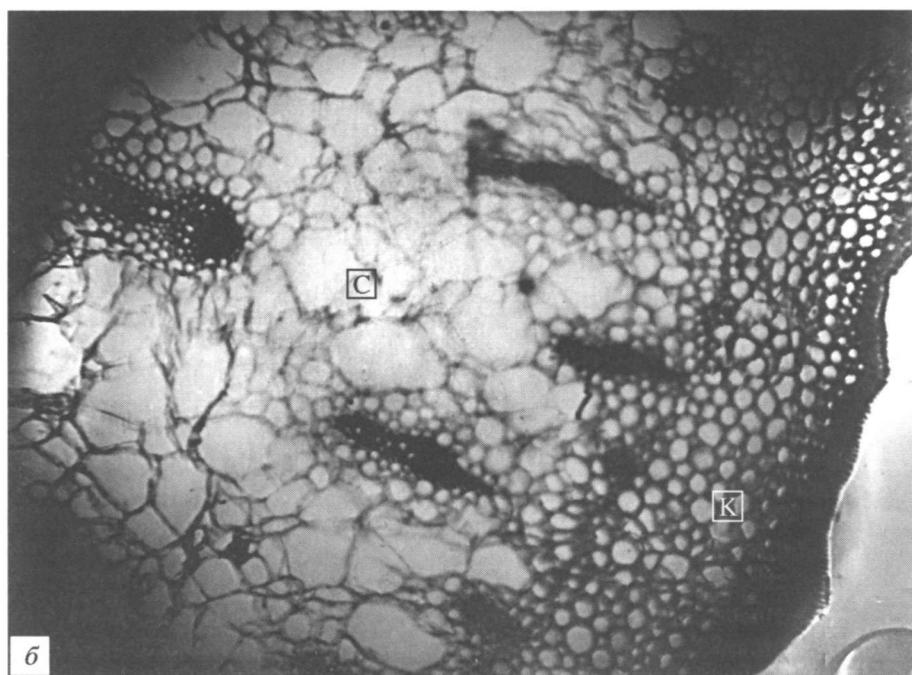
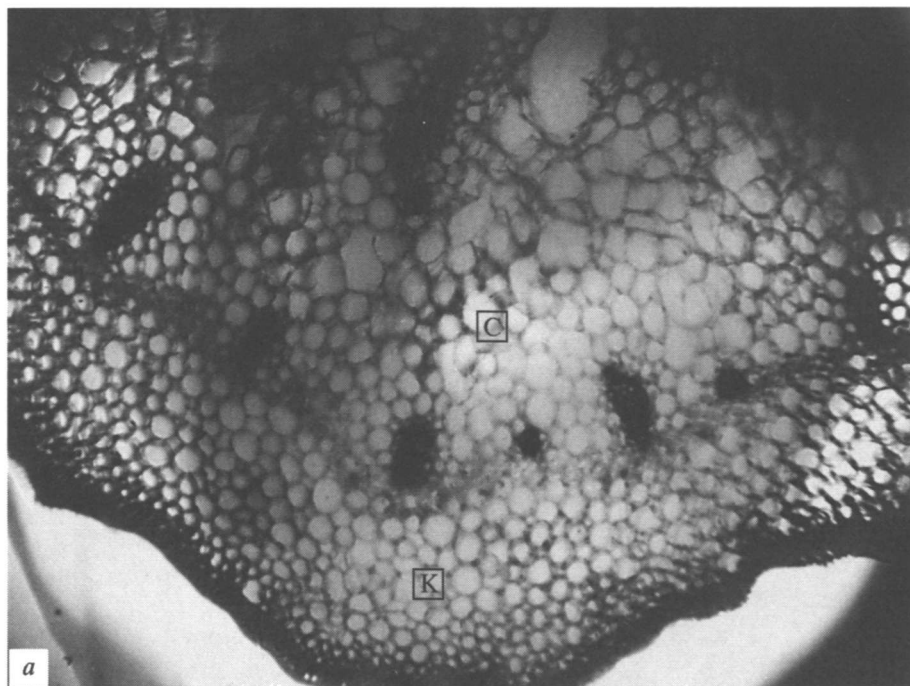
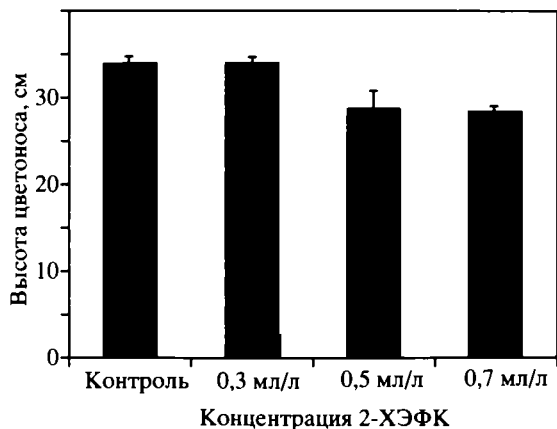


Рис. 5. Поперечные срезы цветоноса опытного растения гиацинта сорта Jan Bos (0,5 мл/л 2-ХЭФК)  
 А –  $\times 42$ , Б –  $\times 80$ , К – кора, С – сердцевина

Рис. 6. Изменение высоты цветоноса под воздействием 2-ХЭФК (1990–2000 гг.)



[13, 14, 15], причем этиленпродуцент этефон вызывает аналогичный эффект [13, 14]. Поскольку экзогенный этилен (этефон) ингибирует развитие центральной полости, можно предположить, что и торможение развития центральной полости при механическом воздействии опосредовано эндо-

генным этиленом [13, 14]. Ингибирование развития центральной полости этиленпродуцентом 2-ХЭФК у растений гиацинта сорта Jan Bos подтверждает предположение о регуляторной роли этилена в этом процессе.

Таким образом, торможение роста цветоноса гиацинта в длину, а также изменение анатомического строения (уменьшение размеров межклеточных пространств, ингибирование разрушения клеток сердцевинки и коры) способствовали увеличению устойчивости растений к полеганию. Выявлено, что 2-ХЭФК вызывает у растений сорта Jan Bos ингибирование развития центральной полости цветоноса.

Работа выполнена при финансовой поддержке Экспертного совета по ведущим научным школам (грант НШ-1864-2003.04) и ОБН РАН (грант в рамках Программы “Фундаментальные основы управления биоресурсами”).

## ЛИТЕРАТУРА

1. Kamp M., De Hertogh A.A. Anatomical and growth effects of ethephon on hyacinths and narcissus during greenhouse forcing // *Sci. Hort.* 1986. Vol. 29, N 3. P. 263–272.
2. Былов В.Н., Зайцева Е.Н. Методика и новая технология выгонки декоративных луковичных растений // *Выгонка цветочных луковичных растений в зимнее время*. М.: ГБС АН СССР, 1973. С. 86–106.
3. Былов В.Н., Зайцева Е.Н. Новая технология выгонки цветочных луковичных растений: (Экспериментальное обоснование). М.: Наука, 1974. 136 с.
4. Семенова М.В., Кириченко Е.Б., Постников А.Н. Изменение характеристик роста и степени полегания цветоносов растений гиацинта под действием 2-хлорэтилфосфоновой кислоты // *Бюл. Гл. ботан. сада*. 2003. Вып. 185. С. 178–184.
5. Аксенов Е.С. Новый метод окрашивания растительных тканей для приготовления постоянных анатомических препаратов // *Биол. науки*. 1967. № 11. С. 125–126.
6. Прусакова Л.Д. Особенности ауксиново-ингибиторного обмена пшеницы при полегании // *Водный режим растений и их продуктивность*. М.: Наука, 1968. С. 124–133.
7. Poovaiah B.W. Promotion of radial growth by 2-chlorethylphosphonic acid in bean // *Bot. Gaz.* 1974. Vol. 135, N 4. P. 289–292.
8. Biro R.L., Hunt E.R., Erner Y., Laffe M. Thigmomorphogenesis: Changes in cell division and elongation in the internodes of mechanically-perturbed or ethrel-treated bean plants // *Ann. Bot.* 1980. Vol. 45, N 6. P. 655–664.
9. Курчий Б.А. Изменение структуры стенки стебля озимой ржи под влиянием ретардантов // *Вопросы агротехники, семеноводства и селекции полевых культур*. Жодио, 1982. Вып. 3. С. 135–138.
10. Курчий Б.А., Калинин Ф.Л. Влияние этефона на анатомоморфологическое строение стебля озимой ржи // *Физиология и биохимия культ. растений*. 1989. Т. 21, № 5. С. 459–463.

11. Курушина Н.В., Мосеев В.В. Действие кампозана М на рост, устойчивость к полеганию и структуру урожая озимой ржи // Этиленпродуценты в растениеводстве: Физиологическое действие и применение. Рига: Зинатне, 1989. С. 32–52.
12. Nowak J., Rudnicki R.M. Hyacinthus // The physiology of flower bulbs. Wageningen: Elsevier, 1993. P. 335–347.
13. Jaffe M.J., Lineberry L.A. Pithiness in plants. II. The nature of pithiness in bean stems and its control by environmental perturbation and ethylene // Israel J. Bot. 1988. Vol. 37. P. 93–106.
14. Pressman E., Huberman M., Aloni B., Jaffe M.J. Thigmomorphogenesis: The effect of mechanical perturbation and ethrel on stem pithiness in tomato (*Lycopersicum esculentum* Mill.) plants // Ann. Bot. 1983. Vol. 52. P. 93–100.
15. Pressman E., Huberman M., Aloni B., Jaffe M.J. Pithiness in plants. I. The effect of mechanical perturbation and the involvement of ethylene in petiole pithiness in celery // Plant Cell Physiol. 1984. Vol. 25. P. 891–897.

Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН,  
Москва  
Московская сельскохозяйственная академия  
им. К.А. Тимирязева

Поступила в редакцию 3.08.2004 г.

## SUMMARY

***Semenova M.V., Kirichenko E.B., Postnikov A.N. The study of anatomical structure, growth and resistance to floral stalk topple in hyacinth under the action of ethephon***

Ethephon (2-chloretylphosphonic acid) inhibited the floral stalk growth, decreased dimensions of intercellular spaces and reduced activity of autohystolysis in the pith and cortex. As a result, the resistance of hyacinth floral stalk to topple increased. It was revealed that ethephon inhibited the development of central cavity in floral stalk of the cultivar 'Jan Bos'.

УДК 581.14.6:582.912

## БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ КЛОНАЛЬНОГО МИКРОРАЗМНОЖЕНИЯ И РЕГЕНЕРАЦИЯ ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ ВИДОВ РОДОДЕНДРОНА *IN VITRO*

*О.Г. Васильева, М.С. Александрова*

Сохранение генофонда растений и рациональное использование растительных ресурсов является в настоящее время не только важнейшей научной задачей, но и приобретает все большее народнохозяйственное значение. Интродукция и акклиматизация служат основой для подбора и успешного введения в культуру новых растений, ценных для практического использования.

Объектом исследований явились некоторые виды рода рододендрон, насчитывающего свыше 1300 дикорастущих видов и около 12 тыс. сортов. В отделе дендрологии ГБС РАН более 50 лет проводятся интродукционные испытания рододендронов. По результатам многолетних наблюдений были рекомендованы наиболее декоративные и вполне зимостойкие в условиях

Нечерноземной зоны рододендроны 42 наименований [1]. Естественно, наряду с вопросами интродукции встают вопросы размножения не только новых, но и уже известных интродуцированных видов.

В садоводческой практике рододендроны размножают как семенами, так и вегетативно. Семенное размножение весьма эффективно для видовых рододендронов, так как получается наиболее устойчивый к местным условиям материал с хорошо развитой корневой системой, отличающийся более высокой зимостойкостью. Однако семенной способ размножения имеет существенный недостаток: сеянцы зацветают позже, чем при вегетативном размножении, – на 3–10-й год в зависимости от вида. К тому же всхожесть семян рододендронов сохраняется при правильном хранении всего 1–2 года, а затем резко снижается [2], например рододендрон понтийский, выращенный из семян, цветет на 7–8-й год, а из черенков – на 4–5-й; даурский – на 2-й год, а из семян – на год позже. При вегетативном размножении молодые растения сохраняют все признаки и свойства материнского растения, что очень важно для сохранения типичных признаков отдельных форм и сортов.

В основе метода клонального микроразмножения лежит уникальная способность растительной клетки реализовывать присущую ей тотипотентность, т.е. под влиянием экзогенных воздействий давать начало новому растительному организму. Клональное микроразмножение – сложный многофакторный физиологический процесс, состоящий из двух принципиально важных этапов: *in vitro* и *in vivo*, базирующийся на единой теоретической основе: с одной стороны, на морфогенезе и регенерации в условиях *in vitro*, с другой – на структурно-физиологической адаптации регенерантов в условиях *in vivo*.

Основополагающим моментом абсолютно всей методологии культуры клеток и тканей, в том числе и клонального микроразмножения, является регенерация растений (потому что без нее становятся бессмысленными исследования, касающиеся роста и дифференциации, гибридизации и, наконец, теряет свою значимость клонирование генетически однородного материала ценных культур).

Регенерировать растение можно несколькими методами:

- 1) через активацию пазушных меристем;
- 2) индукцию соматического эмбриогенеза в каллусной культуре;
- 3) дифференциацию почек в каллусной культуре;
- 4) соматический эмбриогенез в ткани экспланта;
- 5) дифференциацию почек в ткани экспланта.

Генетически стабильный материал можно получить практически при любом методе регенерации, соблюдая строгий контроль за морфогенезом, протекающим в культуре клеток и тканей, с помощью гистологического, кариологического и цитогенетического анализов регенерируемого материала. Наиболее высокий процент выхода генетически стабильных регенерантов можно обеспечить при использовании методов активации пазушных меристем, прямого соматического эмбриогенеза и образования побегов непосредственно из ткани экспланта, минуя стадию каллусообразования на питательной среде [3].

