П-120
170

ISSN 0366-502X

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БЮЛЛЕТЕНЬ ГЛАВНОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА

Выпуск 170

«НАУКА»
1994

П-120

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

БЮЛЛЕТЕНЬ ГЛАВНОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА

Выпуск 170

СБОРНИК НАУЧНЫХ СТАТЕЙ

МОСКВА
"НАУКА"
1994

Е57 + П28-39]я1

УДК 58(06)

В выпуске помещены материалы по методике интродукционного прогнозирования применительно к тропическим и субтропическим растениям, по интродукции представителей родов Salvia, Galanthus, о создании дендрария северных и высокогорных видов за Полярным кругом. Сообщается о флористических находках на Дальнем Востоке, результатах морфологического изучения орхидных Приморья, представителей акантовых и коричника, об анатомии семян и семенных покровов у тиссовых и представителей рода Coronilla. Помещены также материалы по физиологии и биохимии, озеленению, защите растений, информация и рецензия на книгу о дендрарии ГБС РАН.

Ответственный редактор

член-корреспондент РАН *Л.Н. Андреев*

Редакционная коллегия:

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

Рецензенты:

доктор биологических наук *Н.А. Бородина*
кандидат биологических наук *И.А. Иванова*

This issue contains information on methods of plant introduction forecast for tropical and subtropical species, on the research done to introduce Salvia, Galanthus, Silphium in Moscow, Ukraine and Siberia. There are also papers on floristics, taxonomy, anatomy and morphology of some species of Orchidaceae, Acanthaceae and of the genus Cinnamomum. It also given the results of the studies in the seed coat structure in the Taxaceae family and the genus Coronilla. Other topics presented here include materials on physiology and biochemistry, shade gardening, plant protection, information and a book review.

Editor-in-Chief

Correspondent Member RAS *L.N. Andreev*

Editorial Board:

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

Reviewers:

Dr. Bio. Sci. *N.A. Borodina*
Cand. Bio. Sci *I.A. Ivanova*

Б 1906000000-201 / 042(02)-94 322-94, I полугодие

ISBN 5-02-004553-5

© Коллектив авторов, 1994

© Российская академия наук, 1994

Д113608

ИНТРОДУКЦИЯ И АККЛИМАТИЗАЦИЯ

УДК 634.6:58.08:58.02

© А.С. Демидов, 1994

МЕТОДИКА ИНТРОДУКЦИОННОГО ПРОГНОЗИРОВАНИЯ В ПРИМЕНЕНИИ К ТРОПИЧЕСКИМ И СУБТРОПИЧЕСКИМ РАСТЕНИЯМ

А.С. Демидов

Одним из основных направлений развития исследований в области интродукции растений является разработка приемов прогнозирования реакций интродуцентов на новые для них условия.

Главные предпосылки решения этой проблемы заключаются в следующем. Накопленный к настоящему времени большой фактический материал показывает необходимость дифференцированного подхода к интродукции растений различного происхождения и строгого учета экологических условий родины интродуцента и места интродукции.

Второе, немаловажное обстоятельство – оценка экологического потенциала растения, его амплитуды приспособляемости, которая во многих случаях обеспечивает адаптацию интродуцента в условиях, резко отличающихся от исходных.

С учетом этих основных положений различными авторами были предложены методы предварительной оценки растений, среди которых нашли наиболее широкое применение метод климатической аналогии Г. Майра [1], метод климатических и агроклиматических аналогов Г.Т. Селянинова [2], фитоклиматическая аналогия и метод фитогенетического анализа В.П. Малеева [3], эколого-статистический метод Н.А. Аврорина [4], метод родовых комплексов, эдификаторов, доминантов Ф.Н. Русанова [5], эколого-исторический метод М.В. Культиасова [6].

Однако все эти методы разработаны на основе обобщения опыта интродукции растений в открытом грунте. Что же касается интродукции растений в закрытый грунт, т.е. тропических и субтропических растений в регионы с умеренным климатом, то интродукционное прогнозирование здесь является новой проблемой, требующей иных методических подходов, хотя и в том и другом случае применимы одни и те же принципы.

В последнее время ботаническая литература обогатилась ценными для развития интродукционного прогнозирования исследованиями Н.А. Базилевской [7], Б.Н. Головкина [8], В.И. Некрасова [9], Р.А. Карписоновой [10], Н.В. Трулевич [11], И.В. Белолипова [12] и др. При анализе литературы нетрудно установить принципиальную общность подхода различных авторов к решению данной проблемы – во всех случаях исследователи стремятся к совершенствованию методов предварительного анализа растений, придают особое значение начальному этапу интродукционной работы, в процессе которого создается представление о природе интродуцента, его экологических и биологических особенностях и приобретаются исходные данные для определения районов возможной его интродукции.

В числе предпосылок успешности интродукции выделилось одно главное обстоятельство – это амплитуда приспособляемости растения, которая оценивается широтой его экологического ареала. Представление об экологической амплитуде является необходимым элементом характеристики интродуцента и приобретает про-

гностическое значение при сопоставлении параметров ее режимов с параметрами условий того или иного региона. Таким образом, при интродукции растений метод эколого-географических сопоставлений лежит в основе прогнозов. Это положение относится к интродукции открытого и закрытого грунта. Хотя при интродукции в закрытый грунт элементами таких сопоставлений являются показатели экологической амплитуды интродуцента, с одной стороны, и оранжерейных режимов, с другой.

Оценка природных реакций растений на условия, складывающиеся в пределах ареала, необходима для представления об их приспособительных возможностях и определяет основное содержание первого этапа интродукционной работы – предварительного анализа растений для цели интродукции. На этом этапе вырабатываются предпосылки интродукционного прогнозирования, поэтому именно ему уделяется особое внимание. Оказывается, далеко недостаточно для получения экологического паспорта вида констатировать широту его экологической амплитуды. Исключительно важно и необходимо представление о взаимоотношениях растения и среды на отдельных этапах его развития и дифференциальная оценка значения отдельных экологических факторов, определяющих характер протекания каждого этапа онтогенеза. Особенно это касается тех моментов, которые являются ответственными за качественные изменения развития растений.

Одним из таких ответственных моментов развития растений, в значительной степени обусловливающих качественные изменения в онтогенезе, является предфлоральный период, т.е. период, предшествующий переходу растений в репродуктивное состояние. Определение момента наступления этого периода визуальными приемами весьма условно и основывается на констатации появления цветочных почек, признака сформированности надземной вегетативной системы и т.д. В действительности подготовка растения к репродуктивным функциям захватывает определенные этапы вегетативного развития и характеризуется сложными физиолого-биохимическими преобразованиями внутри репродуктивных органов и всего растения в целом.

Вопросы о причинах и предпосылках перехода растений к цветению и вслед за этим к репродукции обстоятельно рассмотрены в литературе [12–17]. В свете существующих концепций и разработок сложилась общая картина "механизма" внутренних процессов, обусловливающих "репродуктивное направление онтогенеза". Показана специфика физиологических процессов, предшествующих флоральной фазе, и зависимость их протекания от напряженности отдельных экологических факторов в этот период онтогенеза. Ответственность предфлорального периода и соответствующих ему условий за последующее развитие растения подчеркивается во многих исследованиях морфогенетического направления [9–23].

В целом можно заключить, что в онтогенезе растения предфлоральный период имеет глубокое, конструирующее значение. Накоплено достаточно фактов для того, чтобы квалифицировать его как период особого, качественного состояния растения. В связи с тем, что предфлоральный период фактически охватывает все развитие растений до цветения, то было бы правильнее выделить в нем моменты, непосредственно близкие к цветению, – префлоральный период – как это делают Г. Бернье, Х.М. Кине, Т. Сакс [16].

Все это обязывает ввести в предварительный анализ растений при интродукции и в интродукционное прогнозирование в качестве ведущих критериев характеристику состояния растений в момент прохождения ими именно предфлорального периода, включая сюда его экологические, морфологические и биологические показатели.

Объектами исследований были избраны тропические и субтропические растения коллекции Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН. Анализ коллекционных фондов, представленных в Фондовой оранжерее и насчитывающих более 5600 видов и культиваров показал, что среди этого разнообразия выделяется группа

растений (780 видов), объединенных одним общим для них биологическим показателем – незавершенностью цикла индивидуального развития.

Выяснение причин непрохождения растениями нормального цикла развития и прогнозирование реакций интродуцентов на условия оранжерей в умеренной зоне представляется важной и актуальной проблемой.

Были поставлены следующие задачи.

1. Анализ коллекционных фондов, выявление видов, не проходящих в условиях оранжерей полного цикла развития.

2. Изучение географической дислокации этих видов с целью определения их экологических амплитуд.

3. Сопоставление показателей напряженности отдельных факторов на родине интродуцента и месте интродукции, вычленение факторов предположительно лимитирующего значения и их параметров, обоснование интродукционного прогноза.

4. Проведение контрольных экспериментов по выращиванию тропических и субтропических растений различной систематической, географической и биоморфологической принадлежности в условиях, смоделированных в соответствии с данными прогнозов.

В целом в наших исследованиях ведущими были приняты следующие рабочие положения:

– незавершенность цикла развития тропических и субтропических растений в оранжереях является результатом несоответствия динамики температурных режимов оранжерей условиям развития интродуцентов на их родине. Это несоответствие вызвано как выравненностью режимов оранжерей в холодные периоды года, так и влияниями климатической обстановки региона в теплые периоды. В этом смысле оранжереи рассматриваются как особые зональные местообитания растений,

– тропическим и субтропическим регионам свойственны существенные перепады напряженности температурного фактора, как суточные, так и сезонные,

– для выявления степени сходства и различий экологической обстановки на родине интродуцента и месте интродукции необходимы детальные эколого-географические сопоставления уровней напряженности отдельных экологических факторов, в особенности экологических режимов, складывающихся на родине интродуцента в момент перехода от вегетативного развития к репродуктивному (предфлоральный период).

Основанием для выбора объектов исследования послужил общий анализ коллекционных фондов тропических и субтропических растений ГБС РАН, предполагающий выявление систематического состава видов с неполным малым циклом развития.

Было установлено, что растения с неполным циклом развития в коллекции представлены 789 видами (508 родов, 104 семейства). Наибольшее число видов с неполным малым циклом развития приходится на следующие семейства: кактусовые – 169, ароидные – 41, лилейные – 38, пальмы – 35, бобовые – 31, миртовые – 27, амариллисовые – 26, вересковые – 12, бигнониевые – 11.

Биоморфологический анализ показал, что не проходят полный цикл 273 вида деревьев, 88 видов кустарников, 70 видов лиан, 75 видов травянистых многолетников, 35 видов пальм, 248 видов суккулентов.

При анализе географической дислокации видов с неполным малым циклом развития преследовали, в основном, две главные цели. С одной стороны, выявляется основа экологической характеристики и, с другой, вычленяются регионы, где сосредоточены виды со сходными экологическими показателями.

Данные географического анализа показывают, что наибольшее число таких видов относится к флоре следующих ботанико-географических провинций [24]: Вест-Индской – 92, Мексиканской – 86, Индонезийской – 80, Сиамской – 78, Деканской – 72,

Японо-Китайской – 60, Горноперуанской – 53, Южнобразильской – 49, Горноаргентинской – 45, Натальской – 40, Центральнобразильской – 36, Гвинейской – 34, Чилийской – 34 вида.

Наибольшее число видов с неполным циклом развития, относящихся к биоморфологической группе, – деревья – являются представителями флор Сиамской, Деканской, Индонезийской ботанико-географических провинций; из группы кустарники – Японо-Китайской, Индонезийской, Сиамской; из группы лианы – Вест-Индской, Центральнобразильской, Амазонской; из группы травянистые многолетники – Вест-Индской, Южнобразильской, Японо-Китайской; из группы пальмы – Восточно-австралийской, Мозамбикской, Индонезийской; из группы суккуленты – Мексиканской, Горноперуанской, Горноаргентинской.

По биоморфологическим группам виды с неполным малым циклом развития распределяются следующим образом: деревья – 34,6%, суккуленты – 31,4%, кустарники – 11,2%, травянистые многолетники – 9,5%, лианы – 8,9%, пальмы – 4,4%.

Проведенный анализ показал географическую и экологическую дислокацию видов различной биоморфологической принадлежности и позволил вычленить регионы, где сосредоточено их наибольшее разнообразие. Отсюда получена ориентация в отношении выбора объектов исследования для включения в эксперимент. Растения, как предполагалось, должны происходить из регионов, где сосредоточено наибольшее разнообразие видов с неполным в оранжерее малым циклом развития, представлять биоморфологические группы, наиболее разнообразные в таксономическом отношении.

При выборе объектов исследования наряду с географическими и биоморфологическими показателями учитывали особую отзывчивость травянистых растений на экологические режимы и динамику их онтогенеза. Особое внимание в онтогенезе растений уделяли методике определения режимов протекания предфлорального периода в природных условиях. Этот вопрос оказался достаточно сложным и потребовал для своего решения привлечения обширного справочного материала. В частности, проблемой явилось датирование начала предфлорального периода и наступление флоральной фазы, так как далеко не всегда удавалось получить сведения из литературных источников. Поэтому мы широко использовали информацию, содержащуюся в аннотациях гербарных сборов, для чего были просмотрены образцы, хранящиеся в Гербариях БИН РАН, Института ботаники АН Украины, ГБС РАН, Московского и Томского государственных университетов, Национального музея естественной истории (Париж, Франция) и др. В общей сложности было просмотрено более 550 гербарных листов и составлены аннотации образцов, включающие следующие показатели: биологическое состояние растений, время и место сбора, экологическая характеристика места сбора.

В результате были получены уточненные данные о датах наступления флоральной фазы и продолжительности периода ее протекания у растений в различных географических и экологических пунктах.

Следующим этапом исследования было определение условий предфлоральных режимов. Это достигалось анализом данных наблюдений 268 метеостанций, расположенных в максимальном приближении к пунктам сбора, указанных в гербарных образцах. Было принято, что режимы в географически и экологически крайних точках сбора растений передают амплитуду напряженности отдельных факторов (в частности, термического) в предфлоральный период каждого растения. В результате были получены характеристики амплитуд колебаний температуры, которые в природе обеспечивают переход растений к репродуктивному состоянию.

Такого рода частные прогнозы были сделаны в отношении каждого модельного вида и включали среднюю месячную и годовую температуру воздуха, абсолютный максимум и минимум температуры, среднюю суточную амплитуду колебания температуры, среднее месячное и годовое количество осадков, среднюю месячную и

годовую относительную влажность воздуха, продолжительность светового дня. В результате были определены условия прохождения модельными растениями предфлорального периода в природе.

В качестве примера приведем описание эксперимента с Acorus gramineus. Принятыми методами были определены следующие параметры условий прохождения Acorus gramineus предфлорального периода: продолжительность светового дня – от 12 ч 08 м до 10 ч 12 м; относительная влажность воздуха – от 88 до 68%; абсолютный максимум температуры воздуха – 38,8°, абсолютный минимум – 6,3°; перепады среднемесячных температур воздуха: сентябрь – 7,9°, октябрь – 12,8°, ноябрь – 17,6°; перепады среднесуточных температур: сентябрь – 6,9°, октябрь – 8,3°, ноябрь – 8,5°.

Опыты с Acorus gramineus проводили в камерах фитотрона ИФР РАН, где моделировали условия в соответствии с данными интродукционных прогнозов. Технические возможности камер позволили регулировать экологические режимы в следующих параметрах: "теплые" камеры (режим 1) – температурный режим от 15° до 40°, относительная влажность воздуха от 20 до 90%; "холодные" камеры (режим 2) – температурный режим от 0 до 30°, относительная влажность воздуха от 50 до 90%.

Источник света – люминесцентные лампы мощностью 80 Вт белого света. Лампы имеют цветовую температуру, соответствующую яркому солнечному дню.

Контрольные растения размещали в отделениях Фондовой оранжереи с субтропическим режимом (температура воздуха в зимний период от 6–15°, относительная влажность 60–65%). В летний период в оранжерее температурные режимы не регулируются и находятся под влиянием местных температурных условий. Световые режимые обычные для оранжерей Москвы.

Для определения режимов при проведении эксперимента мы исходили из данных предварительного прогноза, т.е. показателей уровней и перепадов температур в предфлоральный период. Световой режим и режим влажности воздуха поддерживался на уровнях, близких к природным.

Во время эксперимента фиксировали время его начала, биологическое состояние объектов исследований, появление количественных и качественных изменений в развитии растений и особенности этих изменений, переход растений от вегетативного развития к репродуктивному и особенности биологического состояния растений на этом этапе их развития (характеристика репродуктивных органов с момента их появления, состояние надземной сферы и т.д.).

Растения Acorus gramineus размещали на стеллажах на расстоянии 1 м от источника света; интенсивность освещения на уровне верхних листьев – 5500–8500 лк, на уровне цветочного горшка – 2800–3200 лк.

Одна группа растений постоянно находилась в условиях режима 1, другая – в режиме 2, растения третьей группы согласно ходу сезонных температур переносили из одной камеры в другую и наоборот. В течение 347 сут растения выращивали при первых двух режимах. Затем часть растений, которые содержались при режиме 2, были перенесены в камеру с режимом 1. Спустя 7 сут на этих растениях было отмечено появление цветоносных побегов. Образовалось от 3 до 8 соцветий на растении. Длина цветоносного побега составила от 4,8 до 9,2 см, а длина собственно соцветия (початка) – от 3,2 до 5,3 см при диаметре соцветия 0,5 см. Прицветный лист зеленого цвета, его длина 3,1–5,5 см. Цветение продолжалось от 12 до 16 дней.

У экспериментальлных растений, перешедших в генеративное состояние, длина листьев достигла 32–35 см, ширина –0,4–0,9 см. Окраска листьев была более интенсивной, чем у контрольных растений, выращиваемых в условиях Фондовой оранжереи. Число листьев на верхушке побегов – 9–21. У контрольных растений длина листьев до 26 см, ширина – 0,2–0,5 см, число листьев на верхушке побегов – 5–12. Побеги экспериментальных растений более облиствлены.

В результате этих опытов был получен эффект перехода во флоральную фазу у 16 видов. При анализе экспериментального материала в первую очередь обращает внимание неоднородность реакций растений различной видовой и биоморфологической принадлежности на режимы, заданные в камерах фитотрона в соответствии с экологическими прогнозами. Эта неоднородность выражается в том, что в одних случаях был получен эффект индуцирования флоральной фазы; в других – развитие растений в опыте ограничивалось предфлоральным состоянием и, в третьих, этот эффект получить не удалось.

Соответственно выделили три группы растений: растения с восстановившейся флоральной фазой, растения с незавершенной флоральной фазой и растения, не переходящие во флоральную фазу.

К первой группе относятся – Acorus gramineus, Nidularium innocentii, Arpophyllum giganteum, Dendrobium delicatum, D. speciosum, Eria rosea, Cymbidium aloifolium, Vanda teres, Asarum arifolium, Isopogon cuneatus, Protea susannae, Francoa sonchifolia, Dendriopoterium menendezii, Ligularia kaempferi, Senecio rowleyanus, Senecio scaposus.

Ко второй группе – Syngonium auritum, Vanda coerulea, Bignonia unguis-cati.

К третьей группе – Hakea dactyloides, H. pandanicarpa, H. petiolaris, H. rugosa, H. smilacifolia, Leucadendron laureolum, Pelargonium tetragonum, Mikania apiifolia, Senecio haworthii, S. herreianus.

Рассмотрим результаты эксперимента с растениями первой группы, в отношении которой опыты подтвердили справедливость прогнозов. К этой группе относятся 16 видов четырех жизненных форм. Среди них представлены травянистые многолетники – 12 видов, в том числе суккуленты – 2 вида, кустарники – 1 вид, деревья – 3 вида.

Эти виды встречаются в Амазонской, Центральнобразильской, Вест-Индской, Сиамской, Деканской, Тиморской, Бенгальской провинциях (тропические регионы) и Японо-Китайской, Верхнебирманской, Капской, Вальдивийской, Мексиканской, Гвианской, Канарской, Флоридской, Западноавстралийской, Восточноавстралийской, Тасманийской провинциях (субтропические регионы).

Обращает внимание экологическая приуроченность видов этой группы. В субтропической зоне они встречаются в значительном высотном интервале, равном около 2500 м. В тропиках этот интервал несравнимо меньше – здесь он обычно не превышает 350 м. Несмотря на столь широкую амплитуду высотного распространения, и в той и в другой зоне эти виды занимают в общем сходные, сравнимые по степени увлажнения, местообитания – это берега рек, речные поймы, сырые лесные склоны, заболоченные участки, морские побережья, затененные понижения.

Таким образом, вырисовывается один экологический показатель, в значительной степени общий для растений первой группы – достаточная влагообеспеченность. Дополнительно отметим, что в природе их предфлоральное развитие протекает на фоне близких по своим параметрам режимов атмосферного увлажнения.

Обратимся к следующему экологическому фактору – термическому, к которому, как известно, субтропические и тропические растения особенно чувствительны. Здесь обращают на себя внимание показатели абсолютных максимумов температур, достигающие 44,3° и никогда не опускающиеся ниже 34,6°. Колебания абсолютных температурных максимумов в районах природного обитания видов группы 1 составляют 9,7°.

Что же касается абсолютных минимумов, то во всех случаях они держатся на уровне отрицательных температур – от –0,6° до –11,8°. При этом показатели абсолютных максимумов и минимумов температур в предфлоральный период в местообитаниях отдельных видов этой группы достигают нередко значительных величин.

Следующими двумя ответственными элементами термического режима принято считать среднемесячные и среднесуточные температуры. Рассмотрим динамику этих элементов в пределах природного ареала видов этой группы. Так, показателям

среднемесячных температур в предфлоральный период свойственны значительные колебания до 13,4°. Однако перепады среднемесячных температур каждого месяца этого периода гораздо менее значительны и составляют всего лишь 2,2°. В целом для анализируемой группы представляется возможным принять за норму перепады среднесуточных температур уровня 2,2° при допустимом максимуме около 13°.

Показатели среднесуточных температур и их динамика за интересующий нас период следующие. Их абсолютные величины в ареале обитания видов этой группы варьируют в пределах от 3,9° до 13,5°, но в течение предфлорального периода амплитуда этих колебаний не превышает 1,7°.

Случайна ли эта близость показателей, сказать трудно: можно лишь констатировать, что нормой среднесуточных перепадов для этих видов следует считать 1,7° при допустимом максимуме около 13°.

Вторая группа экспериментальных растений выделена условно, так как переход растений данной группы во флоральную фазу не был отмечен визуально, за исключением Vanda coerulea, у которой отчетливо было замечено развитие цветоносного побега. У двух других видов (Syngonium auritum и Bignonia unguis-cati) путем микроморфологических наблюдений по истечении трехмесячного срока температурных влияний удалось установить начальные стадии дифференциации тканей в цветочных почках.

Мы не останавливаемся на группе экспериментальных растений, в отношении которых вроде бы "не сработал" метод эколого-географического прогнозирования. Дело в том, что в эту группу были включены заведомо сложные и трудные объекты: древесные и кустарниковые биоморфы, представители которых выращены в оранжерее из семян и еще не достигли зрелого возраста, растения с трудной экологической и фенологической диагностикой. Недостаточность информации в региональных флорах, аннотациях гербариев и сведениях, полученных от сотрудников ботанических садов и гербариев, например, Эдинбурга, Кью, Китая, Японии, касавшихся лишь поведения растений в культуре, но не в природе, создавала трудности.

Причины такой различной реакции экспериментальных растений на заданные предфлоральные режимы могут быть объяснены различной степенью адаптированности их к выравненным условия оранжерейной культуры.

Это предположение представляется важным, так как оно вносит новый элемент в систему интродукционного прогнозирования. Действительно, зная параметры предфлоральных экологических режимов, в частности травянистых растений, можно достаточно точно определить также режимы содержания растений, не достигающих в оранжерейных условиях флоральной фазы, которые привели бы к нормализации онтогенеза.

Таким образом, если попытаться оценить результаты по направленному индуцированию репродуктивной фазы, точнее, перехода экспериментальных растений во флоральную фазу, то можно лишь констатировать, что во всех случаях, когда мы имеем дело с тропическими и субтропическими растениями, температурные перепады являются необходимым элементом, обусловливающим определенные изменения в онтогенезе растений. Общими при этом являются количественные изменения, которые сопровождают индивидуальное развитие растений и выражаются в увеличении надземной массы, числа побегов и листьев, высоты растений и т.д.

Нами намечены подходы к решению проблемы прогнозирования при интродукции тропических и субтропических растений в закрытый грунт и предложена схема предварительного анализа интродуцентов, вскрывающая экологические предпосылки, обеспечивающие один из ответственных этапов онтогенеза растений – переход их от вегетативного развития к репродуктивному. Выполненные по этой схеме исследования позволили сделать частные прогнозы в отношении растений различной систематической, биоморфологической и географической принадлежности, получившие экспериментальное подтверждение.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Mayr H.* Waldbau auf naturgeschichtlicher Grundloge. 2. Aufl. B. 1909. 568 S.
2. *Селянинов Г.Т.* Перспективы развития субтропического хозяйства СССР в связи с природными условиями: (Агроклиматическая характеристика). Л.: Гидрометеоиздат, 1961. 195 с.
3. *Малеев В.П.* Теоретические основы акклиматизации. Л.: Сельхозгиз, 1933. 160 с.
4. *Аврорин Н.А.* Переселение растений на Полярный Север: Эколого-географический анализ. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 327 с.
5. *Русанов Ф.Н.* Метод родовых комплексов в интродукции растений и его дальнейшее развитие // Бюл. Гл. ботан. сада. 1971. Вып. 81. С. 15–20.
6. *Культиасов М.В.* Эколого-исторический метод и его значение в теории и практике интродукции растений // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1958. № 3. С. 257–269.
7. *Базилевская Н.А.* Теория и методы интродукции растений. М.: Изд-во МГУ, 1964. 131 с.
8. *Головкин Б.Н.* Переселение травянистых многолетников на Полярный Север. Л.: Наука, 1973. 266 с.
9. *Некрасов В.И.* Актуальные вопросы развития теории акклиматизации растений. М.: Наука, 1980. 100 с.
10. *Карписонова Р.А.* Травянистые растения широколиственных лесов СССР: Эколого-флористическая и интродукционная характеристика. М.: Наука, 1985. 205 с.
11. *Трулевич Н.В.* Эколого-фитоценотические основы интродукции растений. М.: Наука, 1991. 216 с.
12. *Белолипов И.В.* Опыт интродукции травянистых растений природной флоры Средней Азии: (Эколого-интродукционный анализ): Автореф. дис.... д-ра биол. наук. М., 1983. 48 с.
13. *Чайлахян М.Х.* Регуляция цветения высших растений. М.: Наука, 1988. 560 с.
14. *Чайлахян М.Х., Бутенко Р.Г., Кулаева О.Н.* и др. Терминология роста и развития высших растений. М.: Наука, 1982. 96 с.
15. *Аксенова Н.П., Баврина Т.В., Константинова Т.Н.* Цветение и его фотопериодическая регуляция. М.: Наука, 1973. 295 с.
16. *Бернье Г., Кине Х.М., Сакс Р.* Переход к репродуктивному развитию. М.: Агропромиздат, 1985. Т. 1. 191 с.; Т. 2. 317 с.
17. *Evans L.T.* The nature of flower induction // The induction of flowering: Some case histories. Melbuorne: Cornell Univ. press, 1969. P. 457–480.
18. *Lang A.* Physiology of flower initiation // Encyclopedia of plant physiology. B. etc.: Springer, 1965. Vol. 15. P. 1380–1536.
19. *Серебряков И.Г.* Экологическая морфология растений: Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М.: Высш. шк. 1962. 378 с.
20. *Серебрякова Т.И.* Учение о жизненных формах растений на современном этапе // Итоги науки и техники. Ботаника. М.: ВИНИТИ, 1972. Т. 1. С. 84–169.
21. *Куперман Ф.М.* Морфофизиология растений. М.: Высш. шк. 1977. 288 с.
22. *Смирнова Е.С.* Морфология побеговых систем орхидных. М.: Наука, 1990. 208 с.
23. *Житков В.С.* К методике изучения ритма развития растений в оранжереях // Бюл. Гл. ботан. сада. 1977. Вып. 106. С. 26–32.
24. *Разумовский С.М.* Ботанико-географическое районирование Земли как предпосылка успешной интродукции растений // Интродукция тропических и субтропических растений. М.: Наука, 1980. С. 10–27.

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

SUMMARY

Demidov A.S. Predicting the success of introduction of tropical and subtropical plants

An attempt was made to develop a method for predicting the degree of success of plant introduction experiments. The studies were conducted on tropical and subtropical plants which failed to reach the flowering stage when grown in the greenhouses of the Main Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences (Moscow). A method of geographical and ecological comparisons was suggested to compare the conditions which determine the growth of plants in the pre-floral stage in their native areas and in the areas of introduction. The data obtained from the comparative studies of the pre-floral growth conditions was used to adjust the temperature in the greenhouse to restore the normal plant life cycle. The experiments indicated that repeated exposure to natural pre-floral temperatures proved successful for initiating flowering of most of herbaceous plants regardless of their life stages.

УДК 635.85:581.45:631.234

© Б.Н. Головкин, 1994

ПЕСТРОЛИСТНЫЕ РАСТЕНИЯ В ЗАКРЫТОМ ГРУНТЕ

Б.Н. Головкин

В своей работе "Центры происхождения культурных растений" [1] Н.И. Вавилов сформулировал положение о первичных и вторичных генцентрах происхождения культурных растений. Как известно, центры происхождения культурных растений зачастую не совпадают с их же центрами разнообразия (видового, формового). Последние сформировались в процессе эволюции таксонов при изменении их природных и возникновении культигенных ареалов. И те, и другие всегда являлись предметом изучения географов растений, селекционеров и интродукторов, однако генцентры, выделенные Вавиловым, а впоследствии уточненные и детализированные П.М. Жуковским [2], охватывали в основном видовое и формовое разнообразие пищевых (включая вкусовые) и технических растений.

Интродукторов ботанических садов давно занимал вопрос, в какой мере генцентры и микрогенцентры, выделенные Н.И. Вавиловым и П.М. Жуковским, включают в себя разнообразие других групп полезных растений, в частности, декоративных. Следует отметить, что существование генцентров предполагает у таксономически различных, но обладающих сходными полезными свойствами растений способность в определенных условиях в отдельных районах к ускоренному и усиленному по сравнению с другими регионами формообразованию.

Какими же полезными свойствами обладают декоративные растения? Если дать определение понятию "декоративные растения" (а такое общепринятое определение нам не известно), то представляется, что такими растениями могут быть те, которые обладают красивыми цветками или соцветиями; контрастными по цвету, фактуре, форме и консистенции листьями, необычным габитусом, приятным запахом цветков и листьев, декоративными плодами. Как видно, оценка таких растений в известной мере субъективна, однако таким же недостатком, но в меньшей мере страдают и другие группы полезных растений. Все упомянутые качества могут быть представлены в одном растении в разной полноте и в разных сочетаниях. В чисто прикладном отношении такие растения должны соответствовать требованиям агротехники для выращивания в тех условиях, для которых они предназначены (т.е., например, расти в сомкнутых одновидовых посадках).

Естественно, что при таком широком определении декоративных растений их набор будет тоже очень широк, а посему определить центры видового разнообразия здесь гораздо труднее, чем, скажем, для пищевых растений. И тем не менее это возможно. Первую такую попытку предприняла в 1960 г. Н.А. Базилевская [3]. Она проанализировала распространение в природе 5259 видов декоративных растений и попыталась наметить их центры разнообразия и происхождения. Оказалось, что эти центры в общих чертах совпадают с центрами Вавилова. Установлено также несколько дополнительных центров: Североамериканский, Капский, умеренных зон Европы, Канарский и Австралийский. Первые три она считает важнейшими, остальные – второстепенными. Установлено также, что относительное значение отдельных центров не совпадает со значением очагов, установленных Н.И. Вавиловым.

Следует сразу отметить, что Н.А. Базилевская, во-первых, ограничилась констатацией наличия таких центров без детального их анализа. Во-вторых, они были выделены ею по интегральному показателю – числу видов растений как открытого, так и закрытого грунта (последних, заметим, большинство), тогда как Вавиловские центры правомерны только для растений открытого грунта. Уже одно это наводит на мысль о необходимости дифференцированного подхода при рассмотрении географической локализации декоративных растений.

Таблица 1

Географическая локализация декоративнолистных растений

Регион*	Число		% к общему числу видов**
	родов	видов	
Средиземноморье	5	5	1,6 (9,8)
Центральная Америка и Вест-Индия	35	44	14,0 (13,8)
Субтропическая Южная Америка	2	2	0,6 (5,8)
Тропическая Южная Америка	63	129	41,1 (19,0)
Восточная Азия	22	22	7,0 (3,3)
Тропическая Азия	35	55	17,6 (13,5)
Центральная Азия	2	4	1,3 (2,3)
Тропическая Африка	10	17	5,4 (5,1)
Южная Африка	14	17	5,4 (17,6)
Канарские острова	1	1	0,3 (1,3)
Австралия и Новая Зеландия	10	11	3,5 (3,2)
Полинезия	7	7	2,2
Итого	206	314	100

*Регионы соответствуют центрам, выделенным Н.А. Базилевской [3].

**В скобках для сравнения приведены данные Н.А. Базилевской для общего числа видов закрытого грунта, происходящих из данного региона.

Мы задались целью проследить происхождение оранжерейных декоративнолистных растений, причем только тех из них, чья декоративность определяется не формой и фактурой листьев, а иной, нежели равномерно зеленая, расцветкой их. Такая расцветка может быть обусловлена несколькими факторами: повышенным содержанием незеленых пигментов, маскировкой ими хлорофилла, неравномерной концентрацией пигментов в покровных и основных тканях, что внешне выражается в образовании светлых и темных пятен и полос, формировании воздушных полостей, вызывающих тот же внешний эффект, и т.п.

Вполне естественно предположить, что каждое такое отклонение от типичного строения листа, помимо генетического фактора контролируется определенной совокупностью экологических условий, в которых эти отклонения проявляются (для самих растений такая, с нашей точки зрения, монстрозность может быть нормой). И хотя декоративные растения на протяжении своей культуры (менее продолжительной, чем культура многих других полезных растений) явились объектами усиленной селекции, генотип их природных популяций был той основой, на которой впоследствии могло сформироваться то разнообразие культиваров, которое мы имеем сейчас. Это правомерно и для растений с декоративно окрашенной листвой.

Таким образом, факторы, от которых зависит декоративность рассматриваемой нами группы растений, достаточно многочисленны и, следовательно, трудно ожидать единства происхождения декоративнолистных растений и их сходной географической локализации. Табл. 1 дает общее представление о тех центрах или, точнее, географических районах, которые "поставили" основную массу этих растений. По предварительным подсчетам они составляют около 10% всех растений закрытого грунта.

Можно условно выделить две категории районов (центров): центры видового разнообразия и центры сортового (формового) разнообразия или разнообразия культиваров. Они не совпадают, поскольку первые представляют собой места природной локализации растений рассматриваемой группы (прежде всего тропики и субтропики), вторые – регионы, где ведется усиленная селекционная работа с такими растениями (в числе последних в основном страны умеренной зоны, главным образом Европы и нетропической Северной Америки). Условно, следуя Н.И. Вавилову, мы можем назвать первые первичными, вторые – вторичными генцентрами.

Таблица 2

Систематическая принадлежность декоративнолистных растений закрытого грунта

Семейство	Число		Семейство	Число	
	родов	видов		родов	видов
Acanthaceae	17	22	Marantaceae	4	16
Agavaceae	1	2	Melastomaceae	3	4
Amaranthaceae	1	1	Moraceae	1	5
Amaryllidaceae	2	2	Musaceae	2	3
Apocynaceae	3	3	Myrsinaceae	1	2
Araceae	16	55	Myrtaceae	1	1
Araliaceae	4	6	Nyctaginaceae	2	2
Arecaceae	1	1	Oleaceae	1	1
Asclepiadaceae	2	3	Onagraceae	1	1
Asteraceae	3	3	Orchidaceae	8	13
Balsaminaceae	1	1	Oxalidaceae	1	4
Begoniaceae	1	10	Pandanaceae	1	1
Bignoniaceae	1	1	Passifloraceae	1	1
Bixaceae	1	1	Piperaceae	2	6
Buxaceae	1	1	Pittosporaceae	1	1
Bromeliaceae	12	36	Polygonaceae	1	1
Celastraceae	1	1	Portulacaceae	1	1
Commelinaceae	10	13	Pteridophyta	3	5
Cornaceae	1	1	Rubiaceae	3	4
Crassulaceae	1	3	Saxifragaceae	1	1
Dioscoreaceae	1	4	Scrophulatiaceae	2	2
Euphorbiaceae	6	6	Selaginellaceae	1	1
Geraniaceae	1	2	Solanaceae	2	2
Gesneriaceae	9	11	Theaceae	1	1
Gramineae	6	6	Urticaceae	2	4
Guttiferae	1	1	Verbenaceae	1	1
Lamiaceae	2	2	Vitaceae	3	3
Liliaceae	11	16	Zingiberaceae	1	2
Malvaceae	3	4			

Анализ таблицы позволяет сделать следующие выводы. С выделенными Н.И. Вавиловым и уточненными Жуковским центрами совпадают Восточная Азия (Японо-Китайский генцентр), Тропическая Азия (Индонезийско-Индокитайский и Индостанский генцентр), Австралия, Средиземноморье, Центральная Америка, частично Южная Америка (Южноамериканский генцентр). Выделяемый П.М. Жуковским Африканский генцентр объединяет в себе два африканских региона локализации декоративнолистных растений – Тропическую Африку и Южную Африку. В то же время Абиссинский очаг, на который указывал Н.И. Вавилов, не играет здесь никакой роли. Особыми, не совпадающими со схемой Вавилова–Жуковского генцентрами являются Центральная Азия и Полинезия. Канарские острова и субтропическая Южная Америка – регионы, выделенные Н.А. Базилевской, практически не играют заметной роли в распределении декоративнолистных растений.

Обращают на себя внимание также следующие закономерности.

1. Больше половины (55,7%) всех декоративнолистных растений дает Субтропическая и Тропическая Америка. Это разнообразие представлено родами, где таких видов, как правило, несколько (в среднем 2, 1), тогда как Восточная Азия, напротив, представлена сравнительно большим разнообразием родов, но в каждом из них не более одного вида растений с декоративно окрашенными листьями.

2. Доля Африки, в том числе Южной, здесь сравнительно невелика. Если по общему числу декоративных растений закрытого грунта, согласно Н.А. Базилевской, Южная Африка стояла на втором месте (17,6%), то по декоративнолистным она делит 4–5-е место с Тропической Африкой (5,4%).

3. Удивительно мала (1,6% против 9,8% у Н.А. Базилевской) доля Средиземноморья. Здесь можно предположить, что вообще существует определенная тенденция снижения числа декоративнолистных растений с продвижением к северу. Это в известной степени подтверждают данные по этой группе растений в открытом грунте умеренных широт. По нашим подсчетам, их всего около 30 видов, относящихся к 23 родам 16 семейств. Эти цифры очень невелики, если мы сравним их с соответствующими данными по закрытому грунту (табл. 2).

География генцентров декоративнолистных растений так или иначе связана с хорологией приведенных выше таксонов, а также с географическими закономерностями синтеза и накопления иных, нежели хлорофилл, пигментов листьев. Анализируя табл. 2, можно понять, что разнообразие декоративнолистных растений в генцентре определяет преимущественное распространение в последнем семейств, где эти растения представлены большим числом таксонов. Таковы, в частности, семейства Bromeliaceae и Marantaceae, распространенные исключительно в Южной и Центральной Америке, а также семейство Acanthaceae, представители которого сконцентрированы прежде всего в районах Юго-Восточной Азии, Бразилии и в Центральной Америке и в меньшей степени в тропиках Африки. Это также семейство Araceae, основные декоративные представители которого почти поровну распределены между Тропической Азией и Тропической Америкой.

Мы отдаем себе отчет в том, что данные, приведенные выше, весьма относительны. Относительность эта обусловлена большим числом пестроцветных культиваров, учесть которые в полной мере невозможно. Крайне малочисленны (не дают общей картины) литературные данные о доле пестролистных растений в природных ценозах разных регионов земного шара. Однако общие тенденции в локализации таких растений, отмеченные выше, думается, могут быть полезными в интродукционном поиске новых декоративных видов и форм.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Вавилов Н.И.* Центры присхождения культурных растений // Тр. по прикл. ботанике и селекции. 1926. Т. 16, вып. 2. 248 с.
2. *Жуковский П.М.* Мировой генофонд растений для селекции: (мегагенцентры и эндемичные микрогенцентры.). М.: Наука, 1970. 87 с.
3. *Базилевская Н.А.* Центры происхождения декоративных растений // Вопросы эволюции, биогеографии, генетики и селекции. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. С. 52–58.

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

SUMMARY

Golovkin B.N. Indoor plants with variegated leaves

This is an attempt to estimate the total number of indoor plants with variegated leaves known in cultivation and to determine the principal centres of their origin and specific variability. Totally they include 314 species of 206 genera and 57 families. The centres of variability often do not coincide with the centres of origin of taxa because the first ones are often closely determined by the intensity of the plant breeding there. The tropical regions of South America (41,1% of total number), Tropical Asia (17,6%) and West Indies (14,0%) are the richest in variegated plants, Araceae, Bromeliaceae, Begoniaceae, Liliaceae, Commelinaceae, Marantaceae and Orchidaceae are the richest families in this respect.

УДК 581.9:581.52:581.412:582.949.27

© Е.В. Байкова, 1994

ЭКОЛОГО-ИСТОРИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ РОДА SALVIA КАК ОСНОВА ИНТРОДУКЦИИ

Е.В. Байкова

Процесс интродукции хозяйственно ценных видов может быть успешным лишь в том случае, если он основан на глубоких представлениях об истории их формирования, географическом распространении, экологии и биоморфологическом разнообразии. Это положение обосновывается классическими интродукционными методами: флорогенетическим [1] и эколого-исторического анализа [2].

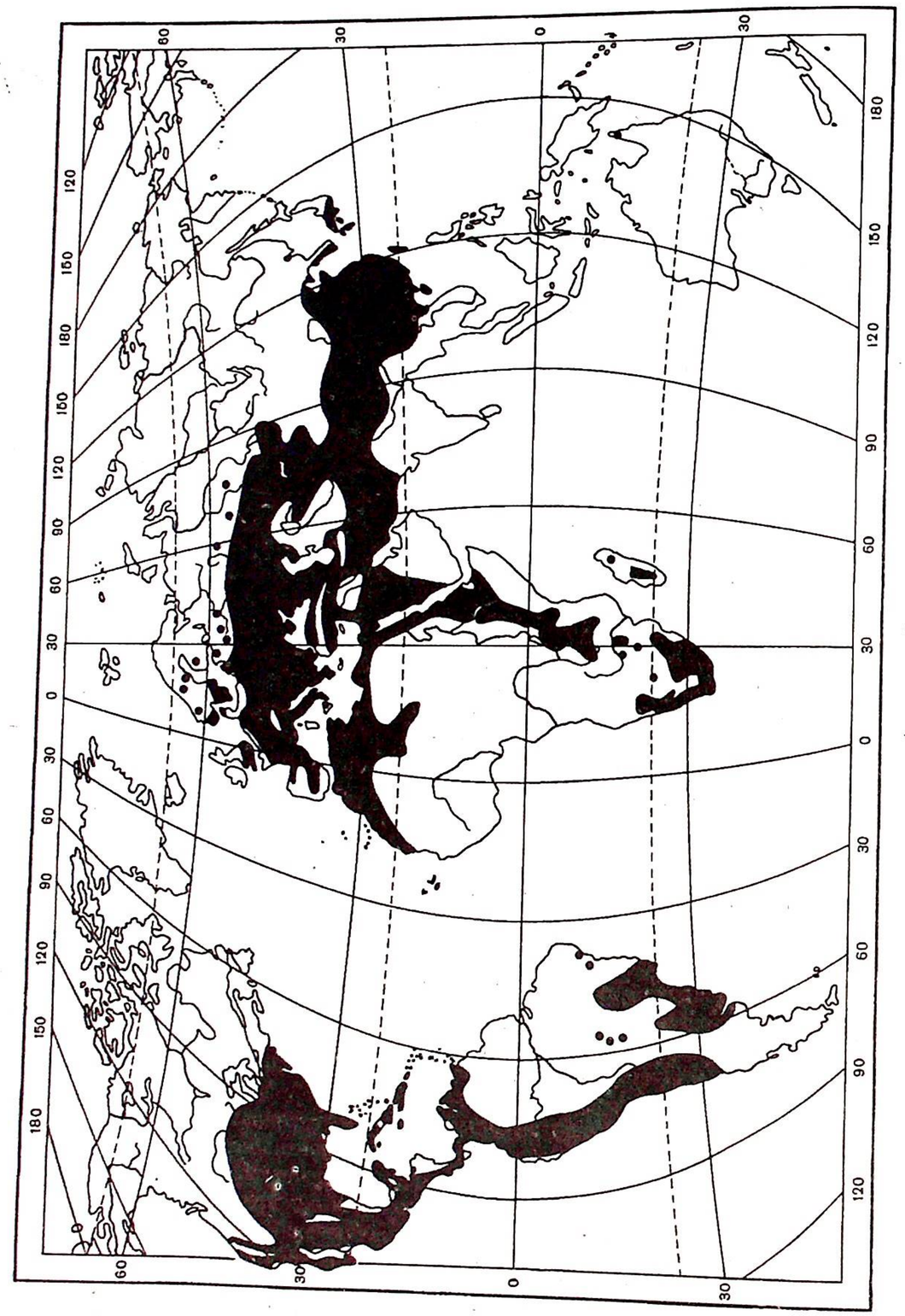
Эколого-исторический метод стал теоретической базой в наших исследованиях по интродукции декоративных представителей рода Salvia в Западной Сибири. Современное распространение и биоморфологическое разнообразие рода изучалось на основе коллекций гербария Ботанического института РАН (LE) и анализа литературных источников. Литературные данные по биоморфологии были существенно дополнены наблюдениями автора над живыми растениями из коллекции ЦСБС РАН (около 30 видов).

По современным сводкам род шалфей насчитывает до 700 видов [3]. Таксономическая структура рода отличается сложностью. Это в сочетании с большим объемом и почти космополитным распространением затрудняет систематическую обработку рода в целом. Его монографическая ревизия выполнена Дж. Бентамом [4], который выделил 14 секций, объединив их впоследствии в четыре подрода. Более поздний обзор Дж. Брике [5] имеет в своей основе систему Дж. Бентама, усовершенствованную и дополненную с учетом более поздних обработок. С точки зрения современных исследователей рода [6, 7], подроды и секции Дж. Бентама и Дж. Брике во многом искусственны. На основе изучения массового материала авторы региональных обработок [6–10] описывают внутриродовые группы различного таксономического ранга. Однако единой общепринятой системы рода пока не существует.

Ареал рода Salvia чрезвычайно широк, охватывает тропические, субтропические и умеренные области Старого и Нового Света (рис. 1). Анализ современного распространения рода и таксономического своеобразия в отдельных частях ареала позволяет сделать вывод о наличии нескольких самостоятельных центров его развития. А.М. Махмедов [11] выделяет пять таких центров: Центральноамериканско-Сонорский и Андо-Бразильский в Новом Свете, Восточносредиземноморско-Переднеазиатский, Восточноазиатский и Горно-Среднеазиатский в Старом Свете. К. Эплинг [7], рассматривая американский подрод Calosphace Benth., отмечает для него три центра разнообразия: Центральноамериканский (включая Центральную Мексику) и отдельные Андийский и Бразильский. И. Хедж [6] подчеркивает своеобразие шалфеев Южной Африки и Мадагаскара, большинство которых эндемичны.

Наибольшее число видов шалфея сосредоточено в Новом Свете. Особенно широко здесь представлен подрод Calosphace, включающий 468 видов [7]. Область его распространения – плоскогорья Центральной Мексики, побережье и острова Карибского моря, Северные Анды и юго-западная часть Бразильского нагорья с прилегающей зоной атлантического побережья. Две южноамериканские части ареала пространственно разделены. К. Эплинг считает первичным Центральноамериканский центр разнообразия подрода. Для Calosphace характерно чрезвычайное разнообразие морфологии чашечек, рылец и тычиночного аппарата. Обилие примитивных генеративных признаков указывает на относительную древность этой группы. Очевидно, она длительное время развивалась изолированно в Западном полушарии.

Основное разнообразие подрода Leonia (Llave et Lex.) Benth. в пределах Нового



Ареал рода Salvia L.

Света приурочено к Центральноамериканско-Сонорскому центру. Здесь представлены три его секции. Монотипная секция Echinosphace Benth. эндемична для Калифорнии, два вида секции Pycnosphace Benth. произрастают в Калифорнии и Центральной Мексике. Ареал видов секции Heterosphace Benth. охватывает юг США (от Флориды до Техаса и Нью-Мексико). В последнюю секцию, начиная с Бентама, относят также около 10 южноафриканских видов, однако некоторые современные исследователи указывают на недостаточную обоснованность их объединения [6].

Наибольшее число видов шалфея в пределах Старого Света приурочено к Древнесредиземноморскому подцарству (по А.Л. Тахтаджяну [12]). Здесь расположен основной центр развития рода в Старом Свете – Восточносредиземноморско-Переднеазиатский, а также небольшой, но очень своеобразный Горносреднеазиатский [11]. В этих центрах сосредоточено разнообразие видов из секции Salvia, Hymenosphace Benth., Aethiopis Benth., Horminum (Moench) Benth., Eremosphace Bunge. Область Древнего Средиземья в конце миоцена–плиоцене стала местом формирования Древнесредиземноморской флоры. Представления о ее генезисе, корнях и условиях формирования разработал М.Г. Попов [13]. По его мнению, в неогене вследствие поднятия горных хребтов Альпийской стены и отступления моря Тетис появились огромные, ставшие впоследствии аридными области суши. Другим следствием этих процессов стало нарушение пространственной изоляции южных и северных материков, что привело к контактам флор Вельвичии и Гинкго. М.Г. Попов отмечает принадлежность древнесредиземноморских секций рода Salvia к этой флоре.

Вопрос о связи шалфеев Древнего Средиземья и Нового Света пока остается открытым. Не исключена возможность контакта их предковых форм в третичном периоде по атлантическому мосту суши. На возможность обмена видами между Древним Средиземьем и Центральной Америкой по горным цепям этого "моста" указывал М.Г. Попов [13], ссылаясь на мнение Г. Кнохе о существовании эоценового атлантического континента Средиземноморье–Антиллы–Гавайя, ставшего местом происхождения многих видов.

На территории Циркумбореальной области в пределах Старого Света встречаются около 30 видов шалфея из 6 секций [14], исторически сязанных с флорой Древнего Средиземья. Наибольшим разнообразием отличается секция Plethiosphace Benth., сформировавшаяся преимущественно в этом регионе.

В Восточной Азии расположен еще один центр развития рода. Здесь преобладают виды из секций Notiosphace (Benth.) Bunge и Drymosphace Benth., непосредственно связанных с секциями Древнего Средиземья, представлен также эндемичный подрод Allagosphadonopsis Briq. и эндемичные секции. По мнению А.М. Махмедова [11], секция Notiosphace примитивная. Она может рассматриваться исходной для мадреанских секций Echinosphace и Pycnosphace, а восточноазиатский центр, возможно – "один из первичных центров происхождения рода и является как бы связующим мостом видов шалфея Евразии с Центральной Америкой" [с. 101]. Не отвергая этой точки зрения в отношении американских секций подрода Leonia, мы полагаем, что нельзя не учитывать возможность атлантических контактов древнесредиземноморских секций и подрода Calosphace.

В Южной Африке и на Мадагаскаре по современным данным насчитывается до 30 видов шалфея [6], главным образом, из секции Heterosphace Benth. и Nactosphace Briq. Многие виды столь своеобразны, что не укладываются ни в одну из существующих ныне секций [6]. Среди шалфеев Южной Африки велико число реликтовых и эндемичных видов; все шесть видов Мадагаскара эндемичны для этого острова. М.Г. Попов [15] предполагает, что южноафриканские шалфеи из секции Nactosphace вторичны по отношению к древнесредиземноморским из секции Hymenosphace (обе секции из подрода Schraderia (Moench) Briq.). И. Хедж [6], крупнейший современный специалист по шалфеям Старого Света, также допускает родство некоторых южноафриканских видов подрода Schraderia с шалфеями Центральной Азии из этого подрода.

Он отмечает, что сегодня едва ли возможно построить ряды переходных форм, связывающих южно-африканские шалфеи с видами из Юго-Восточной Азии или Центральной Америки. Сосредоточение в Южной Африке и на Мадагаскаре большого числа реликтов позволяет говорить о древности и своеобразии шалфеев в этой части ареала.

Род Salvia приурочен, главным образом, к субтропической и тропической зонам обоих полушарий, а в Северном полушарии и к умеренной. Бóльшая часть шалфеев американского подрода Calosphace произрастает в тропической зоне, не менее 420 видов из 468 [7]. Они характерны для ландшафтов тропического и субэкваториального гумидного и семиаридного типов (по классификации А.Г. Исаченко и А.А. Шляпникова [16]): влажных и переменновлажных лесов, саванн и редколесий, часто в горных районах. Растения шалфея здесь имеют преимущественно мезофитный облик. Преобладающая жизненная форма – травянистые фанерофиты (по К. Раункиеру [17]). Для них характерен круглогодичный ритмичный рост, открытые почки. В условиях постоянно благоприятного климата наиболее существенными для дифференциации побеговой системы оказываются эндогенные ритмы роста и особенности нарастания побегов, определяющие архитектурную модель растения [18]. Степень одревеснения побегов в этой группе шалфеев сильно изменчива. Большинство из них – травянистые растения, однако есть полукустарники и кустарники. Продолжительность жизни у многих видов значительно варьирует. У большинства надземные побеги остаются живыми несколько лет. Некоторые шалфеи из подрода Calosphace можно отнести к группе "длительно живущих однолетников" (термин Т.В. Шулькиной), вегетирующих около одного календарного года в условиях "бессезонного" климата. Такой тип развития характерен, по мнению Т.В. Шулькиной [19], для многих видов, обитающих во влажных тропических лесах Африки и Южной Америки. Резкого перехода между длительно живущими однолетними и многолетними травянистыми фанерофитами нет. Такой полиморфный вид, как S. coccinea Etlinger, в зависимости от условий обитания может развиваться как полукустарник, травянистый многолетник или однолетник [7].

Американские представители рода Salvia в субтропической зоне Северного полушария приурочены к ландшафтам семиаридного, аридного и экстрааридного типов – степям, полупустыням и пустыням. Большинство этих видов имеет ксерофитный облик. S. carduacea Benth. и S. columbariae Benth. – стержнекорневые однолетние травы с колючими, опушенными листьями, собранными в прикорневой розетке. Большая часть калифорнийских шалфеев – ксерофитные полукустарники и кустарники с мелкими, кожистыми, часто опушенными листьями. Характерные места их произрастания – сухие песчаные и каменистые склоны, овраги, скалы и каньоны. Травянистые многолетники мезофитного типа представлены среди шалфеев Калифорнии единственным видом – S. spathacea Greene, произрастающим на лугах и тенистых склонах на высоте ниже 600 м над ур. моря [20].

Немногочисленные виды шалфея североамериканских прерий представляют собой многолетние стержнекорневые травы (гемикриптофиты по К. Раункиеру).

Шалфеи Старого Света в тропической зоне представлены единичными видами, зато они широко распространены в субтропиках и умеренной зоне. Большинство видов Ирано-Туранской и Сахаро-Аравийской областей приурочены к ландшафтам субтропического семиаридного и аридного типов – полупустыням и пустыням. В Средиземноморской области их местообитания характеризуются большей влагообеспеченностью. Среди древнесредиземноморских шалфеев преобладают многолетние стержнекорневые травы с полурозеточными побегами (полурозеточные гемикриптофиты). В полупустынях Средней Азии по фитоценотическому значению им не уступают полукустарники (хамефиты), хотя число видов их невелико [11]. В Средиземноморской области есть и однолетние шалфеи неэфемероидного типа, представленные тремя видами [6, 14]. Все древнесредиземноморские шалфеи более или менее ксерофитны. Ксерофитизацию Е.С. Каламбет [21] считает основной приспособительной тенденцией в подроде Sclarea (Moench) Benth., а М.Г. Попов [13] подчеркивал ведущую роль ксерофильной линии эволюции в становлении Древнесредиземноморской флоры в целом.