Анатомо-морфологическими исследованиями, проведенными совместно с кафедрой высших растений МГУ [4] на представителях семейства *Oleaceae*

на основании изучения морфогенетических процессов в эксплантах сирени, было подтверждено, что в культуре *in vitro* у древесных растений происходит активация деятельности клеток пазушной меристемы, а также реализация органогенного потенциала зачатков пазушных почек. Подобные исследования проводят и на растениях из семейства *Ericaceae*.

Целью наших исследований являлась разработка и совершенствование технологии клонального микроразмножения рододендронов, интродуцированных в ГБС РАН. В качестве объектов были выбраны рекомендованные отделом дендрологии наиболее перспективные вечнозеленые и листопадные, зимующие в условиях Москвы виды рододендрона: *Rhododendron smirnowii* Trautv., *Rh. catawbiense* Michx., *Rh. brachycarpum* D. Don ex G. Don, *Rh. maximum* L., *Rh. japonicum* (A. Gray) Suring, *Rh. ledebourii* Pojark, *Rh. roseum* (Loisel.) Rehd., *Rh. vaseyi* A. Grey, *Rh. canadense* (L.) Torr и др. Для индукции культуры в качестве эксплантов использовали апикальные и латеральные почки побегов текущего года, а также сегменты стерильных проростков (семена рододендронов репродукции ГБС 1999 и 2000 гг.). Более высоким регенерационным потенциалом обладали экспланты, вычлененные из ювенильных побегов. Что касается времени отбора эксплантов, то лучшие результаты получены при изоляции их после прохождения растениями периода органического и вынужденного покоя, а также в фазе начала активного роста побегов. Вероятно, что поведение изолированных тканей находится в тесной связи с сезонными ритмами изменения баланса ингибиторов и стимуляторов роста, определяющих регенерационную способность тех или иных органов, а также с физиологическим состоянием клеток и связанными с ними изменениями проницаемости клеточных стенок и мембран. Для получения стерильной культуры рододендронов из проростков семян сезонность принципиального значения не имеет при строгом соблюдении условий культивирования. Для индукции культуры рододендронов использовали питательную среду, предложенную Андерсоном в 1984 г. Эту среду мы приняли за стандартную.

Наблюдения, проведенные в процессе микроразмножения, показали, что темпы развития эксплантов существенно меняются в процессе культивирования. Так, на этапе введения в культуру *in vitro* и при первом субкультивировании коэффициент размножения (Кр) и длина образующихся побегов были значительно ниже, чем при последующих пассажах [5].

Основной метод, используемый нами, – это активация развития уже существующих в растении пазушных меристем за счет снятия апикального доминирования. Это может быть осуществлено двумя путями:

- 1) делением побегов нормальных пропорций на “однопочковые” микрочеренки, которые используются в качестве вторичных эксплантов для повторения цикла размножения;

- 2) введением в питательную среду веществ с цитокининовой активностью, что приводит к формированию побегов с укороченными междоузлиями и образованию из меристематических бугорков новых побегов, которые могут быть рекультивированы.

Среди факторов, оказывающих наибольшее влияние на морфогенетические процессы на этапе размножения, в первую очередь необходимо выделить видовые особенности растений – доноров, что выражается в количестве дополнительно заложённых почек и побегов. Коэффициент размноже-

ния различных видов варьировал от 1,6 до 12. Наибольшей регенерационной способностью характеризовались рододендроны Ледебура и розовый.

По интенсивности пролиферации испытанные виды рододендрона были условно разделены на 2 группы:  $K_p > 6$  и  $K_p < 6$ .

К первой группе отнесены листопадные рододендроны, а ко второй – вечнозеленые, что, очевидно, объясняется их биологическими особенностями. Причем у листопадных растений при последующих субкультивированиях коэффициент размножения увеличивался до 20–30, а у вечнозеленых оставался почти без изменений.

Необходимо отметить также, что потребность эксплантов в регуляторах роста может также меняться в зависимости от числа проведенных субкультивирований. При длительном культивировании растительных тканей на питательных средах происходит накопление цитокининов выше необходимого уровня, что приводит к формированию растений с измененной морфологией, образованию витрифицированных побегов и впоследствии к снижению способности к укоренению.

Дальнейшие исследования были направлены на возможность повышения коэффициента размножения у некоторых видов рододендрона, что позволяло сократить число пассажей для получения необходимого количества материала.

Для поддержания устойчиво пролиферирующей культуры *in vitro* весьма существенным является правильный подбор и оптимальное соотношение стимуляторов роста (цитокининов и ауксинов). С целью получения выровненных побегов листопадных рододендронов, способных к дальнейшему ризогенезу, был проведен опыт по применению препаратов группы цитокининов и их комбинации с ауксинами. В качестве цитокининов использовали зеатин, кинетин, 6-БАП в концентрациях 1 и 1,5 мг/л без ауксинов и с добавлением ИУК в концентрации 1 мг/л (табл. 1).

Продолжительность субкультивирования составила 60–70 дней. Учитывали следующие показатели: коэффициент размножения (КР), высота растений регенерантов и количество междоузлий (табл. 2). Результаты были статистически обработаны методами дисперсионного анализа, путем расчетов средней арифметической ошибки [6].

На изученных средах у всех 3 генотипов рододендронов более интенсивное размножение наблюдалось на среде Андерсона с добавлением зеатина в концентрации 1 мг/л и на среде, содержащей 1 мг/л зеатина + 1 мг/л ИУК. Наибольшим регенерационным потенциалом характеризовался рододенд-

Таблица 1  
Варианты сред

| Номер варианта | Цитокинин (концентрация, мг/л) | Ауксин (концентрация, мг/л) |
|----------------|--------------------------------|-----------------------------|
| 1              | Зеатин, 1,0                    | –                           |
| 2              | 1,5                            | –                           |
| 3              | 1,0                            | ИУК, 1,0                    |
| 4              | 1,5                            | 1,0                         |
| 5              | Кинетин, 1,0                   | –                           |
| 6              | 1,5                            | –                           |
| 7              | 1,0                            | ИУК, 1,0                    |
| 8              | 1,5                            | 1,0                         |
| 9              | 6-БАП, 1,0                     | –                           |
| 10             | 1,5                            | –                           |
| 11             | 1,0                            | ИУК, 1,0                    |
| 12             | 1,5                            | 1,0                         |



Таблица 2

Влияние различных веществ с цитокининовой активностью  
на морфометрические показатели некоторых видов рододендрона

| Вариант<br>сред                       | Средний коэффициент<br>размножения | Средняя высота<br>побега, см | Среднее число<br>междоузлий  | Среднее число<br>микрочеренков |
|---------------------------------------|------------------------------------|------------------------------|--|--------------------------------|
| <i>Rh. ledebourii</i> Pojark          |                                    |                              |  |                                |
| 1                                     | 18,8                               | 1,1                          | 5,23   | 104,9                          |
| 2                                     | 16,1                               | 0,92                         | 5,02   | 75,9                           |
| 3                                     | 19,8                               | 1,24                         | 6,14   | 126,8                          |
| 4                                     | 12,9                               | 1,2                          | 5,34   | 112,5                          |
| 5                                     | 1,9                                | 1,77                         | 9,99   | 18,0                           |
| 6                                     | 1,9                                | 1,36                         | 7,63   | 14,2                           |
| 7                                     | 1,8                                | 1,17                         | 6,05   | 10,5                           |
| 8                                     | 1,2                                | 1,87                         | 8,94   | 10,0                           |
| 9                                     | 1,7                                | 1,82                         | 9,99   | 11,5                           |
| 10                                    | 2,5                                | 1,84                         | 9,2  | 22,5                           |
| 11                                    | 1,6                                | 1,63                         | 7,0  | 10,8                           |
| 12                                    | 1,7                                | 2,6                          | 11,03  | 17,6                           |
| HCP <sub>05</sub>                     | 2,22                               | 0,27                         | 1,09   |                                |
| <i>Rh. japonicum</i> (A. Gray) Suring |                                    |                              |  |                                |
| 1                                     | 16,2                               | 1,8                          | 7,59   | 97,3                           |
| 2                                     | 14,4                               | 1,79                         | 7,2  | 105,7                          |
| 3                                     | 9,9                                | 1,59                         | 8,68   | 110,7                          |
| 4                                     | 13,3                               | 1,5                          | 9,04   | 85,4                           |
| 5                                     | 9,3                                | 1,46                         | 8,34   | 97,2                           |
| 6                                     | 8,7                                | 1,48                         | 8,38   | 84,3                           |
| 7                                     | 7,4                                | 1,23                         | 7,57   | 79,4                           |
| 8                                     | 7,0                                | 1,51                         | 7,75   | 68,2                           |
| 9                                     | 8,6                                | 1,63                         | 10,3   | 81,6                           |
| 10                                    | 11,3                               | 1,64                         | 9,14   | 98,1                           |
| 11                                    | 7,6                                | 1,05                         | 9,71   | 86,7                           |
| 12                                    | 7,0                                | 1,02                         | 8,22   | 82,5                           |
| HCP <sub>05</sub>                     | 2,57                               | 0,13                         | 0,89   |                                |
| <i>Rh. roseum</i> (Loisel.) Rehd      |                                    |                              |  |                                |
| 1                                     | 11,1                               | 1,85                         | Образование тонких побегов<br>с большим количеством<br>сближенных междоузлий |                                |
| 2                                     | 10,8                               | 1,83                         |  |                                |
| 3                                     | 9,9                                | 1,88                         |  |                                |
| 4                                     | 6,7                                | 1,84                         |  |                                |
| 5                                     | 6,4                                | 1,87                         |  |                                |
| 6                                     | 6,7                                | 1,83                         |  |                                |
| 7                                     | 3,4                                | 2,09                         |  |                                |
| 8                                     | 6,0                                | 1,59                         |  |                                |
| 9                                     | 4,3                                | 1,46                         |  |                                |
| 10                                    | 4,6                                | 1,34                         |  |                                |
| 11                                    | 3,5                                | 1,05                         |  |                                |
| 12                                    | 4,9                                | 0,8                          |  |                                |
| HCP <sub>05</sub>                     | 1,41                               | 0,22                         |  |                                |

рон Ледебура на всех модификациях питательных сред. Расчетный коэффициент размножения у данного вида достигал 126,8 на среде с содержанием 1 зеатин + 1 УИК. На этой же среде у рододендрона японского также был отмечен высокий коэффициент размножения ( $K_p = 9,9$ ).

Особенностью рододендрона розового являлось образование тонких побегов с большим количеством сближенных междоузлий, что сделало невозможным подсчет. Поэтому расчетный коэффициент размножения для данного вида в таблице не представлен. Была отмечена еще одна особенность этого вида: при горизонтальном расположении микрочеренка, состоящего из 5–7 сильно сближенных междоузлий, и при соприкосновении узлов со средой через 4–5 нед. культивирования наблюдалось образование пучка аксиллярных побегов по 3–5 шт. в каждом узле, что приводило к многократному увеличению  $K_p$ . Добиться укоренения микропобегов этого вида можно было только в том случае, если эти пучки не были разделены.

При интенсивном размножении рододендрона Вазеи образовывались конгломераты, состоящие в основном из укороченных побегов. Но для успешного укоренения и последующего развития растений наиболее пригодны побеги длиной больше 10 мм.

Добиться элонгации побегов можно путем культивирования эксплантов на специальных средах. Для вересковых такой средой является среда Андерсона с пониженным содержанием цитокинина (соотношение ИУК: 2 и Р 1 : 5).

Важным моментом при получении растений-регенерантов является укоренение микропобегов. На этапе укоренения нами было изучено 2 способа аппликации ауксина, влияющего на формирование корневой системы:

- 1) непосредственное культивирование микропобегов на питательной среде, содержащей ауксин в невысоких концентрациях (1 мг/л);
- 2) обработка базальной части побегов ауксинами в более высокой концентрации (30–50 мг/л) в течение 3–6 ч с последующим культивированием на средах, свободных от регуляторов роста.

Результаты исследований показали, что наибольший процент укоренившихся растений наблюдался при замачивании микрочеренков в спиртовом растворе ИМК в концентрации 30 мг/л. Выход укоренившихся растений рододендрона Ледебура составил 100%, а рододендрона Смирнова – 66%, в контроле рододендрон Ледебура – 75–80%, а рододендрона Смирнова не превышал 50%. Причем положительное влияние кратковременных обработок проявлялось не только в увеличении процента укоренившихся растений, но и в качестве развивающихся корней. Формирование корней проходило без образования каллусной ткани. Очевидно, действие ауксинов для индукции ризогенеза необходимо только на первых этапах. Как показали наши исследования, дальнейший контакт развивающихся корней с этими веществами бесполезен и даже нежелателен.

Использование 2-го способа аппликации ауксина приводило к сокращению времени укоренения с 2,5–3 до 1–1,5 мес. Повышение частоты укоренения побегов возможно, связано, с одной стороны, с процессами оздоровления культивируемых эксплантов, а с другой – с реювенилизацией, увеличением в эксплантах доли молодых клеток, изменениями биохимического состава и подготовленностью тканей к регенерации.

Для успешной адаптации растений-регенерантов рододендронов к условиям *in vivo* мы использовали субстрат, состоящий из смеси верхового тор-

фа и песка в соотношении 1 : 1, с добавлением хвойной земли (полуразложившейся подстилки соснового леса). При соблюдении известных условий адаптации можно добиться 90–98%-й приживаемости регенерантов рододендронов.