Большинство шалфеев Южной Африки и Мадагаскара также приурочено к полупустыням и пустыням. Здесь произрастают ксерофитные полукустарники и кустарники, жестколистные, сильно опушенные. Лишь два реликтовых вида – мадагаскарский S. perrieri Hedge и сомалийский S. somalensis Vatke – кустарники с листьями мезофитного типа, произрастающие на светлых опушках горных лесов [22].

Места обитания шалфеев в Восточной Азии характеризуются более высокой влажностью, чем в Древнесредиземноморском подцарстве. Многие виды приурочены к горным системам Гималаев и Тибета. Основная жизненная форма – многолетние травы (гемикриптофиты), часто мезофитного облика. Однолетний S. plebeja R. Br. широко распространен по всей Восточной и Юго-Восточной Азии.

Шалфеи Циркумбореальной области приурочены к степным и лесостепным травянистым сообществам. Преобладающая жизненная форма – стержнекорневые многолетние травы с полурозеточными побегами (полурозеточные гемикриптофиты). Типичные места обитания большинства этих видов – сухие, каменистые склоны балок и оврагов, остепненные луга, обочины дорог и полей [14]. Некоторые виды более мезофитны (S. glutinosa L.) и приурочены к опушкам лесов, часто в предгорных районах.

Биоморфологический спектр рода Salvia в целом достаточно широк: от кустарников до травянистых поликарпиков и монокарпиков (двулетников и однолетников). По мнению Е.С. Каламбет [21], предковые формы шалфея "имели жизненную форму поликарпических травянистых фанерофитов: были многолетними с мезоморфными листьями и достаточно пластичными по продолжительности жизни побега и растений в целом" [с. 11]. Они обитали в условиях "бессезонного" тропического климата и характеризовались эндогенным ритмом роста побегов, склонностью к их непрерывному и длительному нарастанию, открытыми почками, мезоморфным строением листьев [23]. Примитивные шалфеи имели следующие признаки генеративной сферы: прямая трубка венчика без кольца волосков, короткая и прямая верхняя губа венчика, короткий связник, примерно равный по длине тычиночной нити [6]. Из ныне существующих видов рода шалфей наиболее близки к этим характеристикам представители американского подрода Calosphace. Предки современных средиземноморских видов из подрода Sclarea также были травянистыми мезофитами "бессезонного" климата и обитали в тропических лесах, покрывавших в третичное время область Древнего Средиземья [21]. После исчезновения моря Тетис произошли преобразования флоры в сторону ксерофитизации, геофитизации и эфемеризации [13]. При этом возникли новые жизненные формы средиземноморских шалфеев, генезис которых рассмотрен Е.С. Каламбет [21]. В относительно влажных горных местообитаниях сохранились формы с относительно удлиненными метамерами полициклических побегов, давшие начало биоморфе полукустарничка (хамефит по К. Раункиеру). В аридных условиях шел отбор форм с розеточными побегами и их последующей трансформацией. В равнинно-степных областях формируются травянистые многолетники сезонного климата (гемикриптофиты). Эта жизненная форма впоследствии стала основной для шалфеев умеренного климата. В предгорных районах Кавказа возникли и монокарпические формы шалфеев, в том числе терофиты (S. viridis L.). Таким образом, в роде Salvia наблюдается отмеченная в классических трудах Раункиера тенденция перемещения почек возобновления из надземной среды к поверхности почвы и в верхний ее слой (ряд фанерофиты – хамефиты – гемикриптофиты), а среди гемикриптофитов – переход от безрозеточных к розеточным формам. Сокращение большого жизненного цикла с переходом к монокарпичности вплоть до однолетности привело к образованию терофитов в некоторых эволюционных линиях рода.

В лаборатории интродукции декоративных растений ЦСБС СО РАН род шалфей

Биоморфологические особенности некоторых видов шалфеев в естественных условиях и при интродукции

Вид	Тип ареала	Экология	Жизненная форма	
			в природе	в культуре
Sect. SALVIA				
S. officinalis L.	Древнесредиземноморский	Ксеромезофит	Полукустарниковый хамефит	Полукустарниковый хамефит
Sect. HETEROSPHACE				
S. stenophylla Benth.	Южноафриканский (Капский)	Ксеромезофит	Гемикриптофит или хамефит	Терофит
Sect. DRYMOSPHACE				
S. glutinosa L.	Европейский	Мезофит	Гемикриптофит безрозеточный	Гемикриптофит безрозеточный
S. forskaehlei L.	Древнесредиземноморский	Ксеромезофит	Гемикриптофит полурозеточный	Гемикриптофит полурозеточный
Sect. HORMINUM				
S. viridis L.	"	"	Терофит или гемикриптофит полурозеточный	Терофит
Sect. AETHIOPIS				
S. aethiopis L.	"	"	Гемикриптофит полурозеточный	Гемикриптофит полурозеточный
S. argentea L.	"	"	То же	То же
S. sclarea L.	"	"	"	"
Sect. PLETHIOSPHACE				
S. pratensis L.	Европейский	"	"	"
S. virgata Jacq.	Древнесредиземноморский	"	"	"
S. haematodes L.	Европейский	"	"	"
S. nemorosa L.	"	"	"	"
S. stepposa Shost.	Евросибирский	"	Гемикриптофит безрозеточный	Гемикриптофит безрозеточный
S. nutans L.	Европейский	"	То же	То же
			Гемикриптофит полурозеточный	Терофит или гемикриптофит полурозеточный
S. austriaca Jacq.	"	"	То же	Гемикриптофит полурозеточный
S. verbanaca L.	Древнесредиземноморский	"	"	Гемикриптофит полурозеточный или терофит
Sect. CALOSPHACE				
S. cocciena Etlinger	Карибский	Мезофит	Травянистый фанерофит	Терофит
S. tiliaefolia Vahl	Андийский	"	"	"
S. splendens Sellow ex Roem. & Schultes	Бразильский	"	"	"
S. farinacea Benth.	Атлантическо-Североамериканский	Ксеромезофит	Гемикриптофит безрозеточный	"
Sect. HEMISPHACE				
S. verticillata L.	Евросибирский	"	Гемикриптофит полурозеточный	"

изучается с 1988 г. Исследовано около 30 видов. Их биоморфологические особенности отражены в таблице.

Климатические условия Западной Сибири более суровые, чем в местах естественного произрастания большинства видов шалфея. Тем не менее, многие виды показали хорошую адаптационную способность. В условиях интродукции часто происходит изменение жизненной формы. При этом основной приспособительной тенденцией является переход к однолетности, что позволяет растениям пережить длительный неблагоприятный период в виде семян. Все имеющиеся в коллекции виды подрода Calosphace – травянистые фанерофиты дождевых тропических лесов – в наших условиях ведут себя как терофиты. Однолетниками при интродукции становятся также южноафриканский S. stenophylla и евро-азиатский S. nutans и S. verticillata; в естественных условиях это гемикриптофиты.

Древнесредиземноморские виды из секции Aethiopis в Западной Сибири сохраняют характерную для них биоморфу полурозеточных гемикриптофитов. Однако при интродукции они всегда двулетники, а из природы часто описываются как многолетники. Тенденция к ускоренному развитию в культуре у шалфеев из секции Plethiosphace выражена слабее, так как климатические условия умеренной зоны Европы близки к нашим. Большинство этих видов при интродукции сохраняют естественную биоморфу гемикриптофитов. Однако цветение в условиях культуры часто наблюдается в первый год, тогда как в природе, как правило, на втором году жизни.

У полукустарникового хамефита S. officinalis исходная жизненная форма сохраняется в наших условиях, но из-за сильного обмерзания растений почки возобновления остаются жизнеспособными лишь в нижних частях побегов, не выше 10 см над уровнем почвы.

Таким образом, в условиях лесостепной зоны Западной Сибири наиболее адаптированными оказываются травянистые ксеромезофитные шалфеи из Средиземноморской и Циркумбореальной областей Старого Света. Тропические и субтропические виды из американского подрода Calosphace, ценные декоративные растения, перспективны для интродукции как однолетники. Их адаптация в условиях, резко отличных от естественных местообитаний, связана с большой пластичностью исходной жизненной формы – травянистых фанерофитов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Кормилицын А.М.* Флорогенетический принцип подбора исходного материала древесных растений для их интродукции // Интродукция растений и зеленое строительство. Киев: Наук. думка, 1973. С. 8–21.
2. *Культиасов М.В.* Эколого-исторический метод в интродукции растений // Бюл. Гл. ботан сада. 1953. Вып. 15. С. 24–39.
3. *Airy Shaw H.K.* A dictionary of the flowering plants and ferns. 8th ed. Cambridge: Univ. press, 1980. 1245 p.
4. *Bentham C.* Salvia // Labiatarum genera et species. L., 1833. Fasc. 3. P. 190–312.
5. *Briquet J.* Salvia // Engler A., Prantl K. Die naturlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1895. T. 4, 3b. S. 270–286.
6. *Hedge I.C.* A revision of Salvia Africa including Madagascar and Canary Islands // Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh. 1974. Vol. 33, N. 1. P. 1–121.
7. *Epling C.* A revision of Salvia, subgenus Calophace // Fedde Rep. Beich. 1939. Bd. 110. S. 1–383.
8. *Kudo V.* Labiatarum sino-japonicarum prodromus // Mem. Fac. Sci. Agr. Taihoku Univ. 1929. Vol. 2, N 2. P. 37–332.
9. *Stibal E.* Revision der indischen und tibetanischen Arten der Gattung Salvia // Fedde Rep. Sp. Nov. 1936. Bd. 39. S. 173–186.
10. *Победимова Е.Г.* Род Salvia // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. Т. 21. С. 244–363.
11. *Махмедов А.М.* Шалфеи Средней Азии и Казахстана: (Систематика, география и рациональное использование). Ташкент: Фан, 1984. 112 с.
12. *Тахтаджян А.Л.* Флористические области Земли. Л.: Наука, 1978. 248 с.
13. *Попов М.Г.* Основы флорогенетики. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 135 с.
14. *Hedge I.C.* Salvia // Flora Europea. Cambridge: Univ. press, 1972. Vol. 3. P. 188–192.
15. *Попов М.Г.* Основные черты истории развития флоры Средней Азии // Бюл. Среднеаз. гос. ун-та. 1927. Вып. 15. С. 239–292.
16. *Исаченко А.Г., Шляпников А.А.* Природа мира: Ландшафты. М.: Мысль, 1989. 504 с.
17. *Raunkiaer C.* Plant life forms. Oxford: Clarendon press, 1937. 104 p.

18. *Hallé F., Oldeman R.A.A.* Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. P.: Masson, 1970. 178 p.
19. *Шулькина Т.В.* Биоморфологический анализ сем. Campanulaceae Juss. s. str.: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1983.
20. *Munz P.A., Keck D.D.* Salvia // A California flora. Berkeley etc.: Univ. of Calif. press, 1973. P. 701–706.
21. *Каламбет Е.С.* Сравнительный морфогенез видов рода шалфей: Автореф. дис.... канд. биол. наук. М., 1987. 16 с.
22. *Hedge I.C.* Salvia in Madagascar // Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh. 1972. Vol. 32, N 1. P. 1–11.
23. *Каламбет Е.С.* О периодичности роста побегов у некоторых видов рода Salvia L. сем. Labiatae // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1981. Т. 86, вып. 1. С. 74–87.

Центральный Сибирский ботанический сад СО РАН, Новосибирск

SUMMARY

Baikova E.V. **Ecologo-historical analysis of the genus Salvia L. as the basis for its introduction into cultivation**

The origin, geographical distribution and ecological features of Salvia species have been observed. The diversity of life forms in this genus and probable directions of their evolution have been examined. A biomorphological analysis of 21 species of Salvia introduced into cultivation in West Siberia has indicated that the most adapted ones are herbaceous xeromesophytes originated from the Mediterranean and the Circumboreal regions of the Old World. These species have a hemicryptophyte life form. Tropical and subtropical species from the American subgenus Calosphace Benth. are promising for introduction as ornamental annuals. Ecologo-historical, florogenetical and biomorphological analyses of the genus Salvia can provide helpful data for the further use of these species in horticulture.

УДК 582.572.4:634.0(0477).(479)

© В.И. Мельник, Т.А. Лысенко, 1994

КАВКАЗСКИЕ ВИДЫ РОДА GALANTHUS В ЛЕСНОМ КУЛЬТУРФИТОЦЕНОЗЕ НА УКРАИНЕ

В.И. Мельник, Т.А. Лысенко

Одним из наиболее перспективных методов сохранения редких и исчезающих видов растений ex situ является формирование устойчивых, самовозобновляющихся популяций в составе искусственных фитоценозов [1–7], в обстановке, приближенной к естественной.

В Киеве, в Центральном ботаническом саду АН Украины (ЦБС) на протяжении 30 лет в составе лесных культурфитоценозов выращиваются 4 вида подснежника флоры Кавказа: подснежник узколистный (Galanthus angustifolius G. Koss.)[1], подснежник Воронова (G. woronovii Losinsk.), подснежник кавказский (G. caucasicus [Baker] Grossh.) и подснежник широколистный (G. platyphyllus Traub et Moldenke). Все они вошли в список видов, нуждающихся в охране [8], а также в "Красную книгу РСФСР" [9]. Все 4 вида отнесены к 3-й [8] категории редкости. В "Красной книге РСФСР" подснежники кавказский и узколистный отнесены ко 2-й категории редкости, а подснежники широколистный и Воронова – к 3-й категории. Сокращение численности природных популяций вызвано нарушением местообитаний в результате рубок леса, строительства в курортных зонах, но главным образом – это хищнический сбор в пору цветения.

С.С. Харкевич в 1962–1966 гг. показал для всех четырех видов перспективность интродукции и широкого введения в культуру в условиях Киева. Так, они нормально проходили сезонный цикл роста и развития, образовывали семена и вегетативные зачатки, не повреждались морозами [11, 12]. Однако об адаптационных возможностях

[1] Мы принимаем этот вид в трактовке Ю.И. Коса [10].

видов подснежников на уровне популяций автор ничего не говорит. Он не включил их в список кавказских растений, проявивших в условиях Киева склонность к натурализации. Другие ботанические сады, в которых выращивают эти виды подснежника [7, 13, 14], также не сообщают об их способности к самостоятельному и устойчивому воспроизведению особей в ряде поколений. В то же время именно эти данные имеют решающее значение при оценке успешности интродукции редких и исчезающих видов для их охраны ex situ.

Цель нашей работы состояла в том, чтобы дать оценку сформировавшимся за 30 лет в ЦБС интродукционным популяциям вышеупомянутых видов с точки зрения их способности к длительному самоподдержанию и нормальной смене поколений. Для этого решались следующие задачи: охарактеризовать условия местообитаний, выделить возрастные группы особей у каждого вида, проанализировать динамику численности и возрастного состава интродукционных популяций, способ их самоподдержания. Учет численности и возрастной структуры интродукционных популяций каждого вида проводили в 1989–1991 гг. на трех временных площадках размером 0,5 × 0,5 м в фазу массового цветения растений. При выделении возрастных групп пользовались диагностическими признаками возрастных состояний, описанных в работах [15–18]. Характеристику возрастных групп составляли на основании морфологических описаний и измерений 10–20 особей. Поскольку принадлежность к той или иной возрастной группе можно определить по надземной части растений, учет возрастного состава популяций вели без выкопки особей, если они были хорошо обособлены друг от друга. Если же они росли плотными группами, их выкапывали, а после учета вновь высаживали.

Приводим краткие сведения об ареалах подснежников в природе и о происхождении исходного посадочного материала при интродукции в ЦБС.

Подснежник узколистный – эндемик центрального Предкавказья. Обитает в лесах нижнего и среднего поясов гор на рыхлой перегнойной почве. Известен из нескольких местонахождений Кабардино-Балкарии и Ставропольского края [9]. Подснежник узколистный был описан Ю.И. Косом [10] как самостоятельный вид в 1948 г. из окрестностей Нальчика. В ЦБС 80 луковиц этого вида получены в 1950 г. от Ю.И. Коса из Нальчика.

Подснежник Воронова – эндемик Западного Закавказья. Распространен в лесах предгорий Черноморского побережья в нижнем и среднем горных поясах. Предпочитает богатые, хорошо увлажненные почвы. Завезен в 1957 и 1961 гг. С.С. Харкевичем из Козачьего ущелья в окрестностях с. Небуг, севернее г. Туапсе (ольховый лес) в количестве 5000 особей.

Подснежник кавказский – эндемик Кавказа. Распространен в лесах нижнего и среднего горных поясов в Центральном Закавказье и Западном Предкавказье [9, 19]. Посадочный материал собран С.С. Харкевичем в трех пунктах: в окрестностях г. Тбилиси, в дубово-грабовом лесу, 1957 г., в окрестностяхъ пос. Бакуриани, на полянах букового леса, 1957 г., в окрестностях г. Туапсе, 1961 г. в количестве 1000 особей.

Подснежник широколистный – эндемик центральной части Большого Кавказа. Приурочен к субальпийским и альпийским лугам [9]. Распространен по влажным участкам в пониженных местах и по берегам ручьев [11]. Собран С.С. Харкевичем возле Крестового перевала по Военно-Грузинской дороге во влажной западине на субальпийском лугу в количестве 340 особей.

Культурфитоценозы, в составе которых растут подснежники в ЦБС, сформировались на основе ботанико-географической экспозиции "Кавказ", заложенной в 1952 г. Перенос растений осуществили не отдельными особями видов, а наиболее характерными для Кавказа комплексами особей эдификаторных, субэдификаторных и сопутствующих видов древесного, кустарникового и травянистого ярусов. Всего было представлено 53 флористических комплекса. Проект экспозиций был разработан Н.Н. Гришко, А.И. Соколовским и Г.А. Степуниным. Создание насаждений

началось в 1952 г. под руководством Я.К. Гоцика. Основная работа по обогащению коллекций выполнена С.С. Харкевичем, который провел широкий эксперимент по интродукции большого числа видов природной флоры Кавказа. При интродукции растений учитывались их экологические и фитоценотические особенности. Травяной покров создавали тогда, когда основные насаждения деревьев и кустарников достигали определенной густоты и начинали играть средообразующую роль.

Основным типом почв на участке являются эродированные темно-серые оподзоленные суглинки среднего естественного плодородия. Они характеризуются неравномерной окультуренностью, поскольку в прошлом территория участка была заселена. Коренной тип растительности – типичная для лесостепи Украины грабовая дубрава.

Подснежник Воронова и подснежник кавказский растут в составе экспозиции "Колхидские реликтовые леса". В настоящее время это многовидовое насаждение занимает площадь примерно 0,5 га. Древостой одноярусный, сомкнутость крон – 0,9. Преобладают бук восточный (Fagus orientalis Lipsky), граб кавказский (Carpinus caucasica Grossh.), клен явор (Acer pseudoplatanus L.). Присутствуют также липа мелколистная и липа кавказская (Tilia cordata Mill., Tilia begoniifolia Stev.), дуб черешчатый, грузинский и имеретинский (Quercus robur L., Q. iberica Stev. и Q. imeritina Stev. ex Woronow), клен остролистный, светлый и полевой (A. platanoides L., A. laetum C.A. Mey. и A. campestre L.), ясень остроплодный и обыкновенный (Fraxinus oxycarpa Willd. и F. excelsior L.), лещина древовидная (Corylus colurna L.), черешня (Cerasus avium L. [Moench]), вяз гладкий (Ulmus laevis Pall.), груша кавказская (Pyrus caucasica Fed.).

Подлесок неравномерный, редкий, сомкнутость до 0,4, высотой 1,5 м. Он образован бузиной черной (Sambucus nigra L.), чубушником кавказским (Philadelphus caucasicus Kochne), самосевом клена, граба, ясеня. В подлеске растут также тисс ягодный (Taxus baccata L.), клекачка перистая (Staphyllea pinnata L.), бирючина обыкновенная (Ligustrum vulgare L.), лещина обыкновенная (Corylus avellana L.).

Подснежник узколистный был высажен под полог насаждения, моделирующего смешанные хвойно-широколиственные леса. Однако за прошедшие 30 лет многие деревья ели восточной (Abies orientalis [L.]), пихты кавказской [Abies nordmanniana (Stev.) Spach] отстали в росте, попали под полог бука и граба, начали усыхать и были удалены в процессе рубок ухода. Поэтому в целом здесь сформировалось насаждение, по составу и структуре аналогичное описанному выше, с включением небольшой чистой группы ели и смешанной групы из ели и пихты. Подснежник растет под пологом лиственных деревьев.

Описанные участки расположены на северном, хорошо увлажненном склоне холма крутизной 25–30°. Почва рыхлая, влажная. Листовой опад предыдущего года почти полностью перегнивает к концу лета.

В травянистом ярусе описанных участков присутствуют виды местной флоры, однако они растут разреженно или единично. В ранневесеннем аспекте – это хохлатка Галлера (Corydalis solida [L.] Clairv.) и чистяк весенний (Ficaria verna Huds.), из широкотравья – зеленчук желтый (Galeobdolon luteum Huds.), гравилат городской (Geum urbanum L.), крапива двудомная (Urtica dioica L.). Широкому внедрению местных видов препятствует, очевидно, сильное затенение.

Интродуценты в травяном покрове размещены пятнами или куртинами, площадью от нескольких десятков до нескольких сотен квадратных метров. Так, вместе с подснежниками кавказским и Воронова растут пролеска сибирская (Scilla sibirica Haw.), пион кавказский (Paeonia caucasica [Schipez] Schipez.), барвинок малый и пушистый (Vinca minor L. и V. pubescens D'Urv.), морозник кавказский (Helleborus caucasicus A.Br.), лилия кавказская (Lilium caucasicum Miscz. ex Grossh.), хохлатка Маршалла (Corydalis marschalliana Pers.), лук медвежий (Allium ursinum L.), смолевка бахромчатая (Silene fimbriata Sims.).

Подснежник Воронова в травяном покрове занимает площадь приблизительно 1000 м^2. Особи размещены тесными группами, а также единичными экземплярами.

На 1 м^2 насчитывается 7–10 таких групп. В группах, образовавшихся, видимо, в результате вегетативного размножения, растет по 10–20 особей в имматурном, виргинильном и генеративном возрастных состояниях. Вокруг групп наблюдается обильный самосев (возрастные состояния проростков и ювенильных особей). Размещение сеянцев в непосредственной близости от материнских растений связано с особенностями семенного размножения подснежников. В фазу плодоношения цветоносы падают на землю и коробочки дозревают на поверхности почвы.

Подснежник узколистный распространен на площади примерно 50 м^2. Растения растут в основном в тесных группах: на 1 м^2 – 8–14 таких групп. В группах особи очень многочисленны – до 100 экз.

Популяция подснежника кавказского размещена на площади около 400 м^2. Этот вид растет небольшими группами по 3–5 взрослых особей, вокруг которых в радиусе 20 см располагается самосев (13–23 экз. в возрастных состояниях проростков, ювенильных и имматурных особей). На 1 м^2 приходится 4–6 таких групп.

Сравнение наших данных с литературными [12, 16, 20] сидетельствует о том, что пространственная структура интродукционных популяций подснежников кавказского, Воронова и узколистного в ЦБС аналогична структуре ценопопуляций этих видов в природе.

Подснежник широколистный растет небольшим пятном площадью около 10 м^2 под пологом березы Литвинова (Betula litwinowii Doluch.) на опушке так называемого "Паркового леса" из дуба крупнопыльникового (Quercus macranthera Fisch. et Mey. ex Hohen.). Подлесок средней густоты, образован свидиной южной (Swida australis [Cnt. Mey] Pojark. ex Grossh.). Травяной покров почти отсутствует в результате затенения. В пределах пятна особи подснежника широколистного размещены довольно равномерно, что объясняется отсутствием вегетативного размножения. Между тем в природе, а также в открытой экспозиции субальпийских лугов в ЦБС, где этот вид рос 30 лет назад, С.С. Харкевич отмечал вегетативное размножение и образование больших гнезд, в которых было много луковиц [10].

Нынешнее местопроизрастание подснежника широколистного граничит с выделом "Субальпийские луга", где первоначально был высажен этот вид. Но, по-видимому, подснежник не выдержал конкуренции буйно разросшихся здесь девясила высокого (Inuia helenium L.), котовника крупноцветкового (Nepeta grandiflora Bieb.), борщевика Сосновского (Heracleum sosnowskyi Manden.), козлятника восточного (Galega oreintalis Lam.), солодки голой (Clycyrrhiza glabra L.) и сохранился только под защитой деревьев и кустарников благодаря своей теневыносливости.

Для анализа возрастной структуры интродукционных популяций подснежника мы выделили и охарактеризовали 5 возрастных групп особей. К проросткам (p) мы отнесли растения первого года жизни, появившиеся из семян текущей весной. Прорастание семян подземное. В подземной части проростки сохраняют разбухшую и лопнувшую оболочку семени, от которой вниз отходят прозрачное влагалище семядоли и главный корень длиной до 4 см. Проростки имеют также первый зеленый лист, который пробивает влагалище семядоли и выходит на поверхность почвы. Пластинка листа очень узкая, линейная. Проростки исследуемых видов подснежников несколько отличались по размерам. Длина зеленого листа представлена в табл. 1. Длина влагалища семядоли у п. узколистного составляла 1,6–2 см, у п. кавказского – 0,6–0,8 см, у п. Воронова – 0,9–1,0 см и у п. широколистного – 0,6–1,0 см.

Ювенильные особи (j) отличаются малыми размерами (см. табл. 1), имеют низовой влагалищный лист и один зеленый срединный. Пластинка зеленого листа узкая, ювенильного типа. Растения имеют луковицы, мясистые чешуи которых снаружи покрыты пленчатыми. От донца луковиц отходят придаточные корни. Чешуи луковиц представляют собой разросшиеся влагалища листьев. Сухие чешуи образуются из истощившихся мясистых чешуй.

Имматурные особи (im) несут так же, как и ювенильные, по одному влагалищному

Таблица 1

Биометрические показатели возрастных групп в интродукционных популяциях подснежника

Вид подснежника	Возрастная группа	Размер луковицы, см $\frac{\text{длина}}{\text{диаметр}}$	Количество придаточных корней	Длина влагалищного листа, см	Количество зеленых листьев	Размер зеленого листа, см $\frac{\text{длина}}{\text{ширина}}$	Длина цветоноса, см
Узколистный	p				1	$\frac{3,5-10,0}{0,05-0,10}$	
	j	$\frac{0,5-0,7}{0,3-0,4}$	3–4	2,0–3,0	1	$\frac{11-14}{1,5-2,0}$	
	im	$\frac{0,8-0,9}{0,6-0,7}$	5–6	3,0–3,5	1	$\frac{16,0-18,0}{0,2-0,4}$	
	v	$\frac{1,3-1,8}{0,8-1,3}$	10–15	3,5–6,0	2	$\frac{16,0-25,0}{0,3-0,6}$	
	q	$\frac{1,6-2,0}{1,2-1,3}$	25–30	4,5–5,5	2	$\frac{20,0-21,0}{0,5-0,6}$	18,0–20,0
Кавказский	p				1	$\frac{2,0-4,2}{0,07-0,08}$	
	j	$\frac{0,4-0,6}{0,22-0,30}$	1–2	0,6–1,1	1	$\frac{2,3-5,4}{0,08-0,10}$	
	im	$\frac{0,7-0,9}{0,3-0,5}$	5–6	1,3–1,8	1	$\frac{6,2-7,0}{0,12-0,20}$	
	v	$\frac{1,0-1,1}{0,5-0,6}$	9–12	1,7–2,5	2	$\frac{7,5-8,5}{2,0-2,5}$	
	q	$\frac{1,3-2,4}{1,1-1,2}$	12–16	3,0–5,0	2	$\frac{8,0-12,5}{0,45-0,70}$	11,0–16,0
Широколистный	p				1	$\frac{7,0-11,0}{0,1-0,2}$	
	j	$\frac{0,7-0,9}{0,5}$	5–7	1,0–1,5	1	$\frac{7,0-12,0}{0,5-0,7}$	
	im	$\frac{1,1-1,2}{1,0-1,1}$	9–14	2,0–3,0	1	$\frac{12,0-15,0}{0,8-0,9}$	
	v	$\frac{2,3-3,0}{1,6-1,9}$	17–22	3,0–5,0	2	$\frac{13,0-17,0}{0,9-1,5}$	
	q	$\frac{2,5-3,0}{1,6-1,9}$	18–23	3,0–5,0	2	$\frac{15,0-17,0}{1,0-1,5}$	14,5–16,0
Воронова	p				1	$\frac{2,5-5,0}{0,10-0,11}$	
	j	$\frac{0,4-0,8}{0,3-0,4}$	3–4	1,0–1,7	1	$\frac{4,0-8,0}{0,2-0,3}$	
	im	$\frac{0,9-1,4}{0,5-0,8}$	7–10	1,7–2,5	1	$\frac{8,0-12,0}{0,4-0,7}$	
	v	$\frac{1,4-1,8}{1,1-1,2}$	10–15	3,5–4,0	2	$\frac{10,0-15,0}{1,0-1,1}$	
	q	$\frac{2,0-2,5}{1,2-1,5}$	14–15	4,0–6,0	2	$\frac{10,0-17,7}{0,9-1,2}$	14,5–19,0

Таблица 2

Численность и возрастной состав интродукционных популяций подснежника

Вид подснежника	Год	Численность особей, %					Численность особей, шт./м^2
		p	j	im	v	q	
Кавказский	1989	29	35	12	17	7	85
	1990	24	34	8	24	10	62
	1991	22	33	14	18	13	73
Воронова	1989	43	19	21	13	4	282
	1990	37	24	20	14	5	260
	1991	39	20	19	12	10	295
Широколистный	1989	40	5	5	21	29	152
	1990	29	7	6	29	29	139
	1991	35	5	6	23	31	146
Белоснежный	1990	12	41	23	19	5	602
	1991	2	54	21	16	7	656

и одному зеленому листу. Отличаются более крупными размерами. Пластинка листа шире, приближается по форме к листьям взрослых растений.

Виргинильные особи (v) насчитывают 3 листа: один низовой и два срединных. Листья в этом возрастном состоянии приобретают характерные для вида морфологические особенности. Так, у подснежника Воронова листья ярко-зеленые, блестящие, ланцетные, у подснежника широколистного – темно-зеленые, линейные, узкие, слегка сизые. Листья подснежника кавказского темно-зеленые, ланцетные, для них характерен интенсивный сизый налет. В генеративном возрастном состоянии (q) особи несут цветочную стрелку. Вегетативные органы имеют такую же морфлогическую структуру, как в виргинильном возрастном состоянии.

Авторы, изучавшие большой жизненный цикл подснежника Воронова [16], отмечают однообразие морфологической структуры растений всех возрастных состояний. Все же им удалось выделить среди генеративных особей 3 возрастных подгруппы (молодые, средневозрастные, и старые), а также обнаружить сенильные особи. Основные признаком, характеризующим стареющие экземпляры (старые генеративные и сенильные), является меньший размер живых чешуй луковицы по сравнению с пленчатыми наружными. Однако при анализе возрастной структуры интродукционных популяций подснежника мы не обнаружили особей с такими признаками.

Большой жизненный цикл изучаемых видов подснежника в наших условиях можно охарактеризовать как полночленный при невыраженности постгенеративного состояния [15].

Вегетативное размножение отмечено у некоторых генеративных особей подснежника Воронова и подснежника кавказского. Они несут по одному боковому вегетативному побегу с двумя зелеными листьями. Дочерняя луковица находилась под чешуями материнской.

У подснежника узколистного вегетативное размножение наблюдалось как в генеративном, так и в виргинильном возрастных состояниях. Все выкопанные нами генеративные экземпляры имели от одного до трех дочерних побегов с одним-двумя зелеными листьями, некоторые виргинильные особи также образовывали 1–2 дочерних побега. Таким образом, для этого вида в условиях интродукции свойственно интенсивное вегетативное размножение.

У подснежника широколистного в настоящее время (под пологом деревьев) вегетативное размножение не наблюдается. Однако ранее, когда он рос на открытом участке, у него было зафиксировано хорошее вегетативное размножение, в то время

как плоды завязывались плохо [12]. Семенную продуктивность изучаемых видов подснежника определяли в 1990 г. путем подсчета семян в 10 коробочках каждого вида. У подснежника Воронова в одной коробочке насчитывалось 4–6 семян, у подснежника кавказского – 9–10, у подснежника узколистного – 7–9 и у подснежника широколистного – 4–9. Интересно отметить, что семенная продуктивность подснежника Воронова и подснежника кавказского в Киеве выше, чем в условиях интродукции в Москве (ГБС), где эти виды также выращивали под пологом деревьев. По данным Р.А. Карписоновой [13], в Москве в одном плоде созревало 2–3 семени.

Таким образом, в ЦБС подснежник узколистный, подснежник кавказский и подснежник Воронова успешно возобновляются семенным путем, подснежник широколистный – только семенным.

Как видно из приведенных данных (табл. 2), численность интродукционных популяций видов подснежников очень высокая, достигает десятков и сотен особей на 1 м^2. По данным 1990 г. количество взрослых особей подснежника Воронова на участке составляло примерно 15000, подснежника узколистного – 2800, подснежника кавказского – 5000, подснежника широколистного – 720. Таким образом численность популяций за прошедший период со времени введения видов в культуру значительно увеличилась.

Анализ возрастного состава интродукционных популяций подснежника (табл. 2) показал, что в них присутствуют особи всех возрастных групп, ежегодно отмечается самосев. Это является доказательством их успешного возобновления, гомеостатичности и свидетельствует о хорошей адаптации видов к условиям культурфитоценозов на Украине.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Некрасов В.И.* Актуальные вопросы развития теории акклиматизации растений. М.: Наука, 1980. 102 с.
2. *Соболевская К.А.* Некоторые аспекты сохранения реликтовых видов Сибири в ботанических садах // Бюл. Гл. ботан. сада. 1981. Вып. 119. С. 62–68.
3. *Соболевская К.А.* Исчезающие растения Сибири в интродукции. Новосибирск: Наука, 1984. 221 с.
4. *Соболевская К.А.* Интродукция растений и проблема охраны генофонда природной флоры // Бюл. Гл. ботан. сада. 1985. Вып. 135. С. 3–8.
5. *Прилипко Л.И.* Задачи ботанических садов в сохранении редких и исчезающих видов растений местной флоры // Там же. 1980. Вып. 118. С. 3–8.
6. *Скрипчинский В.В.* Пути и методы сохранения генофонда редких и исчезающих видов местной флоры // Там же. 1975. Вып. 95. С. 35–42.
7. Редкие и исчезающие виды природной флоры СССР, культивируемые в ботанических садах и других интродукционных центрах страны. М.: Наука, 1983. 302 с.
8. Красная книга. Дикорастущие виды природной флоры СССР, нуждающиеся в охране. Л.: Наука, 1975. 204 с.
9. Красная книга РСФСР. Ч. 2. Растения. М.: Росагропромиздат, 1988. 591 с.
10. *Кос Ю.И.* Новые кавказские виды рода Galanthus L. // Ботанические материалы гербария БИН им. В.Л. Комарова АН СССР. Л., 1951. Т. 14. С. 130–138.
11. *Харкевич С.С.* Весняі декоративні рослини Кавказу на Украіні. Київ: Вид-во АН УРСР, 1962. 152 с.
12. *Харкевич С.С.* Полезные растения Кавказа и их интродукция на Украине. Киев: Наук. думка, 1966. 300 с.
13. *Карписонова Р.А.* Травянистые растения широколиственных лесов СССР. Эколого-флористическая и интродукционная характеристика. М.: Наука, 1985. 204 с.
14. *Скрипчинский Вл.В.* Сем. Лилейные – Liliaceae, Амариллисовые – Amaryllidaceae // Дикорастущие растения Ставропольского края. Ставрополь, 1979. Ч. 2. С. 8–37.
15. Ценопопуляции растений: (Основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. 215 с.
16. *Шорина Н.И., Просвирина Е.А.* Особенности большого жизненного цикла подснежника Воронова (Galanthus woronowii Los.) в лесах Западного Закавказья // Биол. науки. 1971. Т. 4. С. 65–74.
17. *Артюшенко З.Т.* Критический обзор рода Galanthus L. // Ботан. журн. 1966. Т. 51, № 10. С. 1437–1451.
18. *Артюшенко З.Т.* Амариллисовые (Amaryllidaceae Jaume St.-Hilaire) СССР: Морфология, систематика, использование. Л.: Наука, 1970. 180 с.
19. *Гроссгейм А.А.* Флора Кавказа. Баку: Азерб. фил. АН СССР, 1940. Т. 2. 284 с.
20. *Смирнова О.В.* Структура травяного покрова широколиственных лесов. М.: Наука, 1987. 207 с.

Центральный ботанический сад АН Украины, Киев

SUMMARY

Melnik V.I., Lisenko T.A. **Caucasian species of the genus Galanthus L. cultivated in artificial forest plant communities in the Ukraine**

Population structure and dynamics of 4 species of Galanthus native to the Caucasus were studied on experimental sites in the Central Botanical Garden of the Ukranian Academy of Sciences (Kiev). The species involved in these studies included Galanthus angustifolius G. Koss., G. woronovii Losinsk., G. caucasicus (Baker) Grossh., G. platyphyllus Traub. et Moldenke. Observations indicated increases in the number of individuals in all the populations studied. The analyses of the age classes and survivorship suggest that all the populations are stable and can persist for a long perios of time. The method of establishing artificial forest plant communities on a coenotic basis which was for maintaining the populations of G. woronowii, G. caucasicus, G. angustifolius on the experimental sites proved to be most successful for conserving these rare forest species ex situ as it enables to create artificial habitats that meet the ecological requirements of the species. The subalpine species G. platyphyllus also found its new ecological niche under the cover of trees and shtubs in the Garden.

УДК 631.529: 582.998

© А.Г. Куклина, 1994

ИНТРОДУКЦИЯ СИЛЬФИИ ПРОНЗЕННОЛИСТНОЙ (SILPHIUM PERFOLIATUM L.) В ГЛАВНОМ БОТАНИЧЕСКОМ САДУ РАН

А.Г. Куклина

В настоящее время актуальным вопросом является улучшение ассортимента кормовых трав. В качестве нового кормового растения довольно перспективна сильфия пронзеннолистная (Silphium perfoliatum L.) из семейства Asteraceae.

Эта культура заслуживает внимания благодаря высокой урожайности, к примеру, на Украине она дает 800–1000 ц/га [1]. По содержанию сырого протеина она сравнима с люцерной или клевером – лучшими кормовыми травами. Больше всего растительного белка содержится в листьях (от 10 до 22%). Силос из сильфии отличается высокими кормовыми достоинствами и богатством аминокислотного состава. В 100 г протеина содержится 19,8% глутаминовой кислоты, 13% аспарагиновой кислоты, 9,7% пролина, 6,4 лейцина, 5,4% аланина, 3% лизина и др. [2].

Естественные местообитания сильфии пронзеннолистной находятся в США и Канаде. Как компонент высокотравья она произрастает в поймах рек, на плодородных сырых почвах. На родине растения сильфии достигают высоты более 3,5 м.

В качестве кормового растения сильфия была рекомендована в 1957 г. и ее стали выращивать на Украине. Начиная с 60–70-х годов, опыты по культивированию сильфии проводили и в других регионах: в Беларуси, Прибалтике [2], Западной Сибири, Средней Азии и на Сахалине [3, 4].

Имеются сообщения, что она может расти в Московской области [1], где дает урожай зеленой массы до 800 ц/га [1]. Однако комплексного исследования на продуктивность и приспособленность к местным условиям пока не проводилось. В 1964 г. сильфия была представлена на ВДНХ в Москве [1].

Нами была поставлена задача испытать это растение в условиях Москвы, изучить его фенoритм, а также оценить продуктивность и отобрать урожайные формы. Опытные растения выращивали на экспериментальном участке отдела флоры ГБС РАН. Каждый образец был представлен 8–10 растениями. Оценку урожайности проводили на опытных участках площадью 1 м^2.

Образец № 1 – растения второго поколения, выращенные из семян, полученных в 1972 г. из института кормов (Московская область, ст. Луговая).

Таблица 1

Развитие однолетних сеянцев сильфии пронзеннолистной различных сроков посева

Образец	Срок		Состояние растений в конце лета		
	посева	появления всходов	число листьев в розетке, шт.	средняя площадь листа, мм	высота растений, см
№ 1	19.X 91	20.V 92	4	100 × 61	23
	4.V 92	16.VI 92	3	95 × 54	20
№ 2	19.X 91	18.V 92	4	160 × 92	31
	4.V 92	14.VI 92	3	85 × 59	16

Таблица 2

Изучение хозяйственных признаков сильфии пронзеннолистной в Главном ботаническом саду РАН в 1991–1992 гг.

Образец	Дата посева	Средняя высота побега, м		Размер листьев среднего яруса, см	Диаметр побега, см	Масса побега, г
		в июле	в сентябре			
№ 1	Октябрь 1990	1,5	2,4	23 × 15	6,0	83
№ 2	Октябрь 1987	1,6	2,8	29 × 24	9,5	267
№ 3	Апрель 1990	1,2	2,0	28 ×	8,1	285

Образец	Дата посева	Число побегов на 1 м^2	Урожайность, ц/га	Развитие побега после укоса		Общая урожайность, ц/га
				высота, м	масса, г	
№ 1	Октябрь 1990	70	180	0,78	44	200
№ 2	Октябрь 1987	53	460	1,1	98	500
№ 3	Апрель 1990	14	276	0,74	120	310

Образец № 2 – собран в природе А.К. Скворцовым в 1987 г. в США, штат Миссури на Озаркском плато, южнее г. Сент-Луиса.

Образец № 3 – получен в 1989 г. из Миссурийского ботанического сада, собран в окрестностях г. Сент-Луиса.

В 1991–1992 гг. мы изучали влияние сроков посева семян на развитие сильфии пронзеннолистной. Посевы проводили осенью (октябрь) и весной (май) семенами на глубину 1 см в открытый грунт. В обоих случаях семена хранились менее 1 года и имели всхожесть 48–54%.

Как видно из данных таблиц, семена, посеянные осенью, дали всходы почти на месяц раньше, чем при весеннем посеве. В конце лета (28.VIII) всходы от осенних посевов были лучше развиты независимо от происхождения образца. В прикорневой розетке у них отмечено большое количество листьев и они отличались более крупными размерами. Надо признать, что различия были не очень сильными, а к концу осени при визуальной оценке вообще едва обнаруживались.

На второй год жизни сильфия пронзеннолистная вступает в генеративную фазу. В табл. 2 приведены результаты наблюдений за растениями двухлетнего возраста.

Отрастание побегов у сильфии начинается в апреле, сразу после стаивания снега. На четырехгранном стебле появляются супротивно расположенные листовые пластинки. Самые крупные листья из среднего яруса побега имели длину 23–29 см и ширину – 15–22 см.

Период цветения продолжается с июля до сентября. Цветки собраны в соцветия

корзинки, диаметром 6–9 см. На одном растении можно насчитать до 30–65 корзинок, расположенных в виде сложного дихазия.

В конце августа побеги сильфии имеют высоту 2,8–3,5 м. Несмотря на то, что все растения цветут и завязывают семена, созревание их происходит не каждый год и не на всех образцах. Зрелые семянки окрашены в коричнево-зеленый цвет и располагаются на нижних осях дихазиального соцветия.

В 1991–1992 гг. были собраны зрелые семена с растений образцов № 1–2, а сильфия из Миссурийского ботанического сада (образец № 3) два года подряд заканчивала свой цикл развития в фазе цветения.

Сравнение имеющихся образцов растений различного происхождения показало, что сильфия пронзеннолистная, привезенная из США с Озаркского плато, хотя и интродуцирована с южной граница своего ареала, тем не менее устойчива в условиях нашего климата. Она не страдает в зимние месяцы и ее семена (хотя и частично) успевают созреть. Этот образец выделяется наибольшей силой роста и самой высокой урожайностью. В конце июля ориентировочно оцененная урожайность растений с Озаркского плато составляла примерно 500 ц/га, что ниже, чем в Карпатах, на Украине, но вполне сопоставимо с данными по средней полосе России.

В Санкт-Петербурге [5] средняя урожайность растений сильфии в 1965–1967 гг. соответствовала 345 ц/га. В Волгоградской области [6] в 1968 г. урожай зеленой массы равнялся 460 ц/га, а в Богородском районе Горьковской области [7] за 1979–1980 гг. – 423 ц/га.

Для изучения резервных возможностей урожайности все растения трех образцов в фазу бутонизации (29.VII) скашивали на уровне почвы. На 30-й день после укоса определяли урожайность зеленой массы. Она составила 10% от общего урожая. За этот период прирост побегов составил 80–115 см.

В заключение можно отметить, что в условиях Москвы сильфия пронзеннолистная способна проходить полный цикл развития. Однако следует продолжить отбор более продуктивных и устойчивых образцов. Для семенного размножения желательна холодная стратификация либо осенний посев семян. Скашивание растений в фазе бутонизации дает прибавку урожайности. Особый интерес представляет образец с Озаркского плато. Он будет использован для дальнейшего изучения и селекции.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Грицак З.И.* Перспективы возделывания сильфии пронзеннолистной // Пятый симпоз. по новым силосным растениям: Материалы науч. сообщ. Л.: БИН АН СССР, 1970. Ч. 1. С. 114–115.
2. *Станкавичене И.А., Миткувене А.А.* Биологические особенности и аминокислотный состав сильфии пронзеннолистной в Латвийской ССР // Новые пищевые и кормовые растения в народном хозяйстве: Тез. докл. науч. конф. Киев: Наук. думка, 1981. Ч. 2. С. 178–179.
3. *Черняева А.М., Соловьянова А.М.* Перспективы возделывания и биологические основы интродукции сильфии пронзеннолистной на Сахалине // Тр. СахКНИИ. 1977. Вып. 52. С. 37–40.
4. *Вавилов П.П.* Новые кормовые культуры. М.: Знание, 1968. 32 с.
5. *Медведев П.Ф.* Малораспространенные кормовые культуры. Л.: Колос, 1970. 160 с.
6. *Леонова А.Л., Лоптева Е.А.* Качество силоса из сильфии пронзеннолистной // Пятый симпозиум по новым силосным растениям: Материалы науч. сообщ. Л.: БИН АН СССР, 1970. Ч. 1. С. 116.
7. *Плетнева Т.Н., Цветкова В.И.* Влияние густоты посадки на урожайность зеленой массы сильфии пронзеннолистной // Биологические основы повышения продуктивности и охраны растительных сообществ Поволжья. Горький: Горьк. ун-т, 1982. С. 92–97.

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

SUMMARY

Kuklina A.G. **Cultivation of Silphium perfoliatum L. in the Main Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences**

The paper reports data on a 2-year study of Silphium perfoliatum in cultivation in the MBG of the RAS (Moscow). During the study the fresh yield was measured and the effect of grass cutting on the plant was determined. It was shown that S. perfoliatum is a promissing forage plant. A sample from Ozark plateau, Missouri, the USA, appear to have higher forage yield and better resistance under the new climate conditions. This sample is recommended for further breeding as a forage plant.

УДК 630.271 (470.21)

© Л.А. Казаков, О.Б. Гонтарь, 1994

ДЕНДРАРИЙ СЕВЕРНЫХ И ВЫСОКОГОРНЫХ ВИДОВ В ПОЛЯРНО-АЛЬПИЙСКОМ БОТАНИЧЕСКОМ САДУ

Л.А. Казаков, О.Б. Гонтарь

В процессе интродукционных работ накапливаются коллекционные фонды растений, которые формируются в различные экспозиции (родовые комплексы, географические культуры и др.). В соответствии со спецификой и возможностями ботанические сады определяют пути направления развития коллекции. При этом многие ботанические учреждения создают специализированные экспозиции, присущие только этому ботаническому саду, подчеркивающие, например, особенности его географического расположения или успехи интродукции определенных групп растений.

Работы по переселению растений, проводимые Полярно-альпийским ботаническим садом, имеют свои особенности, обусловленные его высокоширотным расположением. Основные донорские районы, соответствующие климатическим аналогам, расположены в пределах севера и высокогорий. Несмотря на то что уже в первый период интродукционных работ Н.А. Авророиным [1] была установлена возможность переселения на Полярный Север растений из любой флористической области Земли, наиболее успешные результаты были получены при освоении циркумбориальных территорий и горных областей. В первую очередь это относится к древесным растениям, обладающим большей консервативностью.

Н.А. Александровой и Б.Н. Головкиным [2, 3] было установлено, что самыми перспективными для интродукции на Север являются деревья и кустарники из ботанико-географической области гор Сибири, а для кустарников перспективными считаются горные районы Западной и Центральной Европы, Крыма, Кавказа и Малой Азии. Снижение интродукционных возможностей для переселения деревьев в Субарктику четко выражено в широтном географическом ряду от тундры до степей.

Поэтому особое внимание интродукторов было обращено на освоение дендрофлор севера Сибири, Дальнего Востока, гор Европы [4, 5]. Экспедиционными маршрутами были охвачены Камчатка, Чукотка, Якутия, Полярный Урал, Алтай, Саяны, Карпаты, горный район Средней Азии. Значительная часть интродукционного материала была получена из природных местообитаний.

В ходе интродукционного эксперимента накапливался коллекционный фонд растений, представляющих дендрофлоры обследованных районов. Поэтому создание новых посадок древесных растений было решено объединить на едином участке – дендрарии северных и высокогорных видов, где были собраны деревья и кустарники северного и высокогорного происхождения. Такой подход к формированию коллекции решает основную задачу интродукционных работ – отбор наиболее устойчивых к экстремальным факторам среды видов растений, перспективных для практического использования в районах Крайнего Севера.

Основной принцип формирования коллекций деревьев и кустарников в дендрарии – географический. При отборе растения северного происхождения распределены на 3 группы. В первую включены деревья и кустарники, ареал которых находится за пределами Полярного Круга. Они включаются в списки видов, подлежащих интродукционному освоению и дальнейшей посадке в соответствующие их ареалам отделы дендратия. Во вторую группу включены деревья и кустарники, северная граница ареала которых приближается к Полярному Кругу или частично заходит за него. В основном это виды, образующие северную границу лесов. В третьей группе объединены древесные растения, ареал которых заходит в подзону северотаежных лесов (для севера Европы и Сибири) и подзону среднетаежных лесов (для районов Дальнего Востока). Они произрастают полностью в умеренном поясе, но в его северной части, где сумма температур воздуха выше 10° превышает 1000°, а суммарная радиация составляет 80 ккал/см^2. Граница ареала этих растений может быть различной, но для включения в список осваиваемых отбирали такие виды, ареал которых в Европе достигает 65° с.ш., а в Западной Сибири – 63° с.ш., в Восточной Сибири – 60° с.ш. и на Дальнем Востоке – 55° с.ш.

При отборе растений высокогорий в качестве критерия была взята высота изогипсы, до границ которой поднимаются те или иные виды. На основе анализа горных поясов растительности был выбран условный нижний предел изогипсы 1000 м для гумидных и 2000 м для аридных гор.

При формировании дендрария и отборе растений были использованы также следующие принципиальные подходы:

– в отделы дендрария высаживаются образцы преимущественно природного происхождения;

– в качестве объектов освоения в первую очередь используются образцы растений, выращенные из семян или путем вегетативного размножения, полученного из тех географических районов, которые представляют соответствующий отдел дендрария;

– формирование подотдела "Север Фенноскандии", представляющего местные виды, производится за счет произрастающих на выбранном участке видов с последующим дополнением недостающих;

– при сочетании растений в посадках в качестве основы принят ландшафтный принцип. Используются различные формы: "кольца", "пятна", "клинья", группы и солитеры, линейные и родовые посадки. В качестве доминантов выступают древесные виды – лесообразователи и массовые представители третьего–четвертого яруса и подлеска тех лесов, которые произрастают в данном географическом районе.

Дендрарий создается на экспериментальной базе Сада в 1,5 км от г. Апатиты. Для него использован залуженный старопахотный участок, окруженный сосновым древостоем III класса возраста. Общая площадь дендрария 2,5 га. Он состоит из 6 отделов, часть из которых разделяется на подотделы (см. рисунок). По данным на 1.X 1992 г. в дендрарии был высажен 241 образец растений, относящихся к 18 семействам, 47 родам и 173 видам (таблица).

Наиболее крупный по площади подотдел "Север Фенноскандии" занимает площадь 0,45 га и включает сейчас, кроме естественно произрастающих здесь Pinus friesiana, Picea obovata, Betula pendula, B. alba, Sorbus gorodkovii, Populus tremula, Salix caprea и Juniperus sibirica, еще 11 видов местных древесных растений, представляющих флору Мурманской области. Растения пересажены из различных районов, в том числе из Хибин, и в основном относятся к числу редких и охраняемых видов. Наиболее ценны посадки Cotoneaster cinnabarinus, Padus schuebeleri, Rosa majalis. Здесь же планируется создать отдельный участок редких и охраняемых видов Мурманской области, в котором предполагается представить бóльшую часть растений "Красной книги" региона, в том числе и травянистых.

Доминантами отдела "Горы Европы" являются Pinus mugo, Larix decidua, Duschekia viridis. Здесь же находятся и некоторые другие виды, собранные в Карпатах. В част-

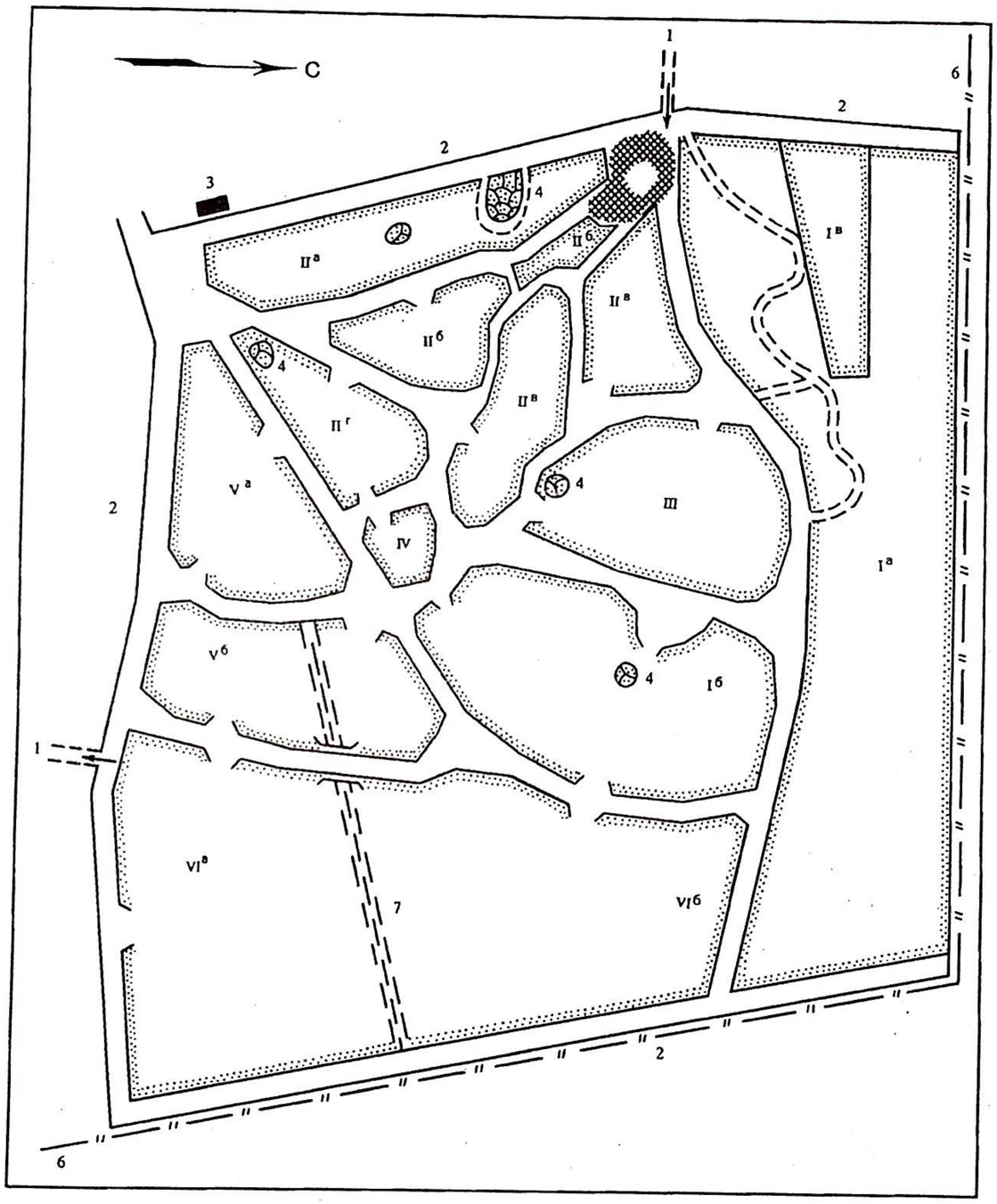


Схема размещения экспозиций дендрария северных и высокогорных видов

Отдел *I* – Европа, подотделы: *Iа* – север Фенноскандии, *Iб* – горы Европы, *Iв* – редкие и охраняемые виды Мурманской области; отдел *II* – Сибирь, подотделы: *IIа* – Якутия-Саха, *IIб* – Западная Сибирь, *IIв* – Восточная Сибирь, *IIг* – горы Сибири; отдел *III* – Камчатка; отдел *IV* – редкие и исчезающие виды; отдел *V* – горы Азии, подотделы: *Va* – горы Средней Азии, *Vб* – горы Центральной и Юго-Восточной Азии; отдел *VI* – Северная Америка, подотделы: *VIа* – Бореальная область, *VIб* – Скалистые горы

1 – экологическая тропа, *2* – естественные лесонасаждения, *3* – садовый домик, *4* – альпийская горка, рокарий, *5* – информационная площадка, *6* – ограждение, *7* – осушительный канал

Систематический состав коллекционного фонда дендрария

Семейство	Число видов растений по отделам и подотделам													
	Европа			Сибирь						Горы Азии			Северная Америка	
	Север Фенноскании	Редкие виды Мурманской области	Горы Европы	Саха-Якутия	Западная Сибирь	Восточная Сибирь	Горы Сибири	Камчатка	Редкие и исчезающие виды	Горы Средней Азии	Горы Центральной и Юго-Восточной Азии		Бореальная область	Скалистые горы
Aceraceae			1										1	2
Berberidaceae			1							1	3			2
Betulaceae	2		2	4	1	2		3		2	1		1	1
Caprifoliaceae	1		2	2		2		2		1				
Celastraceae										1				
Cornaceae				1										
Cupressaceae			1					1						1
Elaeagnaceae										1				
Ericaceae	3			2				1						
Fabaceae							9							1
Grossulariaceae	1		3	2	1			1			4		1	4
Myricaceae								1						
Pinaceae			6	1	5	1	2	3		1			2	2
Ranunculaceae								1						
Rhamnaceae			1								1			
Rosaceae	3		4	9	6	2	2	10		6	2		15	4
Salicaceae				7	9	3		8		2				
Thymelaeaceae	1													
Итого	11		20	28	22	10	5	32	1	14	11		20	17

ности, наилучшего развития достигала Lonicera nigra, в настоящее время включенная в озеленительный ассортимент городов Заполярья.

Отдел "Сибирь" разделен на 4 подотдела, хотя в ряде случаев это деление несколько условно, поскольку некоторые растения с широким ареалом (Larix sibirica, Picea obovata, Duschekia fruticosa) в них повторяются. Необходимость разделения была вызвана тем, что материал, из которого формировалась экспозиция, был собран в разных районах Сибири. В частности во время последней поездки в Саха-Якутию в 1989 г. было отобрано более 120 образцов растений. Методы ускоренного выращивания, используемые Садом, позволили уже к 1992 г. получить посадочный материал, пригодный для оформления экспозиций.

По такому же принципу создан и отдел "Камчатка", где в основном представлены растения, собранные в период экспедиции 1982 г. Наиболее крупных размеров (до 4,7 м) здесь достигла Alnus hirsuta. Кроме нее, основу экспозиции будут составлять Betula ermanii, Larix kamtchatica, Populus komarovii. В этом отделе большое число кустарников из родов Rosa, Ribes, Lonicera. Здесь же удается сохранять Atragene ochotensis, Myrica tomentosa, Vaccinium minus. В центральной части дендрария размещена аллейная посадка Larix gmelinii. Это первые растения, высаженные в дендрарии в 1974 г. В возрасте 18 лет они имеют высоту около 10 м. Выращены они из семян

собственной репродукции, имеют явно гибридное происхождение. Посадка лиственниц разделяет сибирскую и европейскую часть дендрария. К лиственницам примыкает группа Pinus pumila (6 особей). Эти растения также относятся к первым годам посадок в дендрарии, они хорошо развиты и в возрасте 16 лет при высоте 1,9 м впервые начали цвести.

В отделе "Редкие и исчезающие виды" пока высажен лишь один вид – Euonymus nana. Растения, предназначенные для посадок в этот отдел, находятся еще в древесных школах.

Формирование отдела "Горы Азии" не всегда удается проводить за счет образцов природного происхождения, поскольку результативность интродукции древесных растений из этих районов значительно ниже, чем из северных. В то же время из ранее собранного материала были отобраны и представлены в отделе Sorbus tianschanica, Lonicera hispida, Sorbus commixta и ряд других перспективных растений. Здесь произрастают несколько видов родов Berberis, Malus, Salix, поднимающихся на большие высоты в горах Средней Азии.

Североамериканский отдел поначалу формировался за счет тех растений этого континента, которые удалось успешно интродуцировать на Крайний Север. Однако их оказалось много, почти 100 видов, и учитывая ограниченную площадь отдела, дальнейшие работы по его формированию пришлось ограничить, как и в других отделах, только видами северного и высокогорного происхождения. Это Betula neolascana, Berberis canadensis, Pinus banksiana и ряд других. К сожалению, мы располагаем очень малым числом образцов природного происхождения из Северной Америки (всего 6). Из них Padus virginiana, Ribes montigenum и Sorbus scopulina выращены из семян, собранных совместной советско-американской экспедицией.

Проектом предусмотрено создание альпийских горок, рокариев, цветочных композиций. Они будут дополнять древесные посадки и позволят создать более декоративные экспозиции. Одна альпийская горка уже создана в отделе "Сибирь"; и на ней высажены 20 видов растений, в том числе Rubus arcticus Rhododendron parviflorum, Rhodiola rosea, Trolleus asiaticus, Bergenia crassifolia и др.

При создании дендрария применяют различные агротехнические приемы. Наибольший эффект достигается при полной замене грунта на органические смеси и компосты. Достаточно эффективными были зимние посадки деревьев с замороженным комом земли.

Следует отметить, что создание подобных объектов в условиях Крайнего Севера очень трудоемко, а состояние растений целиком зависит от уровня агротехники и ухода.

В настоящее время по территории дендрария проходит учебная экологическая тропа и растения, высаженные вдоль нее, являются демонстрационными объектами. Разработана программа изучения ритмов роста и развития интродуцированных и местных видов. В дальнейшем он будет использоваться как маточный фонд семенного материала для делектусного обмена и внедренческих целей.

Формирование дендрария предполагается завершить к 2000-му году.

Дендрарий северных и высокогорных видов содержит и накапливает наиболее ценный коллекционный фонд. В нем будут изучаться представители дендрофлоры, перспективные для районов Крайнего Севера. Предполагается проследить в сравнительно идентичных условиях роста и развития уровни адаптации и изменчивости растений разных экотипов, выявить закономерности поведения и установить их аллелопатические связи в условиях культуры. Очень важно параллельное изучение интродуцированных древесных растений и видов аутохтонной дендрофлоры. Создание отдельных экспозиций редких и исчезающих видов древесных растений позволит сосредоточить их на едином участке, организовать специальное наблюдение и постоянный уход. В целом планируемые работы будут способствовать накоплению в культуре генофонда редких, охраняемых растений, их сохранению и размножению.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Аврорин Н.А.* Переселение растений на Полярный Север: Эколого-географический анализ. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 285 с.
2. *Александрова Н.М., Головкин Б.Н.* Основные закономерности интродукции деревьев и кустарников в Полярно-альпийском ботаническом саду // Бюл. Гл. ботан. сада. 1970. Вып. 77. С. 3–7.
3. *Александрова Н.М., Головкин Б.Н.* Переселение деревьев и кустарников на Крайний Север. Л.: Наука, 1978. 11 с.
4. *Андреев Г.Н.* К истории коллекционных фондов растений Полярного сада. Апатиты: Кол. фил. АН СССР, 1985. 15 с.
5. *Казаков Л.А.* Итоги и перспективы интродукционных дендрологических экспедиций Полярно-альпийского ботанического сада. Апатиты: Кол. фил. АН СССР, 1987. 13 с.

Полярно-альпийский ботанический сад РАН, Кировск, Мурманская обл.

SUMMARY

Kazhakhov L.A., Gontar O.B. **The Arboretum of Northern and Alpine species at the Polar-Alpine Botanical Garden**

The Arboretum of Northern species being formed at the Polar-Alpine botanical Garden is developing a collection of woody plant species resistant to severe climatic conditions. It focuses on trees and shrubs which come from either the northern forest limit in the Northern hemysphere or the upper altitudional limit of forest in various mountain systems. The total area of the arboretum is 2,5 hectares. It is devided into 6 sections, with the plants orranged according to their geographical distribution. The collection numbers 173 woody plant species as of 1.10.92.

ФЛОРИСТИКА И СИСТЕМАТИКА

УДК 581.9:582:551.432

© С.В. Хегай, 1994

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ С БАДЖАЛЬСКОГО ХРЕБТА (ХАБАРОВСКИЙ КРАЙ)

С.В. Хегай

В 1988–1990 гг. эколого-ботаническим отрядом института водных и экологических проблем ДВО АН СССР были обследованы слабоизученные во флористическом отношении высокогорные участки Баджальского хребта – истоки рек Баджал, Талиджак, Урми, Герби.

Сборы растений проводили в основном в подгольцовом и гольцовом поясах, а также на галечниках лесного пояса. Наши находки дополняют или расширяют ареалы целого ряда видов.

Ниже приводим перечень наиболее интересных видов. Гербарные образцы хранятся в Гербарии Главного ботанического сада (МНА), часть дублетных образцов – в Биолого-почвенном институте (WLA) и в Институте водных и экологических проблем в г. Хабаровске.

Список растений составлен по принятой во "Флоре СССР" системе Энглера. Названия видов растений приведены по сводке С.К. Черепанова [1].

Выражаем глубокую благодарность В.Н. Ворошилову, А.К. Скворцову, А.Н. Луферову, оказавшим большую помощь в определении или уточнении ряда видов растений, а так же Н.В. Беляниной, В.Д. Бочкину, И.А. Шанцеру за всемерную помощь в работе в Гербарии ГБС РАН.

Trisetum seravschanicum Roshev. Верховья р. Баджал, 1800 м, 29.VII.1990. Ранее нами собран в верховьях рек Урми и Талиджак [2]. Вид, по-видимому, на хребте распространен широко.

Poa arctica R.Br. Верховья р. Баджал, 1800 м, 8.VII.1990. Ближайшие сборы: С.Д. Шлотгауэр – Тугуро-Чуминский район, истоки кл. Шумного, 1450 м, галечники, 8.VIII.1973, она же, там же, песчано-галечниковые отмели кл. Обводного, 5.VIII.1973.

P. ursulensis Trin. Более обычен в арктической зоне Дальнего Востока. На хребте ранее собирался С.Д. Шлотгауэр в истоках р. Ярап [3]. Нами собран в верховьях р. Талиджак [2].

Festuca chionobia Egor. et Sipl. Вид ранее собирали на хребте Шаповал и Бойко в верховьях р. Герби, 1900 м, 23.VII.1973, С.Д. Шлотгауэр в истоках р. Баджал [3]. Нами собран в верховьях р. Талиджак, г. Королева, склон западной экспозиции, 1600 м, 30.VII.1989, и в верховьях р. Баджал, 1800 м, 16.VII.1990.

Carex fuscidula V. Krecz. ex Egor. Верховья р. Баджал, 1900 м, гольцы, 3.VII.1990, там же, 1800 м, 29.VII.1990. В Приамурье редкий вид [3], трудно отличимый от C. capillaris L. [4]. Ближайшие сборы: С.Д. Шлотгауэр – хр. Дусе-Алинь, щебнистая тундра, 1700 м, в массе, 10.VII.1981, она же, хр. Ям-Алинь, юго-зап. отрог, каменистая тундра, 1709 м, 20.VII.1982.

C. misandra R.Br. Более обычен в северных частях Дальнего Востока [4, 5]. Ранее собран С.Д. Шлотгауэр в истоках р. Баджал, луговины у снежника, 1700 м,

21.VII.1984. Нами собран еще в нескольких пунктах в верховьях р. Баджал – 1900 м, 14.VII.1990, 1800 м, 16.VII.1990.

C. saxatilis L. Ранее на хребте собран Е.Н. Здоровьевой и И.И. Шаповал в верховьях р. Урми, кл. Ирунгда-Макит, 1600 м, 12.VII.1974, С.Д. Шлотгауэр – верховья р. Ярап, долина ледникового озера, 1400 м, 22.VIII.1982, там же, водораздел рек Урми и Ярап, на луговинах, 1800 м, 22.VIII.1982, там же, истоки р. Баджал, субальпийские лужайки, 27.VII.1984. Нами собран в верховьях рек Урми и Талиджак [2], а также в верховьях р. Баджал, 1800 м, 6.VII.1990. По всей вероятности, вид на хребте распространен широко.

C. trautvetteriana Kom. В Приамурье очень редок, чаще встречается в более северных районах Дальнего Востока [5, 3]. Верховье р. Баджал, 1800 м, 8.VII.1990. Ранее нами собирался в верховьях рек Урми и Талиджак [2]. Ближайшие сборы: С.Д. Шлотгауэр – хр. Дуссе-Алинь, водораздел рек Керби и Селемджа, 1500 м, болотце, 10.VII.1981. Наши находки являются самыми южными на Дальнем Востоке.

C. tripartita All. Ранее собирался Шаповал и Бойко в верховьях р. Герби, 1900 м, 23.VII.1973, С.Д. Шлотгауэр на водоразделе рек Урми и Ярап, 23.VII.1982, она же, в истоках р. Левый Ярап, 25.VII.1982. Нами собран в верховьях р. Баджал, 1700 м, каменно-березник, юго-зап. склон, 28.VII.1990.

Salix kalarica (A. Skvorts.) Worosch. Ранее вид собирался на хребте А.А. Бабуриным в верховьях р. Правый Сюйгачан, заболоченный исток кл. Лазурный, цирк, 1300 м, 11.VII.1970. Нами собран в верховьях р. Талиджак, галечники, 1300 м, 18.VII.1989. Видимо, хребет является одним из самых южных пунктов нахождения этого восточно-сибирского эндема.

S. taraikensis Kimura. Верховье р. Баджал, 1400 м, в заросшем русле водотока в зарослях кедрового стланика, 4.VII.1990. Ближайшие сборы: А.А. Нечаев – 5 км от пос. Софийск, Верхнебуреинского района Хабаровского края, 16.IX.1977, С.Д. Шлотгауэр – среднее течение р. Бурея, 17.VII.1976, она же, среднее течение р. Керби, 29.VII.1981.

Minuartia biflora (L.) Schinz. et Thell. На хребте редкий, арктический вид, приуроченный к постоянно увлажненным участкам – по берегам и руслам водотоков в подгольцовом и гольцовом поясах. Ранее этот вид был собран С.Д. Шлотгауэр в истоках р. Баджал, 1750 м, по берегам потоков среди мха, 23.VII.1984. Нами найдено еще в одной точке по течению данной реки, 1600 м, рускло водотока, на замшелых камнях, склон северной экспозиции, 14.VII.1990. Нуждается в охране.

Arenaria redowskyi Cham. et Schlecht. Ранее на хребте собирался С.Д. Шлотгауэр в верховьях р. Баджал, 1800 м, 27.VII.1984. Нами собран в верховьях р. Талиджак [2], а также в верховьях р. Баджал, 1700 м, 22.VII.1990. По всей вероятности, вид на хребте распространен широко.

Isopirum microphyllum Royle. Типичный представитель скальной флоры на вершинах гор. Ранее собирался на хребте С.Д. Шлотгауэр в истоках р. Баджал, сухие карнизы скал, 25.VII.1984, там же, она же, водораздел рек Баджал и Талиджак, сырые карнизы скал, 1900 м, 25.VII.1984. Нами собран на водоразделе рек Баджал и Левый Ярап, на скалах, 1850 м, 2.VII.1990.

Aquilegia leptoceras Fisch. et Mey. Сибирский вид. На Баджале собирался С.Д. Шлотгауэр в верхнем течении р. Ярап [3]. Нами собран восточнее на 80 км, верховья р. Талиджак, альпийские лужайки, 1500 м, 26.VII.1989, а также в верховьях р. Баджал, 1700 м, 7.VII.1990. По-видимому, вид на хребте распространен широко в подгольцовом поясе.

Aconitum baburinii (Worosch.) Schloth. Высокогорный вид. Нами собран в верховьях рек Урми, Талиджак, Герби [2], а также в верховьях р. Баджал, 1600 м, 20.VII.1990. Вид довольно широко распространен в подгольцовом поясе на хребте.

Ranunculus pygmaeus Wahlenb. Арктический вид, по горным хребтам проникающий на юг Охотии. На Баджале собирался в трех пунктах [3]. Наши находки сделаны в

верховьях р. Талиджак, восточный склон г. Королева, по бортам водотока, 1500 м, 9.VII.1989, что является наиболее западным пунктом распространения этого плейстоценового реликта.

Saxifraga brachypetala Malysch. Новый вид для флоры Дальнего Востока, Верховья р. Баджал, склон северной экспозиции, 1800–1900 м, на влажных скалах, по бортам водотоков, на затененных участках, 14.VII.1990. Эндем Восточных Саян [6]. Впервые найден в Восточных Саянах Л.И. Малышевым и М. Мюссюра, хр. Китойский, истоки р. Малой Белой, в гольцовом поясе, на влажных скалах северных склонов, 15.VII.1958. Наши находки сделаны на 2000 км восточнее основного ареала. На Баджале редко. Представляет научный интерес и особо нуждается в охране.

S. nivalis L. Верховья р. Баджал, склон северной экспозиции, 1800 м, борта водотоков, 14.VII.1990. Вид обычен в Охотии [4]. Ближайшие сборы: С.Д. Шлотгауэр – хр. Ям-Алинь, долина р. Муникан, галечники, 920 м, 4.VII.1985, она же, хр. Геран, 1500 м, истоки р. Улая, 30.VII.1977. На Баджале вид малочислен, нуждается в защите.

S. redowskyi Adam. Верховья р. Баджал, 1800 м, 14.VII.1990. Обычный на хребте вид, весьма многочислен. Ближайшие сборы: А.А. Нечаев, Верхнебуреинский район Хабаровского края, 35 км от пос. Софийск, на берегу горного озера, в составе осокового разнотравья, 12.VIII.1978, С.С. Харкевич, Т.Г. Буч – Охотский район, среднее течение р. Охоты, окрестности метеостанции Уега, на галечнике, 5.VII.1963, В.С. Шага – хр. Сихотэ-Алинь, вершина г. Тардоки-Яни, гольцы, 27.VII.1963.

Rosa ussuriensis Juz. Монтанный вид северной части Корейского п-ова, Северо-Восточного Китая, Приморья и Нижнего Приамурья. Нами собран в верховьях рек Урми, Талиджак [2], а также в верховьях р. Баджал, 14.VII.1990. Вид, по всей вероятности, широко распространен на хребте.

Phlojodicarpus sibiricus (Steph. ex Spreng) K.-Pol. Приводится для Западного и Восточного Амура [4]. Нами собран в двух пунктах хребта: верховья рек Урми и Герби [2].

Phlomis woroschilovii Makarov. Редкий эндемичный вид гор Северного Приамурья. С Баджальского хребта известны сборы с трех пунктов [3]. Нами собран еще с двух: верховья р. Урми [2] и верховья р. Баджал, луговины в каменноберезнике, 1650 м, 23.VII.1990. Вид на хребте обилен и, по всей вероятности, распространен широко.

Aster woroschilovii Zdorovjeva et Schapoval. Эндем Баджальского хребта. Описан с хребта Е.Н. Здоровьевой и И.И. Шаповал [7]. Впервые вид собран А.А. Бабуриным: Баджальский хребет, р. Правый Сюйгачан, заросли кедрового стланика и осыпи, 1300 м, 29.VII.1970, им же собирался повторно в верховьях р. Баджал, на гребне, 31.VII.1977. С.Д. Шлотгауэр многократно собирался в верховьях р. Баджал: 1700 м, сухие щебнистые осыпи и карнизы скал, 25.VII.1984, там же, осыпи, задерненные участки, 1700 м, 29.VII.1984. Нами собирался в верховьях рек Урми, Талиджак, Герби [2], а также в верховьях р. Баджал, 1650 м, 24.VII.1990. Представляет интерес как декоративное и эфиромасличное растение.

Leontopodium blagoveshczenskyi Worosch. Ранее был собран В.И. Готванским: Баджальский хребет, осыпи в гольцовом поясе гор, на высоте 1800 м, 21.VIII.1965, он же, там же, днище долины, выше озера, разнотравный луг в пойме ручья, 1450 м, 23.VIII.1965, А.И. Буханченко – истоки р. Баджал, южный склон, 2100 м, 8.VII.1977. Нами собран на водоразделе рек Баджал и Левый Ярап, южный склон, 1800 м, 16.VII.1990. Эндем Баджальского хребта [8]. На изученном нами участке вид приурочен к отвесным скалам и каменистым осыпям, немногочислен, образует своеобразный "эдельвейсовый пояс" на высоте 1750–1850 м. Представляет научный интерес и нуждается в охране.

Senecio nemorensis, subsp. boicoanus Worosch. Ранее вид был собран В.И. Готванским – р. Левый Ярап, 800–100 м, на пойме, 24.VIII.1982. С.Д. Шлотгауэр – истоки р. Баджал, галечники, 1600 м, 14.VII.1984, там же, 1700 м, задерненные лужайки, 27.VII.1984. Нами собран еще в одном пункте в верховьях р. Баджал, 1700 м, склон восточной экспозиции, 16.VII.1990.

Saussurea soczavae Lipsch. Вид ранее был собран Шаповалом и Бойко в верховьях р. Герби, 1900 м, 23.VII.1973. Нами собран в верховьях р. Талиджак, 2045 м, 8.VIII.1989, в популяциях S. congesta Turcz. Вероятно, прав В.Н. Ворошилов, рассматривая S. soczavae в ранге подвида: S. congesta, subsp. soczavae (Lipsch.) Worosch. [4], S. tomentosa Kom. Эндем высокогорий центральной и южной части Дальнего Востока. Ранее вид собирался Шаповалом и Бойко: верховья р. Урми, каменистый склон, 2000 м, 3.VIII.1973, верховья р. Герби, 1900 м, 23.VII.1973; С.Д. Шлоттгауэр – верховья р. Баджал, 1800 м, на лужайках, 20.VII.1984. Нами собран в верховьях рек Урми, Герби, Талиджак [2], а также еще в одном пункте верховьев р. Баджал, 1800 м, склон юго-вост. экспозиции, 18.VII.1990. Вид на хребте распространен широко, но везде немногочислен, нуждается в охране.

Tatarxacum badzalensis Worosch. et Schloth. Ранее вид был собран С.Д. Шлоттгауэр – истоки р. Баджал, субальпийские лужайки, 1800 м, 19.VII.1984, там же, ложбины стока в подгольцовом поясе, 19.VII.1984. Нами собран в верховьях р. Баджал, галечники ключа, 1250 м, 1.VII.1990, там же, 1600 м, юго-западный склон, 14.VII.1990. Вид немногочислен и встречается редко, нуждается в охране.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Черепанов С.К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с.
2. *Хегай С.В.* Материалы к флоре Баджальского хребта. Препринт. Хабаровск, 1990. 14 с.
3. *Шлоттгауэр С.Д.* Новые и редкие виды для флоры высокогорий центральной части советского Дальнего Востока // Новости систематики высших растений. 1986. Т. 23. С. 263–270.
4. *Ворошилов В.Н.* Определитель растений советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. 672 с.
5. Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л.: Наука, 1988. Т. 3. 421 с.
6. *Малышев Л.И.* Новый вид рода Saxifrafa L. // Ботанические материалы гербария БИН АН СССР. Л., 1960. Т. 20. С. 183–185.
7. *Здоровеева Е.Н., Шаповал И.И.* Новый вид астры с Баджальского хребта (Хабаровский край) // Бюл. Гл. ботан. сада. 1975. Вып. 98. С. 53–55.
8. *Ворошилов В.Н.* Новый вид эдельвейса // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1979. Т. 84, вып. 4. С. 102–104.

Институт водных и экологических проблем ДВО РАН, Хабаровск

SUMMARY

Hegai S.V. New floristic findings from the Badzhal mountain range in Khabarovsky Region

The paper reports the results of floristic exploration fo some alpine areas in the Badzhal mountain range, viz. at the heads of the rivers Badzhal, Talidzhak, Umy and Gerby. A list is given of 30 species reported new for the study area.

УДК 582.594.9 (571.61)

© С.Г. Кудрин, 1994

ОРХИДНЫЕ ХИНГАНСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

С.Г. Кудрин

Хинганский заповедник расположен на крайнем юго-востоке Зейско-Буреинской равнины. Он занимает часть Архаринской низменности и предгорья хребта Малый Хинган (абсолютная высота 504 м над ур. моря).

Впервые относительно полный видовой состав орхидных заповедника выявлен в 70-х годах сотрудниками Благовещенского педагогического института Н.В. Гриценко и Г.Д. Дыминой [1]. Они приводили 17 видов орхидных, принадлежащих 12 родам. Здесь и в дальнейшем номенклатура видов приведена с учетом сводки С.К. Черепанова [2]. В 1984–1986 гг. сотрудниками Биолого-почвенного института (БПИ) ДВО

Орхидные Хинганского заповедника

Вид	Тип ареала по [3, 16]	Структура подземных органов	Отношение к освещению	Эколого-ценотический тип местообитания	Охраняемая категория по [15]	Региональная редкость, литературный источник			
						11	12	13	14
Calypso bulbosa (L.) Oakes.	Еб	Кс	С	Х	2		3	3	
Coeloglossum viride (L.) C. Hartm.	Цм	Кк	Г	Л	1				
Cypripedium calceolus L.	Ен	К	Г	Л–К	4	2	3	3	3
C. guttatum Sw.	Ен	К	Г	Д–Л	4			3	3
C. macranthon Sw.	Ен	К	Г	Л	4	2	3	3	3
C. ventricosum Sw.	Ен	К	Г	Л	1				
Epipogium aphyllum (F.W. Schmidt) Sw.	Еб	Кк	С	Х	1	3	4	2	2
Gymnadenia conopsea (L.) R.Br.	Ел	Кк	Г	Л–Лу	1				
Habenaria linearifolia Maxim.	Ал	Кк	Г	Лу	–				
Herminium monorchis (L.) R.Br.	Ел	Кк	Г	Лу	2				
Liparis japonica (Miq.) Maxim.	Ан	Кс	Г	Д–Х	1				
L. makinoana Schlecht.	Ан	Кс	Г	Л	0				
Listera savatieri Maxim. ex Kom.	Аб	К	С	Х	0				
Malaxis monophyllos (L.) Sw.	Цм	Кк	Г	К	1				
Neottia papilligera Schlecht.	Ан	Кк	С	Х–Ш	1				
Neottianthe cucullata (L.) Schlecht.	Ен	Кк	Г	Л	4				
Oreorchis patens (Lindl.) Lindl.	Ан	Кс	С	Х–Ш	1			4	4
Platanthera extremiorientalis Nevski	Ан	Кк	Г	К	1				
P. hologlottis Maxim.	Ал	Кк	Г	Лу	–				
Pogonia japonica Reichenb.	Ал	К	Г	Лу	4	2	3	3	3
Ponerorchis pauciflora (Lindl.) Ohwi	Ам	Кк	Г	Лу	1				
Spiranthes sinensis (Pers.) Ames	Ал	Кк	Г	Лу–Д	–				
Tulotis fuscescnes (L.) Czer.	Ан	Кк	С	Л–Х–Ш	–				

Условные обозначения. Тип ареала: Еб – Евразиатско-бореальный, Цм – Циркумбореально-монтанный, Ен – Евразиатско-неморальный, Ел – Евразиатско-лесостепной, Ал – Азиатско-лесостепной, Ан – Азиатско-неморальный, Аб – Азиатско-бореальный, Ам – Азиатско-монтанный. Структура подземных органов: Кс – клубнестеблевая, Кк – клубнекорневая, К – корневищная. Отношение к освещению: С – сциофит, Г – гелиофит. Эколого-ценотический тип местообитания: Х – хвойные леса, Л – лиственные леса, К – заросли кустарников, Д – дубняки, Лу – луга, Х–Ш – хвойно-широколиственные леса.

АН СССР В.В. Якубовым была проведена инвентаризация растений заповедника. Им отмечено 16 видов орхидных, принадлежащих к 13 родам. В гербарии заповедника хранится 20 видов орхидных из 16 родов, это сборы сотрудника заповедника Е.Н. Петрова (в 1980–1981 гг.), сотрудницы БПИ ДВО АН СССР Г.Ф. Яшенковой (в 1982 г.), студентки Дальневосточного государственного университета Е.И. Баранник (в 1985 г.), В.В. Якубова и автора (в 1985–1990 гг.). Всего на территории Хинганского заповедника отмечены 23 вида орхидных, принадлежащих к 18 родам (таблица). В.Н. Ворошилов [3, 4] для Южного Амура и Амура указывает 26 видов. Из них пять видов отмечались всего один раз, так Liparis makinoana и Listera savatieri приводятся по литературным данным [1], Coeloglossum viride собран В.В. Якубовым в 1986 г., Ponerorchis pauciflora и Malaxis monophyllos автором в 1986 г. Coeloglossum viride, Platanthera extremiorientalis, Ponerorchis pauciflora не отмечались ранее для Южноприамурского флористического района [3, 4].

В родовом спектре на первом месте стоит род Cypripedium, он содержит четыре вида из пяти, представленных на Дальнем Востоке. Рода Liparis и Platanthera представлены двумя видами. Остальные 15 родов содержат по одному виду.

По фитоценотической значимости орхидные Хинганского заповедника большой роли не играют из-за их малочисленности и особенностей биологии. Все орхидные заповедника – многолетние травянистые растения. Epipogium aphyllum и Neottia papilligera сапрофиты. По структуре подземных органов: клубнекорневых – 13 (57%), клубнестеблевых – 4 (17%), корневищных – 6 (26%). По отношению к влаге наибольшее число мезофитных растений 17 (74), затем ксерофиты – 4 (17) и гидрофиты – 2 (9%). По отношению к освещению: сциофитов – 6 (26%), гелиофитов – 17 (74%). Большая часть орхидных заповедника приурочена к мезофитным лесам. Некоторые виды встречаются в нескольких типах растительности.

По типу ареалов здесь доминируют неморальные виды, что соответствует положению заповедника в зоне хвойно-широколиственных лесов [5]. Эндемичных орхидных Дальнего Востока на территории заповедника нет. Наибольшее родство орхидные заповедника имеют с Приморьем, Японией, Маньчжурией [3, 4, 6]. Herminium monorchis, Cypripedium guttatum, Spiranthes sinensis произрастают в Гималаях, а Coeloglossum viride и Malaxis monophyllos в Северной Америке.

Интересная закономерность прослеживается при сравнении с флорой орхидных заповедников Дальнего Востока, расположенных, как и Хинганский заповедник, в Маньчжурской провинции Восточно-Азиатской области [7]. Самое большое сходство по составу орхидных наблюдается с Большехехцирским заповедником, расположенным на хребте Большой Хехцир (абсолютная высота 950 м над ур. моря) с прилегающей поймой р. Уссури [8] – 16 видов. С Уссурийским заповедником, расположенным в отрогах хребта Сихотэ-Алинь (абсолютная высота 700 м над ур. моря) в зоне хвойно-широколиственных лесов [9], общих видов – 12, с Зейским заповедником, расположенным в восточной части хребта Тукурингра (абсолютная высота 1500 м над ур. моря) с прилегающей долиной р. Гилюй [10], – всего 10.

Частота встречаемости отдельных видов различна, так Cypripedium guttatum, C. macranthon, C. calceolus, Tulotus fuscescens, Habenaria linearifolia, Platanthera hologlottis, Spiranthes sinensis, Pogonia japonica, Neottianthe cucullata. растут в заповеднике массово, Herminium monorchis, Epipogium aphyllum, Neottia papilligera, Liparis japonica, Cypripedium ventricosum, Calypso bulbosa встречаются редко, хорошо развитыми группами, Oreorchis patens, Platanthera extremiorientalis, Ponerorchis pauciflora, Liparis makinoana, Listera savatieri, Malaxis monophyllos, Coeloglossum viride отмечались один или два раза. Для большинства видов отмечается волнообразный характер изменения численности ценопопуляций. В качестве иллюстраци можно привести Gimnadenia conopsea (L.) R. Br. В 1985 г. обычный вид в Антоновском лесничестве Хинганского заповедника, в 1986 г. здесь же отмечено несколько местонахождений, а в 1987 г. не обнаружен. В 1988 г. и 1989 г. – в одном местонахождении. В 1990 г. не встречен. Liparis japonica – в 1984, 1985, 1988 гг. отмечен в единственном местонахождении. В 1989 и 1990 гг. – в двух. При этом произошло увеличение численности растений в группах с 6 в 1988 г. до 10 в 1990 г. Этот же эффект наблюдается и у Calypso bulbosa. Она отмечена впервые в 1987 г. В этом же году и в 1988 была встречена в единственном месте, а в 1989–1990 гг. в трех.

Восемь видов орхидных заповедников – охраняемые виды. Четыре вида занесены в "Красную книгу СССР" [11], 6 – в "Красную книгу РСФСР [12], 6 – в региональную сводку [13] и 7 – в сводку "Редкие и исчезающие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране" [14]. 17 видов внесено в список редких растений заповедника, где категории редкости приняты по К.А. Кудинову и др. [15]. Listera savatieri, Liparis makinoana – отнесены к категории – "по-видимому, исчезнувшие".

Анализ флоры орхидных и данные по их состоянию послужат основой для дальнейшего наблюдения за ними в заповеднике.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Гриценко Н.В., Дымина Г.Д.* Голосеменные и покрытосеменные (однодольные) Хинганского заповедника // Флора Дальнего Востока. Благовещенск: Хабар. кн. изд-во, 1977. С. 46–55.
2. *Черепанов С.К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 509 с.
3. *Ворошилов В.Н.* Определитель растений советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. 672 с.
4. *Ворошилов В.Н.* Список сосудистых растений советского Дальнего Востока // Флористические исследования в разных районах СССР. М.: Наука, 1985. С. 139–200.
5. *Курнаев С.Ф.* Лесорастительное районирование СССР. М.: Наука, 1973. 200 с.
6. Флора СССР. Л.: Наука, 1935. Т. 4. 760 с.
7. *Тахтаджян А.Л.* Флористические области земли. Л.: Наука, 1978. 447 с.
8. Флора и растительность Большехехцирского заповедника. Владивосток: ДВО АН СССР, 1986. 225 с.
9. Флора и растительность Уссурийского заповедника. М.: Наука, 1978. 268 с.
10. Мохообразные и сосудистые растения Зейского заповедника. М.: ВИНИТИ, 1987. 70 с.
11. Красная книга СССР. М.: Лесн. пром-сть, 1984. Т. 2. 480 с.
12. Красная книга РСФСР: (растения). М.: Росагропромиздат, 1988. 590 с.
13. *Харкевич С.С., Качура Н.Н.* Редкие виды растений советского Дальнего Востока и их охрана М.: Наука, 1981. 225 с.
14. Редкие и исчезающие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране. Л.: Наука, 1981. 264 с.
15. *Кудинов К.А., Костылева Н.И., Саксонов С.В.* Список растений Жигулевского заповедника, редких для флоры СССР // Редкие виды растений в заповедниках / ЦНИЛ Главохоты РСФСР. М., 1987. С. 27–45.
16. *Толмачев А.И.* Введение в географию растений. Л.: Изд-во ЛГУ, 1974. 244 с.

Хинганский государственный заповедник, Амурская область

SUMMARY

Kudrin S.G. Orchids in the Khingan Reserve

The paper presents the results of studies in life forms, types of habitats, root structure, areas of distribution and other ecological requirements as well as the status of endangered species of orchids in Amur Province of the Khingan State Reserve. A list of 23 orchids is provided and compared with the lists of orchids from three other reserves in the Far East. Of the 23 species, there are 3 species reported new for the South Amur floristic region and 8 species listed in the Red Data Book of the USSR.

УДК 581.9:582.739

© В.Я. Пивоваров, 1994

НОВОЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЕ LOTUS CORNICULATUS L. В АМУРСКОЙ ОБЛАСТИ

В.Я. Пивоваров

В августе 1991 г. при сборе лекарственных растений для гербария на северо-восточной окраине г. Свободного (в 200 м от территории дендрария Амурской лесной опытной станции) был обнаружен в цветущем состоянии лядвенец рогатый – Lotus corniculatus L. Он занимал площадь 8 м^2, образуя сплошной ковер на сорном месте.

В литературных сводках [1–3] этот вид указывается как заносное растение для юга Приморья. Однако В.М. Старченко и Э.В. Бойко [4] отмечают его в Амурской области (г. Белогорск, в 50 км юго-восточнее г. Свободного).

При изучении морфологии живых растений лядвенца рогатого, собранных в г. Свободном, отмечена полная идентификация ее описаниям "Флоры СССР" [5].

В конце сентября собраны семена лядвенца. Они очень мелкие, почти округлые или слабо почковидные, гладкие, блестящие, коричневые, с более светлым рубчиком в средней части. Длина семян колеблется от 1,4 до 1,6 мм, ширина – 1,2–1,5 мм, толщина 0,2 мм. Оболочка семян непроницаемая (твердая), даже при замачивании в течение 2 сут они не набухают, поэтому рекомендуется их скарифицировать.

В начале ноября часть семян была высеяна в комнатных условиях. Всходы появились через шесть дней после посева. Всхожесть невысокая (30%). Первые листья растений – тройчатые, затем появляются с пятью листочками.

Появление этого растения в других местах Дальнего Востока свидетельствует о расширении его ареала; не исключено, что лядвенец может быть обнаружен и в иных районах области или на сопредельных территориях.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Ворошилов В.Н.* Определитель растений советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. 672 с.
2. *Ворошилов В.Н.* Список сосудистых растений советского Дальнего Востока // Флористические исследования в разных районах СССР. М.: Наука, 1985. С. 139–200.
3. Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Л.: Наука, 1989. Т. 4. 380 с.
4. *Старченко В.М., Бойко Э.В.* Флористические находки на западе Амурской области // Ботан. журн. 1982. Т. 67, № 3. С. 369–372.
5. *Куприянова Л.А.* Лядвенец – Lotus L. // Флора СССР. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1945. Т. 11. С. 284–297.

Дальневосточный научно-исследовательский институт лесного хозяйства, Хабаровск

SUMMARY

Pivovarov A.J. **A new location of Lotus corniculatus L. in Amur province**

Lotus corniculatus is reported new for Amur province. Distribution of this species in the Far East is described, and some data are presented related to plant seeds.

ФИЗИОЛОГИЯ, БИОХИМИЯ

УДК 581.144.4:633.822

© Е.В. Белынская, В.В. Кондратьева, Лыу Дам Кы, 1994

ДИНАМИКА СОДЕРЖАНИЯ АБСЦИЗОВОЙ КИСЛОТЫ И ФЕНОЛЬНЫХ СОЕДИНЕНИЙ В ОНТОГЕНЕЗЕ МЯТЫ

Е.В. Белынская, В.В. Кондратьева, Лыу Дам Кы

Изучение и освоение новых перспективных растений из природной флоры, необходимых для создания эффективных лекарственных препаратов и парфюмерно-косметических средств, является важной задачей. Одно из таких растений – мята.

Для повышения выхода эфирного масла и его качества необходимо исследовать факторы, определяющие биосинтез, транспорт и аккумуляцию в листе отдельных компонентов эфирного масла.

Фотосинтез, процессы роста и отложение вещества в запас (в частности, накопление эфирного масла) тесно связаны между собой и образуют целостную систему, обеспечение в которой морфофизиологических корреляций происходит через постоянную координацию фотосинтетических и ростовых функций. Одним из координаторов этого взаимодействия являются фитогормоны и другие физиологически активные вещества, образующие аттрагирующие центры и вызывающие притяжение ассимилятов к зонам рецепции [1–3].

Основным местом образования эфирных желез является лист, где и происходит формирование гормонально-ингибиторного баланса, контролирующего, возможно, приток компонентов, необходимых для синтеза эфирного масла. При этом лабильность взаимодействия листового аппарата связана в значительной степени с уровнем эндогенных гормонов и некоторых фенольных соединений, в частности оксикоричных кислот, играющих важную роль в энергетических процессах, так как они являются эффекторами транспорта электронов при фотофосфорилировании.

В связи с этим нами было проведено сравнительное исследование динамики абсцизовой кислоты и ряда фенольных соединений (хлорогеновая, кофейная, коричная, феруловая и салициловая кислоты) в листьях двух интродуцированных сортов мяты отечественной и въетнамской селекции – Краснодарская 2 и НВ-74, выращенных на экспериментальном участке лаборатории физиологии и биохимии растений Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН.

Исследовали листья различного возраста (от 7-дневного до момента опадения) и ярусного положения: 3-го яруса (вегетативная фаза развития растения), 7-го (вегетативная фаза развития растения, начало ветвления) и, наконец, 12-го яруса (фаза массовой бутонизации) на основном побеге. Пробы брались каждые 2 нед. Для определения содержания абсцизовой кислоты и фенольных соединений листья фиксировали жидким азотом и лиофилизировали. Экстракцию АБК проводили по разработанной ранее методике [4]. Фенольные соединения экстрагировали в 96- и 80-градусном спирте при температуре 3°, 5°. Предварительную очистку и разделение экстракта проводили на тонком слое (пластинки Силуфол UV-254). Количественное определение и идентификацию проводили методом ВЭЖХ системой приборов LKB (Швеция). Для разделения применяли колонку фирмы Serva (10), скорость протока

1 мл/мин, детектирование – 254 н.м. Рабочая смесь для определения АБК и фенольных соединений: ацетонитрил – бидистиллированная вода – уксусная кислота (55 : 44 : 1). Количественный расчет проводили на регистрирующем интеграторе фирмы LKB, используя калибровку по внешнему стандарту (метчики АБК, салициловой, хлорогеновой, кофейной, феруловой и коричной кислот), данные получали в мкг/г сухого вещества листа мяты.

Для количественного определения эфирного масла листья высушивали на рассеянном свету при комнатной температуре. Содержание эфирного масла определяли методом гидродистилляции Гинсберга [5].

Абсцизовая кислота (АБК) обладает значительной аттрагирующей способностью и играет важную роль в создании донорно-акцепторных центров в онтогенезе листа. Известно также, что этот фитогормон принимает участие в процессах опадения органов у растения. При сравнительном изучении исследуемых сортов мяты было отмечено раннее опадение нижних листьев растения, особенно у сорта НВ-74, что приводит к потерям эфирного масла.

Поэтому мы при исследовании АБК поставили задачу выяснить, существуют ли связь между накоплением АБК и ранним опадением первых листьев и корреляция между ее уровнем в листе мяты и накоплением эфирного масла.

В результате анализа полученных данных в течение всего периода вегетации растений более высокий уровень АБК был обнаружен в листьях мяты сорта Краснодарская 2. При этом наибольшее различие отмечено в листьях 7-го яруса на 21-й день развития листа, когда рост прекращался, а также в течение всего онтогенеза листа 12-го яруса, в фазу бутонизации и цветения, т.е. в период максимального накопления эфирного масла в растении. Следует отметить, что в листьях 3-го яруса содержание АБК по мере старения листа повышалось, тогда как в более позднем возрасте растения в листьях 7-го и 12-го ярусов – понижалось (рис. 1).

Абсцизовая кислота образуется и накапливается прежде всего в листе мяты и, возможно, влияет на старение листа. Однако высокое содержание абсцизовой кислоты в молодом растущем листе указывает на другие функции этого гормона.

К моменту опадения листа содержание абсцизовой кислоты в листьях 3-го яруса повышается, а в листьях 7- и 12-го ярусов резко снижается, т.е. общей закономерности в изменении динамики содержания абсцизовой кислоты в листьях различного ярусного положения не обнаружено. Вероятно, процесс опадения листа не определяется этим гормоном непосредственно, а лишь опосредованно через влияние на синтез этилена.

Анализ накопления эфирного масла в листьях различного ярусного положения показал, что в процессе онтогенеза растения обоих сортов содержание АБК обратно пропорционально содержанию эфирного масла.

В литературе есть достаточно убедительные свидетельства того, что абсцизовая кислота обладает значительной аттрагирующей способностью в отношении фотоассимилятов и влияет на их транспорт. Это позволило предположить, что биосинтез компонентов эфирного масла происходит непосредственно в листе и не зависит от общего притока ассимилятов [1, 3, 6, 7].

Фенольные соединения. Многообразие функций этих соединений в растительном организме дает основание исследовать их динамику в онтогенезе как всего растения, так и листа мяты для физиологической характеристики изучаемых сортов, а также попытки установить зависимость между содержанием фенольных соединений различных классов и образованием эфирного масла в железках листа.

В листьях мяты обоих сортов были идентифицированы полифенолы, относящиеся к оксибензойным кислотам (салициловая кислота) и к оксикоричным кислотам (хлорогеновая, кофейная, коричная и феруловая кислоты). Анализ полученных данных показал, что нам не удалось установить единую зависимость в изменении содержания этих фенольных соединений в онтогенезе листьев исследуемых сортов мяты.

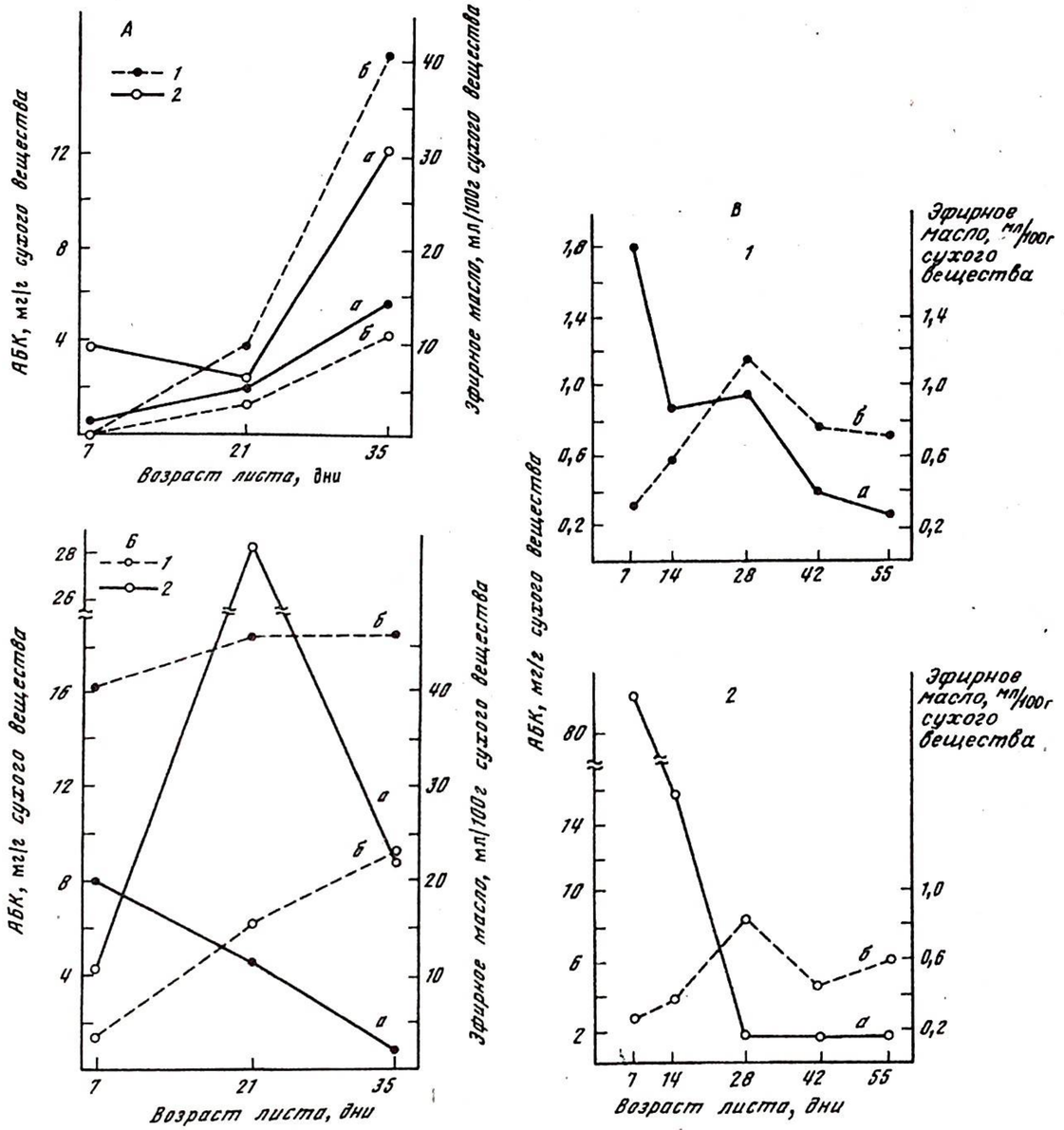


Рис. 1. Абсцизовая кислота и эфирное масло в онтогенезе листьев 3-го (*А*), 7-го (*Б*) и 12-го (*В*) ярусов
1 – НВ-74, *2* – 'Краснодарская 2'; *а* – АБК, *б* – эфирное масло

Листья 3-го яруса. В этот период у обоих сортов наблюдается минимальное содержание эфирного масла, хотя в листьях сорта НВ-74 оно несколько выше. У 7-дневных листьев 3-го яруса были обнаружены коричная, кофейная и феруловая, а салициловая и хлорогеновая кислоты не были идентифицированы. Отсутствие салициловой кислоты, по-видимому, связано с тем, что в этот период в растении были найдены лишь следы эфирного масла. Известно, что салициловая кислота входит в состав эфирного масла целого ряда растений и, возможно, ее синтез связан с синтезом эфирного масла [8]. Наличие коричной, кофейной и феруловой кислот, присутствующих в листе 3-го яруса в течение всего онтогенеза, указывает, по-видимому, на то, что в результате гидроксилирования происходит превращение коричной кислоты в кофейную, а затем метилирование кофейной кислоты и образование феруловой.

При этом уровень коричной кислоты, за исключением 14-дневного листа, значи-

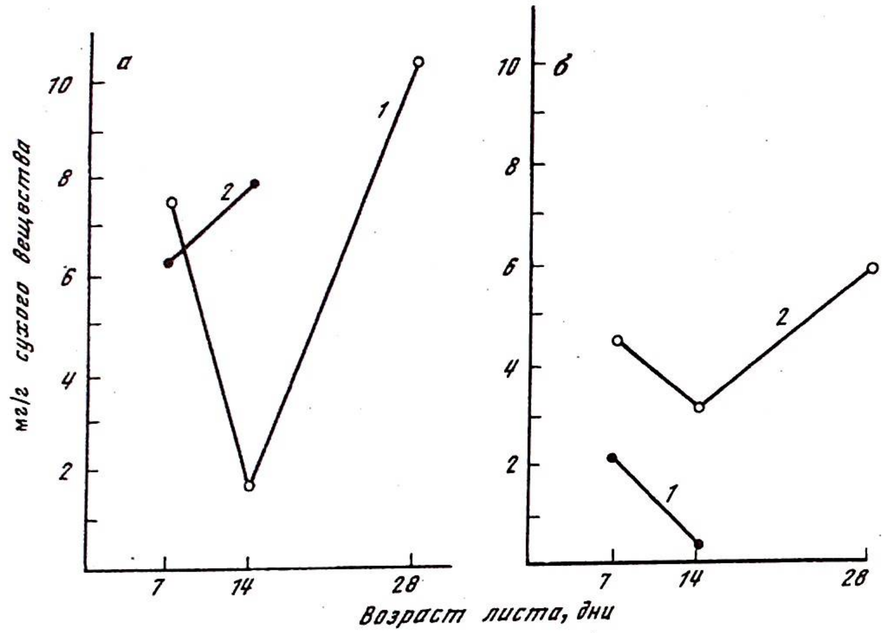
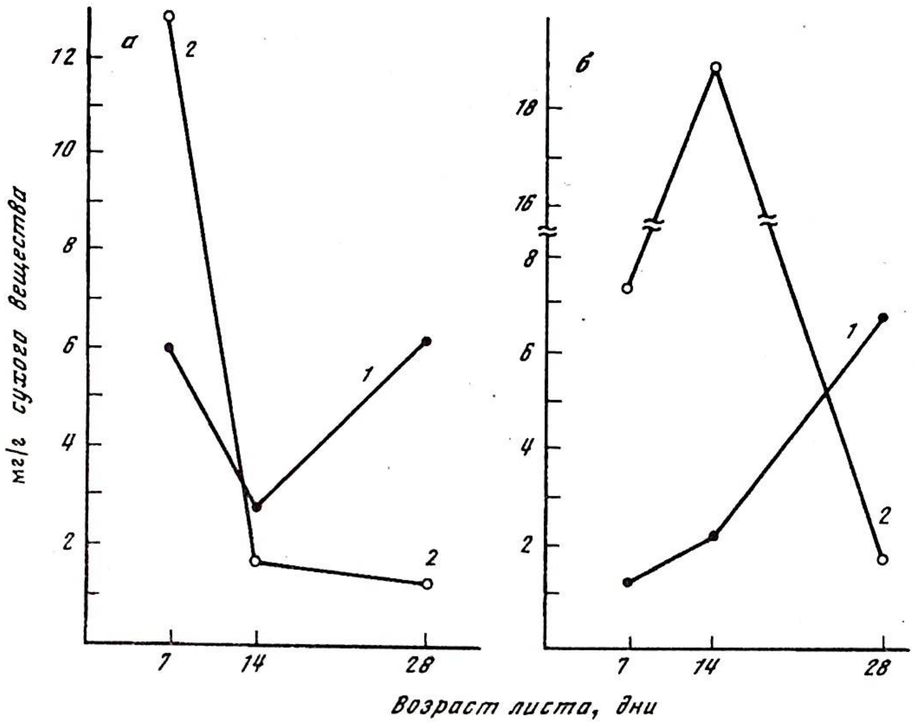


Рис. 2. Фенольные соединения в онтогенезе листьев 3-го яруса
а – коричная кислота, *б* – феруловая кислота, *в* – кофейная кислота; *1* – НВ-42, *2* – 'Краснодарская 2'

тельно выше у сорта НВ-74 (рис. 2, *а*). Содержание кофейной кислоты в листьях 3-го яруса в 7- и 14-дневном листьях было равным, а уже в 28-дневном листе сорта НВ-74 кофейная кислота не была зафиксирована, тогда как уровень этой кислоты в этот срок в листе сорта Краснодарская 2 очень высокий. Уровень феруловой кислоты также был значительно выше у сорта Краснодарская 2 (рис. 2, *б*). Итак, биогенез оксикоричных кислот в листе 3-го яруса сорта мяты Краснодарская 2 происходит быстрее, чем у сорта НВ-74. Следует также отметить, что в период формирования 3-го яруса листьев у обоих сортов не происходит биосинтез хлорогеновой кислоты,



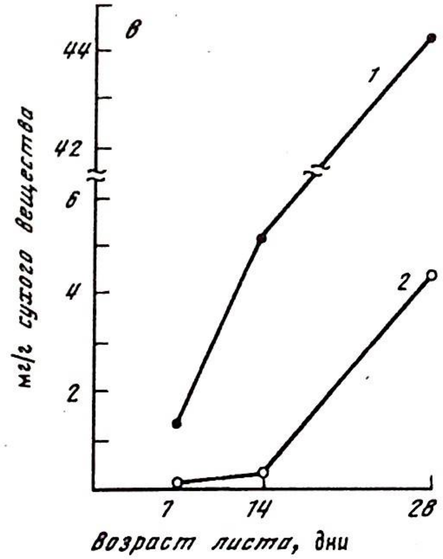


Рис. 3. Фенольные соединения в онтогенезе листьев 7-го яруса
а – коричная кислота, *б* – кофейная кислота, *в* – хлорогеновая кислота (усл. обозн. те же, что на рис. 2)

которая широко распространена в растениях и является производным кофейной кислоты.