При замедлении роста в первый год после высадки саженцев в открытый грунт в почвенную смесь, названную выше, отмечено хорошее их жизненное состояние. Через год наблюдается активный рост побегов, а в последующие годы и более раннее заложение цветочных почек. Растения-регенеранты могут быть использованы в дальнейшем как маточный материал для “зеленого черенкования”, так как имеют более высокую способность к ризогенезу. В результате проведенных исследований:

усовершенствована технология клонального микроразмножения некоторых видов рододендронов;

установлено, что морфогенез в культуре *in vitro* испытанных растений тесно связан с их генетическими особенностями, определяющими потенциальную возможность к регенерации;

установлено, что экспланты стерильных проростков легче регенерируют *in vitro* по сравнению с другими эксплантами, обнаруживают большую способность к образованию дополнительных побегов;

показана возможность увеличения коэффициента размножения различных видов, посредством введения в среду веществ с цитокининовой активностью;

ризогенез микропобегов рододендронов, как и у других представителей семейства *Ericaceae* (эрика, голубика, брусника и др.), можно осуществлять путем изменения способа аппликации индуктора корнеобразования;

создан банк стерильных культур 9 видов рододендронов, который служит одним из способов сохранения биоразнообразия растений *ex situ*.

Работа выполнена в рамках программы ОБН РАН “Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами” и рамках программы фундаментальных исследований Президиума РАН “Научные основы сохранения биоразнообразия России”.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Александрова М.С. Рододендроны. М.: Фитон+, 2001. 192 с.
2. Кондратович Р.Я. Рододендроны в Латвийской ССР. Рига: Зинатне, 1981. 332 с.
3. Гертнере Д.Х. Возможности клонального микроразмножения растений рода *Rhododendron* // Роль селекции в улучшении латвийских лесов. Рига, 1990. С. 98–104.
4. Молканова О.И., Чурикова О.А., Коновалова Л.Н., Окунева И.Б. Клональное микроразмножение интродуцированных сортов *Syringa vulgaris* L. // Вестн. МГУ. Сер. 16. 2002, № 4. С. 8–14.
5. Стахеева Т.С., Митрашенкова В.М., Горбунов Ю.Н. Особенности микроразмножения малораспространенных ягодных культур сем. *Vacciniaceae* // Матер. международной научн.-метод. конф. Мичуринск, 2003. С. 76–80.
6. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта с основами статистической обработки результатов исследований. М.: Агропромиздат, 1985. 352 с.

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

Поступила в редакцию 9.09.2004 г.

*Vasilieva O.G., Alexandrova M.S. Biological principles of clonal micropropagation and regeneration of introduced rhododendron species in vitro*

The technology of clonal micropropagation of rhododendron species has been improved. Genetic characteristics of propagated species have been found to be the most important factor that determines the value of reproduction coefficient under cultivation in vitro. At the same time the value of propagation coefficient can be increased by means of corresponding cytokinin growth regulator in the proper dose. An application of auxin is expedient at the stage of rooting.

УДК 581.144 + 581.145:582.734.3

**ЛОКАЛИЗАЦИЯ МИКРОЭЛЕМЕНТОВ  
У РЯБИНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ  
В ЗАВИСИМОСТИ ОТ УСЛОВИЙ  
МЕСТА ПРОИЗРАСТАНИЯ  
ВО ВЛАДИМИРСКОЙ ОБЛАСТИ**

*Е.Б. Кириченко, О.В. Шелепова, С.В. Иванова*

Рябина обыкновенная (*Sorbus aucuparia* L.) – наиболее распространенный вид рода *Sorbus* L., произрастающий в умеренном поясе Северного полушария. В естественных условиях растения этого вида широко распространены в составе лесов разного типа. Рябина отличается особой декоративностью и поэтому часто представлена в парках и посадках вдоль дорог, а также на усадебных участках. Плоды рябины используют для пищевых целей, в нетрадиционной и народной медицине.

В предыдущих исследованиях [1–9] было показано, что для растений естественных ценнопопуляций характерна изменчивость состава и количественных соотношений микроэлементов: в природных условиях формируются популяции растений, отличающиеся специфическими особенностями локализации микроэлементов в подземных и надземных (вегетативных и репродуктивных) органах. Поэтому изучение микроэлементного профиля представителей ценнопопуляций рябины обыкновенной, отобранных в отличающихся эколого-географических районах, позволяет оценить пределы внутривидового варьирования микроэлементного статуса этого вида. Согласно развиваемому нами представлению [1–9], генезис и поддержание микроэлементного статуса – один из важных составляющих механизмов формирования в эволюционном времени локальных экотипов, адаптированных к микроклиматическим режимам места обитания.

Цель данной работы, заключалась в изучении количественного содержания микроэлементов в основных органах рябины обыкновенной, изменения суммарного содержания и содержания отдельных микроэлементов на разных фазах роста и развития растений в зависимости от особенностей условий места произрастания во Владимирской области. На основании ожидаемых результатов предусматривалось подтвердить представление о форми-

ровании внутривидовых экотипов со специфическим составом микроэлементов основных вегетативных и репродуктивных органов.

Образцы растений рябины обыкновенной были отобраны в трех районах Владимирской области: 1) окраина г. Владимира (поселок Юрьево) – район, загрязненный промышленными и автомобильными выбросами; 2) поселок Красное Эхо (вблизи г. Гусь-Хрустальный) – район, загрязненный выбросами стекольного завода; 3) деревня Коняево (территория Владимирской Мещеры) – экологически благополучный район. В последующем изложении указанные выше опытные образцы именуются соответственно 1, 2, 3 ценопопуляциями. Исходя из нашей рабочей гипотезы они отождествлены с экотипами.

Для определения элементного состава однолетних побегов, листьев, цветений и плодов рябины использовали 4–5 образцов растений из каждого района. Сбор производили в весенний период – в фазу полного распускания листьев и начала роста побегов (середина мая); летний период – в фазу цветения (середина июня) и в фазу плодоношения (середина августа); в осенний период – в фазу отмирания листьев и замедления роста побегов (конец сентября). Содержание в образцах 10 эссенциальных микроэлементов (Fe, Mn, Zn, Cu, Sr, Ni, Co, Cr, Cd и Pb) было определено атомно-абсорбционным методом в трехкратной аналитической повторности по общепринятым методикам [10].

Анализ полученных данных показал, что содержание элементов варьирует в течение вегетационного периода в зависимости от фазы роста и развития растений и характеризуется выраженной органной специфичностью (рис. 1). Так, в весенний период (I фаза) в листьях трех экотипов рябины суммарное содержание микроэлементов составило 285,51–316,16 мг/кг. В дальнейшем к фазе цветения (II фаза), происходило существенное повышение суммарного содержания микроэлементов – прирост составил 28,0–50,0%. В фазе плодоношения (III фаза) выявлено некоторое снижение содержания элементов по сравнению со II фазой – на 12,1–22,2%. Осенью в период отмирания листьев (IV фаза) суммарное содержание элементов в листьях 1- и 2-го экотипов рябины уменьшилось по сравнению со II и III фазами развития, но оставалось на уровне весенних значений. Только для листьев 1-го экотипа рябины, произрастающей в относительно неблагоприятных экологических условиях было характерно увеличение содержания микроэлементов в течение всего вегетационного периода. Прирост составил ко II фазе – 42,8%, к III – 52,0% и IV фазе – 43,9% по сравнению с суммарным содержанием микроэлементов в листьях весной.

Для однолетних побегов характерна несколько иная динамика содержания микроэлементов в течение периода вегетации растений: максимальный уровень микроэлементов выявлен во II фазе развития (прирост на 22,9–30,8% по сравнению с весенним данным показателем) и отток элементов в III и, особенно, IV фазах роста и развития. Снижение суммарного содержания элементов в III фазе составило 15,1–25,6%, в IV – 36,6–52,4%.

Наши исследования показали, что интенсивное накопление микроэлементов как в однолетних побегах, так и листьях в фазе цветения сопровождается значительным поступлением элементов в соцветия рябины – в данных органах зафиксировано максимальное суммарное содержание микроэлементов у всех трех экотипов растений. Вместе с тем в плодах рябины

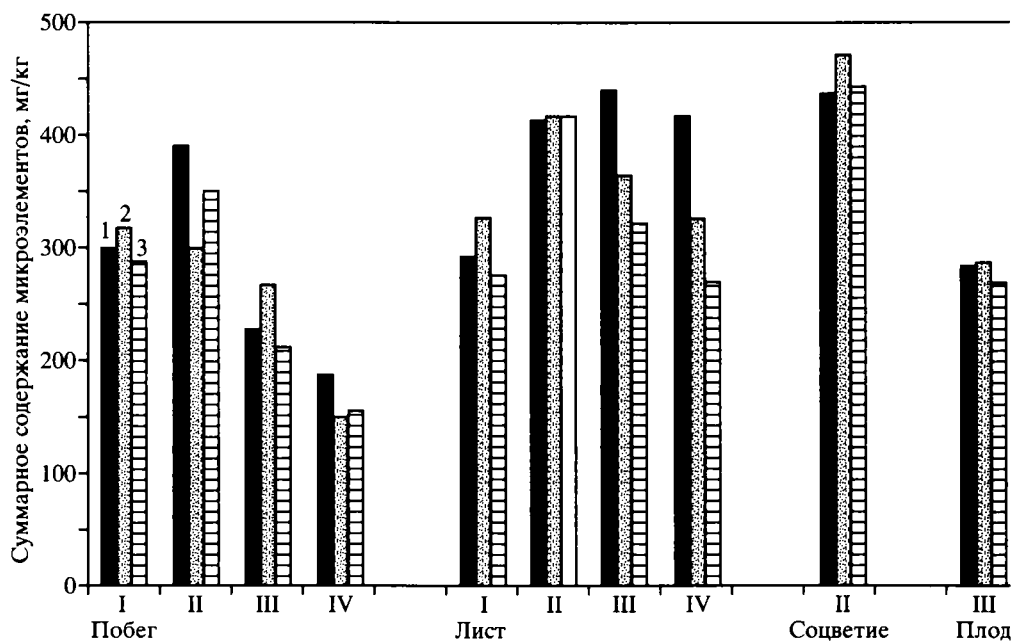


Рис. 1. Динамика накопления микроэлементов органами рябины по фазам роста и развития

I – фаза полного распускания листьев, II – цветения, III – плодоношения, IV – отмирания листьев; 1–3 – экотипы

суммарное содержание элементов невелико – в целом составляет 55–64% по сравнению с данным показателем в соцветиях растений. В то же время установлена определенная избирательная способность плодов аккумулировать отдельные элементы, в частности Zn, Cr, Ni и Cd (рис. 2). Содержание этих элементов в плодах трех экотипов рябины обыкновенной несколько выше средних показателей, характерных для лекарственных растений Нечерноземной зоны РФ [11]. Содержание железа, стронция, меди и кобальта существенно ниже указанных показателей.

Ранее нами было констатирувано, что для растений, содержащих повышенные концентрации Zn, также характерно накопление такого токсичного элемента, как Cd, – данный элемент относится к I классу токсичности. Это обусловлено химическим сродством этих двух элементов. Поэтому участие Zn, ярко выраженного элемента-биофила, в метаболических процессах, особенно в репродуктивных органах, приводит к увеличению содержания в них и Cd. Аналогичное явление установлено нами и в развивающихся плодах трех экотипов рябины – накопление высоких концентраций цинка (47,9–59,5 мг/кг) влечет за собой значительный рост содержания кадмия (0,20–0,31 мг/кг), что должно стать предметом специального исследования.

В данной работе четко проявляется тенденция перераспределения микроэлементов между органами растения. Так, если в весенний период суммарное содержание микроэлементов в листьях и однолетних побегах практически одинаковое, то в дальнейшем в течение периода вегетации содержание микроэлементов в однолетних побегах значительно ниже, чем в листьях.

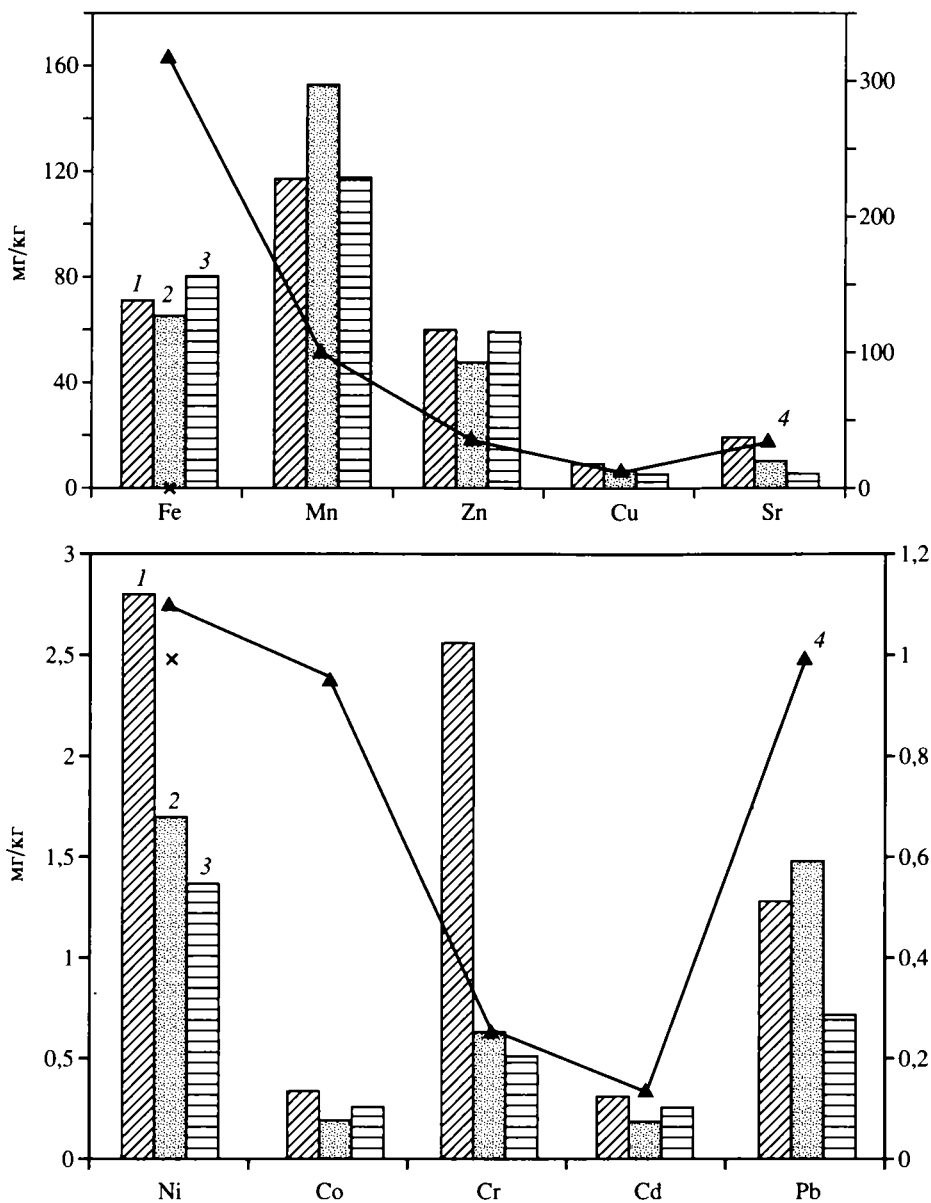


Рис. 2. Содержание микроэлементов в плодах трех экотипов рябины  
1-3 – экотипы, 4 – среднее по Нечерноземью

Для всех трех экотипов рябины характерно снижение отношения суммарного содержания микроэлементов в побегах к их содержанию в листьях (табл. 1).