Листья 7-го яруса. Биосинтез фенольных соединений в листьях этого яруса у растений мяты обоих сортов значительно отличается от их биосинтеза в листьях 3-го яруса. Так, появляется в незначительном количестве салициловая кислота, что, вероятно, связано с началом биосинтеза эфирного масла в листе.

Как и в листьях 3-го яруса, в листьях 7-го яруса происходит превращение коричной кислоты в кофейную, которая накапливается у сорта Краснодарская 2 в большом

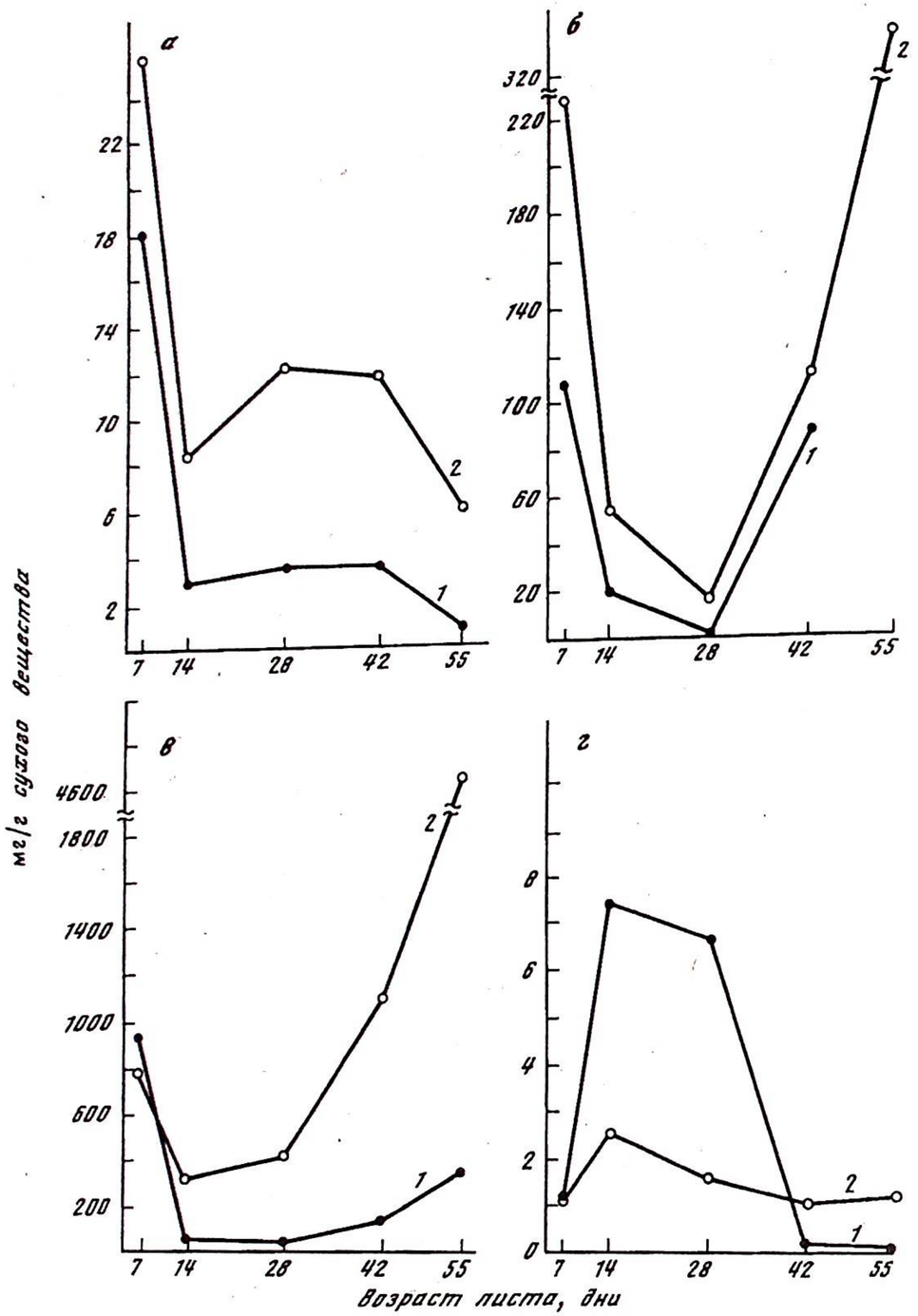


Рис. 4. Фенольные соединения в онтогенезе листьев 12-го яруса

а – коричная кислота, *б* – кофейная кислота, *в* – хлорогеновая кислота, *г* – салициловая кислота (усл. обозн. те же, что на рис. 2)

количестве, особенно в листьях 14-дневного возраста. Но дальнейшего биогенеза не происходит – феруловая кислота в листьях не обнаруживается ни у одного сорта. Возможно, кофейная кислота используется на биосинтез сложного эфира – хлорогеновой кислоты, на что указывает ее высокий уровень в листе 7-го яруса. При этом следует отметить, что более интенсивно, по-видимому, биосинтез идет в листе сорта НВ-74, о чем можно судить по уровню обеих кислот (рис. 3, *а–в*). Более высокий

уровень хлорогеновой кислоты – синергиста индолилуксусной кислоты – в листе 7-го яруса сорта НВ-74 по сравнению с сортом Краснодарская 2, возможно, свидетельствует о большей интенсивности ростовых процессов в растениях этого сорта.

Листья 12-го яруса. В период массовой бутонизации и цветения, когда зафиксировано содержание эфирного масла в листьях этого яруса, отмечается и наиболее высокий уровень салициловой кислоты. Содержание салициловой кислоты в листьях сорта НВ-74 в 3 раза выше содержания ее в листьях сорта Краснодарская 2 (рис. 4, *г*); подобное же соотношение характерно и для содержания эфирного масла.

Корреляция между содержанием салициловой кислоты и содержанием эфирного масла наблюдается в течение всего периода развития листа. Так, в период старения листа (возраст – 42–55 дней), уровень салициловой кислоты, особенно у сорта НВ-74, резко падает. Более высокий уровень салициловой кислоты в этот период отмечается у сорта Краснодарская 2 (рис. 4, *г*). Это, вероятно, можно объяснить более ранним старением листа сорта НВ-74 и в связи с этим падением содержания эфирного масла в нем.

Обратная картина наблюдается в динамике содержания идентифицированных оксикоричных кислот, хотя, как и в случае с салициловой кислотой, обнаруживается значительное сортовое различие. При этом уровень хлорогеновой и кофейной был значительно выше в листьях сорта Краснодарская 2 (рис. 4, *б, в*). Содержание коричной кислоты в листьях мяты Краснодарская 2 также существенно превосходит ее содержание у сорта НВ-74. Однако в стареющем листе ее уровень падает у обоих сортов, что, возможно связано с ее участием в синтезе хлорогеновой кислоты, содержание которой в этот период в растении значительно повышается (рис. 4, *а*).

Таким образом, анализ полученных результатов по идентификации и количественному определению фенольных соединений, в частности оксикоричных и оксибензойных кислот, показал значительное количественное различие в их содержании. Эти различия начинают проявляться уже в листьях 3-го яруса. При этом не удалось обнаружить общей закономерности изменения этих соединений на всех этапах развития листа и растения, но все же можно отметить, что уровень оксикоричных кислот, являющихся эффекторами транспорта электронов и процессов фотофосфорилирования, выше у сорта Краснодарская 2. Возможно, это связано с более интенсивным процессом фотосинтеза в листьях сорта Краснодарская 2.

Следует также отметить, что повышение уровня кофейной и хлорогеновой кислот при старении листа 12-го яруса, по-видимому, связано с процессом лигнификации, так как эти кислоты являются предшественниками лигнина.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Мокроносов А.Т.* Взаимосвязь фотосинтеза и функций роста // Фотосинтез и продукционный процесс. М.: Наука, 1988. С. 109–121.
2. *Мокроносов А.Т.* Фотосинтез и продукционный процесс // Физиология растений на службе продовольственной программы СССР. М.: Знание, 1988. С. 3–17.
3. *Кефели В.И.* Фотоморфогенез, фотосинтез и рост как основа продуктивности растений. Пущино: ОНТИ ПНЦ РАН, 1991. 133 с.
4. *Белынская Е.В., Кондратьева В.В., Кислин Е.Н., Филимонова М.В.* Влияние солей серебра и пиросернистой кислоты на содержание абсцизовой кислоты в лепестках гвоздики // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1990. № 17 С. 145–148.
5. *Гинсберг А.С.* Упрощенный способ определения эфирного масла в эфироносах // Хим. фармацевт. промсть. 1932. № 8/9. С. 326–329.
6. *Кефели В.И., Коф Э.М., Власов П.В., Кислин Е.Н.* Природный ингибитор роста – абсцизовая кислота. М.: Наука, 1989. 184 с.
7. *Макеев А.В.* Влияние абсцизовой кислоты на фотосинтез высших растений: Автореф. дис. … канд. биол. наук. М., 1990. 24 с.
8. Биохимия фенольных соединений. М.: Мир, 1968. 451 с.

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

SUMMARY

Belunskaya E.V., Kondratjeva V.V., Lau Dam Ku. **Abscisic acid and phenol compounds accumulation dynamics in the course of some Mentha varieties.**

Two varieties of Mentha, viz. Krasnodarskaya-2 and a Vietnamese variety HB-74, were examined for abscisic acid (ABK) and phenol compounds (chlorogenic, caffeic, cinnamomic, ferulic and salicylic acid) accumulation in the leaves of the 3rd, 7th and 12th layers in the course of plant ontogeny. Krasnodarskaya-2 was found to maintain the higher leaf ABK level during the whole period of vegetation. No specific trends concerning the identified phenol compounds accumulation dynamics were traced. The chlorogenic acid was detected in the leaves beginning only with the 7th layer, the leaf salicylic level revealed a tendency to considerably increase beginning with the 12th layer, it also showed a clear correlation with the essential oil output during the whole period of the leaf development.

УДК 581.192:581.47:582.734.3

© С.М. Соколова, И.П. Петрова, 1994

СОДЕРЖАНИЕ МАКРО- И МИКРОЭЛЕМЕНТОВ В ПЛОДАХ РАЗНЫХ ВИДОВ РЯБИНЫ

С.М. Соколова, И.П. Петрова

В плодах рябины выявлены биологически активные соединения, органические кислоты, пектиновые вещества, сорбит и др. [1–4]. Плоды используются в пищевой и медицинской промышленности (и как лекарственное сырье). В традиционной медицине плоды применяются в качестве кровоостанавливающего средства, при заболеваниях печени [5].

Видовая специфичность рябины, характеризующаяся по макро- и микроэлементному составу, представляет существенный интерес как с теоретической точки зрения, так и с практической. В литературе имеются неполные данные по элементному составу плодов рябины [6–11].

М.А. Кольцова [6, 7] исследовала содержание в плодах ряда элементов: железа, марганца, цинка, молибдена, кобальта, никеля. По ее данным наиболее богаты микроэлементами рябины из секции Sorbus: S. sibirica, S. aucuparia, S. aucuparia 'Pendula', из секции Lobatae: S. pseudobakonyensis, S. pseudothuringica. В плодах S. hajastana, выращенных в районе озера Севан, содержится максимальное количество железа.

Было отмечено, что кавказские виды (S. persica, S. subfusca, S. kusnetzovi содержали наибольшее количество цинка, кобальта и молибдена.

М.А. Курьянов [8] определял макро- и микроэлементный состав у разных сортов рябины. Установлено, что сорт Титан содержит повышенное количество марганца, кальция; сорт Моравская – марганца, магния, фосфора и кремния; сорт Рубиновая – меди, марганца, магния и фосфора.

По данным французских исследователей [9], рябина обыкновенная содержит терапевтические дозы марганца (от 50–200 мкг). Такие дозы обеспечивают коррекцию нарушенного микроэлементного равновесия у больных, особенно в начальных стадиях заболевания.

Однако в литературе недостаточно полно освещен элементный состав плодов различных видов рябины. Мы поставили целью исследования провести оценку макро- и микроэлементного состава плодов интродуцированных в Москве видов рябин из различных секций.

Минеральный состав растений, выращенных в идентичных условиях в дендрарии Главного ботанического сада РАН, определяли после сухого и мокрого озоления общепринятыми методами на атомно-абсорбционном спектрофотометре (Z–6000, "Хитачи" Япония). В зрелых плодах анализировали микро- (марганец, цинк, медь, хром) и макроэлементы (железо, калий, кальций, магний). Определяли элементный состав у десяти видов и трех гибридов, один из которых (× Sorbocatoneaster pozdnjakovii Pojark) является спонтанным. Среди исследованных видов рябины – пять восточноазиатских, три – европейско-средиземноморских. Эти виды представляют две секции: Sorbus и Aria Pers.

Марганцу принадлежит важнейшая роль в организме человека. Многие реакции белкового, углеводного и фосфорного обмена катализируются ферментами, активируемыми ионами марганца. Наибольшее содержание марганца отмечено у североамериканского вида S. sitchensis – 198,88 и у восточноазиатских видов 40,53–152,22 мкг/г. Межродовой гибрид × Sorbococotonester pozdnjakovi содержит 184,86 мкг/г. Гибрид × Crataegosorbus miczurinii – рябина Гранатная и S. aucuparia × Aronia melanocarpa – рябина Ликерная содержит марганца в несколько раз меньше (31,06 и 50,60 мкг/г соответственно).

В обмене веществ велика и роль цинка. Выявлено существование 24 цинкозависимых энзимов, которые участвуют во всех основных процессах обмена веществ. Они катализируют биосинтез и метаболизм нуклеиновых кислот, белка, обеспечивают реализацию действия витамина А и фолиевой кислоты. Максимальное количество цинка наблюдалось у европейско-средиземноморского вида S. umbellata var. orbiculata – 16,71 мкг/г. Наименьшее содержание показали восточноевропейские виды – S. Cashmiriana (7,57 мкг/г), S. discolor (7,79 мкг/г) и S. microphylla (7,99 мкг/г). Из межродовых гибридов наибольшее содержание цинка отмечается у гибрида × Sorbocotoneaster pozdnjakovii – 15,22 мкг/г, значительно меньше его в плодах гибрида × Crataegosorbus miczurini и S. aucuparia × Aronia melanocarpa (см. таблицу).

В окислительно-восстановительных процессах в живых организмах наряду с железом участвует медь. Она входит в состав церрулоплазмина животных и человека, а также в состав пластоцианина растений, являясь кофактором ряда важнейших ферментов. В лечебной практике известно, что потребность в меди возрастает при всяком воспалении [10]. Наибольшее количество меди отмечено в плодах спонтанного межродового гибрида из Восточной Сибири × Sorbocotonester pozdnjakovi и видов S. sambucifolia и S. sudetica (13,26; 11,64 и 11,18 мкг/г). В плодах представителей остальных изучавшихся видов рябин содержится одинаковое количество меди.

Хром регулирует уровень сахара в крови человека [11]. Хотя суточные нормы хрома невелики, половина населения испытывает дефицит по этому важному элементу, в особенности люди старшего и преклонного возраста. В плодах S. colchica отмечено наибольшее содержание хрома (0,64 мкг/г); наименьшее количество хрома у европейско-средиземноморского вида S. sudetica и у восточноазиатского S. koehneana (0,16 и 0,165 мкг/г). Установить географическую или секционную связь по содержанию хрома в плодах рябины не представляется возможным.

Анализ содержания микроэлементов в плодах рябины показал, что по содержанию марганца североамериканские и восточноазиатские виды превосходят европейско-средиземноморские; цинка значительно больше в плодах европейско-средиземноморских видов; содержание меди примерно одинаково. Следует отметить, что спонтанный гибрид × Sorbocotoneaster pozdnjakovii имеет значительно больше марганца, цинка и меди по сравнению не только с другими межродовыми гибридами, но и многими видами.

Железо является основным структурным элементом гемоглобина крови и гемосодержащих ферментов, каталазы, пероксидазы и цитохромоксидазы – главных катализаторов окислительных процессов. Плоды восточноазиатских видов секции Sorbus превосходят европейско-средиземноморские виды секции Aria (0,056–0,098 мг/г и 0,043–0,050 мг/г). Исключением является S. umbellata var. orbiculata, плоды которой содержат много железа 0,146 мг/г. Из исследованных межродовых гибридов наиболее богат железом Sorbocotoneaster pozdhjakovii.

Недостаток калия в крови приводит к возникновению сердечных аритмий. У иссле-

Содержание микро- и макроэлементов в плодах рябины

Таксон	Географический район	Микроэлементы, мкг/г				Макроэлементы, мг/г			
		Mn	Zn	Cu	Cr	Fe	K	Ca	Mg
Sect. 1. Sorbus*									
Sorbus amurensis Koehne	Восточноазиатский	89,93	8,89	8,66	0,30	0,078	10,55	2,9	1,0
S. cashmiriana Hedl.	"	46,65	7,57	6,00	0,315	0,062	7,8	2,7	1,1
S. discolor (Maxim.) Maxim	"	103,51	7,79	5,80	0,18	0,067	8,5	2,0	0,9
S. koehneana Schneid.	"	40,53	11,65	7,88	0,165	0,098	5,5	2,2	0,9
S. microphylla Wenzig	"	72,15	7,99	6,345	0,37	0,077	7,4	2,7	1,1
S. sambucifolia Roem.	"	152,22	9,86	11,64	0,25	0,056	7,9	2,8	1,0
S. sitchensis Roem.	Североамериканский	198,88	11,40	9,81	0,20	0,077	0,45	2,2	1,3
Sect. III Aria Pers.									
S. colchica Zinserl.	Европейско-средиземноморский	19,47	8,51	7,48	0,64	0,050	6,2	1,6	1,2
S. sudetica (Tausch.) Fritsch	"	6,72	9,94	11,18	0,16	0,043	9,4	1,0	0,9
S. umdellata var. orbiculata Gabr.	"	20,22	16,71	10,75	0,18	0,146	5,9	1,8	1,2
Межродовые гибриды									
× Crataegosorbus miczurinii Pojark.	"	31,06	4,10	6,18	0,26	0,038	7,4	1,7	0,6
× Sorbocotoneaster pozdnjakovii Pojark.	Восточноазиатский	184,86	15,22	13,26	0,27	0,056	7,5	3,0	0,8
S. aucupuria × Aronia melanocarpa	"	50,66	4,71	4,67	0,17	0,046	3,3	1,6	0,6

*Секционное деление рода Sorbus принято по Э.Ц. Габриэлян [12].

дованных видов рябины наибольшее содержание калия отмечено у восточноазиатского вида S. amurensis и североамериканского вида S. sitchenensis (10,55 и 10,45 мг/г). Большинство восточноазиатских видов по содержанию калия превосходят европейско-средиземноморские виды, за исключением S. sudetica, плоды которого содержат 9,4 мг/г калия. Из межродовых гибридов высоким содержанием калия отличается × Sorbocotoneaster pozdnjakovii (8,7 мг/г), особенно по сравнению с рябиной Ликерной (3,3 мг/г).

Кальций участвует в передаче нервных импульсов, сокращении скелетных и гладких мышц; деятельности сердечной мышцы и т.д. По содержанию кальция восточноазиатские виды рябины (2,0–2,9 мг/г) и североамериканский вид S. sitchensis (2,2 мг/г) превосходят европейско-средиземноморские виды (1,0–1,8 мг-г). В плодах спонтанного гибрида × Sorbocotoneater pozdhjakovii отмечено 3,0 мг/г кальция, что почти в два раза больше, чем у других спонтанных гибридов. Представители видов секции Sorbus имеют примерно одинаковое количество кальция.

В организме человека магний участвует в регуляции функции нервной системы, мышечной ткани и является антагонистом кальция. Максимальное содержание магния характерно для североамериканского вида S. sitchenensis – 1,3 мг/г. Близкими к нему оказались и европейско-средиземноморские виды (0,9–1,2 мг/г), несколько меньше магния в плодах восточноазиатских видов (0,9–1,0 мг/г). Меньше всего магния содержат межродовые гибриды (0,6–0,8 мг/г).

Таким образом, по содержанию макроэлементов (железа, кальция, калия) плоды североамериканских и восточноазиатских видов превосходят европейско-средиземноморские виды. Магния больше в плодах североамериканского и европейско-средиземноморского происхождения. Спонтанный гибрид × Sorbocotoneaster pozdnjakovii по содержанию исследованных макроэлементов превосходит другие межродовые гибриды.

Рябина обыкновенная содержит больше калия и меньше железа и меди; по остальным элементам они сходна с изученными видами.

В целом необходимо отметить, что содержание макроэлементов в плодах рябины варьирует в зависимости от видовой специфичности и характеризуется относительно близкими величинами, в то же время различия в концентрации микроэлементов так велики, что придают черты неповторимости каждому виду.

Полученные результаты показали, что плоды большинства рябин богаты важнейшими микро- и макроэлементами и могут быть использованы в качестве лекарственного сырья.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Шапиро Д.К., Бичевская С.Н., Рабинович И.Л.* и др. О химическом составе плодов лесной рябины, калины и дикорастущей ежевики // Тр. ВНИИ по про-ву пищевых продуктов из картофеля. 1966. Вып. 9. С. 108–119.
2. *Федоров П.* Содержание аскорбиновой кислоты, сорбита, каротина и витамина Р в плодах некоторых форм обыкновенной рябины, урожайность плодов в различных условиях местопроизрастания // География плодоношения лесных древесных пород, кустарников и ягодников. М.: МОИП, 1964. С. 121–123.
3. *Петрова И.П., Соколова С.М.* Биохимическая характеристика плодов интродуцированных видов рябины в Москве // Бюл. Гл. ботан. сада. 1984. Вып. 134. С. 56–62.
4. *Шнейдман Л.О., Кущинская И.Н., Мительман М.К.* и др. Биологически активные вещества плодов рябины обыкновенной и перспективы их промышленного использования // Раст. ресурсы. 1971. Т. 4, вып. 1. С. 68–71.
5. *Акопов П.Э.* Кровоостанавливающие растения: (Кровоостанавливающие и другие их лечебные свойства). Ташкент: Медицина, 1977. 267 с.
6. *Кольцова М.А.* Интродукции видов рода Sorbus L. в Ставропольском крае: Автореф. дис. … канд. биол. наук. М., 1981. 24 с.
7. *Кольцова М.А.* Содержание микроэлементов в плодах различных видов рябин // Биол. журн. Армении. 1989. Т. 33, № 1. С. 95–99.
8. *Курьянов М.А.* Биологически активные вещества в плодах рябины и аронии // Тр. ЦГЛ им. И.В. Мичурина. 1967. Т. 9. С. 319–376.

9. *Picard H.* Utilistion therapeutiqie des oligoelements. P.: Libr. Malaine, 1965. 176 p.
10. *Бабенко Г.А.* Применение микроэлементов в медицине. Киев: Здоро'я, 1971. 220 с.
11. *Ловкова М.Я., Рабинович А.М., Пономарева С.М.* и др. Почему растения лечат. М.: Наука, 1990. 254 с.
12. *Габриэлян Э.Ц.* Рябина (Sorbus L.) Западной Азии и Гималаев. Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1978. 265 с.

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

SUMMARY

Sokolova S.M., Petrova I.P. **Macro and microelement in the fruits of some Sorbus species**

Mature fruits of 10 species and 3 hybrids of the genus Sorbus were analized for Fe, K, Ca, Mn, Zn, Cu and Cr. Six species included in these stuies are native to East Asia (Sorbus amurensis Kochne, S. cashmiriana Hedl., S. discolor Maxim., S. koehneana Schneid., S. microphylla Wenzig., S. sambucifolia Roem.); three species are native to Europe and Mediterranian region (S. colchica Zinserl., S. sudetica (Tausch.) Titsch., S. umbellata var. orbiculata Jabs). The plants under study were cultivated under equal identical conditions in the Arboretum of the Main Botanical Garden Russian Academy of Sciences (Moscow). The fruits were analyzed for minerals by atomic absorption spectrophotometry (Hitachi). The analysis showed that Mn content was much higher in the species native to the North America and East Asia compared to the species from Europe and the Mediterranian region; Zn content was considerably higher in the species from Europe and Mediterranean region; Cu content was equal in all the species. Spontaneius hybrid × Sorbocotoneaster pozdnjakovii contained much more of Mn, Zn and Cu. The fruits of North-American and Eastasian species exceeded the European-Mediterranean species in the macroelement content (Fe, K, Ca). Mg content was higher in the fruits of North-American and European-Mediterranean origin. Macroelement and microelement content in the fruits are different depending on the species identity.

МОРФОЛОГИЯ, АНАТОМИЯ

УДК 581.44:582.594.2(571:63)

© И.В. Татаренко, 1994

МОРФОЛОГИЯ ПОБЕГОВЫХ СИСТЕМ И ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ ОРХИДНЫХ ПРИМОРЬЯ

И.В. Татаренко

Приморский край выделяется среди других регионов нашей страны значительным таксономическим разнообразием семейства орхидных (42 вида из 25 родов).

Мы проводили исследование орхидных Приморья в 1984–1990 гг. на территории Хасанского, Шкотовского, Тернейского, Красногвардейского районов и в окрестностях г. Владивостока. Морфология вегетативных запасающих органов изучена, преимущественно, на живых растениях в лабораториях заповедника "Кедровая Падь" и Сихотэ-Алинского. Исследованы материалы гербариев (LE, ULA, MHA, MW).

Модификации побегов орхидных настолько своеобразны по морфологии и характеру развития, что это ведет к неоднозначному пониманию разными авторами одних и тех же структур, к путанице в терминологии. Изучению морфогенеза побегов у родов Platanthera, Dactylorhiza, Habenaria посвящены работы М.Н. Тихоновой [1, 2], родам Perularia, Platanthera, Habenaria – М. Кумазавы [3, 4], рода Orchis – Б. Шармена [5] и другие. Удачная классификация подземных органов дальневосточных орхидных на основании морфологических и анатомических признаков была предложена Ю. Огурой [6], который выделил 5 типов и 14 подтипов среди видов, имеющих клубнеподобные органы. Перечисленными авторами выявлена смешанная стеблекорневая природа клубней орхидных. Это положение поддерживает и Р. Дресслер [7], назвавший запасающие утолщенные корни с элементами стеблевой структуры у многих наземных орхидных тубероидами – "tuberoids".

Наши авторы, в основном, принимают деление клубней растений на стеблевые и корневые. Корневыми клубнями считают, например, запасающие образования у растений рода Platanthera [8, 9]. К стеблеклубневым растениям относится род Herminium [8]. Существует мнение, что запасающие специализированные органы орхидных образуются почками возобновления в ходе их формирования [2, 3]. Корневыми клубнями, в обычном понимании, можно считать запасающие утолщенные корни Spiranthes sinensis (М.Н. Тихонова, устное сообщение), но и у этого вида, по нашим данным, изредка происходит "сдвиг" почти с укороченного вертикального корневища на клубень.

В литературе анализируется способность апикальной меристемы корней некоторых видов образовывать придаточные почти на своей верхушке [10]. Образование почек на корнях описано у родов Neottia, Cephalanthera, Listera [11], Pogonia [12]. Эта несвойственная другим группам однодольных способность корней обеспечивает возможность активного вегетативного размножения.

Кроме орхидных с различными типами тубероидов, в Приморье широко представлены корневищные виды. Природа их многолетних органов более ясна, поэтому специальных морфологических работ мало и авторы более единодушны в определениях. Модификации стебля у представителей родов Oreorchis, Calypso относят к клубнелуковицам [7], близким по своему строению к специализированным надземным клубням орхидей – псевдобульбам, которые имеются у Liparis, Malaxis, Hammarbya.

В своей работе мы принимаем определения модификаций частей побега, при-

веденные в "Атласе описательной морфологии высших растений" [9], с уточнениями, сделанными Е.С. Смирновой применительно к орхидным [13].

Шагом к созданию единой системы, отражающей морфологические закономерности, свойственные каждому виду орхидных, стали работы Е.С. Смирновой. Предложенная ею методика позволяет относительно однозначно определить морфологическое строение любого вида орхидей, что очень важно для системных исследований.

Орхидные Приморского края отличаются значительным морфологическим разнообразием, что хорошо иллюстрируют схематические изображения элементарных единиц побеговых систем (ЭЕС) всех исследованных видов (рис. 1). Морфологическое строение побегов орхидных определено и закодировано по методике Е.С. Смирновой [13]. Среди 42 видов мы выделили 7 форм роста с 4 подформами и 7 типов структуры побегов (таблица).

В дополнение к предложенным Е.С. Смирновой 4 подформам роста мы выделяем подформу "д" – корневище вертикальное. У взрослых растений этой подформы плагиотропный участок корневища не выражен, участок поворота наблюдается только у побега в год развития его из почки на корне; в последующем нарастание корневища происходит только ортотропно и ветвление осуществляется в вертикальной плоскости.

Для XI и XII форм роста мы также считаем необходимым выделить подформы, так как клубневые виды сильно различаются по характеру заложения и развития запасающих органов и почек возобновления. Наиболее удобными нам кажутся типы, предложенные Ю. Огурой [6] для клубневых видов. Подобные типы тубероидов выделяет и Р. Дресслер [7]. Типы Ю. Огуры мы использовали в качестве подформ к клубневым формам роста.

Формы и подформы роста побегов орхидных оказались наиболее стабильными признаками, не зависящими от стадии онтогенеза или места произрастания. Напротив, число зеленых листьев и брактей у наземных орхидей умеренной зоны может сильно варьировать даже у генеративных особей в зависимости от их возраста и жизненности, экологических условий и др. Одному виду может быть свойственно два или три типа побеговой структуры. У тропических орхидей листовая серия очень стабильна [13]. Наиболее устойчиво у надземных орхидей число чешуевидных и влагалищных низовых листьев (см. таблицу), что может стать хорошим таксономическим признаком.

Тип структуры побегов тесно связан с составом листовой серии. Эти признаки остаются неизменными у всех возрастных состояний у орхидных, имеющих один–два зеленых листа (таблица, № 3–7, 14, 24, 25). У клубневых видов с двумя-тремя зелеными листьями второй лист развивается лишь у взрослых растений (таблица, № 19–23, 26–29, 31–33). Наибольшие изменения происходят в онтогенезе у видов с 4, 5, 8 и 9 типами побеговой структуры. Число зеленых листьев у них постепенно увеличивается с возрастом от одного-двух у ювенильных до пяти–семи у генеративных растений (таблица, № 2, 8–13, 37–40). Число чешуевидных и влагалищных низовых листьев остается неизменным во всех онтогенетических состояниях, лишь у многометамерных растений оно может возрастать у взрослых особей.

Единственный вид, у которого не удалось определить форму роста, – Gastrodia elata[1]. В литературе имеются данные о моноподиальном нарастании и монокарпичности этого вида [14]. Теоретически возможно существование монокареической моноподиальной орхидеи с однопорядковой ЭЕС [13]. Gastrodia могла бы стать примером такой уникальной формы роста, однако есть сведения о размножении этого вида "клубнями" [15], т.е. о симподиальном ветвлении в подземной сфере.

Анализ комплексного морфологического признака – формы роста позволил определить морфологическую основу для выделения жизненных форм (ЖФ) орхидных.

[1] Латинские названия растений приведены по сводке С.К. Черепанова [16].

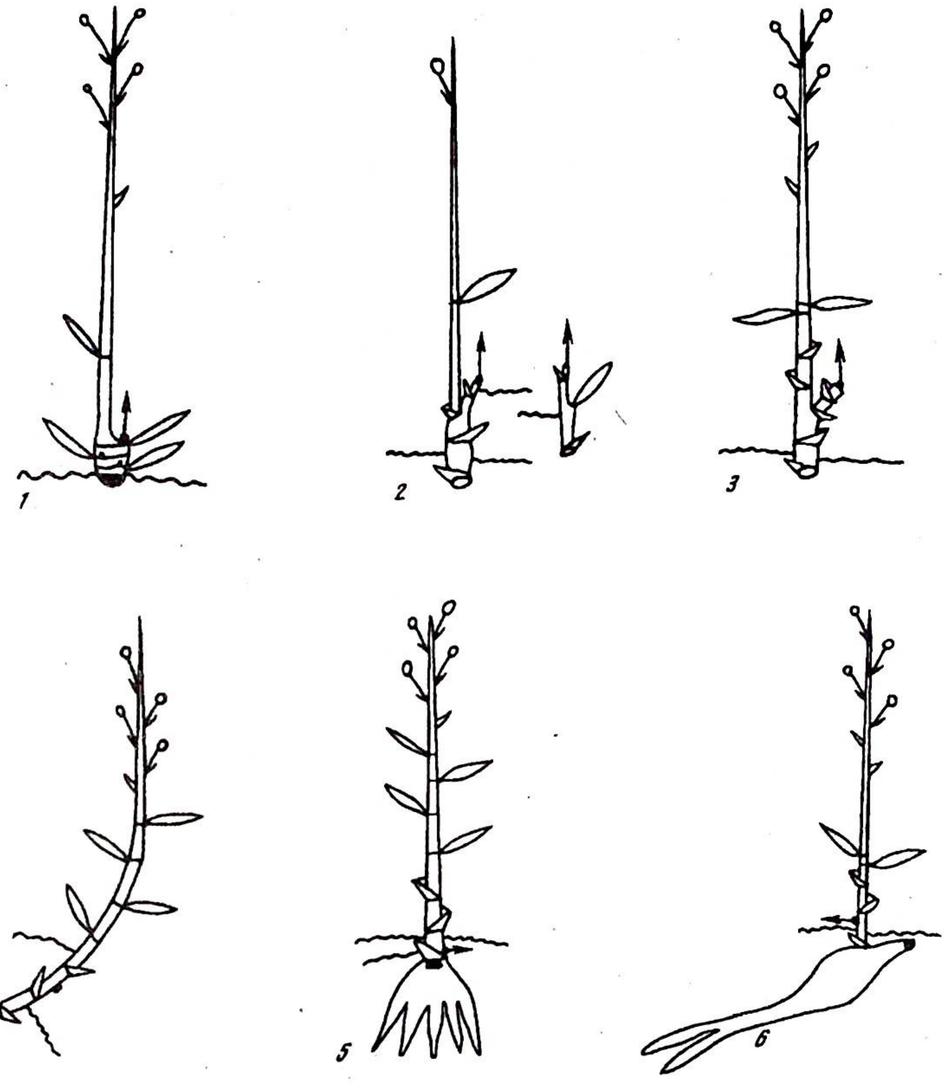
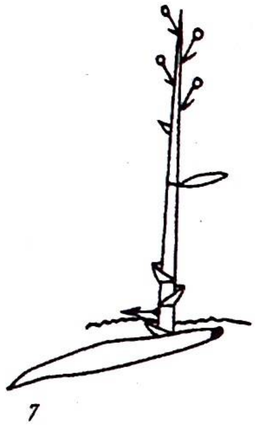
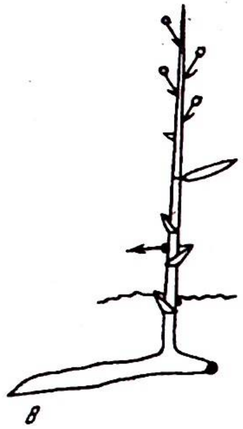


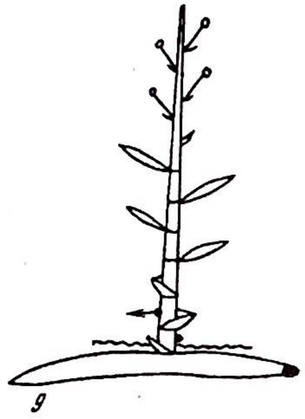
Рис. 1. Графические схемы элементарных единиц побеговых систем орхидных Приморского края (по [Смирнова, 1990])

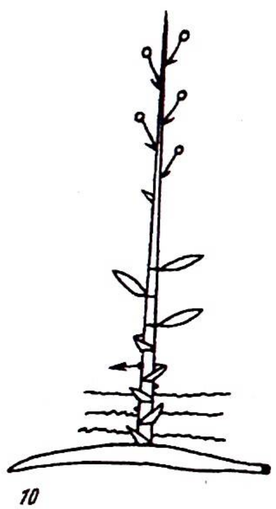
а – вегетативный побег (или участок) со сближенными узлами (короткометамерный), *б* – вегетативный побег (или участок) с расставленными узлами (длинометамерный), *в* – генеративный побег, *г* – корневищный участок побега, *д* – корень, *е* – клубни, *ж* – низовой чешуевидный лист, *з* – низовой влагалищный лист, *и* – нормальный срединный лист, *к* – срединная брактея, *л* – цветоносная брактея, с пазушным цветком, *м* – спящая почка, эмбриональный меристематический бугорок, *н* – почка возобновления, *о* – связь побега с материнской особью сохраняется, *п* – связь побега с материнской особью утрачена, *р* – апикальная меристема; *1* – Spirantes sinensis, *2* – Pogonia japonica, *3* – Listera nipponica, *4* – Goodyera repens, *5* – Gymnadenia conopsea, *6* – Platanthera extremiorientalis, *7* – P. maximowicziana, *8* – P. tirpulioides, *9* – P. hologlottis, *10* – Tulotis fuscescens, *11* – T. ussuriensis, *12* – Galearis cyclochila, *13* – Habenaria linearifolia, *14* – Neottianthe cuculata, *15* – H. radiata, *16* – Herminium monorchis, *17* – Cephalanthera longibracteata, *18* – Epipactis papillosa, *19* – Cypripedium macranthon, *20* – C. guttatum, *21* – C. thunbergii, *22* – Oreorchis patens, *23* – Calypso bulbosa, *24* – Liparis japonica, *25* – Malaxis monophyllos, *26* – Hammarbya paludosa, *27* – Ephippianthus sachalinensis, *28* – Gastrodia elata, *29* – Epipogium aphyllum, *30* – Neottia asiatica

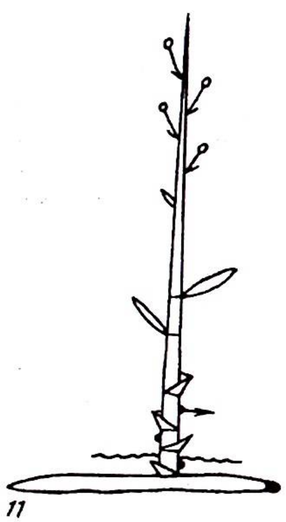
Понятие "жизненная форма" трактуется довольно широко разными авторами. Многочисленные классификации жизненных форм (ЖФ) основаны на различных биологических и экологических признаках: по положению почек возобновления, по форме роста, длительности жизни, ритму сезонного возобновления, характеру пита-

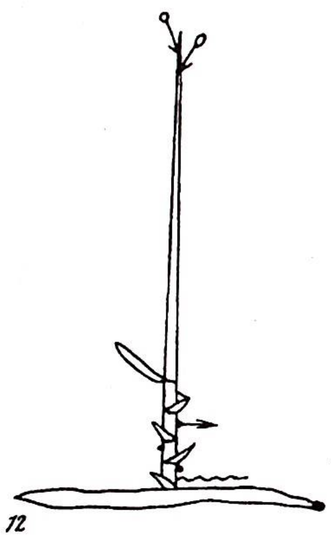

7

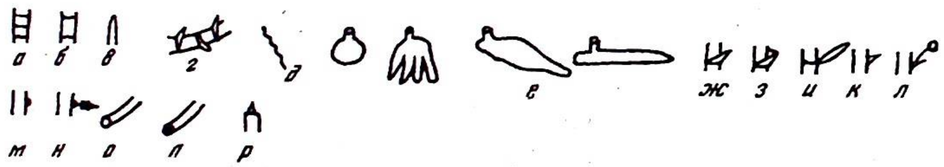

8


9


10


11

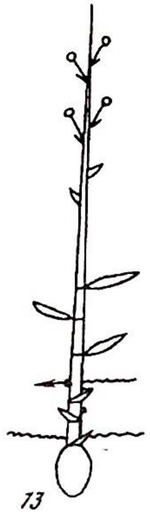

12

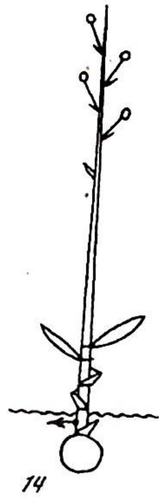

а б в г д е ж з и к л м н о п р

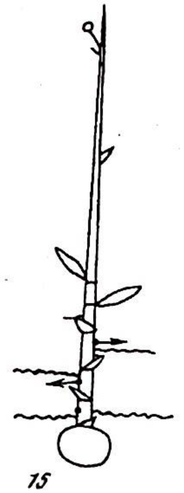
летников". К этой группе относятся наземные клубневые орхидеи, среди которых при детальном анализе можно выделить целый ряд жизненных форм.

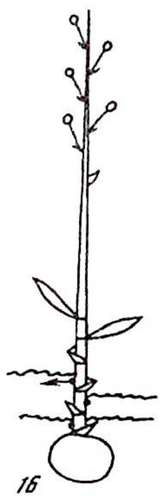
В своей работе мы принимаем определение жизненной формы, предложенное И.Г. Серебряковым [8].

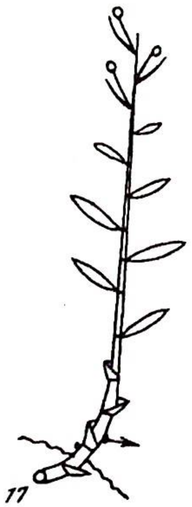
Примитивными ЖФ орхидных считают симподиально нарастающие растения с относительно тонким корневищем, сочными, но не запасающими корнями, удлиненным стеблем, спиральным листорасположением, терминальными соцветиями [7, 18]. К обычным видоизменениям стебля относится образование длинного корневища, полегание стебля, укорочение стебля с образованием розеточных форм, утолщение междоузлий. Подробно основные направления эволюции различных систем органов орхидных рассмотренны в работах Л.В. Аверьянова [18].

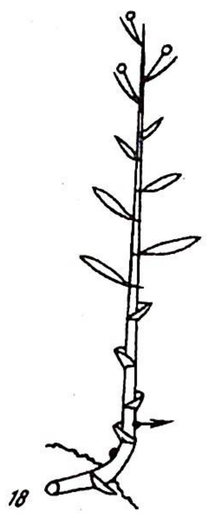

13

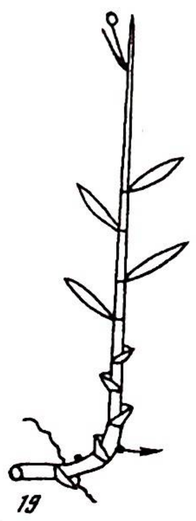

14

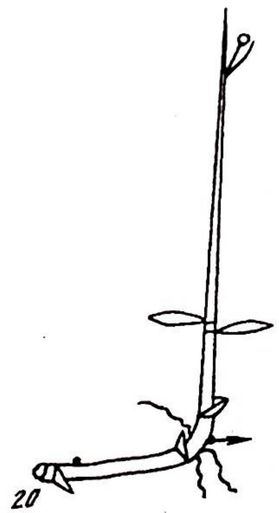

15

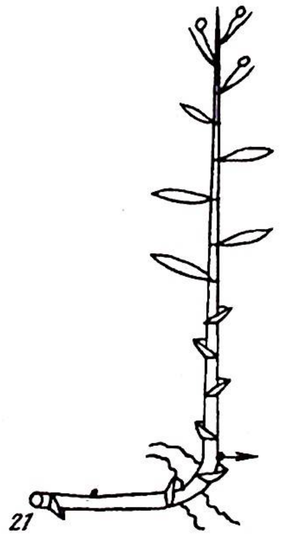

16

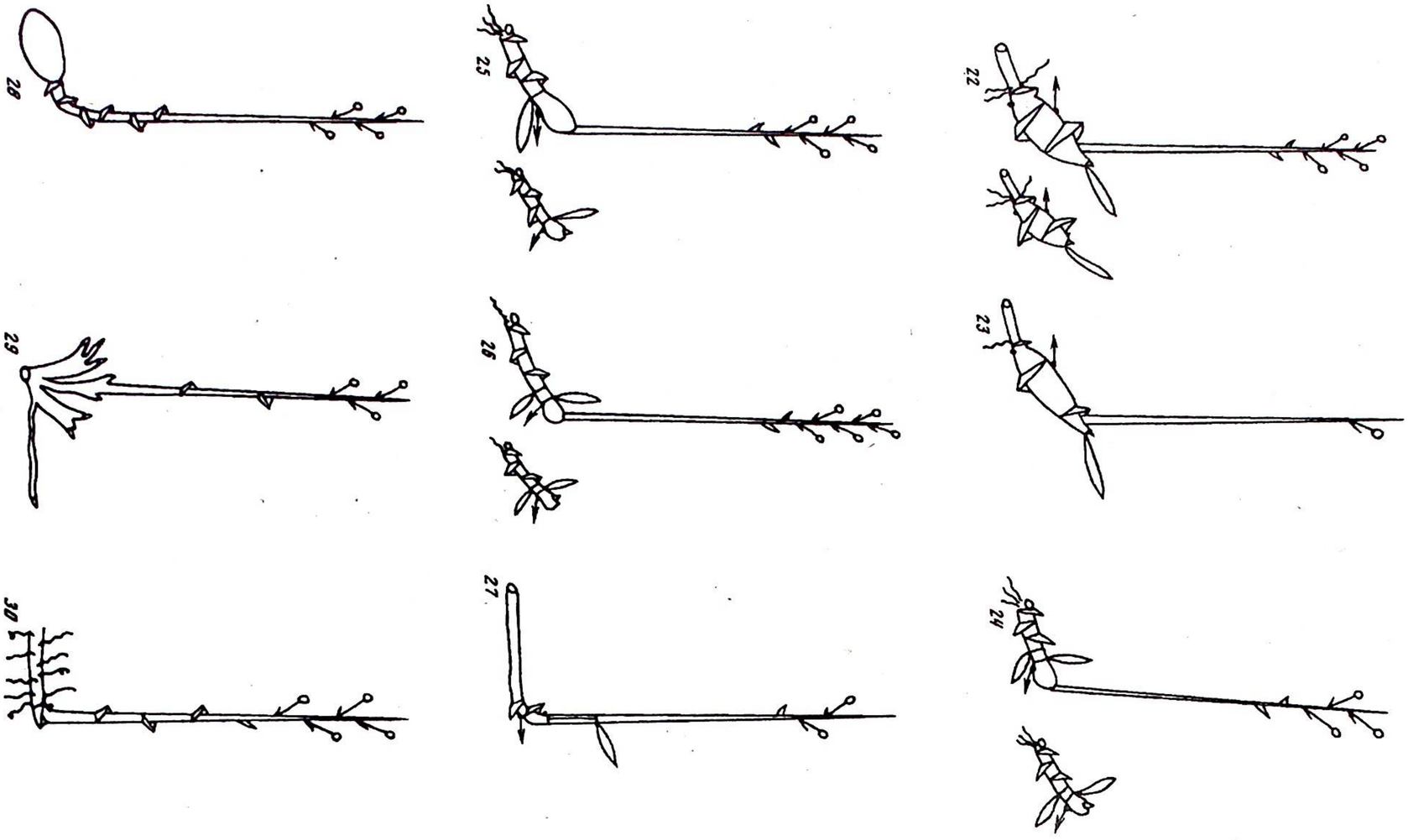

17


18


19


20


21



Строение системы побегов у орхидных Приморья

Вид	Признак							
	Тип ЖФ	Форма роста – тип структуры	Состав листовой серии					
			ч.л.	вл.л.	зел.л.	н.бр.	ср.бр.	цв.бр.
1	2	3	4	5	6	7	8	9
1. Goodyera repens	9	V – 4(5)	5–10 дл	–	3–7 кор	1 дл	2–6 дл	8–16 дл,кор
2. Spiranthes sinensis	8	VI(а, д) – 4(5)	–	1 кор	2–7 кор	1–2 дл	3–5 дл	8–40 дл,кор
3. Ephippianthus sachalinensis	3	VI(б) – 3	1 дл	1 дл	1 дл	–	1–2 дл	2–3 дл
4. Pogonia japonica	6	VII(д) – 3	1–2 кор	–	1 дл	–	–	1 кор
5. Listera nipponica	6	VII(д) – 3	1 дл	2 дл	1 + 1 оч.дл.,оч.кор	–	1–2 дл	3–7 дл
6. L. savatieri	6	VII(д) – 3	1 дл	2 дл	1 + 1 оч.дл.,оч.кор	–	0–1 дл	3–7 дл
7. L. cordata	6	VII(д) – 3	1 дл	2 дл	1 + 1 оч.дл.,оч.кор	–	0–1 дл	6–10 дл
8. Cypripedium calceolus	1	VII(а) – 4	3 кор	4 дл	2–5 дл	–	–	1–2 дл
9. C. macranthon	1	VII(а) – 4	3 кор	4 дл	4–5 дл	–	–	1–2 дл
10. C. ventricosum	1	VII(а) – 4	3 кор	4 дл	4–5 дл	–	–	1–2 дл
11. Cephalanthera longibracteata	1	VI(а) – 4(9)	1 кор	3–4 дл	3–7 дл	–	–	4–10 дл
12. Epipactis papillosa	1	VII(а) – 4(9)	1 кор	2–4 дл	4–7 дл	1 –	1 дл	5–10 дл

1	2	3	4	5	6	7	8	9
13. E. thunbergii	2	VII(б) – 8(9)	2 дл	4–6 дл	6–7 дл	–	–	2–10 дл
14. Cypripedium guttatum	2	VII(б) – 3	3 кор	4 дл	1 + 1 оч.дл.,кор	–	–	1–2 дл
15. Neottia papilligera	7	VII(s) – 6	1 кор	4–5 дл	–	–	2–3 дл	40–60 дл.,кор
16. N. asiatica	7	VII(s) – 6	1 кор	3–5 дл	–	–	0–1 дл	5–18 дл.,кор
17. Epipogium aphyllum	7	VII(s) – 6	1 кор	3–4 дл	–	–	–	2–5 дл
18. Gastrodia elata	7	–(s) – 11	1 кор	6 кор	–	–	0–2 дл	10–30 дл.,кор
19. Liparis japonica	5	IX(r) – 3	3 кор	–	2 кор.дл	–	–	5–15 дл.,кор
20. L. makinoana	5	IX(r) – 3	3 кор	–	2 кор.дл	–	–	5–15 дл.,кор
21. L. krameri	5	IX(r) – 3	3 кор	–	2 кор.дл	–	–	5–7 дл.,кор
22. Malaxis monophyllos	5	IX(r) – 3	2 кор	1 кор	1 дл	0–1 дл	0–1 дл	30–60 дл.,кор
23. Hammarbya paludosa	5	IX(r) – 3	2 кор	1 кор	2–3 кор.дл	–	0–2 дл	10–30 дл.,кор
24. Oreorchis patens	4	X(2) – 12	1 кор	3 дл	1–2 кор	–	0–1 дл	15–35 дл.,кор
25. Calypso bulbosa	4	X(2) – 12	3 кор	2 дл	1 кор	–	–	1 дл
26. Platanthera extremiorientalis	11	XI(B) – 3	1 кор	2 дл	2 кор	–	2–4 дл	6–13 дл.,кор
27. P. chlorantha	11	XI(B)	1 кор	2 дл	2 кор	–	1–4 дл	8–20 дл.,кор
28. Tulotis fuscescens	12	XI(A) – 3	3 кор	2 дл	2 кор	0–1 дл	2–3 дл	20–100 дл.,кор
29. T. ussuriensis	12	XI(A) – 3	1 кор	2 кор	1 кор	0–1 дл	2–3 дл	15–20 дл.,кор
30. Galearis cyclochila	12	XI(A) – 3	3 кор	1 кор	1 кор	–	–	1–2 дл
31. Neottianthe cucullata	13	XI(Д) – 3	1 кор	2 кор	2 кор	0–1 дл	1–4 дл	8–20 дл.,кор
32. Herminium monorchis	14	XI(E) – 3	2 кор	2 кор	2 кор	0–1 дл	1–2 дл	10–55 дл.,кор
33. Habenaria radiata	14	XI(E) – 3	2 кор	2 кор	2 кор	0–1 дл	0–1 дл	1–2 дл
34. Platanthera tupuloides	11	XII(B) – 3	1 кор	2 дл	1 дл	0–1 дл	3–4 дл	5–20 дл.,кор
35. P. ophrydioides	11	XII(B) – 3	1 кор	2 дл	1 дл	0–1 дл	2–3 дл	10–15 дл.,кор
36. P. maximowicziana	11	XII(B) – 3	1 кор	2 дл	1 дл	–	1–3 дл	10–15 дл.,кор
37. P. hologlottis	12	XII(A) – 3	1 кор	2 дл	5–7 дл	1–3 дл	3–4 дл	30–40 дл.,кор
38. Coeloglossum viride	10	XII(C) – 4	1 кор	2 дл	3–5 дл	1–2 дл	0–2 дл	15–50 дл.,кор
39. Gymnadenia conopsea	10	XII(C) – 4	1 кор	2 дл	3–6 дл	1–2 дл	2–5 дл	50–80 дл.,кор
40. Habenaria linearifolia	13	XII(Д) – 4	2 кор	2 дл	3–5 дл	0–1 дл	1–2 дл	15–12 дл.
41. Ponerorchis pauciflora	13	XII(Д) – 4	1 кор	2 дл	1–2 дл	–	0–1 дл	2–6 дл.

Примечание. Ч.л. – чешуевидные листья, вл.л. – влагалищные, зел.л. – зеленые листья, н.бр. – низовые брактеи, ср.бр. – срединные брактеи, цв.бр. – цветковые брактеи.

Ведущими морфологическими характеристиками ЖФ орхидных, отражающими основные пространственно-временные параметры особей и их онтогенеза, на наш взгляд, являются формы и подформы роста. В этих комплексных признаках отражены модификации осевой основы растения, направление роста и длительность ее развития. Для каждого вида были уточнены следующие конкретные признаки, углубляющие характеристику ЖФ: место расположения почки возобновления, наличие и частота прорастания спящих почек, длительность жизни и размеры корневой системы, специальные приспособления к вегетативному размножению.

В отдельную ЖФ с соответствующим индексом "s" мы выделяем сапрофитные орхидеи на основе их значительного биологического своеобразия.

Всего среди орхидных Приморского края можно выделить 14 типов ЖФ: 9 корневищных и 5 клубневых. Приведем краткие описания отдельных ЖФ. Представители ЖФ орхидных обозначены в таблице соответствующими цифрами.

1. Cephalanthera longibracteata – тип. Примитивная ЖФ. Растения с подземным плагиотропным многолетним (сохраняющимся 10–20 лет), преимущественно коротко-метамерным корневищем. Корни длинные, с сильно развитой сосудистой системой, продолжают рост в течение нескольких лет, достигая минерального горизонта. Почки возобновления располагаются у основания стебля на участке поворота. На плагиотропных участках побега находятся редко прорастающие спящие почки. Ветвление корневища относительно часто наблюдается у видов рода Cypripedium, относящихся к этой ЖФ. Произрастают короткокорневищные орхидные, в основном в лесах, в весьма узком диапазоне экологических условий.

2. Cypripedium guttatum – тип. К обычным видоизменениям побега корневищных орхидей относится удлинение его междоузлий. Корневища менее долговечны, чем короткие, спящие почки прорастают гораздо чаще. Через 3–5 лет связь между разветвившимися участками прерывается и происходит довольно интенсивное вегетативное размножение. Расположение почек возобновления и их развитие сходны с таковыми у растений 1-го типа.

Растения с длинно-метамерными корневищами произрастают либо во влажных местообитаниях на богатых почвах (Epipactic thunberggi), либо имеют более широкую экологическую приуроченность по сравнению с коротко корневищными (башмачок пятнистый).

3. Ephippianthus – тип. Симплодиальные орхидеи с быстро растущим длинно-метамерным корневищем, на котором в течение сезона вегетации может образовываться несколько надземных побегов. Интенсивное ветвление корневища приводит к образованию многочисленных клонов с вегетативным размножением. Мы выявили у побега срастание черешка розеточного листа с нижней частью терминального цветоноса, что не отмечено у других видов. Такая структура, по-видимому, может быть переходной к формированию боковых соцветий. Биология, как и морфология, седлоцвета сахалинского изучена очень слабо.

4. Oreorchis – тип. Корневищно-клубнелуковичные растения. У основания каждого побега утолщены три междоузлия, образующие клубнелуковицу. На первом из них находится спящая почка, которая довольно часто развивается в значительно омоложенный дочерний побег. Вегетативное размножение вследствие утраты связи с материнской особью происходит через 2–4 года. На втором утолщенном междоузлии размещается почка возобновления. Две почки на третьем междоузлии развиваются соответственно в лист и боковой генеративный побег. Верхушечная почка редуцирована. Корни ореорхиса раскидистого (Oriorchis petens) отходят пучком от основания клубнелуковицы, продолжают рост в течение 2–4 лет. Сезонный цикл развития также может служить отличительной особенностью этой ЖФ. Облигатно наблюдается летний период покоя и зимнезеленость листьев, описанные для калипсо [19] и для ореорхиса [20].

Растения этой ЖФ произрастают на рыхлых, хорошо увлажненных субстратах.

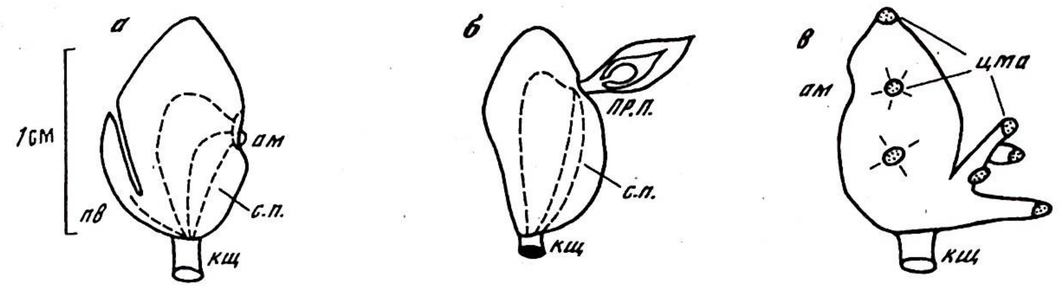


Рис. 2. Морфологическая структура псевдобульбы и придаточных почек липариса японского

а – молодая псевдобульба, *б* – старая псевдобульба, *в* – молодая псевдобульба, сформировавшая 8 центров меристематической активности; *кщ* – корневище, *пв* – почка возобновления, *ам* – апикальная меристема, *с.п.* – сосудистые пучки, *пр.п.* – придаточная почка, *цма* – центры меристематической активности

5. Liparis – тип. Растения с коротковременным корневищем и одним утолщенным междоузлием в основании стебля (псевдобульба, надземный зеленый клубень). Длина корневищных участков у гаммарбии болотной и мякотницы однолистной может достигать нескольких сантиметров. Корни отходят от корневищного участка, живут 1–2 года. Почка возобновления закладывается в пазухах второго зеленого листа, одевающего псевдобульбу, у ее основания, в специальном углублении на междоузлии. Апикальная меристема формирует терминальное соцветие. У вегетативных особей она смещается несколько в сторону, где заметно небольшое углубление с эмбриональным бугорком (рис. 2, *А*). При определенных условиях, например долговременном пересыхании, усиливается меристематическая активность, и апикальная меристема образует верхушечную почку (рис. 2, *Б*), которая впоследствии отделяется от материнского растения и служит единицей вегетативного размножения. Эти почки имеют сходное строение с описанными у гаммарбии выводковыми почками [21].

Выводковые почки на листьях гаммарбии и на псевдобульбах липарисов формируются далеко не у всех особей (один экземпляр гаммарбии из 40 исследованных имел такие образования) и лишь при неблагоприятных условиях. Так, у липариса японского на псевдобульбе, лишенной листьев, но сохранившей связь с корневищем, через 3 мес сформировалось 8 центров меристематической активности, способных образовать придаточные почвы (рис. 2, *В*).

Вегетативное размножение при помощи придаточных почек, образующихся на стеблях и листьях (5-й тип ЖФ) или на корнях (6-й тип ЖФ), особенно характерно для корневищных орхидных с непродолжительно живущими участками, не несущими спящих почек на осевой части. Такое "нетрадиционное" вегетативное размножение регулярно наблюдается у бородатки японской и гаммарбии болотной, произрастающих на сфагновых болотах, где невелика активность микоризных грибов и, следовательно, затруднено семенное размножение.

6. Pogonia – тип. Орхидеи, имеющие ортотропные корневищные участки разной длины в зависимости от скорости нарастания мохового субстрата. Защита моховым покровом позволила орхидеям образовывать открытые почки со слабо выраженным периодом покоя. Растения имеют корни, на которых регулярно (облигатно) образуются корневые отпрыски. Такой способ размножения описан уже давно [10, 12]. Вместе с тем продолжает существовать представление, что эти виды размножаются вегетативно при помощи длинных тонких корневищ [20].

Виды, образующие корнеотпрысковые побеги, приурочены к рыхлым и влажным субстратам, особенно, моховым, на которых гармонично сочетаются вертикальное нарастание корневища, выносящего почки возобновления ближе к поверхности субстрата, и вегетативное размножение при помощи побегов, образующихся на длинных и тонких корнях, легко проникающих сквозь рыхлый моховой покров.

7. Neottia – тип. Различные морфологические модификации корневища обусловлены облигатным симбиозом этих растений с микоризообразующим грибом. Грибы у гнездовок сосредоточены в многочисленных утолщенных иногда разветвленных корнях, часто несущих придаточные почки, из которых довольно быстро развиваются дочерние побеги с собственными корневыми системами. У надбородника безлистного грибы располагаются в самом корневище, и образуется разветвленный микоризом. У пузатки высокой также иногда развивается коралловидный подземный стебель вместо или вместе с утолщенным корневищем [7, 13]. Всем орхидным с холомикотрофным способом питания свойственно вегетативное размножение, способность к самоопылению, произрастание на богатых, хорошо увлажненных субстратах.

8. Spiranthes – тип. Розеточные орхидеи имеют ортотропное короткометамерное корневище, живущее 2–4 года, с утолщенными запасающими корнями (корневые клубни), отмирающими вместе с нижним участком корневища. Почка возобновления закладывается у основания цветоноса, в пазухе верхнего розеточного зеленого листа. В пазухах других зеленых листьев могут образоваться две–три спящих почки, в случае прорастания которых происходит вегетативное размножение (3–10% особей в ценопопуляциях скрученника китайского размножается вегетативно).

Растения этой ЖФ вегетативно малоподвижны. Однако большие запасы питательных веществ в корнях и активные контакты с микообразующими грибами позволяют этим орхидеям заселять нарушенные местообитания и длительно удерживать свои позиции в сформированных ценозах.

9. Goodyera – тип. Растения с ползучими побегами, у которых нет четкого разграничения между корневищной частью и надземным побегом. Корни немного утолщенные. Развитие спящих почек приводит к ди- и плейохазиальному ветвлению генеративных побегов, активному вегетативному размножению и образованию многочисленных клонов.

Гудиера обитает в тенистых лесах на рыхлой подстилке и моховых субстратах. Для наземных орхидей такая ЖФ нетипична.

10. Gymnadenia – тип. Растения со стеблекорневыми тубероидами пальчатораздельной формы. Почка возобновления расположена в пазухе нижнего чешуевидного листа. Молодая особь отрастает в непосредственной близости от материнской. Очень редко начинает рост вторая почка, и происходит вегетативное размножение с образованием "гнезда" из двух–трех особей. Наличие двух молодых клубней было обнаружено нами лишь у одного из 25 исследованных экземпляров.

Виды с пальчатораздельными клубнями произрастают в самых разнообразных эколого-фитоценотических условиях.

11. Platanhera – тип. Эти орхидеи имеют веретеновидные стеблекорневые тубероиды. Клубень Platanthera extremiorientalis и P. chlorantha округлый при основании с вытянутым, иногда двураздельным окончанием. Молодой побег выносится на расстояние 1–1,5 см от материнского. Почка возобновления располагается не у основания первого чешуевидного листа, а в результате осевого сдвига, когда вытягивание междоузлия происходит не только выше, но и ниже заложения почки, перемещается несколько выше. У других видов рода Platanthera обнаруживается еще больший сдвиг почки вверх по стеблю и более значительное удаление дочернего побега (на 1–2 см) от материнского. Клубни без округлых утолщений, цельные. Вегетативное размножение у орхидных этой ЖФ не наблюдалось. Орхидеи 11-го типа ЖФ произрастают в довольно широком диапазоне освещенности и увлажнения, но преимущественно на богатых почвах.

12. Tulotis – тип. Столоновидные стеблекорневые тубероиды – шнуровидные, почти одинаковые по толщине на всем протяжении, поэтому часто их рассматривают как корни с почками. Почка возобновления развивается в пазухе влагалищного листа на высоте 2–4 см от основания стебля. Часто трогаются в рост одновременно две–три почки, и в популяциях этих видов наблюдается интенсивное вегетативное размножение. Дочерний побег отодвигается от материнского на 5–12 см, вегетативная подвижность очень высока.

Растения этой ЖФ обитают на влажных субстратах, например любка цельногубая, и только тулотис уссурийский имеет широкие пределы толерантности по отношению к освещенности, увлажнению и богатству почвы.

У видов с вытянутыми тубероидами (10, 11, 12 типы ЖФ) корневая система дочерней особи развивается одновременно с почкой, вынесенной на клубне, и начинает функционировать тем же летом задолго до отмирания материнской и отделения дочерней особи; длительность жизни корней около 1,5 лет.

13. Ponerorchis – тип. Стеблекорневой тубероид округлой или овальной формы, на столоне, который образован первым междоузлием побега [9]. Длина столона не превышает 0,5–1,5 см. Почка возобновления находится у основания стебля в пазухе нижнего чешуевидного листа или в пазухе влагалищного листа. Вегетативное размножение маловероятно. Диапазон условий местообитания довольно широк.

14. Herminium – тип. Стеблекорневой тубероид округлой формы. Длина столонов достигает 4–7 см, что ведет к высокой вегетативной подвижности растений. Почка возобновления размещается в пазухе влагалищного листа, на высоте 1,5–3 см от основания стебля. Ниже располагаются две почки, развитие которых часто приводит к вегетативному размножению большинства взрослых особей.

Поводник лучевой растет на моховых болотах, бровник одноклубневой имеет широкую экологическую амплитуду.

Молодые корни у растений 13-го и 14-го типов ЖФ начинают развиваться следующей весной, одновременно с началом роста дочернего побега (через полгода после отмирания материнской особи) и живут около 0,5 года.

Таким образом, таксономическое разнообразие орхидных в Приморском крае сопровождается и значительным биоэкоморфологическим многообразием. Здесь обнаружены очень многие ЖФ наземных орхидных умеренной зоны. Предлагаемые нами 14 типов жизненных форм выделены на основе морфологических форм роста побеговых систем орхидных. Форма роста является комплексным признаком, весьма устойчивым в ходе онтогенеза. Тип жизненной формы на автотрофной стадии развития особей большинства орхидных остается неизменным в различных условиях местообитания и в разных частях ареала. Варьируют размеры и число листьев, высота цветоноса. В то же время ЖФ отражают приуроченность орхидных к определенному спектру местообитаний, способность заселять нарушенные и вторичные фитоценозы и т.д.

Рассматриваемые жизненные формы орхидных изменяются в направлении увеличения вегетативной подвижности и интенсивности вегетативного размножения, скорости онтогенетических преобразований и сокращения длительности онтогенеза в целом и т.д.

Предложенные нами жизненные формы орхидных отражают и общий облик надземных и подземных органов, и тип условий местообитаний, т.е. соответствуют принятому нами определению жизненных форм И.Г. Серебрякова [8]. Частично они совпадают и с группами жизненных форм, выделенными им. Однако детализация и уточнение признаков несомненно будут полезны для дальнейших исследований наземных орхидных.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Тихонова М.Н.* Строение и нормирование побегов некоторых представителей семейства орхидных: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1972. 19 с.
2. *Тихонова М.Н.* К вопросу о природе подземных органов некоторых представителей трибы Orchideae // Ботан. журн. 1983. Т. 68, № 5, С. 648–652.
3. *Kumazawa M.* Morphology and development of the sinker in Pecteilis radiata (Orchidaceae) // Bot. Mag. 1956. Vol. 69. P. 455–461.

4. *Kumazawa M.* The sinker of Platanthera and Perularia, it's morphology and development // Phytomorphology. 1958. Vol. 8, N 1/2. P. 137–145.
5. *Sharman B.C.* The development of the sinker of Orchis mascul // Linn. Soc. J. Bot. 1939. Vol. 52, N 342. P. 145–158.
6. *Ogura Y.* Anatoms and morphology of the subterrain organs in some Orchidaceae // J. Fac. Sci. Univ. Tokyo. Sect. 3. 1953. Vol. 6. P. 135–157.
7. *Dressler R.L.* The Orchids: Natural history and classification. Cambrige: Harvard univ. press, 1981. 332 p.
8. *Серебряков И.Г.* Жизненные формы высших растений // Полевая геоботаника. М., Л.: Наука, 1964. Т. 3. С. 146–205.
9. *Федоров Ал.А., Кирпичников М.Э., Артюшенко З.Т.* Атлас описательной морфологии высших растений: Стебель и корень. М., Л.: Наука, 1969. 349 с.
10. *Stoutamire W.P.* Terrestrial orchid seedlings // Orchid: Scientific studies. N.Y., 1974. P. 101–129.
11. *Irmish T.* Beitrage zur Biologie und Morphologie der Orchideen. Leipzig, 1853. 82 S.
12. *Carlsson M.C.* Origin and development of shoots from the tips of roots of Pogonia ophioglossoides // Bot. Gaz. 1938. Vol. 100, N 1. P. 215–225.
13. *Смирнова Е.С.* Морфология побеговых систем орхидных. М., Наука, 1990. 208 с.
14. Редкие и исчезающие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране. Л.: Наука, 1981. 261 с.
15. *Kusano S.* Gastrodia elaba and its symbiotic association with Armillaria mellea // J. Agr. Coll. Tokyo. 1911. Vol. 4. P. 1–66.
16. *Черепанов С.К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с.
17. *Высоцкий Г.Н.* Ергеня: Культурно-митологический очерк // Тр. Бюро по прикл. ботанике. 1915. Т. 8, № 10/11. С. 331.
18. *Аверьянов Л.В.* Происхождение и некоторые особенности эволюции, биологии и экологии орхидных (Orchidaceae) // Ботан. журн. 1991. Т. 76, № 10. С. 1345–1359.
19. *Калякина Н.М., Творогова Т.Н., Полева С.П.* К биологии Calypso buldosa L. вблизи северной границы ареала // Охрана и культивирование орхидей. М.: ГБС АН СССР, 1986. С. 16–17.
20. *Вахрамеева М.Г., Денисова Л.В., Никитина С.В., Самсонов С.К.* Орхидеи нашей страны. М.: Наука, 1991. 222 с.
21. *Taylor R.L.* The foliar embryos of Malaxis paludosa // Canad. J. Bot. 1967. Vol. 45. P. 1553–1556.

ЦНИЛ Главохоты, Москва

SUMMARY

Tatarenko I.V. **Shoot morphology and life forms of Orchids in Primorye territory**

The paper presents results of morphological studies in Orchids from the Russian Far East, Primorye territory. 42 species of Orchids are described according to E.S. Smirnova's classification (1991): the growth form, shoot structure type, lear series. It is shown that the relationship between morphology and environmental conditions is manifested in different growth habit types of Orchids. 14 growth habit types are proposed and illustrated.

УДК 581.14:582.955.2

© И.А. Трофимова, 1994

О РАННИХ ПОСТЭМБРИОНАЛЬНЫХ ЭТАПАХ ОНТОГЕНЕЗА КУЛЬТИВИРУЕМЫХ ВИДОВ СЕМЕЙСТВА ACANTHACEAE

И.А. Трофимова

Настоящее исследование посвящено тому периоду в жизни растений, принадлежащих к семейству Acanthaceae Juss. s.l., который начинается от прорастания семени и продолжается до появления первых нескольких пар листьев.

В зарубежной англоязычной литературе растения, находящиеся на данном этапе развития, обозначают термином "seedling", который переводят на русский язык как "сеянец" или, чаще, "проросток". При этом указывается, что точного определения понятия "проросток" не существует [1, 2]. По мнению физиологов, этот этап продолжается до того момента, когда растение становится полностью независимым от питательных веществ семени [2]. У разных видов растений он имеет разную продолжительность. В развитии проростков Дж. Бокдам (J. Bokdam) выделяет две фазы:

семядольную, в которую растение имеет только семядоли, и так называемую эофилловую, характеризующуюся появлением первых настоящих листьев [3]. Томлинсон (P.B. Tomlinson), изучая проростки пальм, предложил называть эофиллами первые настоящие листья проростка [4]. Они могут существенным образом отличаться от последующих листьев молодого растения своей формой, размерами, иногда опушением, а также расположением на стебле.

В отечественной ботанической литературе сложилось неоднозначное понимание термина "проросток". Первоначально растения, находящиеся на самых ранних этапах развития из семени, называли проростками или всходами, понимая их как синонимы. Но уже в 1936 г. появилось предложение И.Т. Васильченко разграничить эти понятия [5]. По мнению И.Т. Васильченко, проростками следует называть только начальный этап рассматриваемого периода – от выхода зародыша из оболочек семени до появления первых листьев. Такого понимания проростков придерживались в дальнейшем многие исследователи – И.И. Андреева, Г.П. Белостоков, Е.Т. Малютина, Г.П. Рысина [6–9]. С началом роста почечки и появлением первых листьев растение называют всходом. Однако Т.А. Работнов, изучавший жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах, предпочитал употребление терминов "проросток" и "всход" в одном смысле, считая, что этап проростков или всходов наступает после периода первичного покоя растений [10]. Исследователи, занимавшиеся изучением возрастных состояний растений, следовали этому же взгляду. По нашему мнению, для решения поставленных нами задач целесообразнее разделять эти понятия, поэтому описание ранних этапов онтогенеза акантовых приводится с использованием терминов И.Т. Васильченко.

Проростки тропических растений до настоящего времени все еще остаются менее изученными, чем проростки растений умеренной зоны, хотя в последние годы в этой области удалось достичь определенного прогресса [1]. Изучение проростков тропических растений, особенно древесных, непосредственно в природе и в экспериментальных условиях привлекает все большее внимание исследователей. Описаны и великолепно иллюстрированы проростки древесных видов флоры Малезии [1], еще ранее были изучены проростки представителей многих семейств в Южной Америке [11, 12] и составлены ключи для их определения в различных типах леса Пуэрто-Рико. Появились монографии, посвященные семействам тропических растений, например Connaraceae, или отдельным родам – Justicia (sect. Harnieria), где описываются проростки [13, 14]. Очень подробно описаны проростки некоторых тропических и субтропических голосеменных [15].

Интерес к изучению проростков не случаен. Знание их морфологии и биологии позволяет полнее представить себе жизненный цикл и процесс формирования структуры побеговой системы взрослого растения. Эти же данные имеют определенную ценность для геоботанических исследований [16], иногда их можно использовать для суждения о филогенетических взаимоотношениях таксонов [17, 18]. Многими исследователями, начиная с О.П. Декандолля (A.P. Candolle de), подчеркивается значение признаков проростков для систематики различных групп растений [19, 20, 18, 5].

Учитывая столь многообразное значение, которое имеют проростки для решения упомянутых выше вопросов, и тот факт, что в литературе, если не считать нескольких видов, проростки акантовых оказались практически не описанными, нами было предпринято данное исследование.

Структура побеговой системы взрослых растений ряда видов этого семейства, культивируемых в оранжерее ГБС РАН, рассматривалась ранее Е.С. Смирновой [21] и В.С. Житковым, Э.А. Мамедовой [22] (на различной методологической основе). Ни в том, ни в другом случае ранние этапы онтогенеза этих видов авторы не изучали. Проростки, или всходы, только нескольких видов семейства акантовых – Acanthus mollis L., A. candelabrum, A. spinosus L., Thunbergia alata Boj. ex Sims, Asystasia coromandeliana Nees – описаны лишь поверхностно еще в конце прошлого века [23–25].

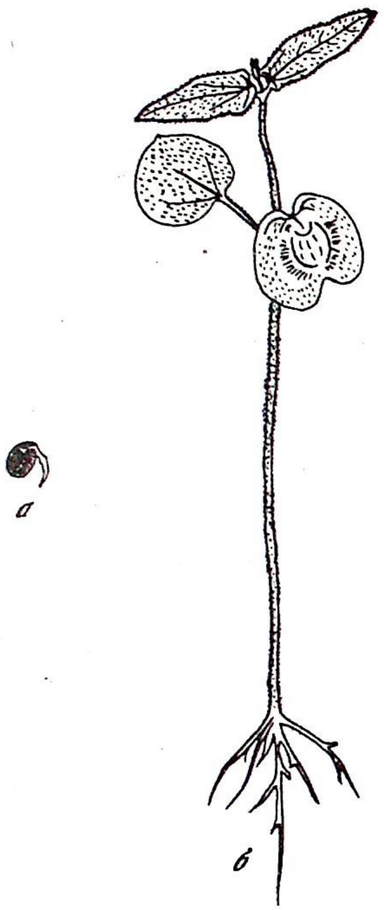


Рис. 1. Thunbergia alata Boj. ex Sims
а – прорастание семени, *б* – всход

Изображения всходов A. longifolius Poir. и T. alata приводятся в книге В. Чаподи (V. Chapody) [26]. В противоположность этому очень подробно описано прорастание в природе A. ilicifolius L. [27] и в лабораторных условиях Blepharis ciliaris B.L. Burtt (=B. persica Kuntze) [28].

Нами были поставлены задачи: установить типы всходов у культивируемых видов сем. Acanthaceae, возможную сопряженность типов всходов и структуры побеговой системы взрослых растений, определяемой по методике Е.С. Смирновой [29], основные закономерности развития морфоструктуры акантовых в процессе их индивидуального развития.

Представители сем. Acanthaceae, выращиваемые в качестве декоративных растений в оранжереях, оказались удобным объектом для решения поставленных задач, так как большая часть из них в условиях культуры цветет и завязывает в результате само- или искусственного опыления жизнеспособные семена, а развитие из семян до достижения фазы цветения происходит в короткие сроки (менее одного года). Таким образом, было изучено развитие из семян и описаны проростки и всходы 52 видов семейства. Семена трех видов – Justicia ladanoides Lam., Oplonia nannophylla Stearn. и Thunbergia sp. – были получены непосредственно из природы – Эфиопии, Кубы, Вьетнама.

Посев семян производили в Фондовой оранжерее ГБС РАН с тропическим режимом содержания (температура воздуха не ниже 18 и влажность воздуха 80–90%). В качестве субстрата для посева семян использовали смесь, состоящую из 1 части дерновой земли, 1 части листовой, 1 части торфа и 1 части песка. Семена только одного вида – B. ciliaris – проращивали на фильтровальной бумаге в чашке Петри. Отмечали сроки прорастания семян, фиксировали даты появления проростков и всходов, опадения семядолей, прослеживали дальнейшее развитие растений. При морфологическом описании всходов пользовались терминологией, принятой в "Атласе по описательной морфологии высших растений" [30].

Процесс развития проростка Д. Леонард (J. Leonard) называет бластогенезом [31]. Как и у многих других растений, у акантовых он начинается с набухания семени и появления зародышевого корешка (рис. 1,*а*).

Семена разных видов акантовых прорастали в разные сроки. У некоторых видов, например, Asystasia gangetica L. (=A. coromandeliana Nees), при комнатной температуре они нуждаются в длительном периоде покоя [32]. Наибольшей скоростью прорастания отличались семена B. ciliaris L.H. Burtt – обитателя пустынных районов Малой Азии. Механизм прорастания семян этого вида подробно изучен Д.У. Гутерманом, А. Уитзтум, М. Эвенари (J.W. Gutterman, A. Witztum, M. Evenari) [28]. В природе B. ciliaris растет на каменистых склонах, песках и гравии, в условиях, где осадки скудны и нерегулярны, и является факультативным многолетником. Нельзя не восхититься совершенством приспособленности этого растения к условиям обитания в пустыне. Плоды остаются на растении нераскрывшимися, пока не намокнут под действием дождевой влаги. Вода проникает внутрь плода через его верхушку, вызывая

растрескивание. Недостаточно увлажненные или недостаточно зрелые плоды не растрескиваются. Освободившиеся семена начинают прорастать тотчас после попадания на влажную почву. Наружный интегумент семени покрыт большим числом многоклеточных ветвистых волосков. Благодаря приподнимающимся волоскам прорастающее семя располагается под углом 30–40° к поверхности почвы. Первичные утолщения клеток интегумента и волосков быстро гидратируются под действием воды, вызывая образование большого количества слизи. Слизь предотвращает механическое повреждение хрупких семян потоками дождя в высохших руслах рек. Уменьшая силу тяжести, она обеспечивает транспортировку семян потоками дождя на значительные расстояния. Когда вода спадает, слизь приклеивает семя к почве, создавая силу противодействия для зародышевого корешка и обеспечивая его смазку при проникновении в почву. Возможно, что слизь уменьшает высыхание поверхности почвы под семенем. Избыточное количество воды из-за образования большого количества слизи, затрудняющей доступ кислорода к семени, тормозит прорастание. Подобная слизь образуется также клетками эпидермиса семян у видов Ruellia – R. rosea, R. lorentziana [33].

При проращивании B. ciliaris в лабораторных условиях в районе естественного произрастания при отсутствии избытка воды зародышевый корешок появляется через несколько часов (через 22 ч от начала прорастания его длина составляла 20 мм). В наших условиях при проращивании семян на фильтровальной бумаге в чашке Петри зародышевый корешок появлялся на следующий день после намачивания семени (рис. 2,*а*), а через 2 дня достигал 1 см. Через 4 дня зародышевый корешок увеличивался вдвое, не образуя боковых корней и корневых волосков. В это время семядоли начинали зеленеть. К этому же времени проросток как бы освобождался от слизи (рис. 2,*б*). Так как авторы, описавшие прорастание B. ciliaris, не описывали проростки, мы описываем их следующим образом:

– гипокотиль очень короткий (1–2) мм дл., несколько удлиняется позднее, округлый;
– семядоли несколько утолщенные, 3 мм дл., 4 мм шир., округлые, с тупой верхушкой и сердцевидным основанием, вначале с "ушками", которые позднее опадают (сгнивают), ярко-зеленые, блестящие, голые, равнобокие.

К сожалению, нам не удалось наблюдать всходы, так как попытки высадить проростки в субстрат приводили к их гибели через 1–1,5 мес.

В условиях оранжереи период от посева семян до прорастания у разных видов акантовых составлял от 3–4 до 30 дней. По срокам прорастания все виды можно разделить на 4 группы:

1. для прорастания требуется не более 7 дней –
   Ruellia lorentziana Griseb.
   Thunbergia alata Boj. ex Sims
   Asteracantha longifolia Nees и др.
2. для прорастания требуется от 7 до 14 дней –
   Justicia peruviana Lam.
   Andrographis paniculata Nees
   Acanthus caroli-alexandri Haussk.
   Barleria prionitis L. и др.
3. для прорастания требуется 15–20 дней –
   Elytraria virgata Michx.
   Ruellia humilis Nutt.
   Ruspolia seticalyx Milne-Redh. и др.
4. для прорастания требуется 20–30 дней –
   Oplonia nannophylla Stearn
   Thunbergia erecta T. And.
   Thunbergia fragrans Roxb. и др.

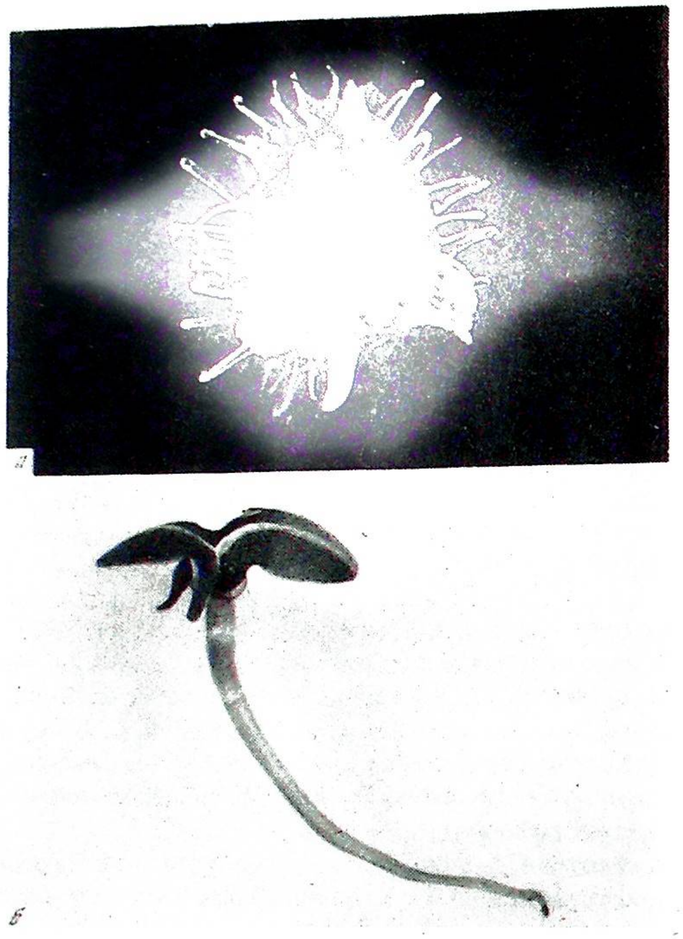


Рис. 2. Blepharis ciliaris B.L. Burtt
а – появление зародышевого корешка, *б* – проросток

Судя по результатам, больше времени требуется для прорастания семян тех видов (например, Thunbergia erecta и T. fragrans), у которых семядоли остаются в почве, что не удивительно, так как над поверхностью почвы появляются сразу же настоящие, а не семядольные листья.

К настоящему времени разработано несколько классификаций проростков: по способу прорастания, морфологических типов и типов развития [1]. Большая часть изученных видов семейства прорастает так называемым надземным способом, при котором, если семя погружено в почву, удлиняющимся гипокотилем семядоли выносятся на поверхность почвы. При подземном способе прорастания гипокотиль не удлиняется или удлиняется незначительно, вследствие чего семядоли остаются в почве. Подземный способ прорастания, по мнению И.Т. Васильченко [5], имеет определенные преимущества перед надземным. Семядоли оказываются более защищенными от вредителей, их питательные вещества растворяются более равномерно. Как считает Е.Ф. Фогель (E.F. Vogel de) [1], у надземнопрорастающих растений настоящие семядоли, гомологичные семядолям подземнопрорастающих растений, редуцированы, поэтому он предлагает называть их листовидные органы, появляющиеся первыми при прорастании, парасемядолями. В этом случае непонятно, почему эти первые листья, не являясь зародышевыми структурами, так сильно отличаются от последующих.

Многие, как отечественные, так и зарубежные авторы, изучавшие проростки, – И.В. Грушвицкий, Д. Дюк (J.A. Duke), Д. Бокдам (J. Bokdam) [34, 12, 3] – указывали на

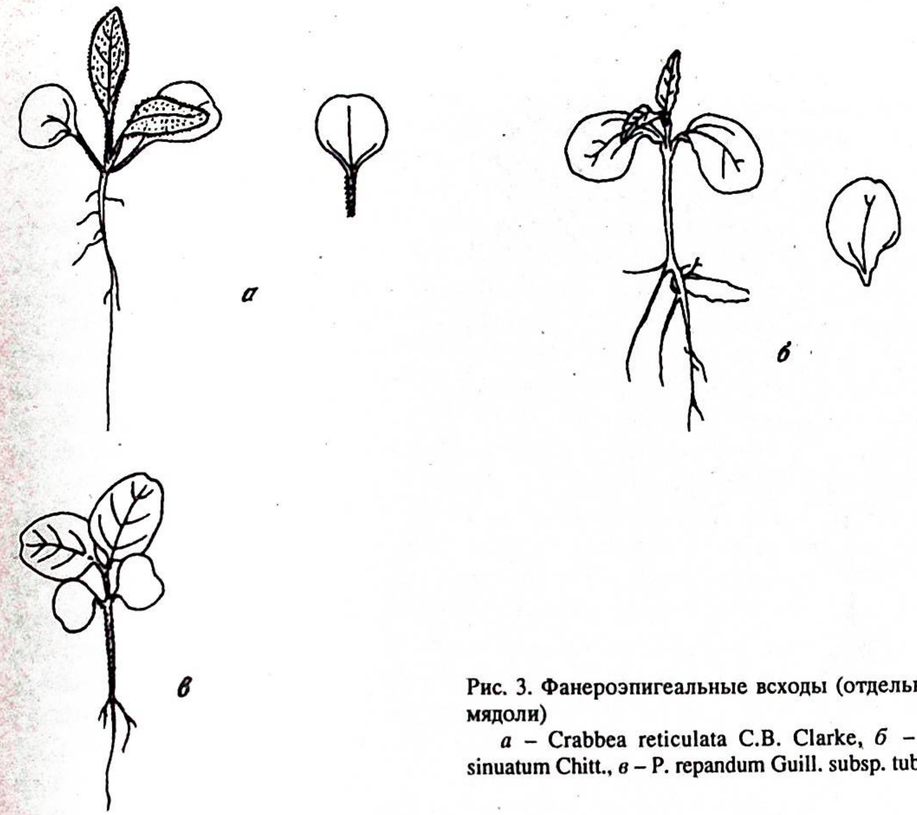


Рис. 3. Фанероэпигеальные всходы (отдельно изображены семядоли)
а – Crabbea reticulata C.B. Clarke, *б* – Pseuderanthemum sinuatum Chitt., *в* – P. repandum Guill. subsp. tuberculatum Heine

неудачность терминов "подземное" и "надземное" прорастание. Д. Дюк считал их этимологически неверными. Д. Бокдам пишет, что данная терминология идет из сельскохозяйственной практики, связанной с погружением семян в почву. В природе семена находятся на поверхности почвы или в подстилке, поэтому говорить об их подземном прорастании не приходится. Они не приемлемы также для живородящих растений.

И.В. Грушвицкий предложил определения способов прорастания в связи с функциями семядолей. У подземнопрорастающих семян всасывающая или запасающая часть зародыша, которой в большинстве случаев являются семядоли, выполняет только одну функцию (всасывающую или запасающую), после осуществления которой отмирает. Как правило, семядоли в этом случае остаются в семени. У надземнопрорастающих – семядоли на первом этапе прорастания выполняют запасающую или всасывающую функцию, а на втором – ассимилирующую [34]. Они, как правило, выносятся над поверхностью почвы. Но известны случаи, когда семядоли "подземнопрорастающих" семян оказывались над поверхностью почвы (один наблюдался в оранжерее ГБС). Признавая неудачность терминов "подземное" и "надземное" прорастание, мы для описания типов проростков использовали терминологию Д. Дюка, Р.М. Полхила [35], позволяющую однозначно характеризовать положение семядолей по отношению к поверхности почвы и степень их освобождения от семенной кожуры. Таким образом, в семействе Acanthaceae s.l. можно выделить следующие типы всходов.

1. Фанероэпигеальные (phanero – явный, epi – над, geal – земля)
   1.a – фанероэпигеальные с неравными по форме и размерам семядолями (анизокотилия) (рис. 1,*б*)
   1.b – фанероэпигеальные с равными по форме и размерам семядолями
      1.bb – семядоли равнобокие (рис. 3,*а*)
      2.bb – семядоли неравнобокие (рис. 3,*б*)

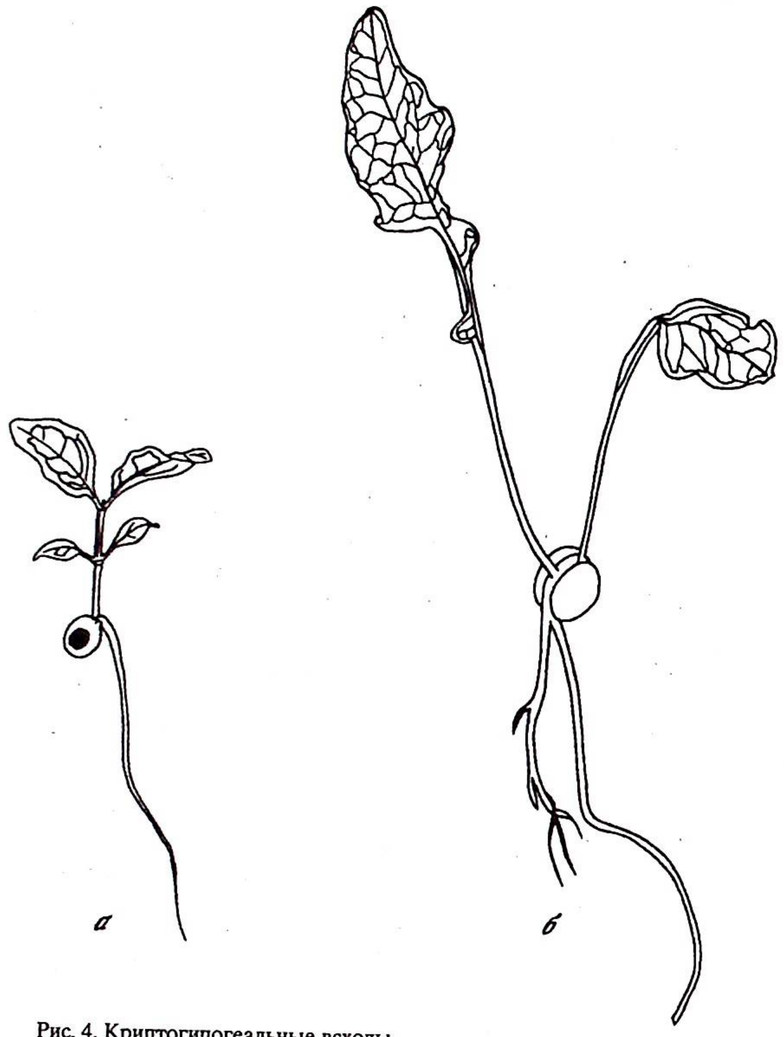


Рис. 4. Криптогипогеальные всходы
а – Thunbergia erecta T. And.; *б* – Acanthus caroli-alexandri Haussk.

2. Криптогипогеальные (crypto – скрытый, hypo – под, geal – земля)
   2.a – криптогипогеальные с развитым эпикотилем (рис. 4,*а*)
   2.b – криптогипогеальные без эпикотиля (рис. 4,*б*)

С учетом функции семядолей И.Ф. Фогель (Vogel de) разработал классификацию типов развития проростков [1]. Среди изученных видов семейства Acanthaceae s.l. оказались представленными типы Macaranga и Horsfieldia. Названия типов проростков по родовым названиям растений не кажутся нам достаточно удачными, так как в пределах одного рода могут наблюдаться несколько типов проростков. Только в том случае, если все виды рода имеют однотипные проростки, родовые названия типов имеют смысл.

Классификацию типов развития проростков И.Ф. Фогеля, на наш взгляд, можно дополнить еще одним типом – Acanthus ilicifolius. Прорастание семян этого вида в природе подробно описано Д.П. Муланом (D.P. Mullan) [27].

A. ilicifolius характерен для мангровых зарослей, распространенных на обширных территориях от берегов Восточной Африки до Северной Австралии. Подобно многим другим обитателям мангров, например из родов Avicennia или Rhizophora, этому виду свойственно живорождение. Семена начинают прорастать во время муссона после

обильных дождей, еще находясь внутри плода на материнском растении. Сформировавшиеся проростки вместе с плодом или отделившись от него в течение некоторого времени способны плавать в воде, пока не прибьются к берегу. Укрепившись во влажном иле, зародышевый корешок вскоре прекращает рост. Корневая система взрослого растения образована придаточными корнями, отрастающими вначале от гипокотиля, затем от вышележащих участков стебля. Как установлено Д.П. Муланом, семядоли, гипо- и эпикотиль проростков содержат воздухоносные полости, что позволяет им удерживаться на воде. Живорождение, по-видимому, – не облигатное свойство A. ilicifolius. По окончании периода дождей семена выстреливают из плодов, не прорастая внутри них. Проростки живородящих растений из родов Rhizophora, Brugiera, Ceriops, Kandelia И.Ф. Фогель объединяет в тип Rhizophora. Семядоли у них в значительной степени редуцированы и служат для проведения питательных веществ от материнского растения к проростку. Проростки A. ilicifolius, по-видимому, имеют другую структуру. По внешнему виду они напоминают фанероэпигеальные проростки (или проростки типа Macaranga), но отличаются от них способом развития. Таким образом, их можно было бы рассматривать либо в качестве подтипа Macaranga, либо как самостоятельный тип – Acanthus ilicifolius.

Род Acanthus оказался одним из двух в семействе Acanthaceae s.l. родов, в пределах которых наблюдалось два типа проростков – криптогипогеальные без развитого эпикотиля (тип Horsfieldia) (рис. 4,*б*) и Acanthus ilicifolius – тип [27, plate XVI]. Второй род, где наблюдалось подобное явление, – Thunbergia. Как оказалось, у большей части изученных видов – T. coccinea Wall., T. erecta, T. fragrans, T. lancifolia, T. sp. – проростки криптогипогеальные с развитым эпикотилем и только один вид – T. alata (включающий подвид reticulata C.E.B. Bremekamp) – имеет фанероэпигеальные проростки с неравными по форме и размерам семядолями.

До настоящего времени в литературе продолжаются дискуссии о том, какие проростки, с каким способом прорастания являются более примитивными. Авторы работ, появившихся в последние годы, – И.Ф. Фогель, Е.Ф. Клифорд (E.F. Clifford) [18] – убеждены, что подземнопрорастающие. И.В. Грушвицкий еще в 60-е годы показал, что подземный способ прорастания появляется у растений на разных этапах эволюции и имеет место как у древних, так и у продвинутых растений. И "... едва ли можно говорить о каком-то едином в ходе эволюции цветковых направлении изменений (от надземного к подземному или, напротив, от надземного к подземному прорастанию). Переход от надземного прорастания к подземному осуществлялся, очевидно, неоднократно и притом на разных уровнях прогрессивной эволюции" [34. С. 913]. Древнейшие растения имеют всасывающие семядоли. У растений, находящихся на высоких филогенетических уровнях, питательные вещества сосредоточиваются в зародыше.

Для рода Thunbergia тип криптогипогеальных проростков, по-видимому, является более примитивным, чем фанероэпигеальных, так как он характерен для обитателей первичных влажных дождевых лесов Африки, например, для Thunbergia erecta. К сожалению, в литературе нам не удалось найти информацию о семядолях этого вида – являются ли они запасающими или всасывающими. По нашим наблюдениям, у T. fragrans в процессе прорастания они, оставаясь в почве, увеличиваются в размерах и даже несколько зеленеют. Возможно, что у этого вида тип проростка является промежуточным от криптогипогеальных к фанероэпигеальным или наоборот. Что касается рода Acanthus, то семена видов, описанных Г. Клебсом и Ч. Дарвиным, И.В. Грушвицкий отнес к типу, имеющему к моменту созревания семени хорошо развитый и дифференцированный зародыш с запасающими семядолями и отсутствующим эндоспермом. Подземное прорастание таких семян, по мнению И.В. Грушвицкого, имеет производный характер. Было бы любопытно пронаблюдать прорастание видов рода Acanthus из влажных лесов Центральной Африки (например, таких, как A. montanus), имеющих другую структуру побеговой системы.

По нашим наблюдениям, этап проростков у разных видов семейства имеет разную продолжительность – от 7 дней (у T. alata) до 30 (у Aphelandra aurantiaca Lindl.). За это время фанероэпигеальные проростки переживают 2 периода покоя – первый наступает при появлении над поверхностью почвы изогнутого гипокотиля (семядоли в это время находятся в семени), а второй – наблюдается при полном раскрывании семядолей. Во время первого периода покоя, по И.Т. Васильченко, у растений с белковыми семенами происходит энергичное всасывание веществ эндосперма семядолями.

Как установлено Е.А. Кондратьевой-Мельвиль, развитие структуры проростков травянистых двудольных (имеются в виду фанероэпигеальные) подчиняется определенным закономерностям [36]. Так, гипокотиль и корень проростка начинают свое развитие с первого дня прорастания, но у одних видов зародышевый корешок сразу же опережает в своем развитии гипокотиль, у других – через несколько дней. Разрастание семядолей связано с удлинением верхней части гипокотиля. Рост гипокотиля происходит до тех пор, пока растут семядоли. Образование боковых корней чаще всего начинается с началом развития почечки. Виды семейства Acanthaceae этим автором не рассматривались. По нашим наблюдениям, установленные морфологические закономерности в общем справедливы для акантовых. У большей части исследованных видов (таких, как Thunbergia alata, Blepharis ciliaris, Barleria micans Nees и др.) зародышевый корешок сразу же опережает гипокотиль. Разрастание семядолей и гипокотиля может продолжаться до образования молодым растением трех пар настоящих листьев, как это наблюдалось у Eremomastax polysperma Dandy, но в большинстве случаев семядоли и гипокотиль достигают размеров, близких к окончательным уже на стадии образования первой пары листьев. Как правило, семядоли сохранялись у изученных видов семейства до фазы образования трех-четырех пар листьев. Значительно ускоряет их опадение пересушивание субстрата, в котором выращивается растение. Только у немногих видов (Ruspolia seticalyx, например, или Thunbergia alata) они сохранялись до фазы цветения растения. В пазухах семядолей у многих видов семейства, например T. alata, Pseuderanthemum repandum Guill. subsp. tuberculatum Heine, P. albiflorum Radlk., Eranthemum wattii Stapf., довольно рано, в фазе 1–3–4 пар листьев отмечалось появление открытых почек. Как правило, в результате апикального доминирования их рост тормозится. Только в редких случаях они вначале трогаются в рост, но скоро в условиях оранжереи замирают, образовав побеги следующего порядка с двумя-тремя парами листьев. Такие почки активизируются в случае гибели или повреждения апикальной меристемы.

Рост побегов из почек семядольного узла характерен не только для растений тропиков и субтропиков, он встречается и у растений умеренной зоны. Так, например, Л.Е. Гатцук наблюдала его у Hedysarum fruticosum Pall., произрастающего на песчаных почвах в Бурятии. Но у этого вида почки в пазухах семядолей трогаются в рост только на второй год развития растения и образуют скелетные побеги [37].

Особенностью развития всходов некоторых видов, например, Eranthemum wattii Stapf., является образование на гипокотиле вблизи семядольного узла придаточного корня или нескольких придаточных корней, намного превышающих по размерам главный корень (рис. 5).

У всходов некоторых ксерофильных видов, например, Oplonia nannophylla Stearn, в пазухах листьев первой пары образуются колючки. У Barleria lupulina Lindl. и B. prionitis L. колючки образуются, начиная со второго узла. Образование колючек происходит далеко не у всех видов Barleria. Судя по тому, что колючки отсутствуют в пазухах листьев первого узла, можно предположить, что у предковых для B. lupulina и B. prionitis видов колючки отсутствовали.

Первые листья ювенильного растения у видов семейства Acanthaceae отличаются от дефинитивных своими размерами, формой, иногда окраской и опушением. Размеров, характерных для взрослого растения, они достигают при образовании третьей–

Рис. 5. Образование придаточного корня у всхода Eranthemum wattii Stapf.

Рис. 6. Возрастная гетерофиллия у всхода Acanthus spinosus L.

пятой пары. У видов аканта, например Acanthus spinosus, проявляется возрастная гетерофиллия (рис. 6). В этом случае первые листья имеют менее рассеченную пластинку, чем последующие.

В литературе указывается, что виды семейства Acanthaceae имеют накрест супротивное, ложномутовчатое или очередное листорасположение. Изучение растений в их развитии позволило установить, что очередность листорасположения, по крайней мере у некоторых видов рода Elytraria, ложная. На самом деле листья каждой пары у Elytraria virgata Michx., например, появляются от одного узла, но не одновременно, как у всех прочих акантовых, а с интервалом в 2–4 нед и располагаются вначале накрест супротивно. Примеры такого листорасположения имеются и у видов рода Acanthus. Еще Ч. Дарвин наблюдал у Acanthus mollis появление одного листа на несколько недель раньше другого. В оранжерее ГБС разница в появлении листьев у Acanthus hungaricus Baenitz составляла 3 нед.

Наблюдения за развитием из семян некоторых видов рода Crossandra – C. infundibuliformis Nees, C. massaica Mildbr., C. nilotica Oliver, C. puberula Kotzsch (с ложномутовчатым листорасположением) – показали, что ложные мутовки появляются у ювенильных растений, только начиная со 2 (3–4)-го узла. Первые же несколько пар листьев располагаются супротивно.

Как известно, многим видам акантовых свойственна анизофиллия. В коллекции

ГБС имеется несколько таких видов – P. repandum subsp. tuberculatum, Strobilanthes dyerianus Mast., Justicia brandegeana Wassh., Justicia ladanoides Lam. и др. При изучении развития таких растений из семян оказалось, что анизофиллия проявляется у них только на побегах второго и последующих порядков ветвления, главный же побег имеет одинаковые по форме и размерам листья (рис. 3,*в*). Благодаря анизофиллии растению, возможно, удается рациональнее использовать солнечный свет. R.K. Brummitt, изучавший это явление у акантовых, считает, что оно характерно преимущественно для растений, обитающих в нижнем ярусе или по краям вечнозеленого леса [38].

Какой-либо связи между анизофиллией и анизокотилией у видов семейства Acanthaceae обнаружено не было. Анизокотилия, наблюдаемая у Thunbergia alata, впервые, вероятно, была описана Б. Лабоком (B. Lubbock) [39]. Она связана с формой семени и положением семядолей в нем. Семена видов Thunbergia имеют форму чаши, в них одна семядоля как крышечкой прикрывает другую и имеет впадинку в срединной части. Ни у одного из видов Thunbergia анизофиллия не отмечалась. И наоборот, у видов, для которых характерна анизофиллия, анизокотилия не наблюдалась.

Таким образом, характеризуя листорасположение у видов семейства Acanthaceae Juss. s.l., можно сделать вывод, что первичным, исходным типом листорасположения для всех видов семейства является супротивное, с одинаковыми по форме и размерам листьями. Анизофиллия, ложномутовчатость и ложноочередность, свойственные некоторым видам, являются вторичными, производными.

После опадения семядолей растения продолжают рост в благоприятных условиях без периодов покоя до достижения ими фазы цветения. Обычно акантовые достигают ее в короткий период, в течение 6–12 мес. Только у видов аканта вступление в генеративную фазу в наших условиях происходило на второй-третий год после посева. Рост ювенильных растений некоторых видов, особенно имеющих вьющиеся побеги, заметно ускоряется после образования первой пары настоящих листьев. Так, у T. alata период от посева до образования всходов продолжается 15 дней, в дальнейшем за те же 15 дней образуется 4 пары листьев. До образования 2 пар листьев побег, появившийся из семени, растет ортотропно. Позднее верхушка побега начинает совершать вращательные движения против часовой стрелки, совершая за сутки оборот в 360°. Не найдя опоры, побеги полегают. Побеги рядом стоящих растений могут оплетать друг друга. У T. fragrans побег сохраняет ортотропность, по крайней мере, до образования 7 пар листьев и только позднее начинает совершать заметные вращательные движения.

Г. Кремер (G. Cremers) [40] считает, что при переходе от ювенильной фазы к генеративной вьющееся растение претерпевает метаморфоз, так как слишком существенны различия между этими фазами. По мнению ряда физиологов (цит. по Б.С. Мошкову [41]), переход из ювенильной фазы в генеративную связан с преобразованием меристем. Природа изменений, происходящих при этом в меристемах, неизвестна. Как считает Б.С. Мошков [41], отличительной особенностью ювенильных растений является невозможность использования факторов внешней среды, в том числе актиноритмов, необходимых для образования генеративных органов. Следовательно, развитие ювенильного растения контролируется внутренними факторами. Очевидно, в результате этого так часто первое цветение растений, выращенных из семян, наблюдается в сроки, не совпадающие со сроками последующих цветений.

Выше было показано, что в семействе Acanthaceae, виды которого отличаются разнообразием структуры побеговой системы, определяемым по системе Е.С. Смирновой [29], наблюдается и разнообразие типов всходов. Но только один тип всходов оказался сопряженным со структурой побеговой системы взрослого растения. Так, растения, имеющие крипогипогеальные без эпикотиля всходы (например, некоторые виды аканта) во взрослом состоянии всегда розетконосные. В то же время розеточные растения, относящиеся к другому роду – Elytraria, имели другой тип всходов. Во

Типы всходов и структура побеговой системы у представителей семейства Акантовых

Тип всхода	Структура побеговой системы взрослого растения	Число изученных видов
Криптогипогеальные без эпикотиля	Плагиотропные (кустовидное розетконосное растение)	4
Криптогипогеальные с развитым эпикотилем	Гетеротропные (столонообразующие растения) с вьющимися надземными побегами	2
	Плагиотропные (кустовидные травянистые растения) с вьющимися побегами	2
	Ортотропные (кустарники)	1
Фанероэпигеальные без эпикотиля или с укороченным эпикотилем	Ортотропное розеточное растение	1
	Ортотропное олигокарпическое растение	1
	Плагиотропные (короткометамерное кустовидное травянистое растение)	4
Фанероэпигеальные с развитым эпикотилем	Ортотропные (кустарники, ортотропные олигокарпические растения, необлигатно кустовидные деревья)	33
	Гетеротропные (корневищные и столонообразующие растения)	1
	Плагиотропные (кустовидные травянистые растения с вьющимися стеблями)	1

всех остальных случаях такой строгой зависимости между типом всхода и определенным типом структуры побеговой системы взрослого растения не наблюдалось. Растения, образующие фанероэпигеальные всходы, во взрослом состоянии имеют различную структуру – ортотропную, плагиотропную или гетеротропную форму роста с различными типами элементарной единицы структуры (ЭЕС) (см. таблицу). Хотя длина эпикотиля во многом зависит от условий выращивания, растения с короткометамерной ЭЕС, особенно розеточные, имеют короткий эпикотиль, длина которого не превышает 1 мм (у Elytraria virgata, например). Эпикотиль длиннометамерных растений составляет 2–3 мм – 6 см в длину. Развитие растений, имеющих разную структуру побеговой системы, происходит по-разному и с разной скоростью. Первоначально все растения развиваются как ортотропные, но отличаются длиной эпикотиля и последующих междоузлий. Позднее побеги одних видов продолжают ортотропный рост, у других, начиная с 3–7-го узла, становятся вьющимися, у третьих – полегают. Наибольшую скорость роста имеют растения с вьющимися побегами.

И.Т. Васильченко отмечал, что развитие зародышей в процессе эволюции происходит очень медленно, так как любые неблагоприятные изменения на зародышевой стадии приводят к гибели растений. Мы видим, что у акантовых типов структуры растений во взрослой фазе гораздо больше, чем типов всходов. Это подтверждает положение И.И. Шмальгаузена о роли топографических координаций в филогении эмбриона [42]. Изменения на зародышевой стадии возможны лишь в пределах данной типичной расчлененности организма, что создает впечатление консерватизма этой стадии. У видов Acanthaceae изменения касаются положения зародыша в семени и его формы (он может быть прямым или изогнутым), формы и текстуры семядолей. Наиболее значительные изменения, приводящие к изменению типа проростков, связаны с изменениями функций семядолей. Слабую степень сопряженности типов всходов и структур побеговой системы взрослых растений можно объяснить, вероятно, стойкостью типичного строения эмбриона в филогенезе.