Из наших данных видно, что растениям природных популяций свойственна значительная вариабельность элементного состава. Важно оценить происхождение внутривидового варьирования микроэлементного профиля растений: в какой степени оно обусловлено филогенетическим происхождением, а в какой – эколого-геохимическими условиями произрастания от-

Таблица 1

*Динамика отношения суммарного содержания  
микроэлементов в побегах  
к их содержанию в листьях рябины по фазам роста  
и развития*

| Экотип | Фаза роста и развития |      |      |      |
|--------|-----------------------|------|------|------|
|        | I                     | II   | III  | IV   |
| 1-й    | 1,02                  | 0,93 | 0,51 | 0,45 |
| 2-й    | 0,97                  | 0,72 | 0,73 | 0,46 |
| 3-й    | 1,04                  | 0,84 | 0,65 | 0,57 |

дельных особей вида. Хотя определить долевое участие каждого из параметров чрезвычайно сложно, сравнительная характеристика распределения микроэлементов по органам у трех экотипов рябины позволила выделить тенденции локализации отдельных элементов, обусловленные филогенетическими особенностями данного вида (табл. 2):

Fe – минимальное содержание элемента характерно для однолетних побегов, постепенно оно возрастает в листьях и достигает максимального значения в соцветиях.

Mn – у двух (1-й и 2-й) экотипов рябины максимальное содержание марганца зафиксировано в побегах, содержание элемента в листьях несколько ниже и минимальная концентрация выявлена в соцветиях. Для 2-го экотипа характерен несколько иной характер распределения элемента.

Zn – максимальное содержание элемента зафиксировано в соцветиях трех экотипов, в побегах – средние уровни и минимальное количество Zn установлено в листьях рябины.

Si – для 1-го и 2-го экотипов характерно практически одинаковое содержание элемента в побегах и листьях растений и высокие концентрации меди в соцветиях. У 3-го экотипа рябины (из экологически благополучного района) содержание элемента во всех изученных органах находилось на одном уровне.

Sr – у всех экотипов определено максимальное содержание стронция в побегах, снижение концентрации элемента в листьях и минимальное его количество в соцветиях.

Ni – тип распределения никеля в органах рябины аналогичен распределению железа. Минимальное содержание выявлено в побегах, постепенный рост концентрации в листьях и максимальные уровни элемента в соцветиях.

Co – содержание кобальта в побегах и соцветиях трех экотипов растений на одинаковом уровне, минимальное количество элемента зафиксировано в листьях.

Cr – проявился постепенный рост содержания хрома от побегов к листьям, однако в соцветиях зафиксировано минимальное количество элемента.

Cd – содержание кадмия постепенно увеличивалось от побегов к листьям и достигло максимального уровня в соцветиях растений.

Pb – этот элемент, как и Cd, относится к 1-му классу токсичности и характеризуется низкой биологической доступностью. Поэтому в отсутствие аэрогенного загрязнения, характерного для 3-го экотипа рябины, минимальное количество свинца зафиксировано в репродуктивных органах, в частно-



Таблица 2

*Содержание микроэлементов в органах трех экотипов рябины обыкновенной  
в фазе цветения (в мг/кг)*

| Элемент | 1-й экотип |        |        | 2-й экотип |        |        | 3-й экотип |        |        |
|---------|------------|--------|--------|------------|--------|--------|------------|--------|--------|
|         | побег      | лист   | цветок | побег      | лист   | цветок | побег      | лист   | цветок |
| Fe      | 64,11      | 124,44 | 187,57 | 40,77      | 135,96 | 192,63 | 36,03      | 135,84 | 190,29 |
| Mn      | 218,22     | 216,66 | 164,36 | 190,59     | 220,42 | 206,12 | 233,89     | 216,49 | 178,59 |
| Zn      | 40,58      | 15,83  | 42,26  | 36,45      | 28,67  | 45,23  | 37,70      | 25,08  | 54,53  |
| Cu      | 4,83       | 4,78   | 10,36  | 7,22       | 6,32   | 9,81   | 6,58       | 6,18   | 6,08   |
| Sr      | 55,53      | 40,99  | 18,43  | 22,67      | 19,63  | 10,06  | 34,08      | 28,99  | 9,94   |
| Ni      | 1,06       | 3,11   | 10,36  | 0,16       | 3,99   | 7,00   | 0,54       | 3,51   | 4,02   |
| Co      | 0,67       | 0,41   | 0,50   | 0,38       | 0,10   | 0,21   | 0,62       | 0,35   | 0,68   |
| Cr      | 0,07       | 0,08   | 0,03   | 0,10       | 0,15   | 0,05   | 0,18       | 0,28   | 0,10   |
| Cd      | 0,10       | 0,14   | 0,21   | 0,09       | 0,17   | 0,20   | 0,05       | 0,16   | 0,20   |
| Pb      | 4,09       | 9,06   | 4,14   | 1,70       | 2,37   | 1,80   | 1,83       | 1,98   | 0,71   |

сти в соцветиях. При наличии воздушных источников поступления элемента, характерного для 2-го и особенно 1-го экотипов рябины, максимальное количество свинца обнаружено в листьях.

Наблюдаемая четкая направленность распределения элементов по органам (минимальное количество в побегах, постепенное увеличение в листьях и максимум в соцветиях) позволила нам отнести железо, никель и кадмий к группе элементов с высокой степенью подвижности. К элементам со слабой подвижностью отнесены марганец, стронций, хром и свинец.

Вместе с тем из полученных данных видно, что экологические условия произрастания играют важную роль в процессах формирования микроэлементного статуса растений рябины обыкновенной. Наличие аэрогенных промышленных и автомобильных выбросов, повышенные концентрации элементов в почвах обусловили более высокие уровни ряда элементов, таких как Fe, Sr, Ni и Pb, в органах 1-го и 2-го экотипов рябины обыкновенной (см. рис. 1 и 2).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное исследование микроэлементного статуса трех ценопопуляций рябины обыкновенной показало четкую направленность распределения элементов по отдельным органам в сезонном развитии: максимальное содержание микроэлементов в однолетних побегах, листьях и соцветиях в фазе цветения и снижение суммарного количества элементов в фазе отмирания листьев и замедления ростовых процессов.

Плоды рябины обыкновенной являются аккумуляторами таких элементов, как цинк, хром, никель и кадмий.

К элементам со слабой подвижностью относятся марганец, стронций, хром и при определенных условиях (при отсутствии воздушных источников поступления) свинец. Железо, никель и кадмий проявили способность активной транслокации по органам, следовательно, им свойственна высокая мобильность. Совокупность полученных экспериментальных данных свиде-

тельствует в пользу развиваемой нами концепции о микроэлементном статусе как важном составляющем механизме формирования локальных специфических экотипов в процессах микроэволюционной дивергенции видов.

Настоящая работа выполнена при финансовой поддержке Экспертного совета по ведущим научным школам (грант НШ-1864.2003.4) и Отделения биологических наук РАН (в рамках Программы "Фундаментальные основы управления биоресурсами").

## ЛИТЕРАТУРА

1. Кириченко Е.Б., Пименова М.Е., Чагвардиефф П. и др. Особенности аккумуляции тяжелых металлов в растениях в природных условиях // IV съезд ВОФР. Междунар. конф. "Физиология растений – наука III тысячелетия". М.: ИФР РАН, 1999. Т. 1. С. 378–379.
2. Кириченко Е.Б., Чагвардиефф П., Мартынов О.Л. и др. Действие тяжелых металлов на высшие растения // II(X) съезд Рус. ботан. о-ва "Проблемы ботаники на рубеже XX–XXI веков". СПб., БИН РАН, 1998. Т. 1. С. 171.
3. Старчук Н.О., Горбунов В.В., Кириченко Е.Б., Масикевич Ю.Г. Особенности накопления радионуклидов цезия, стронция и калия корневищами родиолы розовой // Бюл. Гл. ботан. сада. 1996. Вып. 173. С. 133–136.
4. Старчук Н.А., Кириченко Е.Б., Масикевич Ю.Г. Элементный состав корневищ родиолы розовой и корнеобитаемого слоя почв Карпат // Там же. 1993. Вып. 168. С. 112–116.
5. Пименова М.Е., Шелепова О.В., Кириченко Е.Б., Сафронова Л.М. Методический подход к эколого-географической оценке микроэлементного состава ценопопуляций лекарственных растений России // III Междунар. симпозиум по новым и нетрадиц. растениям и перспективам их практ. использования. Пушино: РАСХН, 1999, Т. 2. С. 137–139.
6. Шелепова О.В., Пименова М.Е., Кириченко Е.Б. Элементный состав ряда дикорастущих лекарственных растений // Тез. докл. V съезд ОФР России и Междунар. конф. "Физиология растений – основа фитобиотехнологии". Пенза, 2003. С. 230.
7. Шелепова О.В., Пименова М.Е., Кириченко Е.Б., Сафронова Л.М. Содержание микроэлементов в корневищах девясила высокого (*Inula helenium* L.) в зависимости от экологических условий обитания растений // Морфофизиология специализированных побегов многолетних травянистых растений. Сыктывкар, 2000. С. 174–176.
8. Kirichenko E.B., Chagvardieff P., Shelepova O.V. et al. Heavy metals accumulation in higher plants: implication for phytoremediation and phytotherapeutics // The World congress of Biotechnology. Frankfurt a. M., 2000. Vol. 3. P. 428–430.
9. Kirichenko E.B., Coudret A., Sallanon H. et al. Maintenance of biodiversity of native and cultivated flora: Physiological and biotechnological approaches // XXV Intern. horticultural Congr. Brussels, 1998. P. 505.
10. Практикум по агрохимии. М.: Изд-во МГУ, 2001. С. 417–422.
11. Пименова М.Е., Шелепова О.В., Сафронова Л.М. Региональные особенности микроэлементного состава лекарственных растений Нечерноземной полосы и Алтая в сопоставлении с гигиеническими нормативами // Нетрадиционные: природные ресурсы, инновационные технологии и продукты: Сб. научн. тр. М.: РАЕН, 2004. Вып. 11, ч. 2. С. 27–37.

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

Поступила в редакцию 15.12.2004 г.

## SUMMARY

### *Kirichenko E.B., Shelepova O.V., Ivanov S.V. Localization of microelements in mountain ash depending on habitat conditions in Vladimir Province*

The composition and relative content of ten microelements (Fe, Cu, Zn, Ni, Cr, Mn, Cd, Sr, Co, Pb) were determined in vegetative and reproductive organs of trees in three habitats that differed widely in the rate of anthropogenic pollution. The results corroborate the hypothesis, proposed earlier, that wild plants are characterized by significant variability of microelement status. The authors believe that the plant ecotypes with different localization of microelements in plant organs are formed in natural conditions.

УДК 632.9:582.973

## ЭНТОМО-ФИТОПАТОЛОГИЧЕСКИЙ МОНИТОРИНГ ИНТРОДУКЦИОННОЙ ПОПУЛЯЦИИ ЖИМОЛОСТИ СИНЕЙ (*LONICERA CAERULEA*)

А.Г. Куклина, Л.Н. Мухина, А.В. Дымович

При интродукции растений происходят изменения состава патогенной микрофлоры и энтомофауны. Знание их видовой принадлежности необходимо для успешного культивирования растений. Интродукционная популяция жимолости синей (*Lonicera caerulea* L., *Caprifoliaceae*) в Главном ботаническом саду, включающая несколько десятков отборных съедобных форм, регулярно обследуется специалистами отдела защиты растений с целью выявления вредителей и болезней [1–6]. В последние годы наблюдается усыхание ветвей, иногда выпадение отдельных кустов. У большинства форм ежегодно к июлю–августу окраска листовой пластинки становится темно-бурой, листья нередко скручиваются, а в 2002–2003 гг. был отмечен преждевременный листопад.

В период 1984–2004 гг. целенаправленно проводили энтомо-фитопатологическое изучение культурной популяции этого вида на участке отдела природной флоры. Особое внимание было сосредоточено на тех формах, у которых зафиксированы симптомы повреждений, а в дальнейшем диагностированы болезни или вредители. Микроскопирование грибов осуществляли после выдерживания образцов во влажной камере.

В результате мониторинга оказалось, что ухудшение состояния жимолости синей происходит преимущественно не от болезней, а от комплекса вредителей. Наибольший вред наносят клещи (отряд *Acariformes*), кокциды (подотряд *Coccoidea*) – щитовки, ложнощитовки и червецы.

Опасным вредителем является акациевая ложнощитовка (*Parthenolecanium corni* Bouche), которая высасывает сок из ветвей, побегов и листьев (рис. 1). Она доминирует на жимолости синей в ГБС РАН, выявлена в 2002 г., а ранее в Санкт-Петербурге [7]. Этот вредитель, поселяющийся на 150 видах растений, в том числе на различных жимолостях в насаждениях Москвы и европейской части России. Меры борьбы: в связи с растянутым периодом отрождения личинок проводят двукратное опрыскивание растений в конце июня–июле с интервалом в 10–15 дней актелликом 0,2%, рогором 0,2%, конфидором 0,15%.



Рис. 1. Акациевая ложнощитовка (*Parthenolecanium corni*)  
на побеге жимолости синей

Опасна яблоневая запятовидная щитовка (*Lepidosaphes ulmi* L.), распространенная повсеместно и обнаруженная на жимолости синей в 2002 г. Полифаг, повреждающий более 30 видов растений. Личинки и самки питаются соком стволов и ветвей, вызывая их потемнение и высыхание. При сильном развитии вредителя возможна гибель растений. Ползающие личинки (бродяжки) обладают высокой парусностью, переносятся ветром на значительные расстояния. Их расселение возможно с одеждой, обувью и садовым инвентарем. В 2001 г. обнаружены единичные особи ивовой щитовки



Рис. 2. Отмирание ветвей, пораженных кленовым мучнистым червецом (*Phenacoccus aceris*)

(*Chionaspis salicis* L.), зафиксированные на съедобных сортах жимолости в других регионах [7]. **Меры борьбы:** отбор здорового посадочного материала, опрыскивание растений в период появления “бродяжек” карбофосом 0,2%, актелликом 0,2%, конфидором 0,15%.

На коре побегов и листьях жимолости поселяется кленовый мучнистый



Рис. 3. Пятнистость от сажистых грибов – фумага (*Fumago vagans*) – на верхней (а) стороне листа жимолости, от микроскопического клеща – на нижней стороне листа (б)

червец (*Phenacoccus aceris* Sign.) – полифаг, обитающий на различных деревьях и кустарниках. Первоначально он был отмечен в 2003 г. в единичных случаях. Условия лета 2004 г. оказались наиболее благоприятными для массового распространения этого вредителя, что привело к сильному повреждению и даже усыханию побегов на растениях (рис. 2), хотя ранее сообщалось о его слабой вредоносности в Москве [2, 4]. Меры борьбы: опрыскивание в конце июня или начале июля актелликом 0,2%, рогором 0,2%, хлорофосом 0,2%.

Летом 2004 г. на нижней стороне листьев жимолости синей был выявлен микроскопический четырехногий клещ (пока не идентифицирован). По внешнему виду он похож на цикламенового клеща (*Tarsonemus pallidus* Banks.) с продолговатым сегментированным телом желтого или оранжевого цвета. Из-за него снизу листа появляются коричневые бесформенные пятна в виде “кляксы” (рис. 3), часть которых покрыта белым войлоком. Впоследствии эти пятна сливаются, занимая сплошь всю поверхность листа. При сильной степени поражения, что наблюдается, чаще всего, в загущенных посадках, листья засыхают и преждевременно опадают. Клещ влаголюбив и особенно активно размножаются в условиях повышенной влажности (более 70%). Меры борьбы: прочистка загущенных посадок, обработка инсектицидами и акарицидами (омайт, ортус, маврик).

В затененных местах поселяется жимолостный клещ (*Aceria xylostei* Can.). Он высасывает сок из листьев, в результате чего они заворачиваются вверх и становятся гофрированными (рис. 4). Поражает некоторые виды *Lonicera* [1–3]. Меры борьбы: опрыскивание рогором 0,2%, конфидором 0,15%.



Рис. 4. Лист жимолости синей, поврежденный жимолостным клещом (*Aceria xylostei*)

Эпизодически в интродукционной популяции жимолости синей можно отыскать паутинового клеща обыкновенного (*Tetranychus urticae* Koch.), известного для этой культуры [1, 2], но пока не наносящего серьезного урона. На нижней стороне листа он плетет паутину и питается растительным соком, вызывая засыхание и опадание листьев. Развитию благоприятствует жаркая и сухая погода. Меры борьбы: опрыскивание фитовермом 0,2%, конфидором 0,15%.

Ослаблению жимолости синей способствуют два вида тли [5, 6], которые высасывают сок из молодых приростов и листьев и к тому же являются переносчиками вирусов картофеля (PYX, PYY) и огуречной мозаики (CMV). При появлении жимолостно-злаковой тли (*Rhopalomyzus loniceræ* Sieb.) листья желтеют сплошь или пятнами, а их края слегка загибаются вниз либо свертываются поперек или наискосок. Из-за жимолостной верхушечной тли (*Semiaphis tataricæ* Aiz.) молодые верхушечные листья сгибаются пополам, скручиваются и погибают, от чего приостанавливается рост побегов и усиливается их ветвление. Меры борьбы: летние обработки от тли малоэффективны, опрыскивание рогором 0,2%, актелликом 0,2% проводят ранней весной до распускания почек.

В меньшей степени интродукционные образцы и съедобные формы жимолости страдают от пилильщиков, жуков и бабочек. Они снижают декоративные качества кустарников, но пока не было отмечено масштабного выпадения растений. Ложногусеница жимолостного полосатого пилильщика (*Zaraea fasciata* L.) выедает на листьях отверстия разной формы. Личинка жимолостного усача (*Oberea pupillata* Gyllh.) питается сердцевинной побегов, а жук выгрызает листовую ткань. Однажды на старых кустах была обнаружена жимолостная узкотелая златка (*Agrilus caeruleus* АВТ). Меры борьбы:



опрыскивание хлорофосом 0,2% от жуков в периоды их массового обнаружения, от личинок – внутрирастительные инсектициды, рогор 0,2%.

В литературе имеются сведения о повреждениях этой культуры жимолостным полосатым пилильщиком (*Zaraea fasciata* L.), жимолостной молью-пестрянкой (*Lithocolletis emberizaepennella* Buck.), жимолостным минером (*Phytogromyza xylostea* R.D.) [2], а также смородинной (*Pandemis ribeana* Hb.) и розанной листовертками (*Cacoecia rosana* L.). Для плодов опасна жимолостная пальцекрылка (*Platiptilia caladactyla* Den et Schiff.), питающаяся ягодной мякотью и семенами [7, 8].

При повышенной влажности воздуха создаются оптимальные условия для развития грибных болезней, таких как рамуляриоз (*Ramularia lonicerae* Vogl.). При появлении этого возбудителя на листьях жимолости синей (как и на жимолости татарской) хорошо заметны небольшие бурые пятна с беловатым налетом либо вместо налета встречаются одни склероции [9]. В течение последних 20 лет дважды (в 1984 г. и 2002 г.) отмечали эпифитотии рамуляриоза.

У некоторых образцов в интродукционной популяции жимолости синей на листьях обнаружены еще четыре вида гриба, вызывающие пятнистости. *Cercospora periclymeni* Wint. – церкоспороз, округлые или угловатые пятна, диаметром 2–4 мм, коричневого цвета, бледнеющие со временем. *Lasiobotrys lonicerae* Kunze – коричневые пятна. *Phyllosticta vulgatis* Desm. – округлые пятна, вначале оливкового цвета, затем светлеющие и с темной каймой (пикниды на верхней стороне пятна). *Coniothyrium olivaceum* Bon. – неправильно округлые светло-коричневые пятна, резко ограниченные зеленовато-черной каймой, одинаковые с обеих сторон листа. **Меры борьбы:** двукратное опрыскивание с интервалом в 10–14 дней цинебом 0,4%, фундазолом 0,2%.

Другие болезни зафиксированы в единичных случаях и поражают растения в слабой степени. Усыхание верхушек ветвей (*Pestalotia affinis* Sacc. et Vogl) было выявлено на жимолости синей в 2003–2004 гг. Согласно данным из Новосибирска [9], причиной отмирания побегов может быть и *Phoma minutula* Sacc.

При распространении гриба *Phellinus lonicerinus* (Bond.) Bond. et Sing появляется белая коррозийно-деструктивная гниль сердцевины стволиков, вызывающая гибель целых кустов жимолости. **Меры борьбы:** При сильном поражении растений вырезают и уничтожают пораженные побеги, опрыскивание фундазолом 0,2%.

В отдельные годы листья покрывает мучнистая роса. Для *Phyllactinia suffulta* Sacc. характерен нежный беловатый налет на нижней стороне листьев, исчезающий со временем. Для *Microsphaera lonicerae* (DC) Wint. – белый налет, покрывающий обе стороны листа сплошь или отдельными пятнами. Листья деформируются и постепенно усыхают. **Меры борьбы:** опрыскивание кустов топсином М 0,2%, фундазолом 0,2%, медно-мыльной жидкостью 1%, коллоидной серой 0,4%. В течение лета проводят 2–3 обработки с интервалом 10–14 дней.

Причиной темного налета на верхней стороне листьев жимолости синей является сажистый грибок (*Fumago vagans* Pers.), распространенный на растениях, пораженных тлей, клещом и другими сосущими вредителями (см. рис. 3, а). Фумаго найден в естественных местообитаниях этого ягодного кустарника [10].



Список болезней, представляющих потенциальную угрозу голубым жимолостям, значительно шире. В Центральном сибирском ботаническом саду СО РАН [8] выявлены возбудители нескольких видов пятнистости: *Phyllosticta lonicerae* Westd. – красновато-оливковые пятна (в 2000 г. пострадало 97% образцов с Камчатки); *Septoria xylostei* Bacc. et Wint. – светло-серые пятна; *Ascochyta tenerrima* Sacc. et Roum – бурые пятна; *Colletotrichella periclymeni* (Desm.) Hoehn. – оливково-бурые пятна и серой гнили листьев – *Botrytis cinerea* Pers. Все эти заболевания были отмечены в ГБС, но только на других видах рода *Lonicera* [2, 3].

Устойчивость интродукционных видов к вредителям и болезням зависит от иммунитета растения, а также от приемов агротехники возделывания культуры. Полученные в результате обследования сведения позволят сохранить коллекцию ценных сортов и съедобных форм жимолости за счет правильного использования средств защиты растений.

Авторы статьи выражают благодарность сотрудникам ГБС РАН А.Н. Швецову и А.С. Рябченко за компьютерную обработку иллюстраций.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 03-04-48094 и Программы ОБН РАН “Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами”.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Скворцов А.К., Куклина А.Г. Голубые жимолости. М: Наука, 2002. 160 с.
2. Синадский Ю.В., Корнеева И.Т., Добрачинская И.Б. и др. Вредители и болезни цветочно-декоративных растений. М.: Наука, 1982. 592 с.
3. Синадский Ю.В., Козаржевская Э.Ф., Мухина Л.Н. и др. Болезни и вредители растений-интродуцентов. М.: Наука, 1990. 272 с.
4. Козаржевская Э.Ф. Вредители декоративных растений: Щитовки, ложнощитовки, червецы. М.: Наука, 1982. 360 с.
5. Прокошина И.И., Шатило В.И., Келдыш М.А. Контроль распространения вирусов жимолости и георгины // Бюл. Гл. ботан. сада. 1990. Вып. 157. С. 69–72.
6. Келдыш М.А., Куклина А.Г., Червякова О.Н. Мониторинг вирусных болезней на видах рода *Lonicera* L. в ГБС РАН // Там же. 2002. Вып. 184. С. 132–139.
7. Плеханова М.Н. Жимолость синяя в саду и питомнике. СПб.: ВНИИР, 1998. 66 с.
8. Журавлев И.И., Селиванова Т.Н., Черемисов Н.А. Определитель грибных болезней деревьев и кустарников. М.: Лесн. пром-сть, 1979.
9. Пицальникова Е.Ф. Видовой состав возбудителей грибных болезней жимолости в ЦСБС СО РАН // Современная микология в России: Первый съезд микологов России. М.: Нац. акад. микологии, 2002. С. 202.
10. Миловидова Л.С., Липовицкая Н.Ю. Некоторые вредоносные болезни дикорастущих ягодных растений в Томской области // Продуктивность дикорастущих ягодников и их хозяйственное использование. Киров, 1972. С. 50–52.

Главный ботанический сад Н.В. Цицина РАН,  
Москва

Поступила в редакцию 15.09.2004 г.

#### SUMMARY

**Kuklina A.G., Mukhina L.N., Dymovich A.V. Entomological-phytopathological monitoring of introduction populations of blue honeysuckle (*Lonicera caerulea* L.)**

The diseases and pests, damaging honeysuckle plantations, were registered in the MBG RAS. The widely distributed polyphages *Parthenolecanium corni* Bouche and *Lepidosaphes ulmi* L. as well as a microscopic mite appeared to be the most dangerous pests. *Ramularia lonicerae* Vogl. Was considered to be the most dangerous fungous disease. The methods of plant protection are presented.

# ВИРУСОЛОГИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *HOSTA* В КОЛЛЕКЦИЯХ БОТАНИЧЕСКИХ САДОВ ЛИТВЫ

М. Навалинскене, М. Самуйтене

Род хоста (*Hosta* Trat.) принадлежит семейству *Hostaceae* В. Mathew. и насчитывает более 40 видов, распространенных, в основном, в Китае, Корее и Японии. В Литве в коллекциях ботанических садов, а также у цветоводов-любителей насчитывается более 11 видов и множество сортов хост. Данные растения ценятся как лиственно-декоративные и теневыносливые. Растения относительно устойчивые к болезням, однако в литературе отмечено, что в США на видах хоста идентифицировано 4 вируса: X-вирус хосты (*Hosta X potexvirus*), кольцевой пятнистости томата (*Tomato ringspot nepovirus*), некротической пятнистости бальзамина (*Impatiens necrotic spot tospovirus*) и вирус из группы тобравируса, который родствен с вирусами раннего побурения гороха и погремковости табака. Приведены сведения о трех неидентифицированных изометрических вирусах, выявленных с помощью электронной микроскопии и анализа днРНК у растений хоста с хлоротической кольцевой пятнистостью, некрозом жилок и межжилковым хлорозом [1, 2].

Цель настоящей работы – идентификация вирусов, поражающих хосты, изучение их биологических свойств, определение морфологии частиц и выделение антигена вируса кольцевой пятнистости томата.

Образцы для экспериментальных исследований были собраны в коллекциях ботанических садов университетов (Вильнюсского, Каунасского Витутаса Великого, Клайпедского), Опытной станции полевого цветоводства, в частных коллекциях и у цветоводов-любителей.

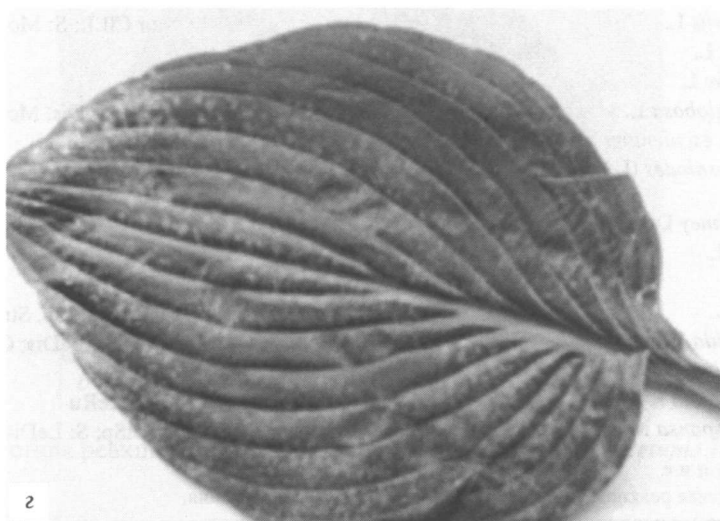
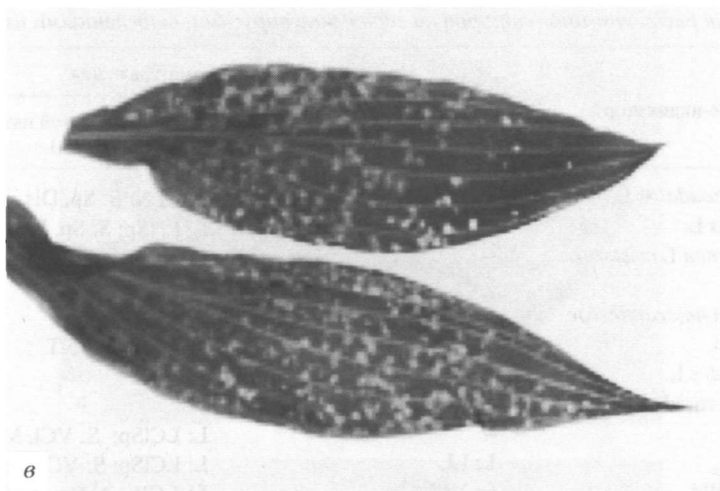
Идентификацию вирусов проводили методами растений-индикаторов [3–5], электронной микроскопии (ЭМ) [6, 7] и серологическим [7]. В качестве тест-растений были использованы *Amaranthus caudatus* L., *A. paniculatus* L., *Celosia argentea* f. *cristata* (L.) Kuntze, *Chenopodium amaranticolor* Coste et Reyn., *C. ambrosioides* L., *C. foetidum* Schrad., *C. murale* L., *C. quinoa* Willd., *C. urbicum* L., *Cucumis sativus* L., *Datura metel* L., *D. stramonium* L., *Gomphrena globosa* L., *Lycopersicon esculentum* Mill., *Nicandra physalodes* (L.) Gaertn., *Nicotiana debney* Domin., *N. glutinosa* L., *N. rustica* L., *N. tabacum* L., *Petunia hybrida* Vilm., *Phaseolus vulgaris* L., *Physalis floridana* Rybd., *Tetragonia expansa* Muir. Инокулюм готовили в 0,1 М фосфатном буфере pH 7,0 с вирусстабилизирующими добавками (0,02% меркаптоэтанола, 0,01% тиогликолевой кислоты и 2,5% сульфата никотина). Очистку вируса кольцевой пятнистости томата (ВКПТом) проводили по модифицированной нами методике [8]. Исходный материал гомогенизировали в 0,05 М фосфатном буфере pH 7,3 (гомогенизатор типа 302, при 14000 об/мин, соотношение навески растительного материала и буфера 1 : 3). Гомогенат осветляли добавлением 5%-ного хлороформа. Вирусы из раствора осаждали 8%-ным полиэтиленгликолем (М 6000) в присутствии 1,5%-ного натрия хлористого. Вирусы растворяли в 0,05 М фосфатном буфере pH 7,3. Дальнейшую очистку вирусного препарата проводили посредством 2 циклов дифференциального центри-



Рис. 1. Симптомы вирусного поражения на листьях *Hosta crispula* (а), *H. fortunei* (б), *H. lancifolia* (в), *H. plantaginea* (з)

фугирования (на 20%-ной сахарозной “подушке” при 28000 об/мин 3 ч и при 8000 об/мин 10 мин). Ультрацентрифугирование проводили на VAC-601.

Пораженные растения с ярко выраженными симптомами были найдены среди нескольких видов хост: вздутой (*H. ventricosa* (Salisb.) Stearn), курчавой (*H. crispula* F. Maekawa) (рис. 1, а), Форчуна (*H. fortunei* (Baker) L. H. Bailey) (рис. 1, б), ланцетолистной (*H. lancifolia* Engl.) (рис. 1, в) и подорожниковой (*H. plantaginea* (Lam.) Asch.) (рис. 1, з). На листьях больных растений были обнаружены светло-зеленые пятна различной величины и формы (кольцевые и полукольцевые). Позже пятна приобретали желтоватые, желтовато-коричневые оттенки, увеличивались, некротизировались и приводили к гибели листьев. Сильно пораженные растения были меньше нормальных, хуже цвели и образовали меньше цветков.



В препаратах из образцов пораженных хост были обнаружены изометрические вирусные частицы, диаметром около 28 нм. В некоторых образцах была обнаружена смешанная инфекция. Кроме изометрических, были найдены палочковидные частицы около 300 нм длиной. Для идентификации вирусов инокулировали целый набор растений-индикаторов (см. таблицу). По симптомам на тест-растениях и результатам ЭМ были определены два вируса: мозаики табака (ВТМ, *Tobacco mosaic tobamovirus*) и кольцевой пятнистости томата (ВКПТом, *Tomato ringspot nepovirus*). Типичные симптомы для ВТМ были отмечены на *N. glutinosa* (рис. 2, а), *C. amaranticolor*, *C. quinoa*, *D. stramonium*, *N. physalodes*, *P. hybrida* (рис. 2, б), которые реагировали местной реакцией. Наличие данного вируса было подтверждено серологически, в препаратах ЭМ были обнаружены палочковидные вирусные частицы длиной 300 нм (рис. 3). Определены параметры стабильности вируса: точка термической инактивации (ТТИ) около 95°, точка предельного разведения (ТПР) –  $10^{-7}$ . Многолетние наши исследования дают возможность утверж-

| Растение-индикатор                                     | Вирус и симптом поражения  |   |                          |
|--|----------------------------|---|--------------------------|
|  | Вирус мозаики табака (ВТМ) | Вирус кольцевой пятнистости томата (ВКПТом) |                          |
| <i>Amaranthus caudatus</i> L.                          | L: LL                      | L: LLN; S: Sp, Dis                          |                          |
| <i>A. paniculatus</i> L.                               | L: LL                      | L: LNSp; S: Sp, LeDis                       |                          |
| <i>Celosia argentea</i> f. <i>cristata</i> (L.) Kuntze | –                          | L: DBrRi; S: VCl, LeDis, BrSp, Ln           |                          |
| <i>Chenopodium amaranticolor</i> Coste et Reyn         | L: LL                      | L: CILL; S: VStu, TR, NT                    |                          |
| <i>C. ambrosioides</i> L.                              | L: LL                      | L: NLL                                      |                          |
| <i>C. foetidum</i> Schrad.                             | L: LL                      | –   |                          |
| <i>C. murale</i> L.                                    | –                          | L: LCISp; S: VCl, Mo, N, LeDis              |                          |
| <i>C. urbicum</i> L.                                   | L: LL                      | L: LCISp; S: VCl, LeDis                     |                          |
| <i>C. quinoa</i> Willd.                                | L: YLL                     | L: LCISp,N,Dis; S: Cl, N, LeDis, ApN        |                          |
| <i>Cucumis sativus</i> L.                              | 0                          | L: N or CILL; S: Mo                         |                          |
| <i>Datura metel</i> L.                                 | L: DotLLN                  | –   |                          |
| <i>D. stramonium</i> L.                                | L: NSp                     | –   |                          |
| <i>Gomphrena globosa</i> L.                            | L: NSp                     | L: LNSp; S: Dis, Mo                         |                          |
| <i>Lycopersicon esculentum</i> Mill.                   | –                          | L: NSp; S: Mo, N                            |                          |
| <i>Nicandra physalodes</i> (L.) Gaertn.                | L: NSp                     | –   |                          |
| <i>Nicotiana debney</i> Domin.                         | L: LL; S: Mo, LeDis        | –   |                          |
| <i>N. glutinosa</i> L.                                 | L: NLL                     | L: LNSp                                     |                          |
| <i>N. rustica</i> L.                                   | L: NSp; S: VN, Mo, TN      | L: LNRiSp                                   |                          |
| <i>N. tabacum</i> L.                                   | S: M, LeDis                | L: LNSp; S: NSp, Str                        |                          |
| <i>Petunia hybrida</i> Vilm.                           | L: NLL                     | L: GNRI; S: LeDis, ClSp, NSp                |                          |
| <i>Phaseolus vulgaris</i> L.                           | 0                          | 0   |                          |
| <i>Physalis floridana</i> Rybd.                        | L: NLL                     | L: LLN, LeRu                                |                          |
| <i>Tetragonia expansa</i> Murr.                        | L: LLNG,NLe                | L: DifClSp; S: LeDis,CIDot                  |                          |
| Примечание   |                            |   |                          |
| L  | – местная реакция,         | T   | – верхушка растения,     |
| LL   | – местные повреждения,     | NT  | – некроз верхушки,       |
| N  | – некроз,                  | Mo  | – крапчатость,           |
| S  | – системная реакция,       | ApN   | – некроз верхушки роста, |
| Sp   | – пятна, пятнистость,      | Str   | – полосатость,           |
| Dis  | – деформация,              | G   | – серый,                 |
| Le   | – листья,                  | LeRu  | – морщинистость листьев, |
| D  | – тёмный,                  | Dif   | – диффузный,             |
| Br   | – коричневый,              | Dot   | – точка,                 |
| Ri   | – кольца,                  | Y   | – желтый,                |
| V  | – жилка,                   | M   | – мозаика,               |
| Cl   | – хлороз,                  | "–"   | – не заражали,           |
| VStu   | – задержка роста жилок,    | 0   | – реакции не было        |

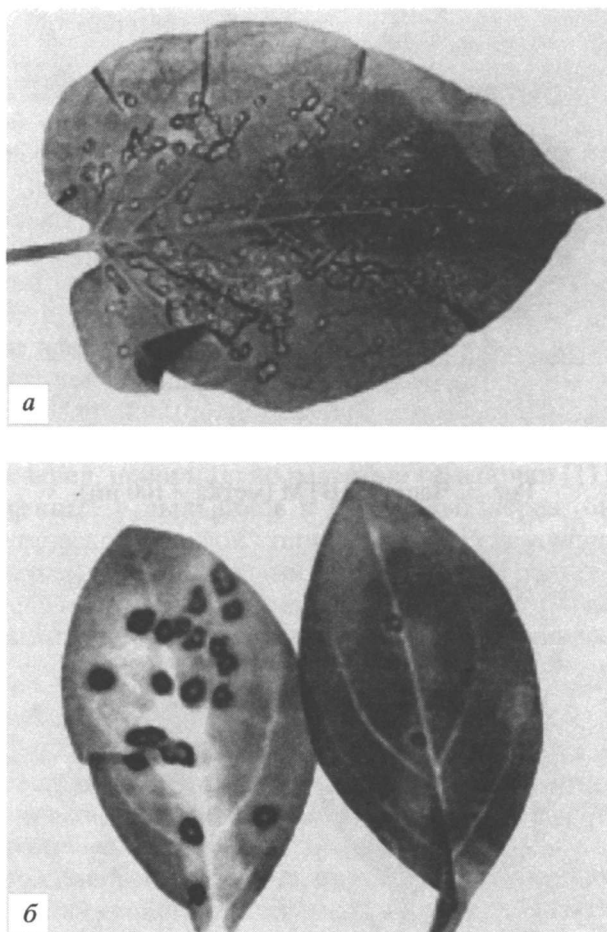


Рис. 2. Местная реакция ВТМ на листе *Nicotiana glutinosa* (а), *Petunia hybrida* (б)

дать, что ВТМ на декоративных растениях в Литве распространен реже и, видимо, связан с завозом посадочного материала извне.