В результате проведенного исследования можно сделать следующие выводы.

1. Виды семейства Acanthaceae имеют различные типы всходов: криптогипогеаль-

ные и фанероэпигеальные с развитым эпикотилем и без него, фанероэпигеальные с неравными по форме и размерам семядолями, с неравнобокими семядолями.

2. Не наблюдается сопряженности типов всходов со структурой побеговой системы.

3. Исходным для видов семейства Acanthaceae типом листорасположения является супротивное. Анизофиллия, анизокотилия, ложномутовчатость, ложноочередность являются вторичными адаптивными особенностями структуры.

4. Семядоли достигают своих окончательных размеров при образовании трех пар листьев. У одних видов семейства семядоли сохраняются до вступления растения в фазу бутонизации и цветения, у других – опадают гораздо раньше, часто на стадии образования трех-четырех пар листьев. Раннее опадение семядолей часто свидетельствует о нарушении условий выращивания растения, а именно о пересушивании субстрата.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Vogel E.F. de.* Seedlings of dicotyledons: Structure, development, types: Description of 150 Malesian taxa. Wageningen: Pudoc, 1980. 465 p.
2. *Fenner M.* Seedlings // New Phytol. 1987. Vol. 106, suppl. P. 35–47.
3. *Bokdam J.* Seedling morphology of some African Sapotaceae and its taxonomical significanse // Med. Landbouwhogesch. 1977. Vol. 77, N 20. P. 1–84.
4. *Tomlinson P.B.* Seedling leaves in palms and their morphological significans // J. Arnold Arboretum. 1960. Vol. 41. P. 415.
5. *Васильченко И.Т.* О значении морфологии прорастания семян для систематики растений и истории их происхождения // Тр. БИН АН СССР. Сер. 1. 1936. Вып. 3. С. 7–66.
6. *Андреева И.И.* Морфологические типы проростков клубнелуковичных растений семейства Iridaceae // Докл. ТСХА. 1971. Вып. 168. С. 224–227.
7. *Белостоков Г.П.* Строение проводящей системы проростков лиственных древесных растений с надземным прорастанием // Ботан. журн. 1966. Т. 51. N 5. С. 705–716.
8. *Малютина Е.Г.* Морфология и биология прорастания некоторых видов Salix L. и их значение для систематики рода // Бюл. МОИП. (Отд. биол.) – 1976. Т. 80, вып. 6. С. 104–117.
9. *Рысина Г.П.* Ранние этапы онтогенеза лесных травянистых растений Подмосковья. М.: Наука, 1973. 216 с.
10. *Работнов Т.А.* Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. 1950. Вып. 6. С. 7–204.
11. *Duke J.A.* Keys for the identification of seedlings of some prominent woody species in eight forest types of Puerto Rico // Ann. Missouri Bot. Gard. 1965. Vol. 52, N 3. P. 314–350.
12. *Duke J.A.* On tropical tree seedlings // Ibid. 1969. Vol. 52, N 2. P. 125–161.
13. *Jonkimd C.C.H.* Seedlings // *Breteler F.J.* The Connaraceae, a taxonomic study with emphasis on Africa. Belmontia. N.S. 1989. Vol. 21. P. 48–55.
14. *Hedren M.* Justicia sect. Harnieria (Acanthaceae) in tropical Africa // Symbola Bot. Upsal. 1989. Vol. 29, N 1. P. 1–141.
15. *Schneckenburger S.* Studien zur Embryogenese und keimungverschiedener Gymnospermen unter besonderer Berlichsichtigung der Suspensorbildung und Keimwurzelgenese // Palmarum Hortus Francofortensis. 1989. Phf. 1. S. 1–123.
16. *Рысина Г.П.* О прорастании семян и развитии всходов у некоторых лютиковых // Бюл. Гл. ботан. сада. 1969. Вып. 74. С. 40–46.
17. *Васильченко И.Т.* О значении морфологии прорастания для филогенетической систематики цветковых растений // Сов. ботаника. 1938, N 3. С. 19–40.
18. *Clifford H.T.* Germination patterns in Dicotyledons // Aliso. 1991. Vol. 13, N 1. P. 107–213.
19. *Candolle A.P. de.* Memoires sur la famille des Legumineuses. P.: Belin, 1825. VI, 525 p.
20. *Якимова Т.В.* Значение строения семядолей как систематического признака некоторых видов семейства протейных (Proteaceae) // Интродукция тропических и субтропических растений. М.: Наука, 1980. С. 49–52.
21. Сем. Acanthaceae // Тропические и субтропические растения: Фонды Главного ботанического сада АН СССР "Cactaceae–Compositae". М.: Наука, 1976. С. 117–123.
22. *Житков В.С., Мамедова Э.Т.* Особенности строения соцветий некоторых видов семейства акантовых // Интродукция тропических и субтропических растений. М.: Наука, 1980. С. 108–121.
23. *Дарвин Ч.* Сочинения. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 1941. Т. 8. 543 с.
24. *Klebs G.* Beitrage zur Morphologie und Biologie der Keimung // Unters. Bot. Inst. Tubingen. 1885. Bd. 1. S. 536–635.
25. *Lubbock J.B.* A contribution to our knowledge of seedlings. L.: Kegan Paul, French, Trubner, 1892. Vol. 1–2.

26. *Csapody V.* Keimlings bestimmungsbuch der Dicotyledonen. Budapest: Akad. Kiado, 1968. 286 p.
27. *Mullan D.P.* On the seed structure and germination of Acanthus ilicifolius Linn. // J. Ind. Bot. Soc. 1936. Vol. 15, N 2. P. 143–147.
28. *Gutterman Y., Witztum A., Evenari M.* Seed dispersal and germination in Blepharis persica (Burm.) Kuntze // Isr. J. Bot. 1967. Vol. 16. P. 213–234.
29. *Смирнова Е.С.* Методика определения морфологических структур у орхидных // Бюл. Гл. ботан. сада 1984. Вып. 132. С. 71–77.
30. *Федоров Ал.А., Кирпичников М.Е., Артюшенко З.Т.* Атлас по описательной морфологии высших растений: Лист. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 304 с.
31. *Leonard J.* Genera des Cynometreae et des Amherstieae africaines. Essai de blastogenie applique a la systematique // Mem. Acad. Roy. Belg. Cl. Sci. 1957. Vol. 30, N 2. P. 1–312.
32. *Akamine E.K.* Germination needs of Asystasia gangetica L. seed with special reference to effect of age on the temperature requirement for germination // Plant Physiol. 1947. Vol. 22, N 4. P. 603–604.
33. *Schnepf E., Deichgraber G.* Structure and formation of fibrillar mucilages in seed epidermis cells. 11. Ruellia // Protoplasma. 1983. Vol. 114, N 3. P. 222–234.
34. *Грушвицкий И.В.* Подземное прорастание и функция семядолей // Ботан. журн. 1963. Т. 48, N 3. С. 906–915.
35. *Duke J., Polhill R.M.* Seedlings of Leguminosae // Proc. of the International Legume Conf. Kew, 1978. Vol. 2. P. 941–949.
36. *Кондратьева-Мельвиль Е.А.* Закономерности развития структуры проростков травянистых двудольных // Тр. Ленингр. о-ва естествоиспытателей. 1969. Т. 71, вып. 3. С. 5–48.
37. *Гатцук Л.Е.* Морфогенез копеечника кустарникового (Hedysarum fruticosum Pall.) при постоянном уровне песчаного субстрата // Онтогенез и возрастной состав популяции цветковых растений. М.: Наука, 1967. С. 9–34.
38. *Brummitt R.K.* Anisophylly in Acanthaceae // Acanthus. 1989. N 4. P. 1–2.
39. *Lubbock B.* Phytobiological observations on the forms of seedlings and the causes to which they are due // J. Linnean Soc. 1888. Vol. 24. P. 62–87.
40. *Cremers G.* Architecture de quelques lianes d'Afrique Tropicale // Candollea. 1973. Vol. 28. P. 249–280.
41. *Мошков Б.С.* Актиноритмизм растений М.: Агропромиздат, 1987. 272 с.
42. *Шмальгаузен И.И.* Пути и закономерности эволюционного процесса: Избр. тр. М.: Наука, 1983. 360 с.

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

SUMMARY

Trofimova I.A. **Early postembryonic stages of development in cultivated species of the Acanthaceae family**

Seed germination, seedlings of 52 species of the Acanthaceae s.l. family and their natural development are considered. 5 main types of seedlings are exposed in this family: phaneroepigeal anisocotylar, phaneroepigeal with unequal–sided (oblique) cotyledons, phaneroepigeal with equal–sided cotyledons, cryptohypogeal with an epicotyl, crypto-hypogeal without epicotyl. There is practically no correlation between the types of seedlings and shoot system structure. The problems of leaf arrangement in species studied are discussed. It is supposed that false whorls, false alternate arrangement, as well as anisophilly and anisocotyly are secondary adaptive peculiarities of structure.

© О.Б. Михалевская, А.Ю. Земцов, 1994

УДК 581.44:678.12

СТРУКТУРА И ВЕТВЛЕНИЕ ВЕГЕТАТИВНЫХ ПОБЕГОВ У ТРЕХ ВИДОВ КОРИЧНИКА (CINNAMOMUM)

О.Б. Михалевская, А.Ю. Земцов

Исследование структуры побегов и их ветвления необходимо для выявления закономерностей роста дерева и прогнозирования его продуктивности. Знание особенностей ветвления дает основу для построения архитектурных моделей деревьев и компьютерного моделирования структуры кроны, чему в последние годы уделяется много внимания в научной ботанической литературе [1–3].

Мы исследовали структуру побегов и их ветвление у трех видов коричника – Cinnamomum japonicum Siebold et Nakai, C. glanduliferum (Wall.) Meisn., C. camphora (L.) Siebold (Lauraceae). Эти виды – широко распространенные интродуценты на Черноморском побережье Кавказа. Все они представляют собой декоративные вечнозеле-

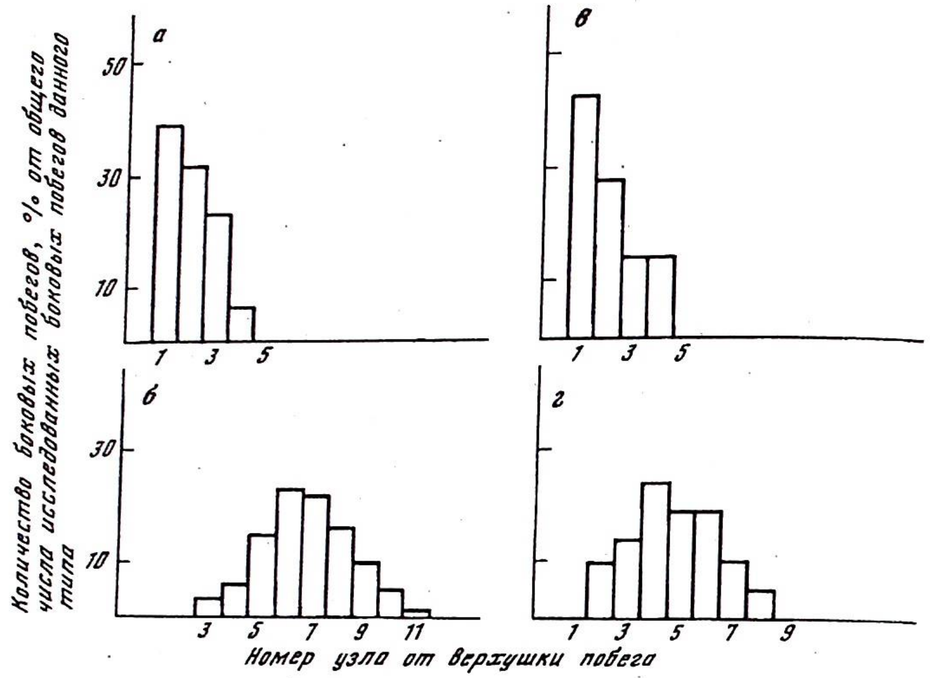


Рис. 1. Гистограммы распределения встречаемости боковых побегов в разных узлах главного побега
а – Cinnamomum glanduliferum, пролептические побеги ($n = 31$); *б* – C. glanduliferum, силлептические побеги ($n = 115$); *в* – C. camphora, пролептические побеги ($n = 7$); *г* – C. camphora, силлептические побеги ($n = 21$)

ные деревья и используются в парковом строительстве. Кроме того, C. camphora дает ценное сырье для получения натуральной камфоры, а C. glanduliferum и C. japonicum содержат другие ценные масла, используемые в фармакологии, пищевой промышленности и других производствах [4, 5]. Материал был собран нами в Батумском ботаническом саду в январе 1988 г. с нижних хорошо освещенных ветвей крон 70–80-летних деревьев. Была исследована структура двух–четырех последних приростов побегов путем измерения на них каждого междоузлия, листа и почки. У части побегов под бинокуляром исследовали верхушечные почки, определяя их емкость.

Структурной и функциональной единицей системы надземных органов растения является элементарный побег, который отражает ритмичность роста побега и часто соответствует годичному приросту, за исключением тех случаев, когда за один вегетационный период образуется несколько приростов побега, несколько элементарных побегов [6–8]. В развитии элементарного побега выделяют две фазы: внутрипочечную (эмбриональную) и внепочечную (постэмбриональную или фазу видимого роста) [6, 9, 10]. В пределах элементарного побега наблюдается определенное изменение длины междоузлий и размеров листьев, причем самые крупные из них обычно располагаются в средней части побега. Причину этого Д.А. Сабинин [9] видел в том, что детерминация зачатков будущих крупных листьев во время эмбриональной фазы развития побега совпадает с периодом наиболее интенсивного роста материнского побега, на котором формируется почка.

У всех трех исследованных видов коричника элементарные побеги выявляются очень легко, благодаря наличию хорошо заметных почечных колец, образующих границы между приростами. Листорасположение у всех исследованных видов очередное, часто переходящее в супротивное. Это обусловливает правильное чередование длинных и коротких междоузлий. Короткие междоузлия располагаются между двумя сближенными листьями. В силу этого кривые изменения длины междоузлий в пределах побега имеют зубчатый вид (рис. 1) и эта зубчатость более всего выражена

Таблица 1

Длина элементарных побегов коричника и число метамеров в них

Вид	Параметр	n	M ± m	Lim
C. japonicum	Длина, мм	100	226,5 ± 11,5	22–683
Коричник японский – C. glanduliferum	Число метамеров		13,2 ± 0,3	6–22
	Длина, мм	78	287,4 ± 14,8	55–725
Ложнокамфорный лавр – C. camphora	Число метамеров		16,8 ± 0,3	12–21
	Длина, мм	112	206,4 ± 9,8	52–584
Камфорный лавр	Число метамеров		14,0 ± 0,3	6–24

n – число учтенных побегов, M ± m – средняя арифметическая и ее ошибка, Lim – пределы варьирования.

у коричника японского, у которого парность в расположении листьев проявляется сильнее всего. Размеры листьев в пределах побега изменяются более равномерно, чем длины междоузлий. Около одной трети листьев побега входят в формацию низовых листьев, представляющих собой чешуи и переходные формы со слабо развитой листовой пластинкой, которые рано опадают. Размеры листьев срединной формации изменяются мало. Самые крупные листья располагаются ближе к верхушке побега в зоне коротких междоузлий.

Различия между видами по длине элементарных побегов и числу метамеров в них небольшие. Самые длинные элементарные побеги и с большим числом метамеров в них наблюдаются у ложнокамфорного лавра (табл. 1).

В течение одного вегетационного периода у коричника японского формируется один элементарный побег (прирост), у ложнокамфорного и камфорного лавров многие побеги дают по два (а у камфарного лавра и по три) прироста.

Нарастание побегов у всех трех видов моноподиальное, т.е. все они формируют верхушечные почки, из которых продолжается рост осей многолетних побегов. Генеративные почки, из которых развиваются специализированные генеративные побеги, формируются в пазухах листьев средней части побега. Пазушные почки самых верхних листьев остаются, как правило, вегетативными. После периода покоя из них развиваются боковые вегетативные побеги. У некоторых видов коричника, как и у многих других представителей семейства Lauracea, формируются два типа боковых побегов – пролептические и силлептические. Боковые побеги, которые образуются из пазушных почек на следующий год после их формирования на главном материнском побеге (или в тот же год, но после периода ростового покоя материнского побега, в течение которого созревает пазушная почка), называются пролептическими. Силлептические же боковые побеги развиваются из пазушных почек без их предварительного покоя еще на растущем материнском побеге и растут они одновременно с главным материнским побегом.

У ложнокамфорного и камфорного лавров силлептические побеги составляют часто 80% и более от всех образующихся каждый год боковых побегов. Не образуются силлептические боковые побеги, как и пролептические тоже, только у мелких слабо развитых побегов. Сами силлептические побеги также не образуют своих силлептических побегов, т.е. боковых силлептических побегов второго порядка. В то же время боковые пролептические побеги второго порядка на силлептических побегах образуются довольно часто, но только на следующий год. У коричника японского, растущего на территории Батумского ботанического сада, мы не обнаружили силлептических боковых побегов: все его боковые побеги были пролептическими.

Силлептические побеги образуются на самых крупных метамерах материнского

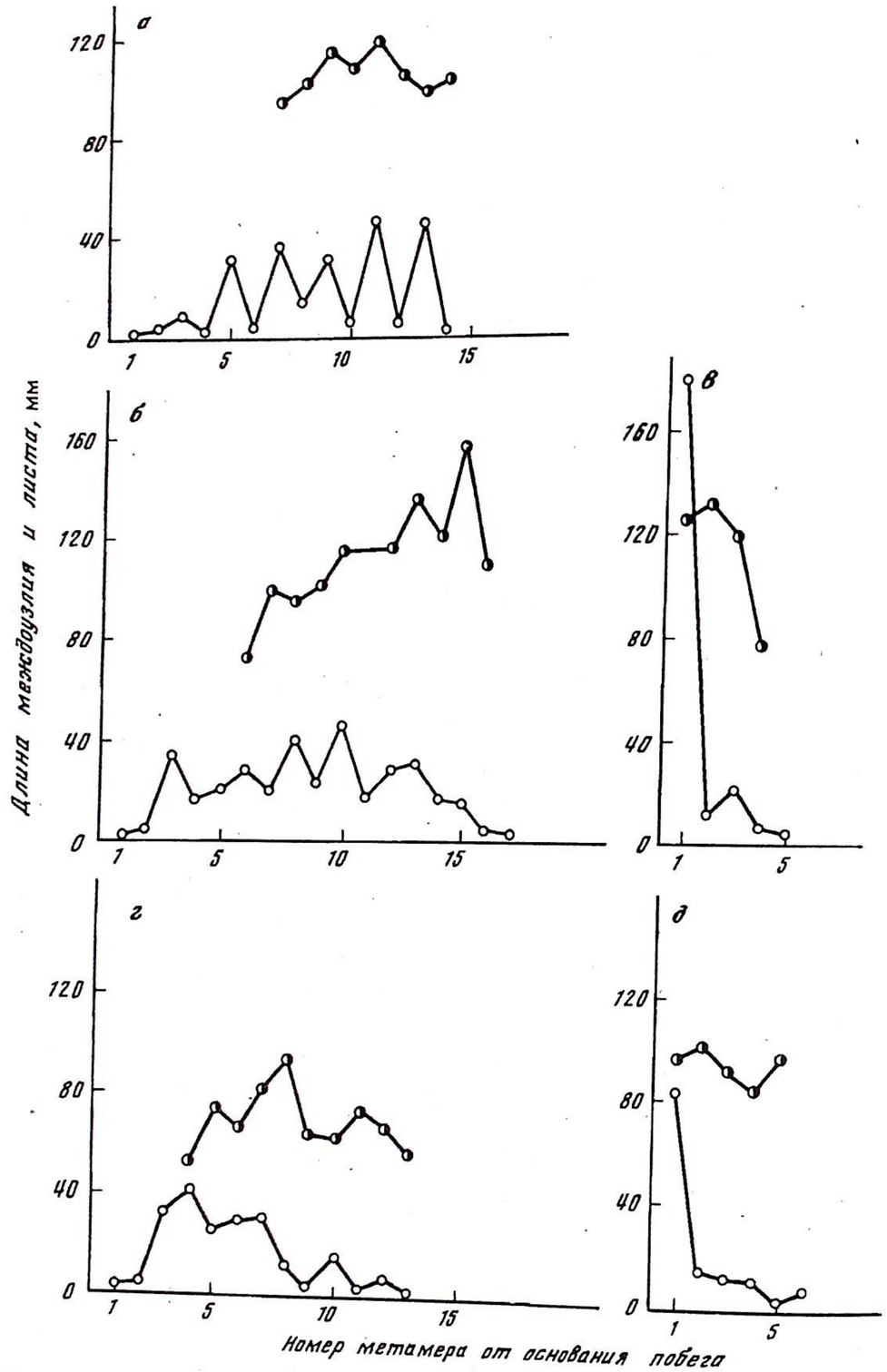


Рис. 2. Изменение длины междоузлий и листьев в пределах элементарного побега
а – Cinnamomum japonicum, пролептический побег; *б* – C. glanduliferum, пролептический побег; *в* – C. glanduliferum, силлептический побег; *г* – C. camphora, пролептический побег; *д* – C. camphora, силлептический побег

Таблица 2

Силлептические и пролептические побеги, выросшие на одном и том же главном в одном и том же году

Вид	Параметр	Силлептический побег	Пролептический побег
C. glanduliferum	Число исследованных побегов	14	11
	Длина, мм	124,14 ± 31,72	242,55 ± 35,02
	Число метамеров	4,57 ± 0,84	16,0 ± 0,56
	Число ассимилирующих листьев	4,57 ± 0,84	9,82 ± 0,99
	Высота верхушечной почки, мм	10,3 ± 0,32	9,91 ± 0,21
C. camphora	Число исследованных побегов	28	12
	Длина, мм	65,43 ± 7,58	151,92 ± 19,6
	Число метамеров	5,0 ± 0,43	12,0 ± 0,46
	Число ассимилирующих листьев	5,0 ± 0,43	8,08 ± 0,68
	Высота верхушечной почки, мм	10,36 ± 1,0	6,70 ± 1,39

Таблица 3

Сравнение двух смежных приростов у силлептических и пролептических боковых побегов у коричника

Вид	Параметр	Силлептический побег		Пролептический побег	
		предпоследний прирост	последний прирост	предпоследний прирост	последний прирост
C. glanduliferum	Число исследованных побегов	25	25	8	8
	Длина, мм	149,8 ± 14,3	315,7 ± 28,4	354,3 ± 58,6	228,6 ± 44,0
	Число метамеров	3,7 ± 0,3	16,4 ± 0,5	14,8 ± 0,5	14,4 ± 1,3
	Число ассимилирующих листьев	3,7 ± 0,3	11,6 ± 0,5	11,0 ± 0,5	9,1 ± 1,0
C. camphora	Число исследованных побегов	12	12	9	9
	Длина, мм	104,6 ± 17,9	201,6 ± 16,1	231,22 ± 35,6	160,7 ± 23,6
	Число метамеров	4,5 ± 0,6	16,0 ± 0,7	13,8 ± 1,3	14,2 ± 1,2
	Число ассимилирующих листьев	4,5 ± 0,6	12,3 ± 0,7	10,3 ± 1,3	10,9 ± 1,3

побега, имеющих наиболее длинные междоузлия и хорошо развитые ассимилирующие листья. На самых верхних мелких метамерах образуются только пролептические боковые побеги (рис. 1).

Структура силлептических побегов сильно отличается от структуры пролептических (рис. 2). Их первое междоузлие (точнее гипоподиум), поскольку нижний узел его является узлом главного побега, всегда бывает самым длинным в побеге и первый их лист всегда хорошо развит. У силлептических побегов нет в основании почечного кольца и листьев низовой формации. Все их метамеры, за исключением верхних, несут ассимилирующие листья. Число метамеров и листьев, общая длина побега у них, как правило, меньше, чем у пролептических. Сравнение двух типов боковых побегов, выросших на одном и том же главном в одном и том же году (силлептических на последнем приросте, а пролептических на предпоследнем), дано в табл. 2. Длина силлептических побегов примерно в 2, а число метамеров в 2,5–3 раза меньше, чем у

пролептических. По числу ассимилирующих листьев разница между ними менее выражена, чем по числу метамеров, по той причине, что примерно одна треть метамеров пролептических побегов несет листья низовой формации, а у силлептических таких листьев совсем нет, у них имеются листья только срединной формации.

По высоте верхушечной почки силлептические побеги не только не отличаются от пролептических, как у ложнокамфорного лавра, но даже превышают их, как у камфорного лавра. А если сравнить между собой верхушечные побеги, развившиеся в следующем году из таких почек (табл. 3), то оказывается, что из верхушечных почек силлептических побегов развиваются побеги значительно крупнее материнских (побегов предшествующего прироста) и лучше олиственные, чем из верхушечных почек пролептических побегов. У последних их прирост часто бывает меньше предшествующего, чего никогда не наблюдается у последующего прироста силлептических побегов.

Почки всех исследованных видов закрытого типа, т.е. имеют почечные чешуи, которые развиваются из листовых примордиев путем разрастания их оснований. При этом верхушка примордия, обычно дающая начало зачатку листовой пластинки, не разрастается или, начав формироваться, зачаток листовой пластинки отмирает. У некоторых почечных чешуй на месте отмершего зачатка листовой пластинки остается небольшая выемка.

Зимние покоящиеся почки камфорного и ложнокамфорного лавров имеют эллиптическую форму, а почки коричника японского – яйцевидную. Эта особенность формы почек коричника японского связана с тем, что в пазухах двух–четырех нижних чешуй его почек всегда имеются зачатки пазушных почек, чего никогда не наблюдается в почках ложнокамфорного и камфорного лавров. Кроме того, верхушечные почки коричника японского имеют как бы "ножку", которая образована самым верхним междоузлием материнского побега. В узле над этой "ножкой" вместо листа образуется чешуя. Это самая нижняя чешуя верхушечной почки. Она обычно крупнее последующих чешуй этой почки. У ложнокамфорного и камфорного лавров, наоборот, самые верхние междоузлия побегов настолько коротки, что неразличимы, а самые нижние чешуи почки гораздо меньше последующих и никогда не имеют зачатков в пазухах. Сравнение емкости зрелых верхушечных почек, определяемых по сумме чисел чешуй и зачатков листьев, показало, что наименьшую емкость почек имеет коричник японский (табл. 4).

Для камфорного лавра и коричника японского установлено, что зачатки всех метамеров их побегов уже имеются в почках, из которых развиваются эти побеги, т.е. развитие их побегов характеризуется преформацией [11]. Относительно побегов ложнокамфорного лавра можно прийти к такому же выводу, исходя из анализа полученных данных (табл. 5).

В побеге на 2,5 метамера больше, чем заложенных зачатков листьев в почке. Если учесть, что самые нижние (1–3) метамеры побега несут чешуевидные листья, то число метаметров с листьями на побеге соответствует числу зачатков листьев в почке. Следовательно, все листья на побеге ложнокамфорного лавра, как и у коричника японского и камфорного лавра, преформированы в почке.

Ранее проведенное исследование развития почек камфорного лавра и коричника японского показало, что зачатки пазушных почек появляются в материнских почках к концу вегетационного периода, в октябре. Исключение составляют пазушные почки нижних чешуй верхушечных почек коричника японского, которые можно обнаружить в самом начале развития верхушечной почки у только что развернувшегося весной молодого побега. Их емкость в этот период уже равна 8 и в дальнейшем не меняется, оставаясь на этом уровне до распускания материнской почки следующей весной. Эти пазушные почки не дают побегов, они либо отмирают, либо переходят в разряд спящих почек. У остальных выше расположенных чешуй верхушечной почки коричника японского в начале ее развития пазухи пустые, в них нет зачатков пазуш-

Таблица 4

Емкость зрелых верхушечных почек коричника

Вид	Число исследованных почек	Емкость
C. japonicum	58	19,5 ± 0,6
C. glanduliferum	60	27,3 ± 0,9
C. camphora	67	28,0 ± 0,8

Таблица 5

Соотношение числа метамеров в побегах и их верхушечных почках у C. glanduliferum (исследовано 53 пролептических побега)

Параметр	M ± m	σ	Lim
Число метамеров в побеге	16,94 ± 0,40	2,92	8–21
Число зачатков листьев в его верхушечной почке	14,42 ± 0,44	3,22	6–22
Число чешуй в его вехушечной почке	16,45 ± 0,36	2,60	10–20

ных почек. Они появляются лишь в октябре на средних метамерах почки. Между этими средними и нижними метамерами с пазушными почками всегда остается зона из метамеров без пазушных почек [11]. Развитие зачатков пазушных почек у средних метамеров продолжается следующей весной. В них формируются зачатки соцветий, а в самых верхних из них – вегетативные почки, которые к концу своего второго года жизни накапливают почти такую же емкость, как и верхушечные почки побега. Из этих верхних пазушных почек в следующем году вырастают боковые пролептические побеги.

Такие различия в развитии нижних и верхних пазушных почек коричника японского объясняются тем, что нижние пазушные почки закладываются, вероятно, еще в период роста материнского побега, перед самым его завершением, на самых верхних метамерах, на которых листья уже не развиваются, превращаясь в самые нижние чешуи верхушечной почки следующего прироста побега. В пазухах следующих чешуй этой почки примордии почек уже не закладываются.

Судьба нижних и верхних пазушных почек у коричника японского очень разная. Нижние останавливаются в своем развитии на первом году жизни, а верхние развиваются в течение 3 лет, а точнее 19 мес (с октября первого года до мая третьего года), когда они распускаются и дают боковые пролептические побеги. Сходное развитие претерпевают пазушные почки верхних метамеров побега камфорного лавра, из которых развиваются боковые пролептические побеги. Примордии этих пазушных почек также появляются в материнской почке только в октябре. Затем в течение второго года своей жизни они развиваются, накапливают емкость и распускаются лишь на третий год в марте, т.е. через 17 мес после появления примордия.

Поскольку у камфорного и ложнокамфорного лавров в отличие от коричника японского в пазухах нижних чешуй их верхушечных почек нет зачатков пазушных почек, то процесс завершения роста материнского побега у них, вероятно, происходит иначе, чем у коричника японского, и у его последних метамеров тормозится развитие не только листьев, вместо которых образуются почечные чешуи, но и пазушных почек.

Динамика развития силлептических боковых побегов камфорного лавра совершенно иная, чем динамика развития его пролептических боковых побегов. Силлептические боковые побеги развиваются на самых крупных метамерах в средней части

материнского побега. Первые примордии пазушных почек появляются в октябре в почках именно на этих метамерах. В начале марта к моменту набухания почек камфорного лавра они имеют по 4–8 листовых примордия и немного вытянутое нижнее междоузлие. В это время зачатки пазушных почек самых верхних метамеров заметно меньше и имеют не более двух листовых примордиев. При распускании материнской почки зачатки пазушных почек средних метамеров усиленно растут. Емкость их увеличивается до 10–12, нижнее междоузлие сильно вытягивается, у всех листовых примордиев формируются листовые пластинки. Молодой побег, вырастающий из верхушечной почки, появляется уже сразу разветвленным. Его боковые силлептические побеги имеют немного узлов, сильно вытянутое первое междоузлие, у них нет почечного кольца и листьев низовой формации.

Исходя из того, что число метамеров у силлептических побегов камфорного лавра варьирует от 2 до 11–13, а у зачатков пазушных почек, из которых они выросли, обнаружено не более 10–12 листовых примордиев, можно заключить, что почти все метамеры были преформированы в зачатке пазушной почки. Несмотря на малое число узлов, длина их довольно велика благодаря очень длинному первому междоузлию, длиннее которого нет междоузлий на силлептическом побеге, а часто и на главном. Остальные междоузлия силлептических побегов обычной длины. Самый нижний силлептический побег никогда не бывает самым длинным. Наиболее длинными оказываются несколько выше расположенные побеги. Но по мере приближения к верхушке главного побега длина и число метамеров у силлептических побегов резко уменьшается. Самые верхние из них становятся просто боковыми почками "на ножках". Это пазушные почки с сильно вытянутым (до 3–5 мм) междоузлием нижнего метамера. Еще выше располагаются на главном побеге обычные пазушные почки.

Верхушечные почки на силлептических побегах развиваются так же, как и верхушечная почка на главном побеге, и даже синхронно с ней. Их емкости, как правило, одинаковы независимо от длины силлептического побега. Лишь у самых нижних силлептических побегов верхушечные почки имеют емкость немного меньшую, чем верхушечная почка главного побега, что несколько снижает среднюю величину емкости верхушечных силлептических побегов C. camphora:

Тип побега	n	1-й прирост M ± m	n	2-й прирост M ± m
Главный побег	7	31,1 ± 1,4	15	26,7 ± 1,2
Силлептические боковые побеги	15	29,9 ± 1,2	21	24,6 ± 1,0

Верхушечные почки главного и боковых силлептических побегов камфорного лавра сходны не только по емкости, но и по структуре (соотношению чешуй и зачатков листьев), по срокам появления примордиев соцветий и их количеству. Такая синхронность в развитии верхушечных почек главного и боковых силлептических побегов свидетельствует о том, что окончание роста этих побегов также происходило одновременно.

Мы не проводили наблюдений за динамикой развития почек ложнокамфорного лавра, но наблюдения за распускающимися почками этого вида дают основание считать, что развитие его силлептических побегов происходит так же, как и у камфорного лавра, т.е. его молодые побеги также были разветвленными, а морфологическая структура силлептических побегов и их расположение на главном такие же. Ложнокамфорный лавр отличается от камфорного лишь тем, что первые междоузлия его силлептических побегов еще длиннее.

Анализ динамики развития силлептических побегов позволяет заключить, что внутрипочечная фаза их развития является частью внутрипочечной фазы развития их материнского главного побега и приходится на тот период, когда закладываются метамеры с ассимилирующими листьями, т.е. самые сильные метамеры побега. Это

обстоятельство, вероятно, и является причиной отсутствия у силлептических побегов метамеров с листьями низовой формации. Внепочечную фазу роста силлептического побега тоже нельзя считать полностью самостоятельной и автономной от роста главного побега, поскольку рост их происходит одновременно. Рост обоих побегов начинается одновременно при распускании их общей почки, число растущих метамеров у обоих побегов остается примерно таким же, как было в почке, т.е. у тех и других имеет место преформация. Заканчивается их рост также одновременно, о чем свидетельствует одновременное начало и последующая синхронность в фазах развития их верхушечных почек.

Таким образом, у камфорного и ложнокамфорного лавров главный побег вместе с его боковыми силлептическими побегами нужно рассматривать как один разветвленный элементарный побег. Пролептические же боковые побеги являются самостоятельными элементарными побегами. Более сильные среди них тоже образуют свои силлептические боковые побеги.

Причины образования боковых силлептических побегов нужно искать в физиологической регуляции процесса роста побега. Они, вероятно, связаны с разной степенью выраженности апикального доминирования. У камфорного и ложнокамфорного лавров эта степень меньше, чем у коричника японского. Меньшая степень апикального доминирования у первых двух видов проявляется также в том, что верхушки их главных побегов часто перевершиниваются боковыми побегами, чего обычно не наблюдается у коричника японского. На вопрос же о том, чем обеспечивается способность главного побега подавлять развитие боковых, пока нет ответа, т.к. в физиологическом механизме апикального доминирования до сих пор остается много неясного [12–14]. П.Б. Томлинсон рассматривает образование пролептических и силлептических боковых побегов как две альтернативные формы аксиллярного ветвления у высших растений. Образование силлептических боковых побегов наиболее широко распространено у тропических деревьев. У деревьев умеренной зоны оно чаще всего воспринимается как аномальное явление, хотя у Betula pendula силлептические побеги образуются довольно часто [15, 16].

При изучении силлептического ветвления у листопадных древесных видов японскими исследователями было выявлено разнообразие в развитии силлептических побегов. Одни из них развиваются из уже имеющихся в материнской почке зачатков пазушных почек, на которых заложены или еще не заложены листовые примордии. Силлептические побеги другого типа вырастают из пазушных почек, зачатки которых появляются значительно позже, только во время роста молодого материнского главного побега [17, 18]. Первый тип силлептических побегов описан ими у Cornus controversa и Clethra barbinervis, второй – у Cytisus scoparius. Первые два вида характеризуются прeморфацией в развитии побегов, второй – неоформацией. Описанные нами силлептические побеги камфорного и ложнокамфорного лавров можно отнести к первому типу, описанному японскими исследователями.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Побеги всех трех исследованных видов нарастают моноподиально, в их покоящихся почках преформированы все метамеры будущего побега. Исследованные виды в условиях Черноморского побережья Аджарии различаются по ветвлению побегов. У C. glanduliferum и C. camphora образуются как пролептические, так и силлептические боковые побеги, у C. japonicum – часто только пролептические. Первые два вида характеризуются длительным ростом побегов, образованием нескольких приростов в течение вегетационного периода и частым перевершиниванием главного побега боковыми. C. japonicum имеет короткий период роста побегов, годичный прирост их состоит из одного элементарного побега и боковые побеги, как правило, не перевершинивают главного.

В структуре силлептических боковых побегов отсутствует низовая формация листьев. Анализ динамики развития главного побега и его боковых силлептических показал, что: 1) все листья силлептических побегов преформированы в дочерних пазушных почках, находящихся в материнской почке; 2) рост силлептических побегов начинается во время роста главного и заканчивается одновременно с ним; 3) верхушечные почки силлептических побегов развиваются синхронно с верхушечной почкой главного побега. Все это позволяет сделать вывод, что у C. glanduliferum и C. camphora боковые силлептические побеги нельзя считать самостоятельными элементарными побегами, что во время как внутрипочечной, так и внепочечной фаз развития они являются частью главного побега и вместе с ним представляют собой единый разветвленный элементарный побег.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Halle F., Oldemann R.A.A., Tomlinson P.B.* Tropical trees and forests: An architectural analysis. B. etc.: Springer, 1978. 471 p.
2. *Borchert R., Slade N.A.* Bifurcation rations and the adaptive geometry of trees // Bot. Gaz. 1981. Vol. 142, N 3. P. 394–401.
3. Principle of plan morphology for branching structure // Acta biotheor. 1990. Vol. 38, N 3/4. P. 163–321.
4. Деревья и кустарники Батумского ботанического сада // Изв. Батум. ботан. сада. 1958. № 8. С. 3–85.
5. *Одишария К.Ю.* Главнейшие вечнозеленые покрытосеменные растения Черноморского побережья Кавказа. Сухуми, 1959. 361 с.
6. *Серебряков И.Г.* Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Сов. наука, 1952. 387 с.
7. *Грудзинская И.А.* Летнее побегообразование у древесных растений и его классификация // Ботан. журн. 1960. Т. 45, № 7. С. 968–978.
8. *Гатцук Л.Е.* Геммаксиллярные растения и система соподчиненных единиц их побегового тела // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79, вып. 1. С. 100–113.
9. *Сабинин Д.А.* Физиология развития растений. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 195 с.
10. *Серебрякова Т.И.* Почка как этап развития побега // Тез. докл. VII Делегат. съезда ВБО. Л., 1983. С. 232–233.
11. *Михалевская О.Б., Шарашидзе Н.М., Бригвадзе М.А., Джибути Л.Т.* Зимостойкость и сезонная динамика развития почек и побегов коричников // Бюл. Гл. ботан. сада. 1993. Вып. 167. С. 65–81.
12. *Либберт Э.* Физиология растений. М.: Мир, 1976. 581 с.
13. *Гэлстон А., Дэвис П., Сэттер Р.* Жизнь зеленого растения. М.: Мир, 1983. 549 с.
14. *Уоринг Ф., Филлипс И.* Рост растений и дифференцировка. М.: Мир, 1984. 512 с.
15. *Tomlinson P.B., Gill A.M.* Growth habit of tropical trees: Some guiding principles // Tropical forest ecosystems in Africa and South America: A comparative review. Wash. (D.C.): Smitsonian inst. press, 1973. P. 129–143.
16. *Tomlinson P.B.* Branching and axis differentiation in tropical trees // Tropical trees as living systems. Cambridge etc.: Cambridge univ. press, 1978. P. 187–206.
17. *Zhou T.S., Hara N.* Shoot development and branching in Cornus controversa and Clethra barbinervis // Phytomorphology. 1990. Vol. 40, N 1/2. P. 103–112.
18. *Zhou T.S., Hara N.* Structure and development of shoot in Cytisus scoparius // Canad. J. Bot. 1990. Vol. 68, N 12. P. 2576–2582.

Московский государственный педагогический университет

SUMMARY

Mikhalevskaja O.B., Zemtsov A.Y. **The structure of vegetative shoots and branching in three Cinnamomum species**

The structures of buds, shoots, and their development in Cinnamomum japonicum Sieb. et Nakai, C. glanduliferum (Wall.) Meisn., and C. camphora (L.) Sieb. are studied. All of them have monopodial growth and all metamers of the future shoot are preformed in the dormant buds. C. glanduliferum and C. camphora form silleptic and proleptic lateral shoots, C. japonicum often forms only proleptic ones. The absence of basilar leaf formation is characteristic of silleptic lateral shoots. Analysis of the development of main shoot and its lateral silleptic shoots shows that a) all leaves of silleptic shoots are preformed in secondary axillar buds situated in the primary buds; b) the growth of the silleptic shoots and main shoot starts and finishes simultaneously; c) development of terminal buds on silleptic shoots and that of main shoot are synchronized. So lateral silleptic axises can't be considered the independent elementary shoots, since being the components of the main axis they together form the sole branched elementary shoot.

УДК 582.471:581.48:581.8

© В.М. Тарбаева, 1994

СТРОЕНИЕ СЕМЯН И СЕМЕННЫХ ПОКРОВОВ У ВИДОВ СЕМ. TAXACEAE

В.М. Тарбаева

В сем. Taxaceae S. Gray входит 5 родов, 2 из которых монотипны, с 20 видами. Представители тиссовых широко распространены в северном полушарии от 30° до 60° с.ш., однако многие виды являются эндемиками [1]. Наиболее известным и распространенным родом семейства является Taxus, насчитывающий по разным данным 8–10 видов, произрастающих локально в различных районах земного шара вплоть до экватора. Ареал рода Taxus носит явно реликтовый характер. На территории бывшего СССР произрастают T. baccata L. и T. cuspidata Siebold. et Zucc. ex Endl. [2], которые образуют небольшие реликтовые рощи. Кроме того, во многих ботанических садах страны успешно интродуцирован и T. canadensis March. Следует отметить, что все виды тисса очень близки морфологически и некоторыми авторами принимаются скорее за географические изоляты одного и того же вида, чем за самостоятельные виды [3].

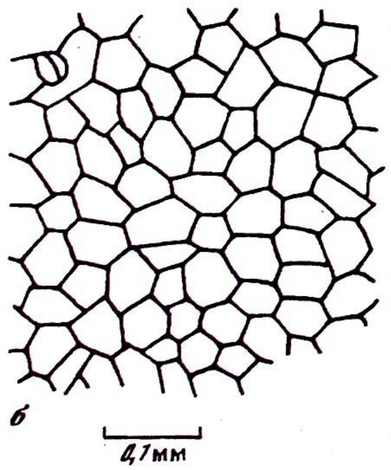
Torreya занимает второе место после тисса по числу видов в семействе (6), распространенных в Северной Америке и Восточной Азии. Из всех видов торреи наиболее успешно интродуцирован T. nucifera (Черноморское побережье Кавказа). Остальные три рода Pseudotaxus, Amentotaxus и Austrotaxus являются эндемиками и некоторые их виды не интродуцированы ни в одном ботаническом саду мира. Роды Austrotaxus и Amentotaxus до сих пор представляют предмет спора для систематиков: одни их оставляют в сем. Taxaceae [1], другие выделяют в самостоятельные семейства [4–8].

В связи с этим, а также с целью выявления новых признаков и возможностей их применения для систематики тиссовых нами были проведены анатомо-морфологические исследования семян и семенных покровов у Taxus baccata L., T. cuspidata Siebold. et Zucc. ex Endl., T. canadensis March., T. media Wayne, Torreya nucifera (L.) Siebold et Zucc., Pseudotaxus chienii Cheng, Amentotaxus argotaenia (Hana) Pilg. Следует отметить, что по анатомии семян тиссовых данные практически отсутствуют. К настоящему времени имеются работы, содержащие фрагментарные сведения о строении семян лишь Taxus baccata [9, 10].

Материал был собран в Сухумском ботаническом саду, а также любезно прислан Кармазиным Р.В. (Львовский ботанический сад) и Цун-Чен Ингом (Институт ботаники, Китай). Постоянные препараты семенных оболочек готовили по модифицированной методике приготовления шлифов [10]. Фотографии семян получены с помощью сканирующего электронного микроскопа TeslaBS-300. При сравнительном морфологическом исследовании семян учитывали следующие их признаки: размеры, форма, цвет, консистенция, характер поверхности, форма и размеры омфалоция, размеры ариллуса (кровельки).

По морфологическому строению семена четырех видов тисса и ложнотисса сходны в значительной степени. Семена у них средних размеров (5–7 × 5–6 мм), овальнояйцевидные, светло- или темно-коричневые с красноватым отливом, гладкие, матовые (блестящие у Taxus baccata), с двумя–четырьмя продольными ребрами. Микропилярный конец семени представлен коротким острием. Омфалодий – в виде крупного эллиптического углубления, окаймленного валиком (рис. 1). Высота валика варьирует – очень высокий у T. canadensis и практически не выражен у T. media. У последнего форма омфалодия в виде ромба с закругленными углами. У T. canadensis, T. cuspidata и T. media по окружности семени на высоте 3 мм от его основания проходит выпуклый валик, соответствующий границе обрастания семени ариллусом.

Рис. 1. Внешний вид омфалодия семени Taxus canadensis



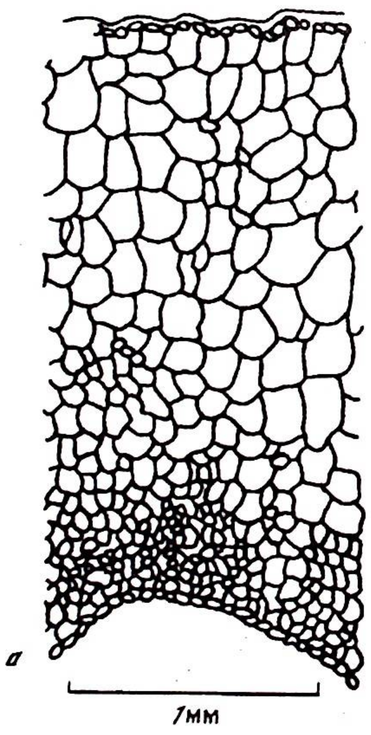


Рис. 2. Строение ариллуса (кровельки) Taxus baccata
а – поперечный срез, *б* – эпидерма, *в* – проводящий пучок

У данных видов семена снаружи окружены красным ариллусом (у Pseudotaxus белым). Высота его достигает 2/3 длины семени, у Taxus baccata ариллус превышает длину семени. Ариллус у тисса закладывается еще в неопыленных семяпочках, однако интенсивно начинает развиваться только после опыления [11]. На ранних этапах развития его клетки хлорофиллоносны, на более поздних стадиях в них накапливается таннин. Зрелый ариллус имеет толщину до 2,5 мм и включает в себя 25 слоев крупных клеток, размерами 120 × 100 мкм, заполненных клеточным соком (рис. 2, *а*). Причем клетки, расположенные под наружным эпидермисом, изодиаметричны, а расположенные глубже уплощены. Во внутренней части паренхимы кровельки выделяются единичные механические клетки с утолщенными стенками. Наружный эпидермис несет немногочисленные устьица (6 на 1 мм^2 поверхности) (рис. 2, *б*). В халазальной части ариллуса проходит проводящая система (рис. 2, *в*).

О происхождении ариллуса до сих пор существует несколько точек зрения. Дис. Култер. В. Лэнд [12] считали, что ариллус эквивалентен саркотесте, наружному мясистому слою семенной оболочки. Однако, по мнению Р. Флорина [13], ариллус имеет вторичное происхождение, а не интегументальное. Д. Андре [14], Дис. Лузе [11] рассматривают его как вторичный интегумент, имеющий листовое происхождение. А. Хейнович [9] пишет, что семяпочка тисса имеет один интегумент, основание которого развивается в ариллус. Мы придерживаемся точки зрения Д. Андре [14] и Дис. Лузе [11].

Строение семян и ариллуса у Torreya nucifera значительно отличается от такового у видов тисса. У Taxus в макростробиле образуется только одна семяпочка, а у Torreya обычно бывает их две, иногда четыре или шесть. Зрелые семена торреи значительно крупнее, чем у тисса и их длина достигает 3–4 см. Семена овальные или широкоовальные, с более мощным, чем у тисса ариллусом, окраска которого зеленовато-оливковая с пурпурными полосками или пурпурная. Ариллус обрастает семя полностью. Развитие ариллуса у торреи сходно с таковым у Amentotaxus. Благодаря вставочному росту нижней части ариллуса его верхняя свободная часть выносится кверху, а разросшаяся нижняя – облекает семя и срастается с интегументом. Причем срастание ариллуса с интегументом происходит только у торреи и аментотаксуса. По всей длине зрелого ариллуса проходят проводящие пучки, которые, горизонтально ветвясь, пересекают также склеро- и эндотесту. Семена у Amentotaxus argotaenia в значительной степени отличаются по морфологии от всех изученных тиссовых. Семена у него крупные до 1 × 2 см, эллипсоидальные, светло-желтые, шершавые, матовые. Микропилярный конец семени в виде короткого острия, омфалодий не выражен.

Сравнительно-анатомические исследования зародыша и эндосперма у всех изученных тиссовых показали большое сходство этих структур. В эндосперме выделяются периферический слой, состоящий из мелких округлых клеток (70 × 80 мкм), лишенных запасных веществ, покрытых толстой кутикулой (рис. 3, *а*), и запасающая ткань, сложенная относительно более крупными клетками (до 100 × 60 мкм), заполненными жировыми каплями, крахмальными и алейроновыми зернами (рис. 3, *б*). У торреи эндосперм руминированный в результате своеобразного развития семяпочки, на ранних этапах развития которой делятся только несколько небольших участков женского гаметофита. Это и приводит к образованию неравномерной поверхности, называемой руминированный эндосперм [15]. Подобное явление было обнаружено и у некоторых ископаемых видов [16].

Зародыш у изученных тиссовых занимает весьма незначительный объем семени и достигает 0,5 × 0,2 мм. Этот факт, по мнению А. Мартина [17], свидетельствует о наименее эволюционно продвинутом типе строения зародыша, причем наиболее примитивным является кеглеобразный зародыш торреи, несущий две слаборазвитые семядоли. У других изученных тиссовых зародыши имеют семядоли длиной до 0,2 мм. Высота апекса зародыша 30–50 мкм, длина корневого чехлика 60–80 мкм. Под эпи-

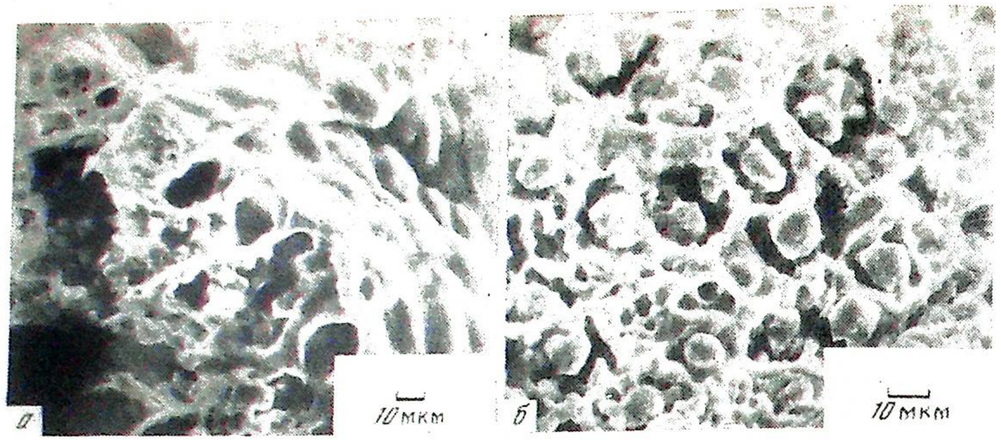


Рис. 3. Строение эндосперма Torreya nucifera
а – поперечный срез периферического слоя эндодермы, *б* – поперечный скол запасающей ткани

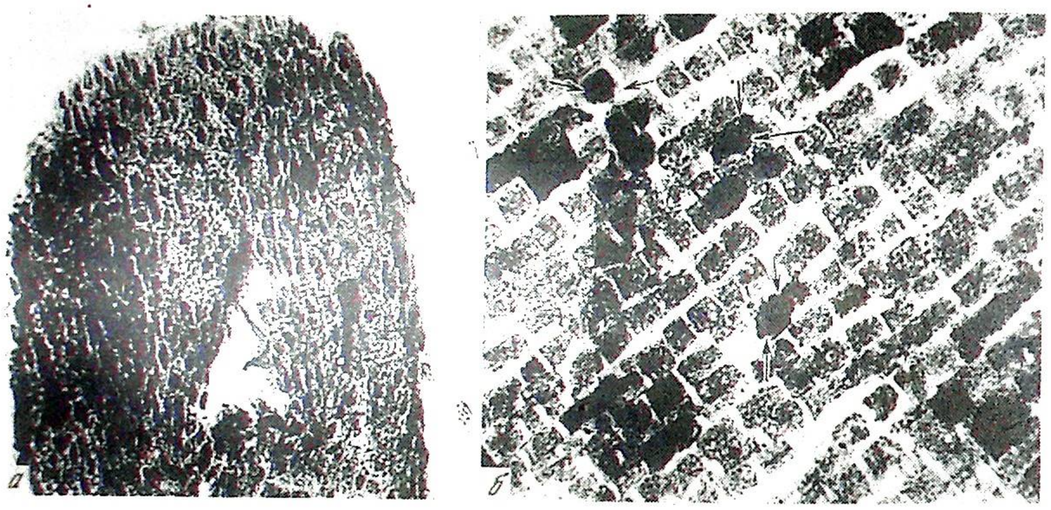


Рис. 4. Секреторные включения в тканях зародыша Taxus baccata
а – включения в семядолях (7×6,3), *б* – включения в теле зародыша (7×40)

дермой зародыша у видов тисса встречаются железы, представляющие собой разросшиеся по типу млечников клетки. Содержимое их представлено красно-коричневыми таннинами (рис. 4, *а*, *б*).

Семенная оболочка у исследованных тиссовых состоит из трех слоев: наружного – экзотесты, среднего – мезотесты (склеротесты) и внутреннего – эндотесты. Экзотеста у видов тисса и ложнотисса сложена тремя слоями каменистых клеток, размерами до 25 × 40 мкм, и имеет толщину около 120 мкм. Наружный эпидермис экзотесты покрыт толстой кутикулой и состоит из плотно примыкающих друг к другу клеток, заполненных темноокрашенным зернистым содержимым (флобафенами). Углы их стенок своеобразно утолщены. Под эпидермисом расположены два субэпидермальных слоя кубических, вытянутых в радиальном направлении клеток (рис. 5, *а*, *б*). У Torreya nucifera и Amentotaxus argotaenia экзотеста не выражена. Под ариллусом непосредственно лежит склеротеста, наружный слой которой представлен палисадными клетками. Сходное строение семенной оболочки с торреей имеют виды головчатотисса [10].

Мезотеста у видов тисса и ложнотисса имеет толщину до 240 мкм и сложена 13 рядами толстостенных каменистых клеток, размерами в среднем 50 × 25 мкм. Их

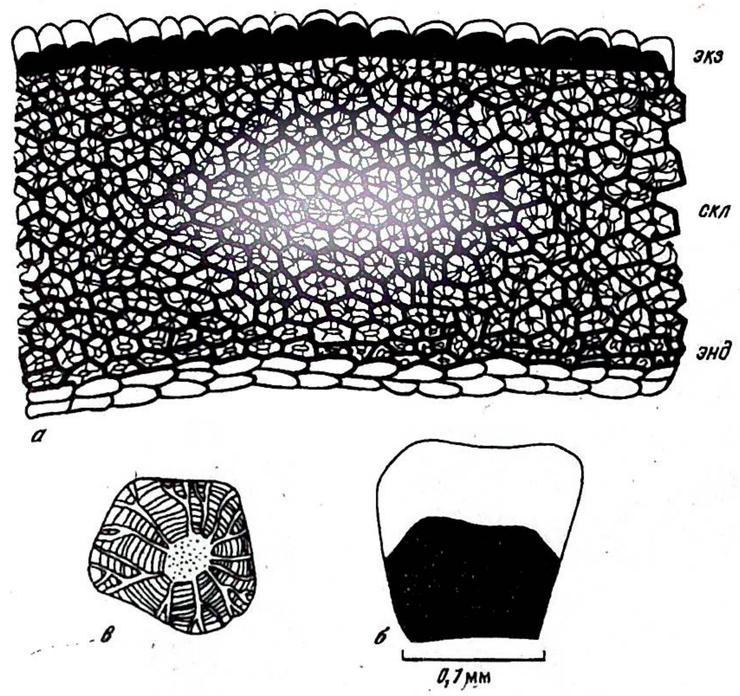


Рис. 5. Поперечный срез семенной оболочки Taxus baccata
а – строение семенной оболочки, *б* – клетка экзотесты, *в* – клетка склеротесты, *экз* – экзотеста, *скл* – склеротеста, *энд* – эндотеста

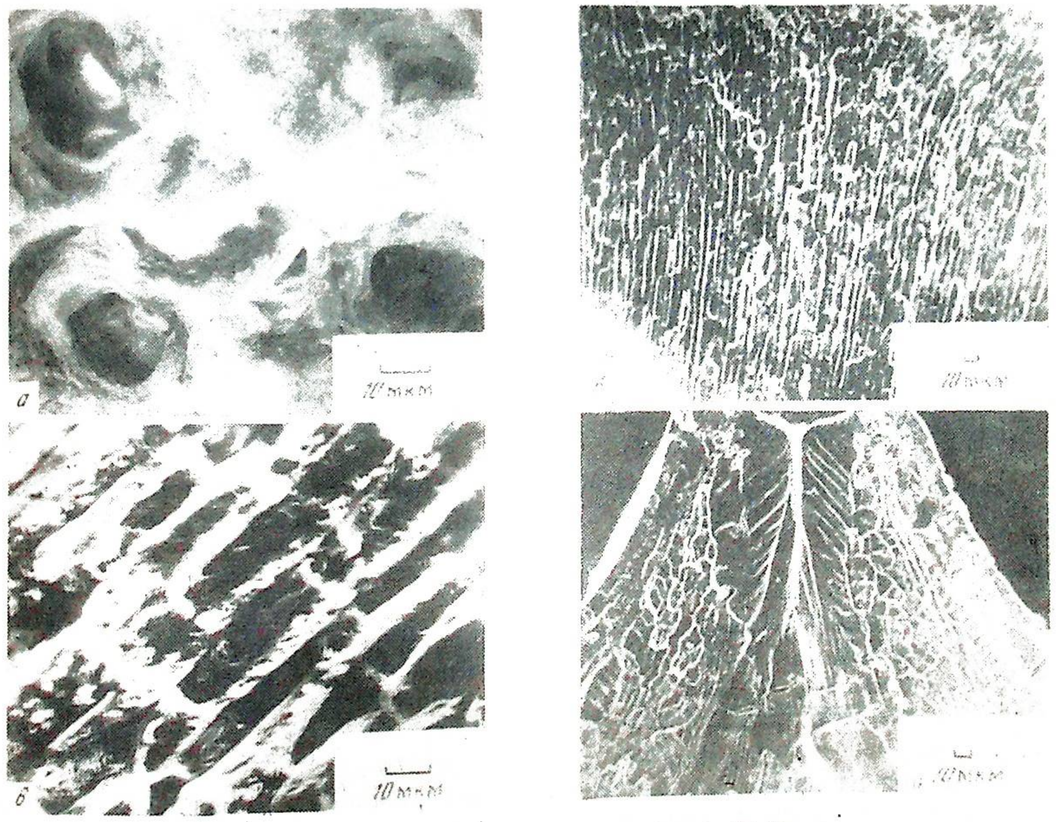


Рис. 6. Поперечный скол склоротесты Torreya nucifera (*А*), Taxus baccata (*Б*, *В*)
а – скол средней части; *б*, *в* – скол омфалодия, *г* – скол микропилярной части

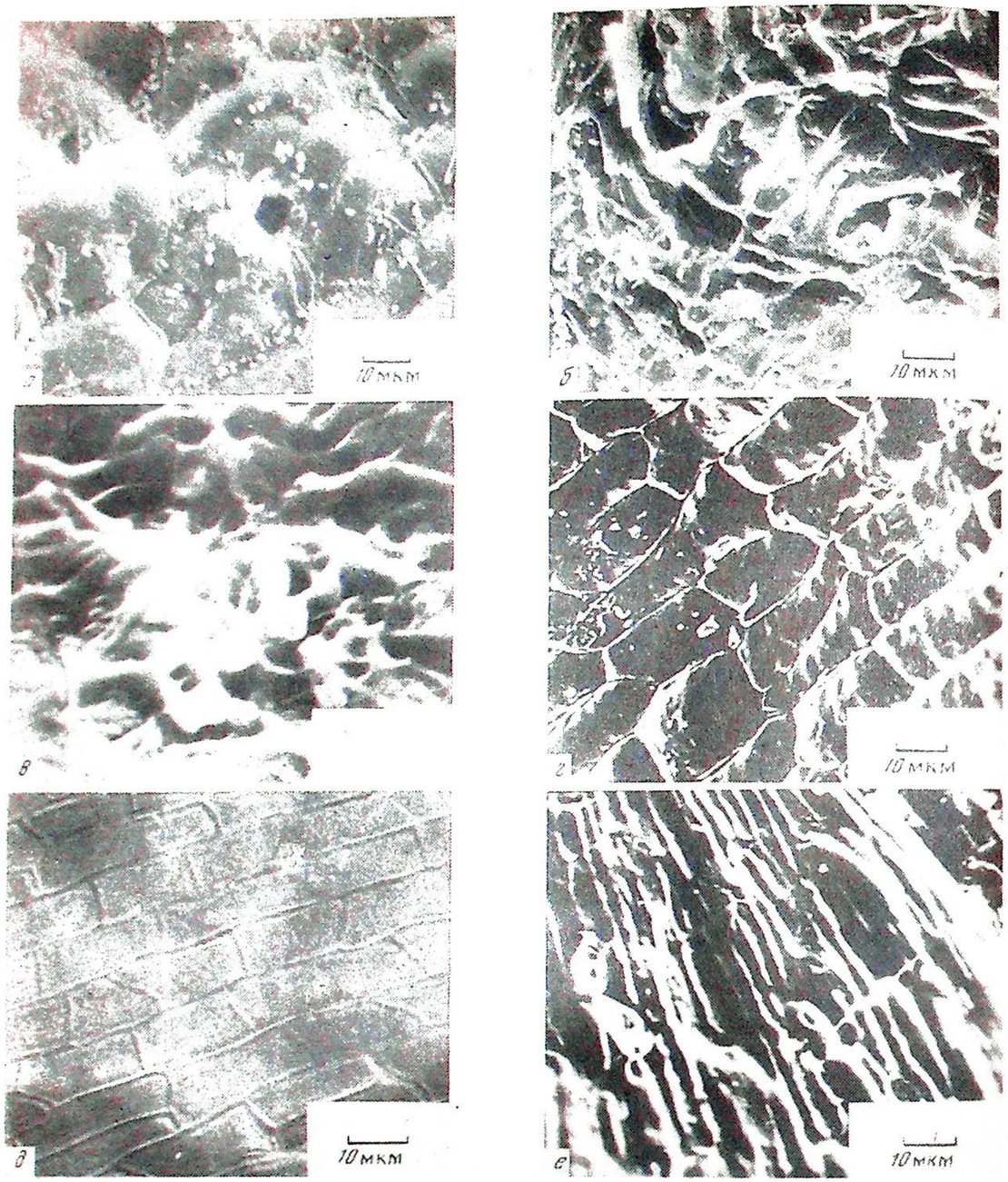


Рис. 7. Ультраскульптура ариллуса (*а–в*), экзотесты (*г–д*) и эндотесты (*е*)
а, д – Pseudotaxus chienii, *б* – Torreya nucifera, *в* – Amentotaxus argotaenia, *е* – Taxus baccata

стенки пронизаны сильно ветвящимися поровыми каналами, диаметром 2–4 мкм. В полостях склеренхимных клеток имеются округлые включения (меланины), диаметром 15 мкм (рис. 5, *а*, *в*). На поперечном сечении мезотесты у этих видов видны швы, проходящие по центральной линии ребер, выступающих из каменистого слоя. У Torreya и Amentotaxus толщина мезотесты достигает 1,5 мм и сложена 18–20 рядами толстостенных каменистых изодиаметрических клеток (рис. 6, *а*). Эндотеста у всех видов представлена в виде сухой тонкой кожицы толщиной до 15 мкм и состоящей из трех слоев тонкостенных клеток. В халазальной части семени склеро- и эндотесту пересекают проводящие пучки, которые у видов тисса тянутся почти до микропилярного конца. Строение омфалодия и микропилярной верхушки у тиссовых значительно отличается от строения остальной части семенной оболочки. Омфалодий на поперечном срезе сложен пятью рядами узких, сильно вытянутых в продольном направлении склеренхимных клеток, длиной до 200 мкм, стенки которых пронизаны многочисленными перфорациями (рис. 6, *б*, *в*). Микропилярная часть семенной оболочки на срезе представлена тремя слоями клеток экзотесты, одним слоем клеток мезотесты и одним слоем вытянутых в радиальном направлении косорасположенных клеток, замыкающих микропиле (рис. 6, *г*).

Детальное исследование ультраскульптуры поверхности ариллуса и слоев семенной оболочки показало, что изученные тиссовые различаются в значительной степени. Поверхность ариллуса у видов тисса и ложнотисса волнистая, сложена выпуклыми прямоугольными клетками и немногочисленными глубокопогруженными устьицами (рис. 7, *а*). Поверхность ариллуса у торреи неравномерно-ячеистая с округлыми восковыми бугорками (рис. 7, *б*). У Amentotaxus скульптура ариллуса волнистая, сплошь покрыта микробугорками, диаметром 5–10 мкм, усеянными микроволосками (рис. 7, *а*).

Поверхность экзотесты у видов тисса сложена выпуклыми прямоугольными клетками (рис. 7, *г*), в то время как у ложнотисса экзотеста менее рельефна и представлена плоскими продольно вытянутыми клетками (рис. 7, *д*). Поверхность эндотесты длинноборозчатая, сложена вытянутыми узкими клетками, у которых выступающая часть антиклинальных стенок сильно утолщена и полость клетки видна как борозда (рис. 7, *е*).

Таким образом, проведенные анатомо-морфологические исследования семян тиссовых показали, что по строению эндосперма и зародыша виды сем. Taxaceae в значительной степени сходны. Исключение составляет Torreya, которая имеет руминированный эндосперм и слабо развитый кеглеобразный зародыш. Морфология, анатомия и ультраскульптура слоев семенной оболочки и ариллуса у видов тисса не имеют существенных различий. По строению коры [18] и кариотипа [1] эти виды также обнаруживают большое сходство, подтверждая гипотезу о географических изолятах тисса [3]. Pseudotaxus chienii проявляет большое сходство с видами Taxus по анатомо-морфологическому строению ариллуса и семенной оболочки, отличаясь от них лишь окраской ариллуса и ультраскульптурой экзотесты. В то время как виды Torreya и Amentotaxus значительно отличаются от Taxus и Pseudotaxus особенностями развития ариллуса, анатомией, морфологией и ультраскульптурой семенных покровов. Торрея и аменотаксус сходны между собой по степени обрастания семени ариллусом и степени срастания ариллуса с интегументом, а также по анатомическому строению мезотесты.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Кобузов Г.М., Муратова Е.Н.* Современные голосеменные. Л.: Наука, 1986. 191 с.
2. *Черепанов С.К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 509 с.
3. *Ругузов И.А.* Биоэкологические особенности тисса ягодного в связи с распространением и культурой: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Нальчик, 1974. 25 с.
4. *Nakai T.* Indigenous species of conifers and taxads of Korea and Manchuria and their distribution // Bull. Forest Soc. Korea. Tokyo, 1938. P. 1–29.
5. *Chuang T., Hu W.* Study of Amentotaxus argotaenia (Hance) Pilger // Bot. Bull. Acad. Sin. 1963. Vol. 4. P. 10–14.
6. *Тахтаджян А.Л.* Высшие таксоны сосудистых растений, исключая цветковые // Проблемы палеоботаники. Л.: Наука, 1986. С. 135–142.
7. *Xi Yi-zhen.* Ultrastructure of pollen exine in Amentotaxus Pilger and its significance in taxonomy // Acta phytotaxon. Sin. 1986. Vol. 24. P. 439–442.
8. *Xi Yi-Zhen.* Studies on pollen morphology of Taxaceae of China // Ibid. P. 247–252.
9. *Hejnowich A.* Cis pospolity. Taxus baccata L. W-wa; Poznan: Panstw. wyd wo nauk., 1975. 65 s.
10. *Tarbaeva V.M.* Comparative seed anatomy and seed coat ultrasculpture in gymnosperms. Syktyvkar: Geonauka, 1990. 23 p.

11. *Loze J.* Etude de l'ontogénes de apparèie reproducteur femelle de l'if Taxus baccata // Rev. cytol. biol. veget. 1965. Vol. 28. P. 211–256.
12. *Coulter J., Land W.* Gametophyte and embryo of Torreya taxifolia // Bot. Gaz. 1905. Vol. 39. P. 161–178.
13. *Florin R.* Evolution in Cordaites and Conifers // Acta hort. berg. 1951. Vol. 15. P. 285–388.
14. *Andre D.* Contribution a l'etude morphologique du cône femelle de quelques gymnospermes (Cephalotaxacees, Juniperoidees, Taxacees) // Natur. Monsp. 1956. Vol. 8. P. 3–35.
15. *Favre-Duchartre M.* Contribution a l'etude de la reproduction sexuèe chez Torreya californica // C.r. Acad. sci. 1962. Vol. 255. P. 3208–3210.
16. *Singh H.* Embryology of gymnosperms // Encyclopaedia of plant anatomy. B.; Stuttgart: Borntraeger, 1978. Bd. 10(2).
17. *Martin A.* The comparative internal morphology of seeds // Amer. Midl. and Natur. 1946. Vol. 36. P. 513–660.
18. *Лотова Л.И.* Анатомия коры хвойных. М.: Наука, 1987. 152 с.

Институт биологии КНЦ УрО РАН, Сыктывкар

SUMMARY

Tarbaeva V.M. **Structure of seeds and seed coats in species of Taxaceae**

The comparative anatomy and morphology of seeds und ultrasculpture of seed coats in 7 species from 4 genera of Taxaceae Gray were studied. These species except Torreya are considerably similar in the structure of endosperm and embryo. Species within genera Taxus are similar in anatomy and ultrasculpture of seed coats and coverings. The species of Torrey and Amentotaxus differ from those of Taxus in many seed characteristics, while Pseudotaxus is similar to Taxus in these features.

УДК 582.739

© В.В. Ворончихин, 1994

АНАТОМИЯ И УЛЬТРАСТРУКТУРА СЕМЕННОЙ КОЖУРЫ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА CORONILLA

В.В. Ворончихин

Анатомия и ультраструктура семенной кожуры у различных родов сем. Fabaceae Lindl., как уже указывалось в литературе [1–3] и подтверждено нами [4, 5], являются ценными диагностическими признаками, с помощью которых можно различать роды, секции и виды. Чаще всего исследователи обращались к таксонам с большим числом видов. Значительно меньше уделялось внимания родам с малым числом видов, таким, как Cicer L., Coronilla L., Melilotus Mill. и др.

Наше исследование посвящено изучению структур спермодермы представителей немногочисленного рода Coronilla L., насчитывающего около 15 видов, из них 9 видов во "Флоре СССР". Они относятся к трем секциям и различаются, главным образом, по жизненным формам и морфологии цветков. Произрастают они на различных широтах и в разных климатических зонах. Морфология плодов довольно сходна у представителей всех трех секций рода.

С помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ), системы Hitachi-405A нами изучена спермодерма 8 видов представителей рода Coronilla, относящихся ко всем 3 секциям.

Цель работы заключалась в выявлении достоверных признаков строения ультраструктуры и ультраструктуры спермодермы, которые могут быть использованы как диагностические в пределах данного рода.

Предварительную обработку материала проводили по обычной для сканирующих микроскопов методике.

Поверхность семян выражена бугорками различной формы и размеров, сросшимися в многоугольники, образующими мелкосетчатый или сетчатый рисунок. Иногда заметны устьица.

Эпидерма на поперечном срезе представлена узкими тонкостенными клетками, вытянутыми в радиальном направлении. Иногда клетки разновысокие или клиновидные, постепенно расширяющиеся по направлению к поверхности семени.

Гиподерма представлена 1–2 слоями клеток либо очень слабо выражена. Клетки гиподермы округлопрямоугольные, почти квадратные, узкие, толстостенные; вытянуты в тангентальном направлении, иногда хорошо выражены скульптурные элементы. Индекс эпидерма/гиподерма – 2–3/1. По высоте клетки гиподермы относятся к клеткам эпидермы как 1:2,5:9. Клетки дериватов интегументальной паренхимы рыхлые, расположены в несколько слоев. Клетки ее тонкостенные или толстостенные, сравнительно крупные, обычно заполнены содержимым.

Секция 1. Emerus Desv.

1. C. emeroides Boiss. et Sprun. – Вязель эмеровый

Поверхность семян представлена бугорками, формирующими мелкосетчатый рисунок. Эпидерма на поперечном срезе представлена крупными, тонкостенными клетками, удлиненными в тангентальном направлении или почти квадратными (рис. 1, *а*).

Гиподерма представлена довольно крупными клетками, почти квадратными или вытянутыми в тангентальном направлении, толстостенными, с хорошо выраженными скульптурными элементами (рис. 1, *б*). Индекс эпидерма/гиподерма – 3/1. По высоте клетки гиподермы относятся к клеткам эпидермы как 1:2,5. Клетки дериватов интегументальной паренхимы хорошо выражены, располагаются в несколько слоев, толстостенные, рыхлые.

Секция 2. Coronilla Benth. et Hook.

2. C. coronata L. – Вязель увенчанный

Поверхность семян сформирована бугорками, образующими мелкосетчатый рисунок поверхности. Устьица не выражены (рис. 1, *б*).

На поперечном срезе эпидерма представлена узкими, тонкостенными клетками, вытянутыми в радиальном направлении (рис. 1, *в*).

Гиподерма на поперечном срезе представлена толстостенными клетками различной формы, вытянутыми в тангентальном направлении (рис. 1, *в*). Индекс эпидерма/гиподерма – 2/1. По высоте клетки гиподермы относятся к клеткам эпидермы как 1:8. Клетки дериватов интегументальной паренхимы расположены в несколько слоев, довольно толстостенные, рыхлые, заполнены содержимым.

3. C. monantha Scop. – Вязель одноцветковый

Поверхность семян представлена многочисленными сросшимися бугорками, которые образуют своеобразный сетчатый рисунок, на поверхности клеток обычно выражены эпикутикулярные тяжи (рис. 1, *г*). Эпидерма на поперечном срезе представлена удлиненными в радиальном направлении разновысокими клетками (рис. 1, *д*).

Гиподерма слабо выражена, представлена почти округлоквадратными толстостенными клетками (рис. 1, *д*). Индекс эпидерма/гиподерма – 3/1. По высоте клетки гипо-

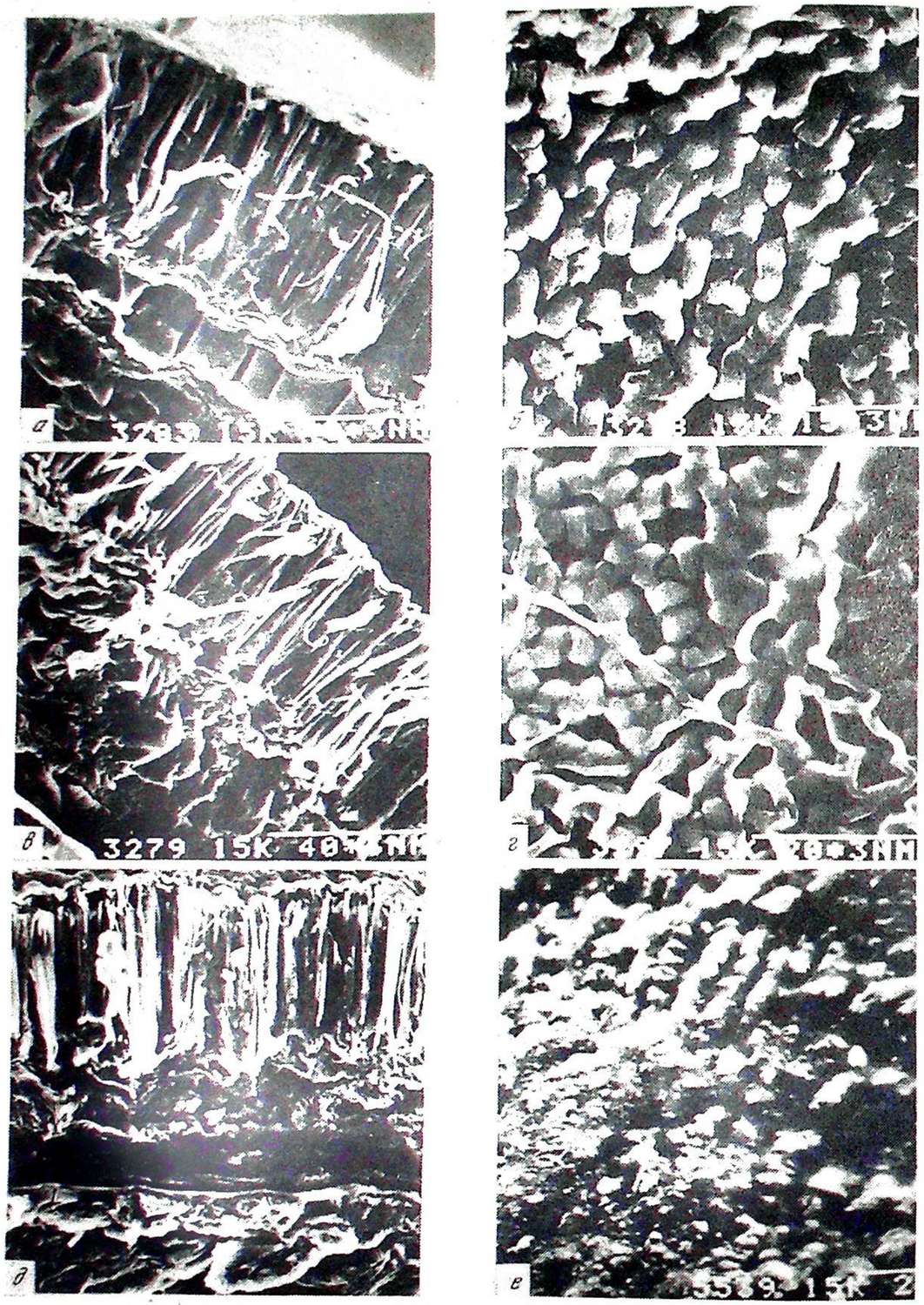


Рис. 1. *а* – Coronilla emeroides – скол (×750); *б* – C. coronata – поверхность семенной кожуры (×2000); *в* – C. coronata – скол (×750); *г* – C. monantha – поверхность семенной кожуры (×1500); *д* – C. monantha – скол (×750); *е* – C. orientalis поверхность семенной кожуры (×1500)

дермы относятся к клеткам эпидермы как 1:9. Наружная часть дериватов интегументальной паренхимы представлена довольно рыхлыми клетками, внутренняя часть состоит из сильно спрессованных клеток с почти неразличимыми полостями. У данного вида наблюдаются сильно сдавленные элементы внутреннего интегумента, ограниченного кутикулярной пленкой.

По нашим данным, этот вид сильно отличается от C. coronata по структуре поверхности семени, строению эпидермальных клеток и по строению дериватов интегументальной паренхимы. Кроме того, у C. monantha в семенной кожуре наблюдаются остатки клеток внутреннего интегумента.

4. C. orientalis Mill. – Вязель восточный

Поверхность семян образована бугорками, неравномерно сросшимися между собой (рис. 1, *е*).

Эпидерма на поперечном срезе представлена тонкостенными клетками, вытянутыми в радиальном направлении.

Гиподерма представлена толстостенными клетками, удлиненными в тангентальном направлении. Индекс эпидерма/гиподерма – 3/1. По высоте клетки гиподермы относятся к клеткам эпидермы как 1:3,5. Клетки дериватов интегументальной паренхимы довольно рыхлые.

5. C. balansae (Boiss.) Grossh. – Вязель Баланзы

Поверхность семян представлена бугорками, которые, сливаясь между собой, образуют мелкосетчатый или многоугольный рисунок (рис. 2, *а*).

Клетки эпидермы на поперечном срезе тонкостенные, вытянутые в радиальном направлении. У данного вида они слегка клиновидные, так как постепенно расширяются по направлению к поверхности семени. Индекс эпидерма/гиподерма – 3/1. По высоте клетки гиподермы относятся к клеткам эпидермы, как 1:6 (внешний слой гиподермы). Клетки дериватов интегументальной паренхимы сравнительно крупные, тонкостенные, расположены рыхло и заполнены питательными веществами.

6. C. latifolia (Hazsl.) Jav. – Вязель широколистный

Поверхность семян представлена многочисленными бугорками, которые, срастаясь, образуют своеобразную структуру (рис. 2, *б*).

Эпидерма на поперечном срезе представлена узкими тонкостенными клетками, вытянутыми в радиальном направлении (рис. 2, *в*).

Гиподерма представлена одним слоем округлопрямоугольных клеток со слабо утолщенными стенками (рис. 2, *в*). Индекс эпидерма/гиподерма – 2/1. По высоте клетки гиподермы относятся к клеткам эпидермы как 1:5. Клетки дериватов интегументальной паренхимы рыхлые, расположены в несколько слоев. Стенки клеток утолщены, клетки крупные, заполнены содержимым.

7. C. varia L. – Вязель пестрый

Поверхность семян определяется сетчато-струйчатым рисунком, образованным за счет кутикулярных валиков, образующихся в местах стыка эпидермальных клеток (рис. 2, *г*).

Эпидерма на поперечном срезе представлена тонкостенными клетками, удлиненными в радиальном направлении (рис. 2, *д*).

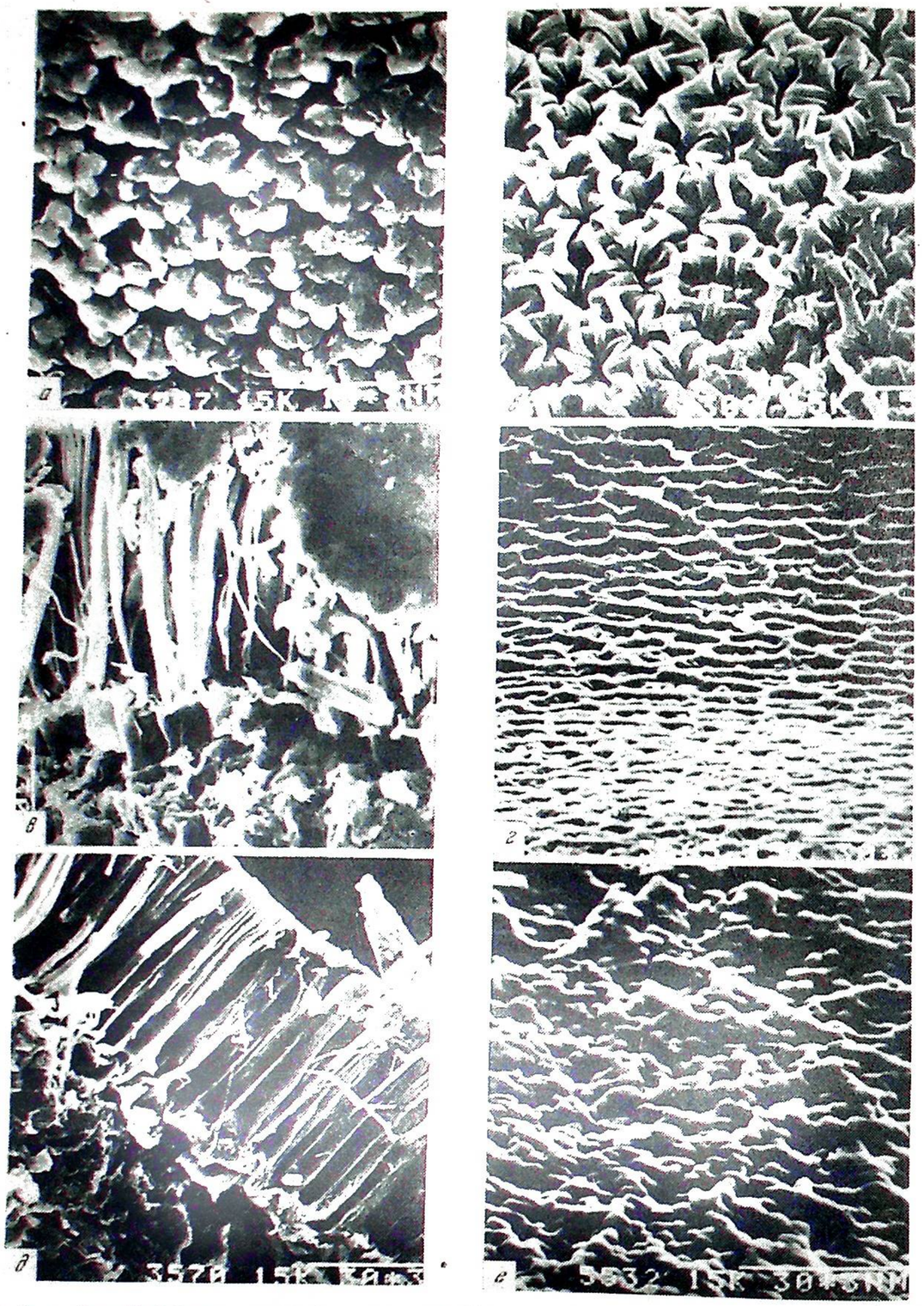


Рис. 2. *а* – Coronilla balansae – поверхность семенной кожуры (×200); *б* – C. latifolia – поверхность семенной кожуры (×1000); *в* – C. latifolia – скол (×750); *г* – C. varia – поверхность семенной кожуры (×1000); *д* – C. varia, скол (×1000); *е* – C. scorpioides – поверхность семенной кожуры (×1000)

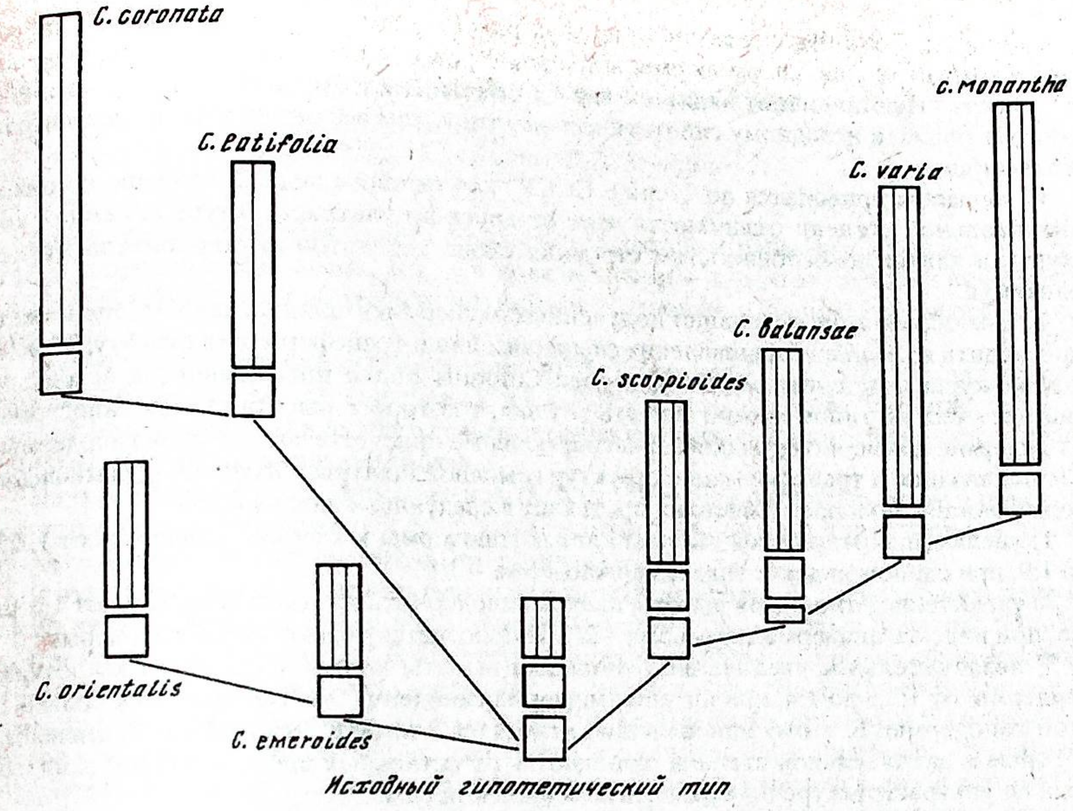


Рис. 3. Схема возможных направлений специализации структур семенной кожуры представителей рода Coronilla L.

Клетки гиподермы толстостенные, сравнительно мелкие, вытянуты в тангентальном направлении (рис. 2, *д*). Индекс эпидерма/гиподерма – 3/1. По высоте клетки гиподермы относятся к клеткам эпидермы как 1:8. Клетки дериватов интегументальной паренхимы расположены в несколько слоев, очень плотные, заполнены питательными веществами.

Секция 3. Scorpioides Benth. et Hook.

8. C. scorpioides (L.) Koch. – Вязель завитой

Поверхность семян представлена бугорками различных размеров, которые, сливаясь, образуют своеобразный рисунок (рис. 2, *е*).

Эпидерма на поперечном срезе представлена удлиненными в радиальном направлении узкими, тонкостенными клетками. Гиподерма на поперечном срезе представлена двумя слоями толстостенных клеток, вытянутых в тангентальном направлении. Индекс эпидерма/гиподерма – 3/1. По высоте клетки гиподермы относятся к клеткам эпидермы как 1:4. Клетки дериватов интегументальной паренхимы крупные, толстостенные, расположены рыхло, заполнены питательными веществами.

Таким образом, нами установлено, что для представителей рода Coronilla важными достоверными отличительными признаками являются: 1) тип поверхности семени, 2) анатомические особенности строения эпидермы и гиподермы, 3) особенности строения слоев дериватов интегументальной паренхимы.

Выявлено, что монотипные секции (Emerus и Scorpioides) рода Coronilla различаются по типу поверхности семенной кожуры, по отношению высоты клеток гиподермы к клеткам эпидермы, а также по числу слоев гиподермы. Для представителей данного рода тип поверхности семенной кожуры является видовым признаком.

Секция 2. Coronilla – состоящая из двух рядов, довольно олигоморфна по анатомическому строению спермодермы и довольно разнообразна по ультраструктуре поверхности. Исключением является вид C. orientalis, который, по нашему мнению, состоит ближе к исходному гипотетическому типу, чем все остальные представители этой секции.

C. monantha приводится во "Флоре СССР" как синоним вида C. coronata, но они в значительной степени отличаются друг от друга по ультраструктуре семенной кожуры, а также по особенностям строения слоев дериватов интегументальной паренхимы.

Таким образом, на основании полученных экспериментальных данных, мы можем проследить возможные направления специализации и трансформации структур семенной кожуры. Мы считаем, что для рода Coronilla более примитивными исходным гипотетическим типом можно считать тот вид, у которого высота клеток гиподермы и эпидермы примерно одинакова, и в спермодерме присутствуют два слоя гиподермы. Специализация и трансформация структур семенной кожуры у изученных нами видов рода Coronilla, по нашему мнению, протекает в следующих направлениях:

1) увеличение отношения высоты клеток гиподермы к клеткам эпидермы от 1:2,5 до 1:9, при едином индексе эпидерма/гиподерма – 3/1;

2) увеличение отношения высоты клеток гиподермы к клеткам эпидермы от 1:5 до 1:8, при индексе эпидерма/гиподерма – 2/1. Наблюдается только 1 слой гиподермы;

3) незначительное увеличение отношения высоты клеток гиподермы к клеткам эпидермы от 1:3,5 до 1:4, при индексе эпидерма/гиподерма 3/1. Наблюдается только 1 слой гиподермы. К этому направлению относятся 2 вида: C. emeroides и C. orientalis, которые в значительной степени отличаются от остальных представителей данного рода по ультраструктуре поверхности семенной кожуры.

Схема возможных направлений специализации и трансформации структур семенной кожуры предствителей рода Coronilla приведена на рис. 3.

У изученных представителей рода ультраструктура семенной кожуры трансформируется от разнобугорчатой до мелкосетчатой и сетчатой поверхности.

По полученным материалам структур спермодермы представителей рода Coronilla современное деление на секции нам представляется весьма условным.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Corner E.J.H.* The seed of dicotyledons. L., 1976. 311 p.
2. *Gunn C.R.* Fruits and seed of Genera in the Subfamily Mimosoidese (Fabaceae). 1974.
3. *Пономаренко С.Ф.* Структурная эволюция семян бобовых (пор. Fabales Nakai): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск, 1986. 33 с.
4. *Ворончихин В.В.* Диагностическое значение признаков спермодермы у видов рода Melilotus // Бюл. Гл. ботан. сада. 1980. Вып. 158. С. 80–82.
5. *Ворончихин В.В.* Анатомия и ультраструктура семенной кожуры представителей рода Vicia // Там же. 1991. Вып. 160. С. 42–45.

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

SUMMARY

Voronchikin V.V. **The anatomy and the ultrastructure of the seed coat in some of representatives genus Coronilla and in relation to systematics.**

The paper presents the results of the seed-coat anatomy and ultrastructure analysis in some species of the genus Coronilla L. in ralation to their systematics.

УДК 581.14:582,682.2

© В.А. Кукушкин, В.В. Карпачев, 1994

ЭТАПЫ ОРГАНОГЕНЕЗА ЯРОВОЙ ФОРМЫ РАПСА

В.А. Кукушкин, В.В. Карпачев

Изучение этапов органогенеза в онтогенезе растений рапса представляет интерес как в теоретическом плане, так и в практическом – с целью определения сроков необходимого вмешательства при оптимизации условий выращивания сортов-интродуцентов.

Исследования проводили по методике Ф.М. Куперман [1]. На I–IX этапах органогенеза образцы отбирали ежедневно, на X–XII – через 3–5 дней. Растения анализировали немедленно. Для лучшего рассмотрения под микроскопом срезы окрашивали 5%-ным спиртовым раствором йода.

Начало I этапа у рапса приходится на X, XI и XII этапы органогенеза материнского развития при формировании семян. Завершается I этап прорастанием семядольных листьев через 9–15 дней от посева (см. рисунок).

II этап начинается с формирования вегетативной сферы. В фазе первого настоящего листа в терминальной почке насчитывается три листовых зачатка, один из которых начинает отрастать. В фазе двух листьев терминальная почка сформирована 7–8 листовыми зачатками и развертываются третий и четвертый настоящие листья.

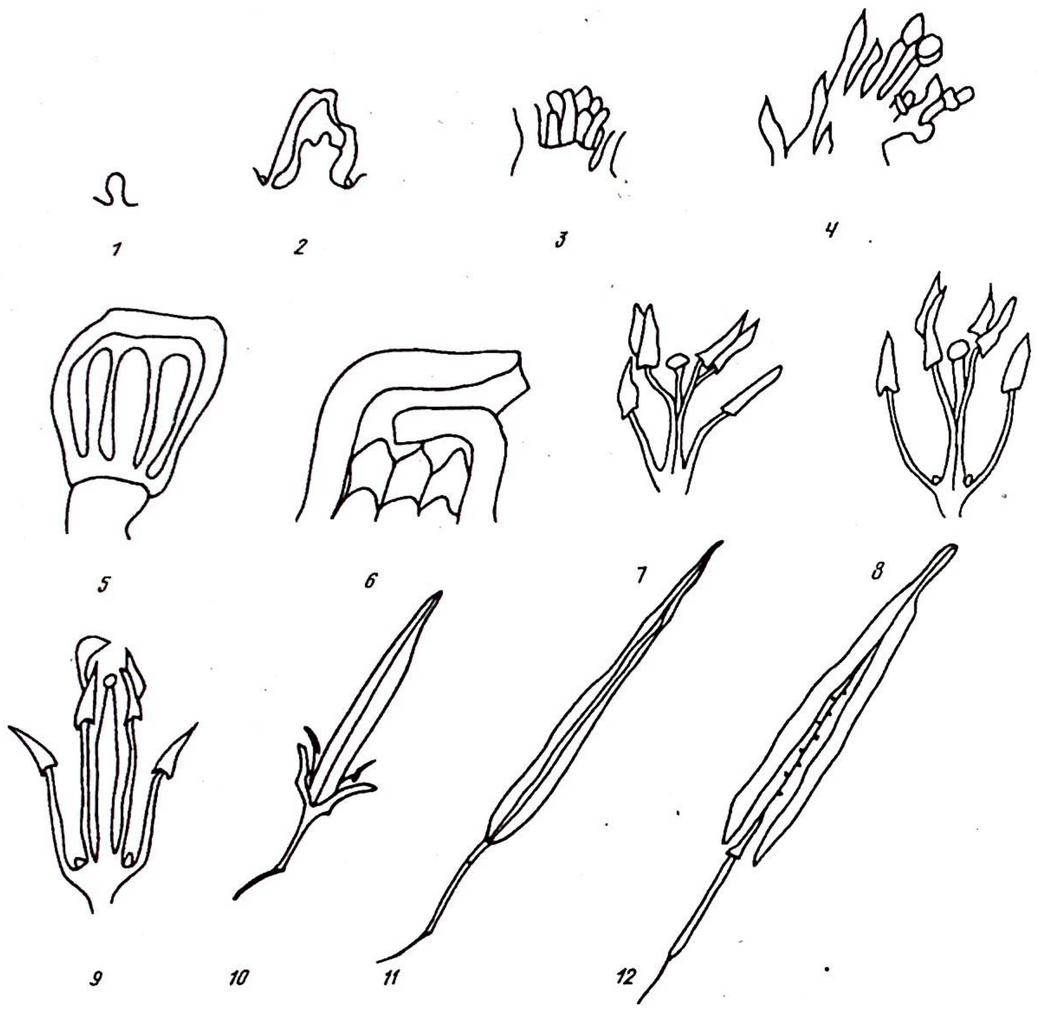
Переход к генеративному органогенезу (III этап) у рапса происходит внезапно. В начале этапа апикальная меристема резко увеличивается в размерах, становится бугристой, в пазухах листовых зачатков хорошо просматриваются примордии боковых побегов, самые крупные в базальной части. III этап у рапса совпадает по фазе с распусканием третьего настоящего листа. Этот этап органогенеза очень быстротечен. Уже в фазе трех листьев отмечается ветвление генеративных побегов, т.е. апикальная меристема находится на IV этапе.

В фазе четырех листьев (фаза розетки) идет формирование и дифференциация цветков (V этап): закладываются примордии тычинок, пестика, чашечки. Примордии лепестков формируются позднее. В фазе пяти листьев развитие цветков продолжается. В зачаточных пыльниках формируются пыльцевые гнезда, по два в каждой из тек. Хорошо выражено рыльце.

Начало VI этапа совпадает с началом стеблевания рапса. У растений сформировано шесть настоящих листьев. В пыльцевых гнездах пыльника отмечено образование микроспор. В семезачатках идет формирование мегаспор. В соцветии насчитывается до 30 бутонов. В фазе семи листьев происходит дальнейшее формирование соцветия и цветка. Высота столбика около 3 мм, на рыльце различимы папиллы. Чуть меньше столбика высота тычинок внутреннего круга. В пыльцевых гнездах идет формирование пыльцевых зерен. Лепестки венчика высотой 1,0–1,5 мм. Средняя высота растения около 30 см. Идет опадение семядольных листьев, отмирают первый и второй настоящие листья. На центральном соцветии отмечается абортирование мелких бутонов, что свидетельствует о критическом периоде в развитии растений рапса.

VII этап органогенеза сопряжен с фазой бутонизации. Столбик увеличивается до 6 мм. Пыльники тычинок расположены ниже рыльца столбика. В каждой из тек пыльника соединяются попарно, в общую полость, пыльцевые гнезда. Идет созревание пыльцевых зерен. На этом этапе венчик цветка выступает за пределы чашечки.

VIII этап. Продолжается созревание пыльцевых зерен и зародышевого мешка. Пыльники тычинок внутреннего круга располагаются выше рыльца столбика. При раскрытии цветка они отворачиваются щелью от рыльца и устанавливаются попарно друг против друга. Лепестки венчика увеличиваются в размерах до 12 мм и принимают золотисто-желтую окраску. Бутоны распускаются.



Этапы органогенеза яровой формы рапса сорта Ханна

1 – конус нарастания на I этапе, *2* – начало формирования вегетативной сферы, *3* – переход к генеративному органогенезу, *4* – ветвление генеративных побегов, *5* – закладываются примордии тычинок, пестика, чашечки, *6* – формируются примордии венчика, в пыльцевых гнездах – формирование микроспор, в семезачатках формируются мегаспоры, *7* – этап совпадает с фазой бутонизации, столбик увеличивается до 6 мм, пыльцевые мешки располагаются ниже рыльца столбика, *8* – цветки распускаются, пыльцевые мешки тычинок внутреннего круга располагаются выше рыльца столбика, на папиллах рыльца – непроросшие пыльцевые зерна, первый день цветения, *9* – второй день цветения, на папиллах рыльца – прорастающие и непроросшие пыльцевые зерна, *10* – формирование семян, развитие и интенсивный рост стручков, *11* – накопление питательных веществ в семенах, *12* – полная спелость семян, часть стручков растрескивается, семена высыпаются

IX этап. Идут цветение, оплодотворение и образование зиготы. В первый день цветения цветок чаще опыляется пыльцой с другого цветка или растения. Вечером, при закрытии цветка, лепестки венчика прижимают пыльники тычинок к рыльцу пестика и происходит самоопыление. Через день после оплодотворения лепестки опадают, рыльце темнеет и засыхает, а столбик интенсивно удлиняется. На данном этапе органогенеза отмечается значительное осыпание цветков и завязей.

X этап органогенеза совпадает с фазой зеленого стручка. Идет формирование семян, развитие и интенсивный рост стручков.

XI этап приходится на фазу желто-зеленого стручка. Идет накопление питательных веществ в семенах.

XII этап органогенеза. Полная спелость. Цвет семян от темно-коричневого до черного. К концу этапа влажность семян падает до 10–16%. Завершается формирование семян. Апикальная меристема семян находится на I этапе органогенеза. Часть стручков растрескивается и семена высыпаются.

Таким образом, на основании проведенных исследований установлены особенности прохождения этапов органогенеза с яровой формы рапса, их связь с фенофазами.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Куперман Ф.М., Ржанов Е.И., Мурашов В.В.* и др. Биология развития культурных растений. М.: Высш. шк., 1982. 343 с.

Всероссийский научно-исследовательский и проектно-технологический институт рапса, г. Липецк

SUMMARY

Khukhushkin V.A., Karpachev V.V. **Stages of ontogeny of a spring rape variety**

Life stages of a spring rape variety were studied with the purpose of determining optimal conditions for its cultivation in the Lipetskaya province of Russia. The studies revealed 12 stages of ontogeny of the plants.

УДК 635.9:58.08

© М.Л. Орленко, 1994

ОБ ЭКСПЕРТНОЙ ОЦЕНКЕ ДЕКОРАТИВНОСТИ РАСТЕНИЙ

М.Л. Орленко

Принцип оценки эстетических свойств предметов экспертными комиссиями основывается на допущении объективного существования красоты. Вопросы экспертной оценки эстетических качеств рассматриваются в литературе в связи с произведениями архитектуры и дизайном [1, 2]. В настоящей работе была поставлена цель исследовать меру расхождения мнений отдельных лиц в отношении декоративности растений: судит ли каждый субъективно или же все суждения тяготеют к некому единому и, по всей вероятности, истинному суждению. На примере оценки сортов лилии мы хотели выяснить, существует ли общность в восприятии разными людьми декоративности растений и какого рода оценки в наибольшей степени выявляют эту общность восприятия.

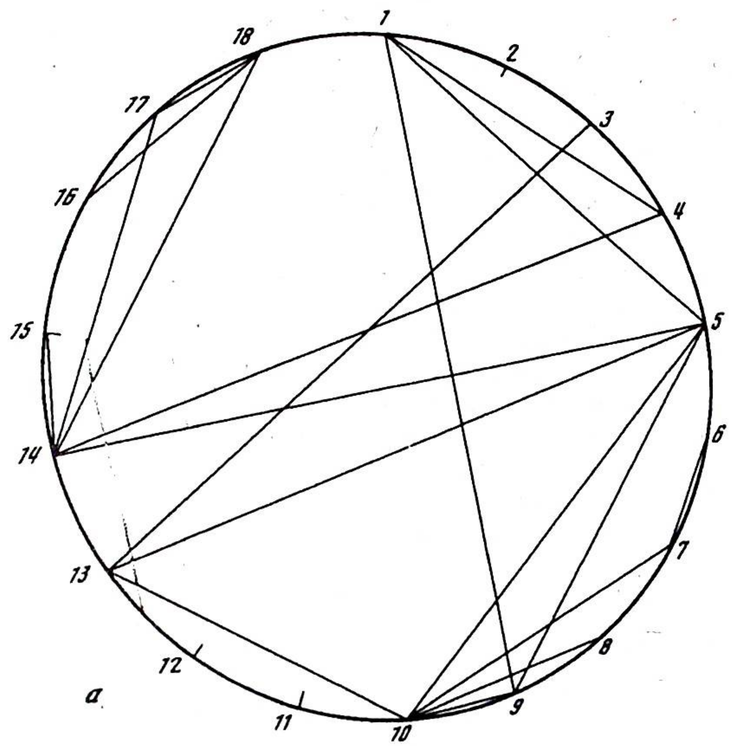
Материалом для решения этих задач послужили результаты экспертной оценки декоративности сортов, проведенной в 1990 г. Для опыта по экспертной оценке было отобрано 25 сортов азиатских гибридов: 5 сортов отечественной и 20 сортов иностранной, преимущественно американской, селекции, высаженные в открытый грунт осенью 1987 г. В период проведения эксперимента эти сорта находились в фазе массового цветения.

В опыте приняли участие 18 человек, из них двое – преподаватели кафедры садово-паркового строительства Московского государственного университета леса, девять – студенты 2-го курса этой же кафедры, семеро – сотрудники отдела декоративных растений ГБС им. Н.В. Цицина РАН.

Участникам опроса было предложено дать сортам оценки по шести признакам: общая эстетическая оценка, общие пропорции растения, окраска цветка, форма цветка, форма соцветия, окраска стебля и листвы. Все они оценивались по десятибалльной шкале. Признак "общая эстетическая оценка" отражает общую гармонию растения, т.е.насколько органично сочетаются все его части. Введение обобщающей характеристики обусловлено тем, что гармонизирующее начало может быть самым неожиданным. Например, оно может заключаться в сочетании ярко-зеленой блестящей листвы с чисто-желтыми без крапинок лепестками или в совпадении цвета крапинок и бутонов. Частные сочетания признаков всегда восходят к цельному облику растения, к оценке его декоративности. Пять последних признаков характеризуют частные сочетания цветов или размеров, иначе говоря, – частные проявления гармонии. Суммарная оценка рассчитана как округленное значение средней арифметической по всем шести признакам.

В работе исследуется степень сходства мнений экспертов, выраженных в суммарных и общеэстетических оценках взятых сортов лилий.

При статистической обработке данных по экспертной оценке сортов был использован метод ранговой корреляции по Спирмену. Этот метод был разработан спе-



Ранговые корреляции между суммарными (*а*) и общеэстетическими (*б*) оценками сортов

Номера экспертов: *1–9* – студенты; *10, 11* – преподаватели; *12–18* – сотрудники ГБС. Приведены все значимые связи (>0,35)

циально для расчетов, связанных с балльными оценками, а в области декоративного цветоводства применялся Г.Н. Зайцевым [3] для подбора экспертной группы по оценке сортов гелениума.

Для определения меры сходства оценок были рассчитаны две матрицы парных ранговых корреляций. В первую очередь были проанализированы парные корреляции по суммарным оценкам. Оказалось, что все участники эксперимента разделились на две группы: в первую вошли пять сотрудников сада, во вторую – почти все студенты, и преподаватели и один сотрудник сада (см. рисунок, *а*). Внутри групп преобладают положительные корреляционные связи, из них большое число значимых, между лицами из разных групп преобладают отрицательные корреляционные связи. Оценки одного сотрудника и одного студента не имеют ни с кем значимых корреляционных связей, однако по соотношению положительных и отрицательных корреляций очевидно их тяготение к первой и второй группам соответственно. В данном случае проявилось различие между двумя подходами к оценке декоративных растений.Если цветоводы, как правило, тщательно рассматривают каждое отдельное растение, обращают внимание на тонкие детали окраски и формы, то цветоводы-озеленители судят о сорте, прежде всего, по его способности образовывать устойчивый цветовой аспект в сложных композициях, фитодизайнах.

Другую картину дает анализ коэффициентов корреляции по признаку "общая эстетическая оценка" (см. рисунок, *б*). При сохранении большинства значимых корреляционных связей внутри двух означенных выше групп появляется большое число значимых связей между лицами разных групп, так что разделение на группы исчезает. Отрицательные коэффициенты корреляции единичные, значимые отрицательные связи отсутствуют. В целом, степень совпадения оценок по второй матрице заметно выше, чем по первой. По всей вероятности, суммарная оценка вскрывает аналитические теоретические установки эксперта, тогда как общая эстетическая оценка отражает более непосредственное эмоциональное отношение эксперта к сорту. При этом, несмотря даже на то что эмоциональные оценки преломляются через призму характеров, вкусов, настроений оценивающих лиц и очень различны, у большинства людей существует несомненная общая основа в восприятии декоративности растений. Анализ двух корреляционных матриц свидетельствует в пользу оценки по общему впечатлению в сравнении с суммарной оценкой. Однако при оценке в открытом грунте важно предоставить эксперту возможность высказать свое суждение об области применения сорта, чтобы не утратить информации, заключающейся в суммарной оценке.

На основании приведенных исследований можно сделать следующие обобщения:

1. Корреляционный анализ данных опроса свидетельствует об общности восприятия разными лицами декоративности растений, что говорит о правомерности проведения экспертных оценок сортов.

2. Общность суждения о декоративности в наибольшей степени проявляется при использовании общей эстетической оценки, отражающей эмоциональное восприятие сорта человеком. Необходимо включать общую эстетическую оценку в число признаков, характеризующих декоративные достоинства сортов, и использовать при подборе лиц, способных работать в экспертных комиссиях.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Азгальдов Г.Г.* Теория и практика оценки качества товаров. М.: Экономика, 1982. 256 с.
2. *Зак С.Е.* Качественные изменения и структура // Вопр. философии. 1967. № 1. С. 50–58.
3. *Зайцев Г.Н.* Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М.: Наука, 1984. 424 с.

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

SUMMARY

Orlenko M.L. **On the evaluation of decorative qualities of plants**

A survey of public attitudes was carried out to determine a diversion degree in appreciation of decorative qualities of plants. The study involved 18 people who were asked to give marks to 25 lily clones according to 6 criteria. Correlation analysis showed considerable similarity in appreciating plant decorative qualities, the highest similarity being revealed in respect to the criterion of general aesthetic value reflecting a person's emotional attitude to the plant.