Типичными тест-растениями для ВКПТом были *A. paniculatus* (рис. 4, а), *C. argentea* (рис. 4, б), *C. amaranticolor*, *C. quinoa*, *C. urbicum*, *L. esculentum*, которые проявили местную и системную реакции (см. таблицу). Для получения очищенного препарата ВКПТом использовали листья *C. quinoa* с симптомами системного поражения. Исходный материал предварительно проверяли ЭМ. Отработанная нами методика позволила получить очищенный препарат ВКПТом с концентрацией вируса 0,5 мг/мл и выходом 30 мг из 1 кг исходного материала. Препарат ВКПТом характеризовался спектром поглощения ультрафиолетового света: максимум при длине волны 260, минимум – при 240 нм, соотношение А 260/280 составило 1,1. В электроннограммах очищенного препарата ВКПТом наблюдали однородные изометрические частицы диаметром 28 нм (рис. 5). Стабильность вируса определяли в соке *C. quinoa*, ТТИ – 58°, ТПР –  $10^{-2}$ , выстаивание *in vitro* в тепличных условиях – 2 дня. Полученные данные о реакции тест-растений, ЭМ исследований, получении очищенного препарата согласуются с соответствующими литера-

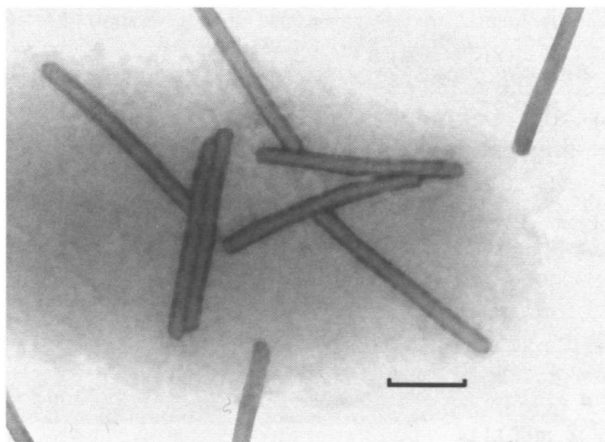


Рис. 3. Частицы ВТМ (метка – 100 нм)

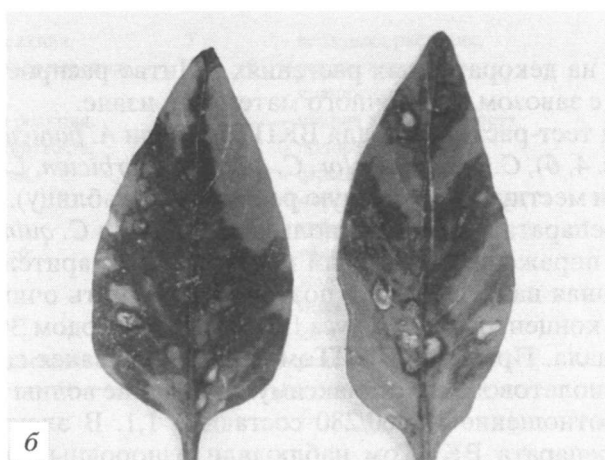
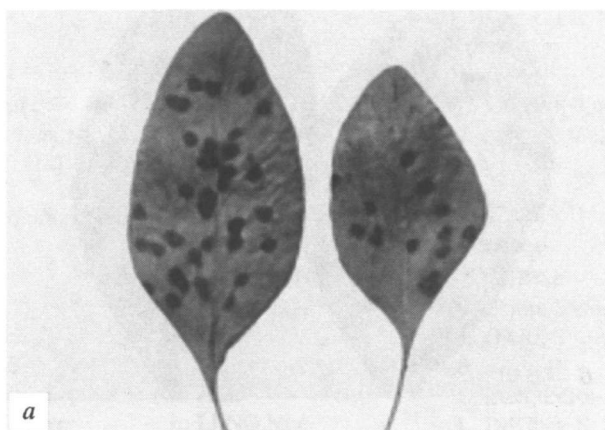


Рис. 4. Местная реакция ВКПТом на листьях *Amaranthus pasniculatus* (а) и *Celosia argentea* f. *cristata* (б)

турными [3, 5] и позволяют утверждать, что идентифицированный нами вирус с хост является ВКПТом. Данный вирус имеет большой круг растений-хозяев и широкое географическое распространение [5]. Как показали исследования, ВКПТом довольно широко распространен и в Литве [9, 10], хотя Государственной инспекцией по защите растений включен в список карантинных вирусов. ВКПТом более влияет на генеративные органы растения, чем на вегетативные, и вызывает гистологические повреждения.

Так, например, у зараженных цветков пеларгонии обнаружили недоразвитие пыльцевых зерен, ненормально развитые семязачатки [11]. Многие симптомы, обнаруженные у пыльников и пыльцевых зерен, были похожи на симптомы генетической половой стерильности у *Pelargonium × hortorum* [11, 12]. ВКПТом передается нематодами *Xiphinema* sp. и родственными ему родами через семена некоторых растений [3, 12]. Распространяется при вегетативном размножении хост, так как сохраняется в корневищах.

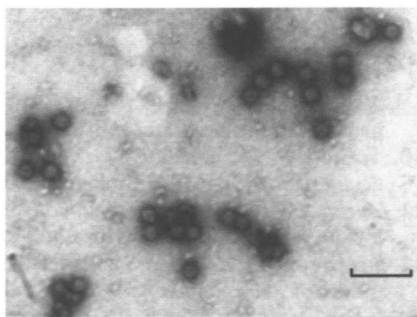


Рис. 5. Частицы ВКПТом (метка – 100 нм)

## ВЫВОДЫ

Вирусами были поражены 5 видов хост: вздутая (*H. ventricosa*), курчавая (*H. crispula*), Форчуна (*H. fortunei*), ланцетолистная (*H. lancifolia*) и подорожниковая (*H. plantaginea*).

Методами растений-индикаторов, электронной микроскопии, серологическим при изучении свойств исследуемых вирусов, показателей стабильности, форм и размеров вирусных частиц идентифицированы вирус мозаики табака (*Tobacco mosaic tobamovirus*), имеющий палочковидные частицы 300 нм длиной, и вирус кольцевой пятнистости томата (*Tomato ringspot nepovirus*) – изометрические частицы диаметром 28 нм.

Получен очищенный препарат ВКПТом с концентрацией вируса 0,5 мг/мл и выходом 30 мг из 1 кг исходного материала,  $A_{260}/A_{280} = 1,1$ . Данный вирус широко распространен в Литве.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Currier S., Lockhart B.E.L. Characterization of a potexvirus infecting *Hosta* spp. // Plant Disease. 1996. Vol. 80, N 9. P. 1040–1043.
2. Lockhart B.E.L., Currier S. Viruses occurring in *Hosta* spp. in the USA // Phytoparasitica. 1996. Vol. 24, N 4. P. 325.
3. Stace-Smith R. Tomato ringspot virus. 1984. 6 p. (C.M.I./A.A.B. Descriptions of Plant Viruses; N 290).
4. Zaitlin M., Israel H.W. Tobacco mosaic virus. 1975. 5 p. (C.M.I./A.A.B. Descriptions of Plant Viruses; N 151).
5. Descriptions and lists from VIDE Database / Ed. A.A. Brunt et al. Cambridge, 1996. 1484 p.
6. Robinson D.G., Ehlers U., Herken R. et al. Methods of preparation for electron microscopy. B.: Springer, 1987. 190 p.
7. Dijkstra J., De Jager C.P. Practical plant virology: Protocols and exercises. B.: Springer, 1998. 459 p.



8. Одинец А.Г., Кулинич А.В., Чирков С.Н. и др. Сравнительное испытание иммунологических методов для массовой диагностики вируса крапчатости гвоздики // С.-х. биология. 1983. № 5. С. 37–41.
9. Navalinskienė M., Samuitienė M. Natural occurrence of tomato ringspot nepovirus in ornamental plants in Lithuania // Trans. Estonian Agricultural Univ. (Tartu). 2000. Vol. 209. P. 140–143.
10. Samuitienė M., Zitikaite I., Navalinskienė M., Valiūnas D. Identification of tomato ringspot nepovirus by RT-PCR // Biologija. 2003. N 4. P. 35–37.
11. Murdock D.J., Nelson F.E., Smith S.H. Histopathological examination of pelargonium infected with tomato ringspot virus // Phytopathology. 1976. Vol. 66, N 7. P. 844–850.
12. Scarborough B.A., Smith S.H. Effects of tobacco- and tomato ringspot viruses on the reproductive tissues of *Pelargonium × hortorum* // Ibid. 1977. Vol. 67, N 3. P. 292–297.

Институт ботаники,  
Вильнюс, Литва

Поступила в редакцию 9.04.2004 г.

## SUMMARY

### ***Navalinskiene M., Samuitiene M. Virological evaluation of *Hosta* species in the collections of botanical gardens in Lithuania***

Five *Hosta* species: (*H. ventricosa*, *H. crispula*, *H. fortunei*, *H. lancifolia*, *H. plantaginea*) were infested by viruses. Two agents of virus diseases, *Tobacco mosaic tobamovirus* with rod-shaped particles 300 nm in length and *Tobacco ring spot nepovirus* (ToRSV) with isometric particles 28 nm in diameter, were isolated and identified by the methods of test-plants, electron microscopy and serological method. The purified preparation of ToRSV with concentration of 0.5 mg/ml, the yield of 30 mg from 1 kg of infected plant tissue, was obtained. This virus is widespread in Lithuania.

---

---

## ПОТЕРИ НАУКИ

---

---

### ПАМЯТИ В.И. СЕМЁНОВА (27.03.1939–27.10.2004 гг.)

27 октября 2004 г. после тяжелой болезни скончался зав. отделом отдаленной гибридизации, кандидат биологических наук *Семёнов Валерий Иванович*, один из соратников и убежденных последователей академика Н.В. Цицина.

Родился он 21 марта 1939 г. в селе Кулуджан Самарского района Восточно-Казахстанской области.

В 1961 г. закончил агрономический факультет Казахского государственного сельскохозяйственного института и начал свою трудовую деятельность агрономом отделения в зерносовхозе “Ждановский” в Восточно-Казахстанской области.

В 1962 г. Семёнов В.И. был рекомендован на научную работу в Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Академии наук СССР, где прошел первые ступени повышения профессионального мастерства: от старшего лаборанта (1962–1964 гг.), младшего научного сотрудника (1964–1973 гг.) до старшего научного сотрудника (1973 г.).

В 1971 г. успешно защитил кандидатскую диссертацию по теме “Цитогенетическое и селекционно-генетическое изучение низкой плодовитости автотетраплоидной кукурузы”. В 1979 г. решением ВАК ему присвоено ученое звание старшего научного сотрудника.

С января 1976 г. его жизнь, его судьба, неотделимо и тесно связаны с жизнью и деятельностью отдела отдаленной гибридизации ГБС РАН. Здесь он был принят по конкурсу на должность старшего научного сотрудника, с 1981 г. назначается заместителем заведующего отделом по науке, а с мая 1984 г. избирается заведующим отделом; многие годы осуществлял одновременно руководство лабораторией промежуточных пшенично-пырейных гибридов и цитогенетики.

За весь период работы Валерий Иванович зарекомендовал себя как высокоэрудированный с хорошими исследовательскими и организаторскими способностями сотрудник, ясно представляющий задачи учреждения (ГБС) и роль в них отдела.

Основные научные интересы его были сосредоточены в области цитогенетики отдаленных гибридов. Им разработана эффективная модификация метода дифференциальной окраски хромосом, не имеющая аналогов в мировой и отечественной науке.

За период его руководства отделом были районированы сорта яровой пшеницы – Ботаническая 2 (1984 г.); озимые тритикале – Снегиревский зернокормовой (1987 г.); Снегиревский 699 (1991 г.); переданы в Государствен-

ное испытание отрастающие промежуточные пшенично-пырейные гибриды: Останкинская (1991 г.), Истра (1994 г.). Созданы новые высокоурожайные озимые пшенично-пырейные гибриды и тритикале, превосходящие по многим показателям районированные сорта.

Валерий Иванович – автор более 60 научных работ. Он выступал с научными докладами на ряде научных форумов (XIV Международный генетический конгресс, съезды общества генетиков и селекционеров, Всесоюзные совещания по отдаленной гибридизации, по цитогенетике зерновых культур).

Будучи членом оргкомитета он провел большую организаторскую работу по подготовке и проведению международных конференций по отдаленной гибридизации (1998, 2003 гг.), по изданию их трудов.

Семенов В.И. многократно избирался и являлся активным членом Ученого совета Главного ботанического сада РАН.

На всех общественных постах проявлял разумную инициативу, творческий подход к делу и всегда занимал твердую активную позицию.

Светлую память о Валерии Ивановиче как о добром, отзывчивом, умном человеке мы сохраним навсегда в наших сердцах.

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

В.Д. Артамонов, С.П. Долгова

# СОДЕРЖАНИЕ

|  |    |
|--|----|
| Андреев Л.Н., Демидов А.С., Шатко В.Г. Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН. К 60-летию основания .....  | 4  |
| Макридин А.И., Плотникова Л.С., Александрова М.С., Беляева Ю.Е., Немова Е.М. Итоги дендрологических исследований в Главном ботаническом саду РАН ..... | 17 |
| Трулевич Н.В. Ботанико-географические коллекции растений природной флоры в Главном ботаническом саду РАН .....   | 31 |
| Горбунов Ю.Н., Орленко М.Л. Растения Красной книги России в коллекциях ботанических садов .....  | 40 |

## Интродукция и акклиматизация

|   |    |
|---|----|
| Немова Е.М. Новая экспозиция декоративных древесных форм в Главном ботаническом саду РАН .....  | 44 |
| Виноградова Ю.К. Экспериментальное изучение инвазионных популяций мелкопестника канадского [ <i>Conyza canadensis</i> (L.) Cronquist] ..... | 53 |
| Кудрявцева О.В., Виравча Л.Л. Интродукция редких видов в Полярно-альпийском ботаническом саду .....   | 76 |
| Юдин С.И. Особенности семенного размножения <i>Adonis vernalis</i> в Национальном ботаническом саду им. Н.Н. Гришко НАН Украины .....       | 83 |

## Флористика и систематика

|  |     |
|--|-----|
| Скворцов А.К. Конспект рода кипрей ( <i>Epilobium</i> L.s.str.) в России и сопредельных странах .....  | 90  |
| Клинкова Г.Ю. Обзор папоротников и хвощей Нижнего Поволжья .....   | 104 |
| Коршиков И.И., Пирко Я.В. Анализ систематических различий между <i>Pinus sylvestris</i> и <i>Pinus mugo</i> по данным популяционно-генетической изменчивости ..... | 129 |
| Панкин В.Х. Кариологический анализ представителей эпифитных кактусов триб <i>Rhipsalideae</i> и <i>Hyllocereae</i> .....   | 136 |

## Анатомия, морфология

|   |     |
|---|-----|
| Коломейцева Г.Л. Архитектурная модель с чередующимися детерминированными и недетерминированными побегами (подсемейство <i>Epidendroideae</i> , <i>Orchidaceae</i> ) ..... | 151 |
| Костина М.В. Стресс и ритм развития генеративных побегов древесных растений в связи с продолжительностью цветения .....   | 188 |
| Державина Н.М. Адаптации папоротников к эпифитному образу жизни на примере <i>Platycerium wilhelminae reginae</i> и <i>Asplenium nidus</i> .....                          | 208 |
| Сорокин А.Н., Бобров А.В. Анатомия семенной кожуры представителей <i>Pinaceae</i> и ее значение для систематики семейства .....   | 225 |

|  |     |
|--|-----|
| Скворцов А.К., Белянина Н.Б. Васкуляризация черешка тополей как таксономический признак .....              | 235 |
| Романов М.С., Бобров А.В. Структура плода и филогенетические связи <i>Pachylarnax</i> (Magnoliaceae) ..... | 240 |

### Физиология и биохимия, биотехнология

|  |     |
|--|-----|
| Семенова М.В., Кириченко Е.Б., Постников А.Н. Изменения анатомического строения, параметров роста и повышение устойчивости к полеганию цветоносов гиацинта под действием этифона ..... | 245 |
| Васильева О.Г., Александрова М.С. Биологические основы клонального микроразмножения и регенерация интродуцированных видов рододендрона <i>in vitro</i> .....                           | 252 |
| Кириченко Е.Б., Шелепова О.В., Иванова С.В. Локализация микроэлементов у рябины обыкновенной в зависимости от условий места произрастания во Владимирской области .....                | 259 |

### Защита растений

|   |     |
|---|-----|
| Куклина А.Г., Мухина Л.Н., Дымович А.В. Энтомо-фитопатологический мониторинг интродукционной популяции жимолости синей ( <i>Lonicera caerulea</i> ) ..... | 266 |
| Навалинскене М., Самуйтене М. Вирусологическая оценка представителей рода <i>Hosta</i> в коллекциях ботанических садов Литвы .....                        | 273 |

### Потери науки

|   |     |
|---|-----|
| Памяти В.И. Семёнова (21.03.1939–27.10.2004 гг.) .....                          | 281 |
| Правила представления рукописей в “Бюллетень Главного ботанического сада” ..... | 287 |

# CONTENTS

|   |    |
|---|----|
| <i>Andreev L.N., Demidov A.S., Shatko V.G.</i> The Main Botanical Garden named after N.V. Tsitsin RAS. To the 60-th anniversary of foundation .....               | 4  |
| <i>Macridin A.I., Plotnikova L.S., Alexandrova M.S., Belyaeva Yu.E., Nemova E.M.</i> The results of researches into dendrology in the Main Botanical Garden ..... | 17 |
| <i>Trulevich N.V.</i> Botanical-geographical collections of wild florā in the Main Botanical Garden RAS .....   | 31 |
| <i>Gorbunov Yu.N., Orlenko M.L.</i> Plants of Russian Red List in the collections of botanical gardens .....  | 40 |

## Introduction and acclimatization

|  |    |
|--|----|
| <i>Nemova E.M.</i> New exposition of ornamental woody plant forms in the Main Botanical Garden RAS .....                 | 44 |
| <i>Vinogradova Yu.K.</i> Experimental study of <i>Conyza canadensis</i> (L.) Cronquist invasive populations .....        | 53 |
| <i>Kudryavtseva O.V., Viracheva L.L.</i> Introduction of rare plant species into the Polar-Alpine Botanical Garden ..... | 76 |
| <i>Yudin S.I.</i> Characteristics of <i>Adonis vernalis</i> L. propagation by seed in Kiev .....                         | 83 |

## Floristics and taxonomy

|  |     |
|--|-----|
| <i>Skvortsov A.K.</i> Synopsis of the genus <i>Epilobium</i> L. s.str. in Russia and adjacent countries .....  | 90  |
| <i>Klinkova G.Yu.</i> Survey of ferns and horsetails in the Lower Volga Region .....   | 104 |
| <i>Korshikov I.I., Pirko Ya.V.</i> Analysis of systematic differences between <i>Pinus sylvestris</i> L. and <i>Pinus mugo</i> Turra according to the data on genetic variability of populations ..... | 129 |
| <i>Pankin V.Kh.</i> Karyological analysis of some epiphytic cactus species in the tribes <i>Rhipsalideae</i> and <i>Hyllocereae</i> .....  | 136 |

## Anatomy, morphology

|   |     |
|---|-----|
| <i>Kolomeitseva G.L.</i> Architectural model with alternate determinate and indeterminate cormi in the subfamily <i>Epidendroideae</i> ( <i>Orchidaceae</i> ) ..... | 151 |
| <i>Kostina M.V.</i> Structure and rhythm of generative shoot development in woody plants in accordance with duration of blossoming .....                            | 188 |
| <i>Derzhavina N.M.</i> Adaptation of ferns to epiphytic mode of life: a case study of <i>Platyserium wilhelminae</i> and <i>Asplenium nidus</i> .....               | 208 |
| <i>Sorokin A.N., Bobrov A.V.</i> Seed coat anatomy and its significance for systematics in the family <i>Pinaceae</i> Adans. ....                                   | 225 |
| <i>Skvortsov A.K., Belyanina N.B.</i> Petiole vascularization in poplars as a taxonomical character .....   | 235 |
| <i>Romanov M.S., Bobrov A.V.</i> Fruit structure and phylogenetic relationships in the genus <i>Pachylarnax</i> ( <i>Magnoliaceae</i> ) .....                       | 240 |

## Physiology and biochemisti, biotechnology

|  |     |
|--|-----|
| <i>Semenova M.V., Kirichenko E.B., Postnikov A.N.</i> The study of anatomical structure, growth and resistance to floral stalk topple in hyacinth under the action of ethephon ..... | 245 |
| <i>Vasilieva O.G., Alexandrova M.S.</i> Biological principles of clonal micropropagation and regeneration of introduced rhododendron species in vitro .....                          | 252 |
| <i>Kirichenko E.B., Shelepova O.V., Ivanov S.V.</i> Localization of microelements in mountain ash depending on habitat conditions in Vladimir Province .....                         | 259 |

## Plant protection

|  |     |
|--|-----|
| <i>Kuklina A.G., Mukhina L.N., Dymovich A.V.</i> Entomological-phytopathological monitoring of introduction populations of blue honeysuckle ( <i>Lonicera caerulea</i> L.) ..... | 266 |
| <i>Navalinskiene M., Samuitiene M.</i> Virological evaluation of <i>Hosta</i> species in the collections of botanical gardens in Lithuania .....                                 | 273 |
| Obituary Valery I. Semenov (21.03.1939–27.10.2004) .....   | 281 |
| Instruction for Authors .....  | 287 |

# **ПРАВИЛА ПРЕДСТАВЛЕНИЯ РУКОПИСЕЙ В “БЮЛЛЕТЕНЬ ГЛАВНОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА”**

1. В “Бюллетене Главного ботанического сада” публикуются в основном оригинальные статьи, написанные по результатам законченных экспериментальных работ и выполненные в пределах тематики, разрабатываемой ботаническими садами. Обзорные статьи и материалы по истории науки к печати не принимаются.
2. Статьи должны быть технически подготовлены к печати и литературно обработаны. Их объем не должен превышать 15 страниц машинописного текста, включая таблицы, список литературы и иллюстрации.
3. К статье, направляемой в “Бюллетень”, должны быть приложены необходимая сопроводительная документация с места работы автора и краткий реферат на русском и английском языках (не более 0,5 страниц). В реферате сжато излагаются существо работы и основные выводы.
4. В редколлегию “Бюллетеня” представляется один экземпляр рукописи, напечатанный через 1,5 интервала и электронный вариант статьи (дискета).
5. Латинские названия растений приводятся с автором таксона при первом упоминании в тексте. В сноске необходимо привести источник, по которому даются латинские названия.
6. Ссылки на литературу в тексте даются цифрами, заключенными в квадратные скобки. Список литературы составляется в порядке упоминания источников в тексте и печатается на отдельном листе.

В библиографическом описании источника последовательно приводятся: порядковый номер, фамилия и инициалы автора, название книги или статьи (с указанием названия книги, сборника или журнала, в которых она опубликована). Для монографий, сборников указываются место издания (город), издательство или издание, год издания и общее число страниц, для статей из журналов – год, том, номер, выпуск и страницы (от – до), для авторефератов диссертаций указывается также место защиты, например :

1. Черепанов С.К. Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1980, 509 с.
2. Род шафран – *Stocus* L. // Флора Европейской части СССР. Л.: Наука, 1979. Т.4. С. 293–299.
3. Колобов Е.С. Экологическая дислокация шиповников Дагестана // Бюл. Гл. ботан. сада. 1982. Вып. 125. С. 34–40.
4. Габриэлян Э.Ц. Род *Sorbus* L. в Западной Азии и Гималаях: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Ереван: БИН АН СССР, 1974. 40 с.

Описания депонированных работ и авторских свидетельств приводятся в следующем порядке, например:

Косых В.М., Голубев В.Н. Современное состояние редких и эндемичных растений Горного Крыма / Гос.Никитский ботан.сад. 1983. 19 с. Деп. В ВИНТИ 03.06.83, № 3360-83.

А.с. 753386 (СССР). МКИ А050 8/10. Жатка зерновых культур / Ярмашев Ю.Н., Кукушкин В.И. Заявл. 07.10.77. № 2532810-15. Оpubл. В Б.И. 1980, № 29. С. 30.

7. Картографический материал принимается только на контурных картах последних лет издания или в виде схем.



8. Повторение одних и тех же данных в тексте статьи, графиках и таблицах не допускается.
9. Иллюстрации (рисунки, графики, фотоснимки) объединяются общей нумерацией в тексте и в "Описи рисунков". Все условные обозначения к рисункам должны быть объяснены в подписи к рисункам, которые следует максимально разгрузить от текста. В тексте статьи обязательны ссылки на номера рисунков и таблиц.
10. Графики, чертежи и рисунки должны быть выполнены тушью и представляются в одном экземпляре. Фотоснимки (для тоновых клише) представляются в двух экземплярах, отпечатанными на белой глянцевой бумаге. Формат иллюстраций должен быть таким, чтобы при их воспроизведении не требовалось уменьшение более чем в три раза. На оборотной стороне каждой иллюстрации мягким карандашом делаются надписи, указывающие номер рисунка по "Описи", фамилия автора и сокращенное название статьи, отмечается верх и низ рисунка. Лицевая сторона одного из экземпляров фотографий не должна иметь пояснительных условных знаков. Подписи к рисункам и картам (Опись рисунков) представляются на отдельном листе.
11. Редколлегия оставляет за собой право делать в рукописи необходимые исправления, сокращения и дополнения. После рецензирования рукопись может быть возвращена автору для доработки.
12. При направлении рукописи в редакцию обязательно указывать полный почтовый адрес (служебный и домашний), фамилию, имя, отчество (полностью), специальность, должность, звание и место работы автора.
13. Рукописи следует направлять по адресу: 127276, Москва И-276, Ботаническая ул. д. 4,  
Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, редакция "Бюллетеня ГБС". ФАКС 977-91-72, тел. 977-91-36, E-mail: bul\_mbs@mail.ru
14. Статьи, составленные без соблюдения настоящих правил, редколлекцией не рассматриваются и возвращаются авторам. "Бюллетень ГБС" – безгонорарное издание, автор дает письменное согласие на публикацию материалов на данных условиях. Оттиски статей не изготавливаются, следует заказывать "Бюллетень ГБС" через систему магазинов "Академкнига".

Научное издание

**Бюллетени Главного ботанического сада  
Выпуск 189**

*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.И. Духовская*. Технический редактор *О.В. Аредова*  
Корректоры *Г.В. Дубовицкая, М.Д. Шерстенникова*

Подписано к печати 17.06.2005

Формат 70 × 100<sup>1</sup>/<sub>16</sub>. Гарнитура Таймс. Печать офсетная  
Усл.печ.л. 23,4. Усл.кр.-отг. 23,7. Уч.-изд.л. 23,5. Тираж 350 экз. Тип. зак. 4148

Издательство "Наука" 117997, Москва, Профсоюзная ул., 90  
E-mail: secret@naukaran.ru Internet: www.naukaran.ru

Отпечатано с готовых диапозитивов в ГУП "Типография "Наука" 199034, Санкт-Петербург, 9 линия, 12