УДК 581.165.73

© М.Т. Кръстев, 1994

ПРОГНОЗИРОВАНИЕ УСПЕШНОСТИ ПРИВИВКИ ПО РЕЗУЛЬТАТАМ РЕНТГЕНОГРАФИЧЕСКОЙ ОЦЕНКИ ПРИВОЙНЫХ ПОЧЕК

М.Т. Кръстев

Ежегодная потребность в декоративных древесных растениях непрерывно возрастает, а следовательно, возникает необходимость выращивания большого количества однородного посадочного материала при соблюдении его производственной и экономической оправданности.

Отсутствие или недостаток многих ценных сортов и садовых форм лиственных древесных растений объясняется определенными трудностями в их размножении, прогнозировании конечных результатов прививки.

До сих пор применяется единственный способ выявления трансплантационных возможностей растений – экспериментальный. Он основывается на многолетних опытах с большим количеством повторностей, в результате которых исследователь делает выводы о хорошей или плохой трансплантации той или иной садовой формы, сорта или вида.

Учитывая, что приживаемость прививки находится в зависимости от целого ряда факторов (биологическая совместимость между прививочными компонентами, способы и сроки выполнения прививочных операций, климатические, агротехнические и др.), мы выделили один, наиболее важный – внутренняя сформированность почек, и попытались установить определенную связь между ним и приживаемостью привоя к подвою [1, 2].

Данные, полученные при рентгенографическом анализе почек и их экспериментальной проверке в качестве привоев, поддаются точному математическому анализу. Предполагая, что рассматриваемое явление приживаемости прививки и ее последующего развития относится к числу прогнозируемых, можно проводить статистическую оценку его средней нормы при помощи видоизмененной формулы, предложенной Н.Г. Смирновой [3] для оценки жизнеспособности семян по рентгенограммам:

$$L = \frac{0,5\frac{N_3}{2} + 0,75\frac{N_3}{2} + N_4}{N} \cdot 100,$$

где L – процент приживаемости пазушных почек; N – число почек в образце; N_3, N_4 – число почек, относящихся к III и IV группам развития. Почки, относящиеся к I и II группам, в расчет не принимаются, поскольку они, как правило, не дают жизнеспособных привитых растений.

Практически из заготовленного для прививки материала мы можем отобрать

Таблица 1

Показатели качества привойных почек садовой форм Cerasis vulgaris 'Rhexii'

Номер маточного растения	Число почек различных классификационных групп				Всего
	I	II	III	IV	
1	1	14	11	9	35
2	2	14	11	11	38
3	1	15	10	10	36
Всего	4	43	32	30	109

среднюю пробу и, проведя соответствующие действия (рентгенографирование, дешифрирование и в результате – разделение почек на группы), вычислить для конкретного образца возможную теоретическую приживаемость до проведеения прививочной операции.

Например, с трех маточных растений Cerasus vulgaris 'Rhexii' было взято по пять годичных побегов и по результатам дешифрирования их рентгенограмм все почки были разделены на группы по состоянию их внутреннего развития (табл. 1). Полученные данные были использованы для вычисления вероятной приживаемости прививки.

Вычисляем по формуле возможный процент приживаемости пазушных почек данного образца:

$$L = \frac{0,5\frac{32}{2} + 0,75\frac{32}{2} + 30}{109} 100 = 44,36\%.$$

Полученные результаты показывают, что садовая форма Cerasus vulgaris 'Rhexii' относится к числу растений, обладающих невысокой способностью к срастанию привитых почек с подвоем. Эти данные полностью согласуются с результатами, о которых упоминает Й. Стоичков [4]. Его данные по приживаемости вишни, черешни, абрикоса и некоторых других косточковых не превышают 50–60%.

Для проверки вычисленной величины прогнозируемой приживаемости пазушных почек Cerasus vulgaris 'Rhexii' нами были взяты по 10 побегов с тех же самых маточных растений. Все почки в количестве 220 шт. были заокулированы весной способом окулировки вприклад, щитком с тонким слоем древесины, на двухлетние сеянцы Cerasus vulgaris Mill. Приживаемость учитывали осенью, по окончании вегетационного периода. Из 220 прививочных операций успешными оказались только 105, а115 не удались. Таким образом, фактическая приживаемость привойных почек составила 47,73%. Как видно, разница между предполагаемой и фактической приживаемостью невелика и составляет всего 3,37%. В данном случае можно считать, что прогноз подтвердился на 96,63%.

В течение последних 15 лет нами была проведена подобная работа с 28 интродуцентами ГБС РАН. Результаты для пяти из них представлены в табл. 2, из которой видно, что вычисленный прогноз получил экспериментальное подтверждение от 95 до 100%.

Полученные результаты показали, что предложенный метод прогнозирования приживаемости прививок на основе рентгенографического анализа привойного материала применим и для других лиственных древесных растений.

Таким образом, проведенное исследование еще раз подтвердило целесообразность и практическую необходимость применения рентгенографического анализа для изучения привойных почек.

Таблица 2

Приживаемость привойных почек некоторых декоративных древесных растений в ГБС РАН

Подвой	Привой	Число почек различных классификационных групп				
		Всего	I	II	III	IV
Acer platanoides L.	Acer platanoides 'Crimson King'	95	2	5	30	58
Aesculus hippocastanum L.	Aesculus glabra Willd.	53	9	10	19	15
Caragana arborescens Lam.	Caragana arborescens 'Pendula'	80	6	12	22	40
Sorbus aucuparia L.	Sorbus aucuparia 'Fastigiata'	60	1	3	16	40
Tilia platyphyllos Scop.	Tilia platyphyllos 'Laciniata'	51	–	1	28	22

Подвой	Привой	Приживаемость привойных почек, %		Подтверждение прогноза, %
		вычисленная	фактическая	
Acer platanoides L.	Acer platanoides 'Crimson King'	80,79	78,95	98,16
Aesculus hippocastanum L.	Aesculus glabra Willd.	50,71	54,72	95,99
Caragana arborescens Lam.	Caragana arborescens 'Pendula'	64,19	70,00	97,19
Sorbus aucuparia L.	Sorbus aucuparia 'Fastigiata'	83,33	83,33	100,0
Tilia platyphyllos Scop.	Tili aplatyphyllos 'Laciniata'	77,45	78,43	99,02

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Кръстев М.Т.* Рентгенографическое изучение привойных почек // Бюл. Гл. ботан. сада. 1993. Вып. 168. С. 88–95.
2. *Кръстев М.Т.* Влияние качества привойных почек на срастание компонентов прививки и развитие привитых растений // Там же. 1994. Вып. 169. С. 96–98.
3. *Смирнова Н.Г.* Рентгенографическое изучение семян лиственных древесных растений. М.: Наука, 1978. 141 с.
4. *Стоичков Й.* Овощарство. София: Земиздат, 1963. 430 с.

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

SUMMARY

Krstev M.T. **Predicting the degree of bud grafting success by using X-ray examination of the buds**

The author proposes a modified method for estimating the degree of bud grafting success by a preliminary X-ray examination of the grafts. This method was developed on the basis of the radiodiagnosis technique suggested earlier by N.G. Smirnova to evaluate seed viability. The results obtained by the application of this method to plants cultivated in the Main Botanical Garden of the RAS (Moscow) are also given.

УДК 634.27

© А.И. Макридин, 1994

ДУГЛАСИЯ (PSEUDOTSUGA MENZIESII) В ПОДМОСКОВНЫХ ХИМКАХ

А.И. Макридин

Дугласия (Pseudotsuga Carr.) относится к семейству Pinaceae и имеет несколько синонимов: дугласова пихта, псевдотсуга, лжетсуга. Виды этого рода произрастают в горных районах западной, тихоокеанской части Северной Америки, а также в горах Японии и Китая. Из североамериканских видов наиболее известна псевдотсуга Мензиса (P. menziesii (Mirb.) Franco), часто образующая с тсугой, елью, пихтой и сосной леса на тихоокеанском побережье Канады и США. Здесь она достигает возраста 700 лет, а изредка – до 1400 лет, высоты 140 м и диаметра ствола – 240–500 см. [1]. Ее зеленая и сизая разновидности описаны некоторыми систематиками как самостоятельные виды [2].

Ботаникам дугласия стала известна около 200 лет назад и вскоре начала быстро распространяться в странах Европы. Здесь она представлена деревьями первой величины, достигающими 40–50 м высоты и 90–140 см в диаметре ствола [1].

Большое хозяйственное значение имеет древесина дугласии. В деревообрабатывающей промышленности США и Канады древесина этой породы издавна стоит по использованию на первом месте и имеет самое разнообразное применение. Ее используют для строительства доков, лодок, мостов и дебаркадеров. Широко используется древесина дугласии в строительстве зданий различного назначения, а также для шпал, балок, телеграфных столбов, изготовления фанеры и паркета.

Кора дугласии содержит до 18% дубильных веществ и используется в кожевенной промышленности наравне с корой ели и дуба.

Дугласия – высокодекоративная порода и иногда используется в зеленом строительстве. Она довольно теневынослива, занимая по этому показателю промежуточное положение между елью и пихтой.

В лесных культурах дугласия представлена во многих странах Европы от Великобритании, Дании и Польши до Италии и Болгарии, а также – в Аргентине, Новой Зеландии и Австралии. Имеются лесные культуры дугласии и в странах Балтии, на Украине, в Беларуси, в Молдове. В России такие лесные культуры имеются в Калининградской области и на Кавказе. Успешно произрастает дугласия в парках Санкт-Петербурга [1].

В коллекции ГБС РАН свыше 150 экземпляров псевдотсуги растут с 1947 г. С 27 лет дают семена, в то время как в природе дугласии семеносят с 7–15 лет, отличаются высокой зимостойкостью [3].

Несмотря на прекрасные декоративные качества, высокие темпы роста и устойчивость в условиях интродукции в центре европейской части России, дугласия пока еще недостаточно широко используется в озеленении населенных мест Московской области.

В ходе подробного обследования озеленения районных центров и ассортимента растений в старинных усадебных парках Московской области, проведенного сотрудниками ГБС АН СССР и Лаборатории лесоведения АН СССР, дугласия отмечена не была [4, 5].

Летом 1993 г. в г. Химки – районном центре Московской области нами были обнаружены 36 экземпляров псевдотсуги Мензиса. Деревья высажены в парке, протянувшемся от здания Горсовета до кинотеатра "Юбилейный" вдоль улиц Калинина и Кирова, 8 группами по 1, 2, 3, 3, 4, 6, 6 и 11 экземпляров. Подавляющее большинство деревьев обильно семеносят. Высота деревьев колеблется от 3,5 до 14 метров (большинство – около 10 м), диаметр ствола на уровне груди –от 5 до 23,5 см (большая часть – около 16–20 см). Определить точный возраст деревьев не представилось возможным, но он, безусловно, превышает 20 лет (см. рисунок).

Pseudotsuga menziesii в парке г. Химки

Эта группа дугласий, являющаяся едва ли не единственной в Московской области, произрастающей вне коллекций ботанических учреждений, подтверждает возможность ее более широкого использования в практике зеленого строительства в Подмосковье.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Щепотьев Ф.Л.* Дугласия. М.: Лесн. пром-сть, 1982. 81 с.
2. Лесная энциклопедия. М.: Сов. энциклопедия, 1985. Т. 1. 563 с.
3. Древесные растения Главного ботанического сада АН С ССР. М.: Наука, 1975. 547 с.
4. Древесные растения парков Подмосковья. М.: Наука, 1979. 237 с.
5. *Полякова Г.А.* Флора и растительность старых парков Подмосковья. М.: Наука, 1992.

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

SUMMARY

Makridin A.I. **Pseudotsuga menziesii in the Khimki park, Moscow province**

36 trees of rare exotic plant – Pseudotsuga menziesii were found in a city park in Khimki, a town in the close vicinity of Moscow. This is the only record of Pseodotsuga menziesii in Moscow province beyond botanical gardens and arboretums. The trees aged over 20 are 10m tall.

УДК 632.3:582.998.2

© В.И. Шатило, 1994

ВИРУС МОЗАИКИ ГЕОРГИНЫ: ДИАГНОСТИКА И ЦИТОПАТОЛОГИЧЕСКИЙ ЭФФЕКТ

В.И. Шатило

Культурные георгины очень восприимчивы к вирусу мозаики георгины (dahlia mosaic virus) (ВМГ). Возбудитель относится к каулимовирусам – немногим ДНК содержащим растительным вирусам [1]. Он имеет изометрические частицы диаметром около 50 нм [2]. Употребляемые синонимы: dahlia virus *1*, marmor dahlia, dahlia virus maculans. В зависимости от сорта Dahlia variabilis процент поражения им может составлять от 30 до 100 [3].

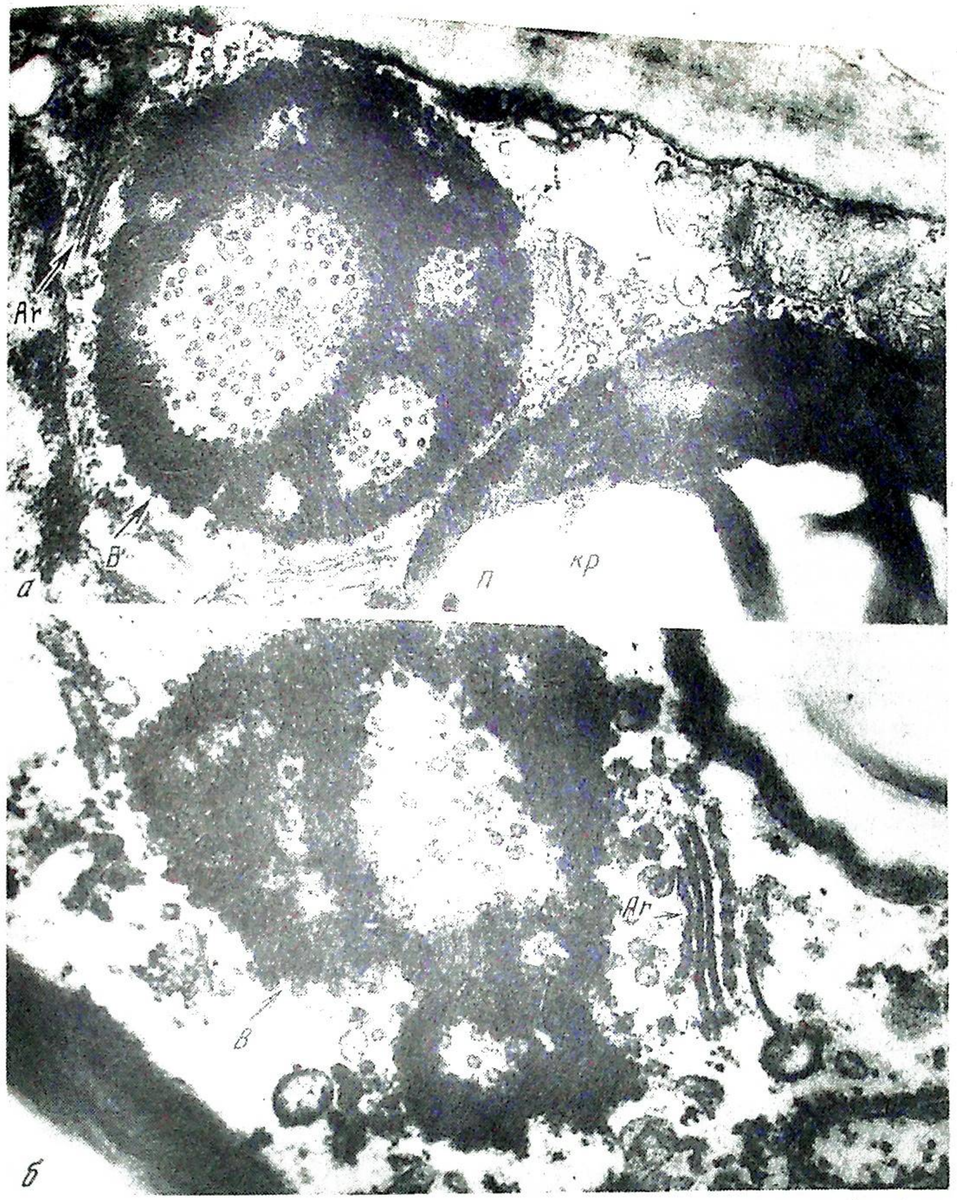
Симптоматика заболеваний, вызываемых ВМГ, разнообразна. Она включает посветление жилок [4], мозаику листьев [2], окаймление жилок, при котором участки ткани, прилегающие к центральной и боковым жилкам, приобретают окраску от светло-зеленой до ярко-желтой [5]. ВМГ диагностируется в тканях листьев с окаймлением жилок ярко-желтой полосой, при котором ткани, непосредственно прилегающие к жилкам, не теряют своей естественной окраски [6]. У некоторых сортов георгины листья полностью желтеют. Развитие инфекции сопровождается деформацией, морщинистостью листьев [7]. У больных растений укорачиваются междоузлия стеблей и цветоносов, патоген индуцирует развитие боковых побегов, в результате чего растение приобретает карликовый, кустистый вид. ВМГ может вызывать деформацию цветков [7]. А. Брант [2] считает, что естественным путем ВМГ заражает только виды Dahlia, в то время как экспериментально удалось инфицировать 25 видов 4 различных семейств.

ВМГ весьма хороший иммуноген, когда он достаточно концентрирован – 0,1 мг/мл [2]. При наличии сыворотки ВМГ успешно диагностируется в растительном соке, так как обычно он накапливается в достаточной для этого концентрации [2]. Эффективной для обнаружения ВМГ является сэндвич-модификация иммуно-ферментного анализа [8], более чувствительная для тестирования очищенного препарата, чем вируса в зараженном растительном материале, вследствие наличия в нем фенолов и высокой активности листовой фенолоксидазы [3]. Однако в настоящее время в странах бывшего СССР не получают антитела к ВМГ, поэтому иммунологические методы недоступны для его диагностики.

Для быстрого и точного определения ВМГ успешно используется метод гибридизации ДНК как радиоактивно помеченной, так и немеченной [9]. Гибридизация ДНК даже в сравнении с надежным методом определения ВМГ с помощью ИФА оказывается гораздо более чувствительной: для чистого препарата ВМГ в 25 раз, а для определения ВМГ в сыром растительном соке – в 100 раз [3].

В наших экспериментах ВМГ диагностировался индикаторным методом с помощью растений Zinnia elegans, на которых зарегистрированы симптомы в виде деформации листьев, системного хлороза, остановки в росте и по внутриклеточным включениям на ультратонких срезах листьев георгины.

Морфология частиц и интродуцируемых вирусом клеточных включений настолько



Вироплазма (*в*), крахмальное зерно в хлоропласте (*кр*) и аппарат Гольджи (*аг*) в клетке листа георгины
а – увел. 36 000, *б* – увел. 72 000

характерна, что является достаточным диагностическим критерием для идентификации представителей группы каулимовирусов [10]. Включения ВМГ – крупные, различимые даже в световой микроскоп в виде округлых тонкогранулированных структур диаметром от 2,5 до 10 мкм [11]. Электронно-микроскопический анализ ультратонких срезов листьев георгины показал, что включения – так называемые вироплазмы [1] – представляют собой частицы диаметром около 50 нм, погруженные в электронно-плотный матрикс (см. рисунок). Обычно клетки содержат одну вироплазму округлой или неправильной формы. В матриксе крупных вироплазм появляются электронно-прозрачные зоны. Вироплазмы не ограничиваются мембраной, а по их периферии обычно наблюдается повышенная плотность рибосом. В отличие от вируса мозаики цветной капусты и вируса кольцевой гравировки гвоздики, включения которых обнаруживаются в ядрах зараженных клеток листьев [12, 13], ВМГ встречается только в цитоплазме клеток листьев георгины и никогда в ядре.

Способность каулимовирусов поражать ядра инфицированных клеток, очевидно,

контролируется хозяином, так как в ряде случаев вирусные частицы и вироплазмы одного и того же возбудителя находятся в ядрах и цитоплазме одного растения и только в цитоплазме другого растения. Например, уже упоминавшийся вирус кольцевой гравировки гвоздики был обнаружен в ядрах Saponaria vaccaria, а не в ядрах клеток Dianthus caryophyllus [13].

Вироплазмы ВМГ часто примыкают к ядру инфицированной клетки, которое иногда принимает лопастную форму.

Структурные изменения хлоропластов под действием возбудителя связаны с уменьшением числа гран и тилакоидов в них, иногда наблюдается разбухание тилакоидов и ламелл стромы. В зараженных клетках отмечено повышенное, по сравнению со здоровыми, содержание крахмала, крупные зерна которого вытесняют тилакоидную систему хлоропластов к периферии органеллы (см. рисунок, *а*). Вирусный патогенез сопровождается также развитием периферического ретикулума в строме пластид. В значительно поврежденных клетках хлоропласты сильно разрушены, в цитоплазме могут обнаруживаться остатки ламеллярной системы, преобразованные в миелиноподобные фигуры, отдельные зерна крахмала.

Индуцированные ВМГ изменения митохондрий проявляются в увеличенном числе органелл с разбухшими кристами и электронно-плотным матриксом, число крист обычно также невелико.

В зараженных клетках развит аппарат Гольджи (АГ), диктиосомы которого, состоящие из небольшого числа цистерн, обязательно присутствуют вблизи вироплазм (см. рисунок). Об активном состоянии АГ говорят отпочковывающиеся пузырьки. Обычно вокруг вироплазм скапливается большое количество везикул. Являясь местом синтеза белков, липидов и полисахаридов, АГ участвует в синтезе и дифференциации мембран. Возможно, топографическая приуроченность АГ к вироплазмам, индуцируемым ВМГ, связана с его участием в репликации вируса или вызываемом им повышенном синтезе мембранных структур.

Эндоплазматический ретикулум имеет гранулярный тип в виде отдельных трубочек, иногда цистерны его расширены, на более поздних этапах патогенеза число рибосом на мембранах эндоплазматического ретикулума уменьшается.

Характерной чертой зараженных клеток является накопление в гиалоплазме миелиновых тел, отдельных мембран и микровезикул. Последние в некоторых случаях выявляются за плазмалеммой, в периплазматическом пространстве. Обычно миелиноподобные тела формируются на поздних этапах патогенеза, когда в клетке интенсивно проходят процессы деструкции других мембранных структур. Кроме того, мембранные включения могут представлять собой избыточный материал, произведенный и не использованный клеткой в результате нарушения нормального метаболизма под влиянием вирусной инфекции. Миелиновые тела связывают с процессами синтеза и накопления фосфолипидов [14].

В гиалоплазме инфицированных клеток встречаются микротела с кристаллическими включениями, большое число сферических и яйцеобразных осмиофильных глобул. Увеличение их содержания в пораженных клетках, возможно, обусловлено интенсификацией образования мембранных структур в форме различных пузырьков, трубочек, плазмалеммасом, миелиновых тел, так как процесс их формирования включает в себя накопление осмиофильного материала, представленного фосфолипидами и протеинами. Кристаллические включения микротел, очевидно, имеют белковую природу. В литературе есть данные о наличии в матриксе микротел различных гидролитических ферментов, от которых зависит функционирование органелл в качестве лизосом, глиоксисом, пероксисом [15, 16].

Патогенез, вызванный ВМК, сопровождается в некоторых случаях отхождением плазмалеммы от клеточной стенки и образованием выпячиваний. Иногда в периплазматическом пространстве образуются плазмалеммасомы.

Сравнительное изучение ультраструктурных изменений клеточных органелл листа

георгины под влиянием ВМГ, вируса огуречной мозаики и вируса бронзовости томатов, а также анализ литературных данных позволяет сделать вывод о том, что эти изменения, в основном, являются неспецифическими по отношению не только к виду возбудителя, но и к абиотическим факторам, а также аналогичными тем, которые сопровождают старение клеток.

Так, морфологические изменения ядер инфицированных ВМГ клеток георгины подобны наблюдаемым в процессе старения клеток [17], а нарушения структуры хлоропластов – вызываемым ВТМ и У-вирусом картофеля в клетках табака [15]. Недостаток питательных элементов сопровождается сокращением и разрушением ламеллярной системы [18]. Дегенеративные изменения хлоропластов, выражающиеся в разбухании тилакоидов с последующей их деструкцией, отражают процессы естественного старения, содержания растений в темноте [19].

Описанные нами нарушения структуры митохондрий сходны с таковыми при поражении ВТМ клеток табака [15]. По сообщению Ю.В. Гамалея и Г.В. Куликова [18] на заключительном этапе старения клеток, как и в наших экспериментах, наблюдается повышенная электронная плотность матрикса митохондрий, разбухают кристы. Подобные изменения митохондрий встречаются и в случае воздействия физических и химических факторов [20], что позволило М. Вришеру [21] прийти к выводу, что изменения в субмикроскопической организации митохондрий зависят не от вида повреждающего агента, а от силы и степени его воздействия.

Как и для других клеточных органелл, вирусиндуцированные изменения морфологии эндоплазматического ретикулума, плазмалеммы, вызванные ВМГ, наблюдаются и при старении клеток и под влиянием различных абиотических факторов [17].

Таким образом, ультраструктурный анализ патогенеза клеток листа георгины, пораженных ВМГ, показал, что единственным специфическим, а потому могущим являться диагностическим признаком поражения данным возбудителем, является появление в цитоплазме инфицированых клеток вироплазм – характерных только для каулимовирусов включений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Francki R.I.B., Milne G., Hatta T.* Atlas of plant viruses. Boca Raton (Fla.): CRC press, 1985. 535 p.
2. *Brunt A.A.* Dahlia mosaic virus // CMB/AAB Descript. Plant Viruses. 1971. N 51. P. 1–5.
3. *Wang W.C., Tronchet M., Larroque N.* et al. Production of virus-free dahlia by meristem culture and virus detection through cDNA probes and ELISA // Acta hort. 1988. N 234. P. 421–429.
4. *Martin C.* Dahlias et les virus // Jardins Fr. 1975. N 8/9. P. 7–9.
5. *Келдыш М.А.* Вирусные болезни // Болезни и вредители растений-интродуцентов. М.: Наука, 1990. С. 17–52.
6. *Шатило В.И.* Вирусные болезни георгины и оздоровление от них методом культуры ткани: Дис. ... канд. биол. наук / ТСХА. Машинопись.
7. *Власов Ю.И., Ларина Э.И.* Сельскохозяйственная вирусология. М.: Колос, 1982. 239 с.
8. *Steffan M.* Purification et détection en ELISA du virus de la Mosaique du Dahlia // DEA. Univ. Paris, 1984. Vol. o. P. 171.
9. *Tronchet M., Abony Y., Astier S.* et al. Dahlia mosaic virus detection with molecular probes // Bull. OEPP. 1987. Vol. 17. P. 315.
10. *Shepherd R.J.* DNA viruses of higher plants // Adv. Virus Res. 1976. Vol. 20. P. 305.
11. *Kitajima E.W., Camargo I.J.* Intranuclea crystals and cytoplasmic membranous inclusions associated with infection by two Brazilian strains of potato virus Y // J. Electr. Microsc. 1968. Vol. 17. P. 144–164.
12. *Martilli G.P., Castellano M.A.* Light and electron microscopy of the intracellular inclusions of cauliflower mosaic virus // J. Gen. Virol. 1971. Vol. 13. P. 133.
13. *Lawson R.H., Hearon S.S.* Carnation etched ring virus inclusions: Serology and ultrastrucrure of alkaline-treated inclusions // Phytopathology. 1980. Vol. 70. P. 327.
14. *Mollenhauer H.H.* Formation of smooth membranes during seed germination // J. Cell Biol. 1967. Vol. 35. N 2. P. 96–100.
15. *Бужоряну В.В.* Ультраструктура растительной клетки при вирусной инфекции. Кишинев: Штиинца, 1986. 155 с.
16. *Frederick S.E., Newcomb B.H.* Cytochemical localization of catalase in leaf microbodies (peroxisomes) // J. Cell Biol. 1969. Vol. 13. P. 343–353.
17. *Гамалей Ю.В., Куликов Г.В.* Развитие хлоренхимы листа. Л.: Наука, 1978. 125 с.

18. *Власюк П.А., Хмара Л.А.* Влияние недостатка марганца на структуру хлоропластов и состояние хлорофилла у растений гороха // Электронная микроскопия в ботанических исследованиях. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1974. С. 138–140.
19. *Шеблевская Э.Ф., Семенова Г.А., Гвардиан В.Н., Тагеева С.В.* Нарушение ультраструктуры хлоропластов и изменение их числа в листьях картофеля в условиях продолжительного полного затемнения // Хлорофилл. Минск: Наука и техника, 1974. С. 320–330.
20. *Буадзе О.А., Какая М.Д., Дурмишидзе С.В.* Исследование эффекта 3–4-бензпирена на ультраструктуру корня кукурузы // X Всесоюз. конф. по электрон. микроскопии: Тез. докл. Ташкент, 1976. С. 368–369.
21. *Wrischer M.* Electronen microskopische Untersuchungen der Zeline Krobiose // Protoplasma. 1965. Bd. 50. S. 18–39.

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

SUMMARY

Shatilo V.I. **Dahlia mosaic virus: diagnosis and cytopathology**

Dahlia mosaic virus (DMV) causes mosaic, leaf distortion and habitus changes. DMV is fairly well detected immunologically. The DNA-hybridization is the most sensitive method of DMV detection. In our experiments DMV was diagnosed with the help of plant-test and by intracellular inclusions of ultrathin sections of Dahlia leaves. The electron microscopy analysis demonstrated that the virus induced changes of cell organells were nonspecific relative to the virus pathogen, abiotic factors and were similar to the cell morphology distortions observed during the cell aging. The DMV viroplasms in cytoplasms of infected cells were determined to be the only specific and thus the diagnostic criterion.

УДК 632.38:582.734

© О.Н. Червякова, М.А. Келдыш, 1994

ВИРУСЫ NEPO-ГРУППЫ НА ПРЕДСТАВИТЕЛЯХ РОДОВ ROSA И SORBUS

О.Н. Червякова, М.А. Келдыш

Вирусные болезни широко распространены на растениях родов Rosa и Sorbus, нанося существенный экономический ущерб этим культурам. Одно из первых мест по распространению и вредоносности занимают вирусы, относящиеся к ILAR- и NEPO-группам. Они приводят к резкому снижению урожайности, ухудшению качества продукции, вырождению ценных сортов, снижению устойчивости к грибным и бактериальным патогенам, неблагоприятным факторам внешней среды.

Нематодопереносимые и изометрические лабильные вирусы поражают многие растения, в том числе практически все плодовые и ягодные. Вместе с тем на растениях Rosa и Sorbus изучены недостаточно. Широкий ареал и способность к паразитированию на разнообразных хозяевах, нередко эпифитотийный характер вызываемых ими заболеваний позволяют считать эти вирусы одними из серьезнейших фитопатогенных объектов.

Розы и рябины, как многолетние растения являются источниками инфекции для многих культур и в первую очередь сельскохозяйственных. Кроме того, в результате интродукции новых видов и сортов Rosa и Sorbus происходит постоянное расширение ареала вирусов этих групп, возможно появление новых штаммов и их переносчиков.

Исследования, проведенные в Главном ботаническом саду РАН в течение 1985–1990 гг., свидетельствуют о широком распространении и накоплении вирусов NEPO-группы на представителях рода Rosa и Sorbus в различных экосистемах. Наблюдается устойчивая тенденция прогрессирования вирусных заболеваний и значительное ухудшение состояния растений. В антропогенных системах на фоне ускорения эволюционных процессов происходит постоянное расширение ареала указанных вирусов, увеличивается вероятность появления их новых вариантов.

Таблица 1

Поражаемость сортов Sorbus в насаждениях промышленного типа

Сорт	Число анализируемых растений	Пораженных растений		Сорт	Число анализируемых растений	Пораженных растений	
		число	%			число	%
Невежинская	365	296	81	Рубиновая	172	6	3
Гранатная	225	9	4	Титан	90	24	27
Розина	13	11	84	Десертная	14	8	43

Таблица 2

Варьирование симптомов вирусных поражений растений Rosa в насаждениях коллекционного типа

Сорт	Характер симптомов	
	1986	1987
Queen Elizabeth	ЛУ ярко-желтого цвета	ЛУ светло-зеленого цвета
Rancho Kalifornia	ЛУ	ЛУ, КП
Weisse the Queen	ЛУ, С	ЛУ
Elizsbeth Rosa		
Eiffel Tower	ЛУ	С
Werlds Fair Salute	ЛУ	ЛУ, С
Avon	ЛУ, Кр	ЛУ

Симптоматический анализ заболеваний свидетельствует о том, что зараженные растения выявлены практически на многих сортах.

Число анализируемых сортов Rosa	Поражено сортов, %		
	до 50	50 и более	100
50	19	21	10

Заболевания вирусного характера зарегистрированы на 4 видах и 17 сортах Sorbus в различных насаждениях коллекционного и промышленного типов; на 11 сортах Rosa в закрытом грунте, 134 сортах и 48 видах и гибридах в открытом грунте (розарий, маточные плантации, коллекционные участки). Наиболее широкий видовой состав вирусов отмечен в насаждениях коллекционного типа. Заражение комплексом вирусов растений Rosa составляет 25–100%, Sorbus – достигает 100%, а ее промышленных сортов до 84% (табл. 1).

Распространены 10 типов поражений в различной комбинации, из них доминирующими являются в насаждениях Rosa линейный узор (ЛУ) и линейный узор в сочетании с сетчатостью (С), крапчатостью (Кр) или пятнистостью (КП); в насаждениях Sorbus – различные типы пятнистостей в сочетании с крапчатостью и морщиностью. Наблюдается широкое варьирование признаков проявления поражения в динамике на растениях разных сортов и видов. На одних – меняется лишь интенсивность симптомов, а на других возможна трансформация в различной степени (рис. 1, 2). Наибольшая стабильность характерна для линейного узора (табл. 2).

Результаты тестирования (методом ИФА) растений Rosa и Sorbus после индексации прививкой свидетельствуют о передаче AMV, RRSV, SLRSV, TomRSV. Сравнительное изучение передачи различных изолятов с растений Rosa на травянистые индикаторы показало, что появившиеся признаки идентичны симптотам, вызываемым стандарт-

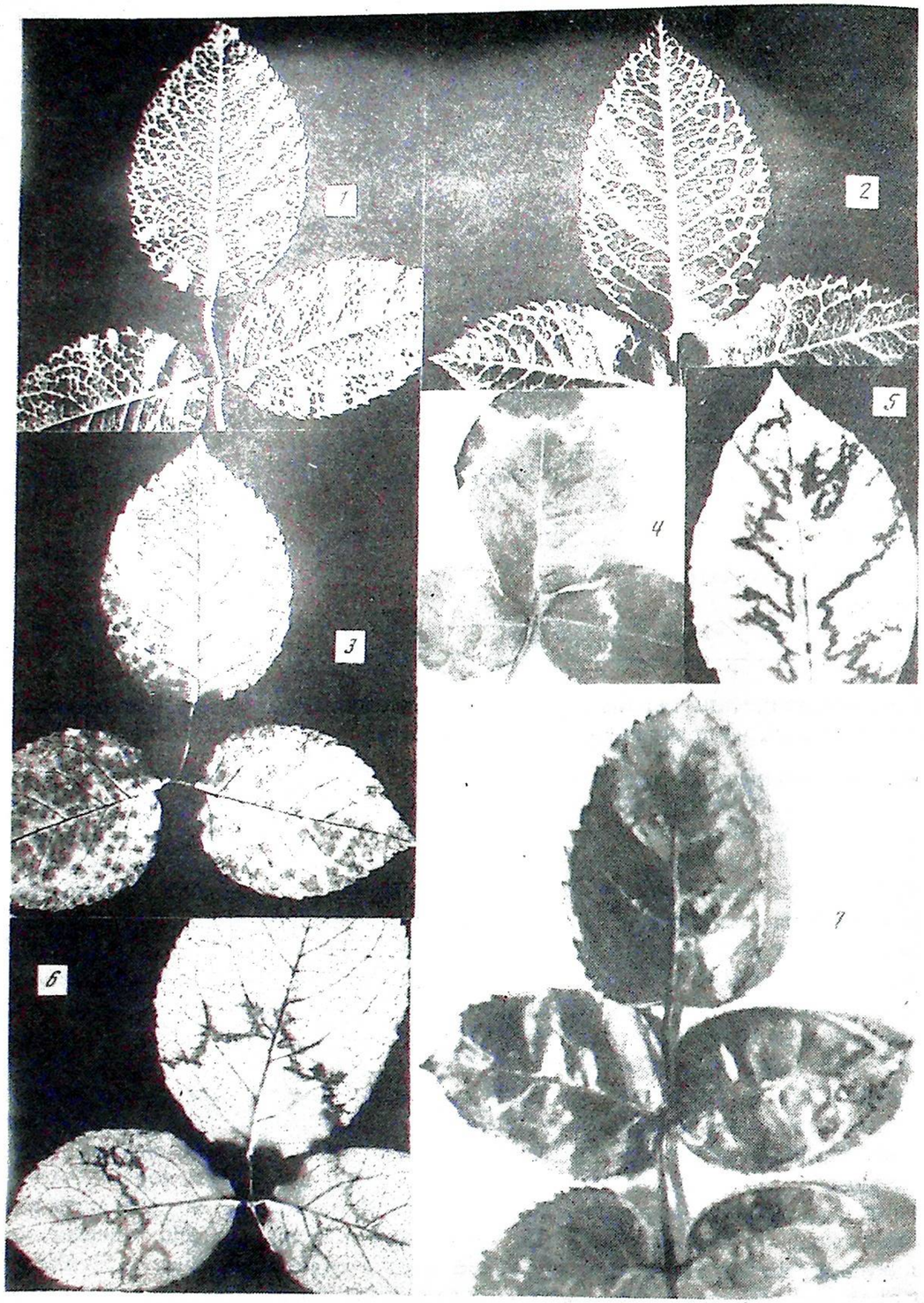


Рис. 1. Проявление неповирусов на растениях различных сортов розы
1 – Dawn Mist, *2* – First Prize, *3* – Золотая Осень, *4* – Chicago Peace, *5* – Montezuma, *6* – Queen Elizabeth, *7* – Ave Maria

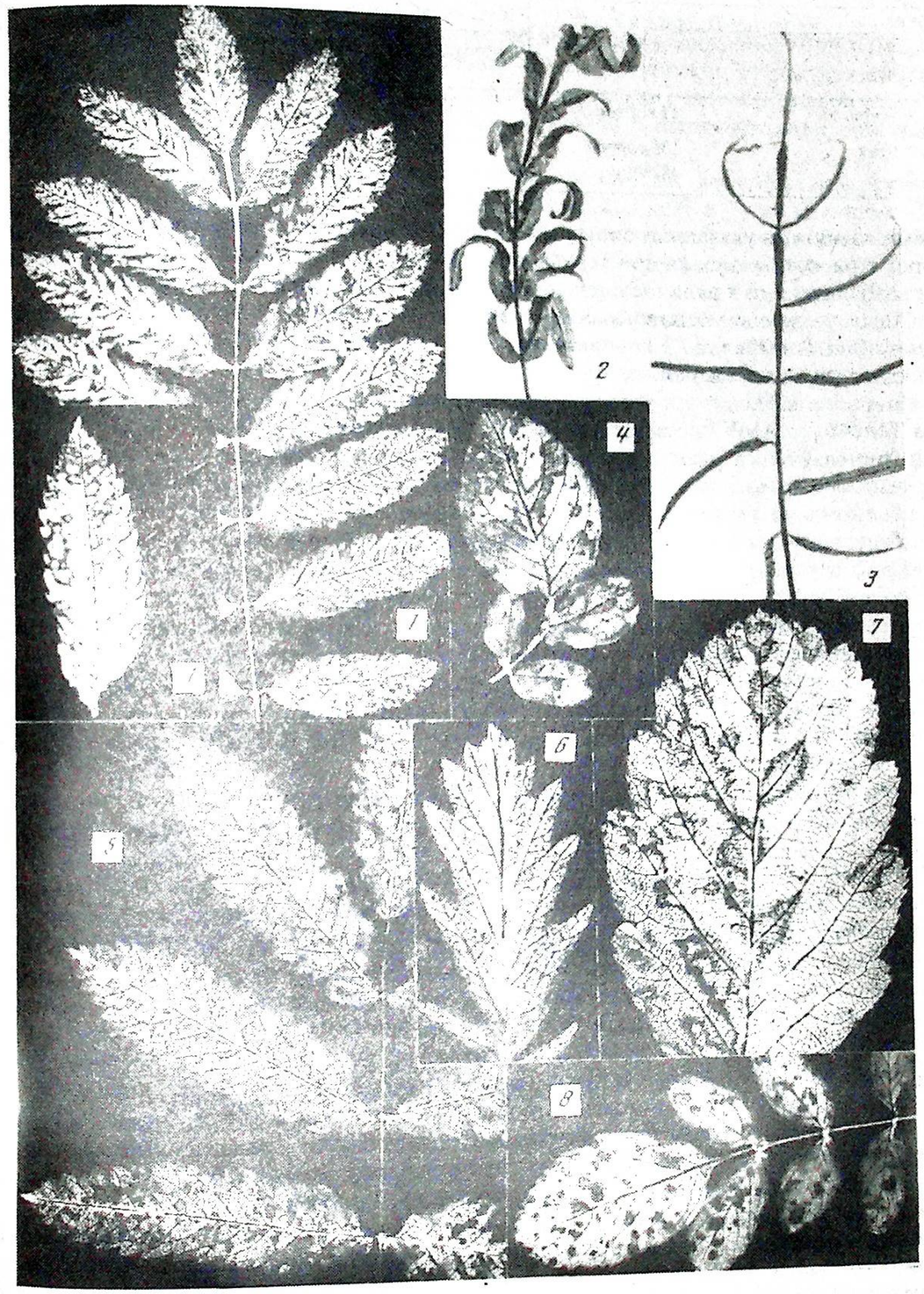


Рис. 2. Проявление неповирусов на растениях различных видов и сортов рябины
1 – Sorbus aucuparia, *2* – Десертная, *3* – Невежинская, *4* – Ликерная, *5* – Красная, *6* – S. turkestanica, *7* – Хоста, *8* – Титан

Таблица 3

Распространение смешанной инфекции по результатам ИФА на Sorbus и Rosa

Число анализируемых сортов и видов		Количество сортов и видов со смешанной инфекцией, в %		
		2 возбудителя	3 возбудителя	более 3 возбудителей
Sorbus	17 сортов	35	0	65
Rosa	139 сортов	41	7	52
	48 видов	30	7	63

ными изолятами указанных вирусов. Вместе с тем варьирование сроков инкубации, характера их проявления при передаче предполагает возможность заражения разными возбудителями и наличие смешанной инфекции в различных сочетаниях.

Согласно данным серологического мониторинга в пределах родовых комплексов Rosa и Sorbus выявлено 9 неповирусов, видовой состав которых варьирует в зависимости от типа насаждений.

Наиболее высокий уровень инфицирования в насаждениях Rosa зарегистрирован для TomRSV и AMV, на видах и сортах Sorbus доминируют SLRSV, TomRSV и AMV. Так, при изучении распространения AMV на розе установлено, что из 30 анализируемых (с помощью ИФА) сортов AMV выявлен на 21 сорте. Причем в течение вегетационного периода и по годам наблюдаются различия в интенсивности накопления вируса и его распространении в растениях. В пределах родовых комплексов Rosa и Sorbus диагносцирован соответственно TomRSV, CLRV, RRSV, GFLV, TomBRV, RRSV и GBLV. Причем на представителях рода Rosa выявлены штаммы вирусов скручивания листьев черешни, черной кольцевой и кольцевой пятнистости табака, различающиеся по антигенной специфичности.

С целью получения объективной информации о вирусологической ситуации были проанализированы также растения розы без видимых признаков поражения (48 видов и 40 сортов). Установлено, что частота поражения неповирусами составляет соответственно для видов и сортов 91 и 98%.

Изучение характера распространения вирусов в пределах родовых комплексов Rosa и Sorbus в различных насаждениях выявило наличие комплексных инфекций (табл. 3).

Согласно полученным данным они являются преобладающими на изучаемых культурах, моноинфекция незначительна. Число компонентов и характер их сочетаний тесно связаны с диагностикой заболеваний. Так, например, линейный узор, преобладающий в насаждениях коллекционного типа, по данным наших исследований, может вызываться не только TobRSV, но быть обусловлен присутствием AMV, TomRSV или их сочетанием.

Изучение распространения вирусов в районах промышленного возделывания розы и рябины (более 200 сортов и видов Rosa; 20 сортов и видов Sorbus) показало, что преобладающими являются именно NEPO-вирусы, в первую очередь TomRSV, AMV и TomBRV. Во всех типах насаждений диагносцированы также неспецифические вирусы из различных таксономических групп. Зарегистрирована и высокая поражаемость основных подвоев (Rosa cannina, R. rugosa и S. aucuparia).

Изучение реакции сортов и видов Sorbus на заражение показало, что комплексной устойчивостью к наиболее распространенным неповирусам обладает S. matsumurana, устойчивостью к 4 вирусам – 3 вида, к 5–7 видов. Выделен экотип S. auuparia с комплексной устойчивостью к AMV, RRSV, SLRSV и TomRSV. В пределах рода Rosa спектр восприимчивости различен. Среди сортов выделено 39 толерантных, 1 непоражаемый вирусами, среди видов – 44 толерантных и 4 устойчивых.

Разработка системы защиты розы и рябины от вирусов предполагает последовательное оздоровление коллекций и маточников и получение оздоровленного материала ценных генотипов. Нами в течение 1986–91 гг. во всех типах насаждений Rosa и Sorbus (коллекции, маточник, питомник, экспозиции, лесной массив) проводился мониторинг распространения вирусов в сочетании с выбраковкой больных экземпляров, представляющих опасность в качестве источников инфекции NEPO- и ILAR-вирусов. Были взяты под контроль основные технологические этапы, связанные с производством посадочного материала. С целью выделения здоровых видов и сортов Rosa и Sorbus всего проведено более 5 тыс. анализов с использованием комплекса вирусологической экспертизы.

В результате был определен и рекомендован перечень растений Rosa, подлежащих поэтапной замене. Он включает 38 наименований в коллекции и 7 – на маточнике.

На основе тестирования проведен отбор ценных генотипов розы и рябины. Среди растений 17 сортов и 39 видов Sorbus выделено 35 здоровых растений, а из 145 сортов и 48 видов Rosa – 5 свободных от вирусов растений.

Усовершенствован ряд этапов диагностики. Так, выделены новые древесные индикаторы на комплекс вирусов, впервые пять сортов Rosa (Queen Elizabeth, Weisse the Queen Elizabeth Rose, Honey Chile, Fashion, Jingles). Установлено, что наряду с сортом Cucumis sativus – Деликатес – оптимальным индикатором на AMV являются сорт Донецкие (инкубационный период 5 дн.) и еще пять сортов (6–9 дн.); на PNRSV – два сорта C. Sativus (10 дн.); а накопителем AMV – Cucurbita repo сорт Сказка (7 дн.), отличающийся по сравнению с Cucumis sativus отсутствием угнетения роста.

Показано, что в качестве подвоев целесообразно использовать Rosa cannina семенной репродукции, – это исключает возможность передачи PNRSV.

Проведены массовые биологические испытания тест–систем на AMV, TomRSV, RRSV, SLRSV и др. (всего 12 вирусов) и показана возможность их непосредственной диагностики на Rosa и Sorbus.

Получены диагностические сыворотки к PNRSV, ApMV, AMV, которые использовались для выявления резерваторов инфекции.

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

SUMMARY

Chervyakova O.N., Keldych M.A. **NEPO-viruses on Rosa and Sorbus specimens**

The studies carried out in the Main Botanical Garden during 1985–1990 revealed wide distribution and accumulation of NEPO-viruses on Rosa and Sorbus specimens in different ecosystems. Virusological tests showed that infected plants were present ed in all types of plantings examined. Total 4 Sorbus species and 17 varieties were registered to have virus diseases in botanic collections and commercial plantings. The viruses were also detected on 11 Rosa varieties cultivated in greenhouses and on 134 varieties, 48 species and hybrids grown in the Rosarium and the garden's outdoor collectoins. Virus complex infection rates reached 100% on Sorbus, 80% on commercial varieties and 25–100% on Rosa. Biological and serological (ELIZA) tests detected 9 NEPO-viruses within Rosa and Sorbus generic complexes. The highest level of infection was registered for AmV, RRSV, SLRSV and TomRSV. It was found that the frequency of infection of species and varieties of Rosa with nepo-viruses in latent forms was 91% and 98% respectively.

ИНФОРМАЦИЯ

УДК 58.006

© Н.Б. Белянина, В.В. Макаров, 1994

ГЕРБАРИЙ ГЛАВНОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА ИМ. Н.В. ЦИЦИНА РАН ЗА 1972–1992 гг.

Н.Б. Белянина, В.В. Макаров

Для успешной работы ботаников разных направлений прежде всего необходимо знание видов растений, их структуры, экологии, происхождения. При этом гербарий незаменим никакими описаниями и представляет материал, достоверность которого может быть проверена, морфологическая структура увидена собственнымм глазами ботаников многих поколений. В этом уникальность и неизмеримая ценность гербария. Нередко гербарий становится единственным достоверным свидетелем былого распространения растений в том или ином регионе и состояния его флоры.

Гербарные материалы являются основой флористических и таксономических работ, они используются при разработке научных основ рационального природопользования и охраны растительного мира, организации мониторинга окружающей среды, а также для работ по интродукции природной флоры – основной тематике Главного ботанического сада РАН. Связь с интродукционной деятельностью Сада составляет одну из особенностей Гербария ГБС, имеющего раздел интродуцированных растений, в котором документально отражен процесс интродукции растений природной флоры в ГБС.

Вторая особенность нашего Гербария определяется расположением ГБС – в центре европейской части страны, что обязывает создавать соответствующий региональный Гербарий. В последние годы заметно возросла роль флористических исследований, которые традиционно проводят сотрудники Гербария в Московской и Центральных областях, в Нижнем Поволжье и других регионах, результаты которых частично опубликованы [1, 2]. И еще одну направленность нашего Гербария, которая диктуется временем, следует отметить: в связи с огромным антропогенным воздействием на природу возрастает значение исследований динамики изменения естественного состава флоры, усиления адвентивного элемента, а также исследования редких и исчезающих видов и территорий, нуждающихся в охранных мероприятиях. Все эти работы отражены в гербарных сборах.

О создании Гербария ГБС РАН, его особенностях, о других крупных Гербариях страны написано А.К. Скворцовым и Г.М. Проскуряковой [3, 4]. Времени с тех пор прошло достаточно много, так что стоит дать новую информацию о нашем Гербарии, одном из крупнейших в России.

Уникальность наших фондов состоит в том, что они мало дублируют материалы других Гербариев страны. Основу фондов составляют сборы сотрудников ГБС в экспедициях в течение многих лет. В первые годы существования ГБС основной целью экспедиций был сбор живых растений и семян, в последующем к ним добавились флористические работы в разных регионах, охрана редких растений и отдельных территорий и т.д.

Гербарий ГБС к 1993 г. насчитывает в основных фондах 381 тыс. листов и 20 тыс. образцов мхов, коллекции разделены по крупным регионам территории бывшего

СССР: Европейская часть, Крым, интродукционный раздел [Н.Б. Белянина (зав. гербарием)]; Кавказ, зарубежная флора и типовой гербарий (В.В. Макаров); Московская область и Сибирь (В.Д. Бочкин); Средняя Азия (И.И. Русанович); Дальний Восток (И.А. Шанцер); обменный фонд; бриологический раздел (М.С. Игнатов). Отдельные разделы составляют зарубежная флора, интродукционные растения, типовой гербарий, бриологический раздел. Научный руководитель и консультант – А.К. Скворцов.

В последние годы пополнение шло в Европейский раздел в основном за счет экспедиционных сборов из Нижнего Поволжья коллективом сотрудников отдела и волгоградских ботаников под руководством А.К. Скворцова. В раздел Московской области – в основном сборы В.Д. Бочкина, М.С. Игнатова, А.Н. Швецова, в Крымский раздел – Н.Б. Беляниной и В.Г. Шатко, в раздел Кавказа – Е.Е. Гогиной и А.П. Хохрякова, Средней Азии – Г.М. Проскуряковой, И.И. Русанович, Т.М. Смирновой, из разных регионов – сборы Т.Ю. Коноваловой и Н.А. Шевыревой.

Значительные коллекции дублетов получены из Ботанического института им. Комарова РАН и Центрального Сибирского ботанического сада СО РАН. Из региональных коллекций наиболее интересна коллекция Дальнего Востока (56,7 тыс.л.), собранная в значительной мере В.Н. Ворошиловым в течение 1950–1970-х годов и дальневосточными ботаниками. На ее основе В.Н. Ворошиловым написаны две крупные сводки по флоре Советского Дальнего Востока [5, 6]. Зарубежная коллекция (76,3 тыс.л.) получена в основном за счет обмена с иностранными ботаническими учреждениями, частично из экспедиций сотрудников ГБС в США, Индию, Вьётнам, на Кубу, тропические о-ва и др. По объему это самый крупный раздел.

Гербарий интродукционных растений (18,8 тыс.л) создан на материале живых коллекций и экспозиций Главного ботанического сада, а отчасти Ботанического сада МГУ и некоторых других учреждений. Интродукционный гербарий является документальным отражением интродукционных работ в ГБС, главным образом, в отделе природной флоры [7]. Отдельно хранится гербарий отдела дендрологии (около 300 тыс. листов), туда вошли только образцы культивируемых в дендрарии ГБС древесных и кустарниковых видов отечественной и зарубежной флоры.

Типовой раздел насчитывает 1377 образцов типов разного ранга. Большинство из типовых образцов относится к эксикатам, полученным в дар от БИНа ("Гербарий Русской флоры", "гербарий Флоры СССР", "среднеазиатский Гербарий"). Конечно, наибольшую ценность представляют хранящиеся в Гербарии ГБС голотипы, т.е. оригинальные образцы видов, описанных сотрудниками Гербария и отдела природной флоры: В.Н. Ворошиловым, А.К. Скворцовым, Г.М. Проскуряковой, А.П. Хохряковым. Из описанных В.М. Ворошиловым у нас хранятся типы 35 видов, 13 подвидов, 16 разновидностей; большинство таксонов из интереснейшей флоры Дальнего Востока, изучение которой продолжается многими ботаниками. Из типов, описанных А.П. Хохряковым, в Гербарии ГБС имеется 24 вида и 3 подвида, из разных регионов страны, Г.М. Проскуряковой – 7 видов из Флоры Туркмении, 3 вида вместе с А.К. Скворцовым из Индии. А.К. Скворцовым описано 6 видов и 2 разновидности, типы которых также хранятся в типовом разделе. Кроме того, пополнение типового раздела шло и за счет работы аспирантов А.Н. Беркутенко, С.Д. Румянцева, Г.Ю.Клинковой и Е.А. Алексеева, передавшего нам 4 вида и 2 разновидности, в частности изотипы и топотипы Festuca skvortsov E. Alekseev. Из хранящихся в фондах следует упомянуть такие типовые образцы, как Poa elbrussica Timpko, Aconitum woroschilovii A. Luferov, Potamogeton skwortsovii Klinkova, из типов иностранных авторов – топотипы Metasequoia glyptostroboides Hu et Cheng, Circaea × skvortsovii Boufford, Cousinia minkvitzige Borrnmiiller, Cathaya argyrophylla Chum et Kuavg (изопаратип, новый вид и род из провинции Гуанси, Китай).

Бриологический раздел Гербария был создан в 1984–1985 гг., когда в результате исследования Московской области М.С. Игнатовым собраны обширные коллекции

Таблица 1

Динамика численности основных фондов Гербария ГБС и числа посетителей с 1972–1992 гг.

	1972	1973	1974	1975	1976	1977	1978
Число листов, инсерированных в основные фонды (в тысячах)	129,6	137	141,2	155,7	163,7	171,5	184,6
Посетители (не считая сотрудников ГБС)	–	109	104	111	84	63	78

	1979	1980	1981	1982	1983	1984	1985
Число листов, инсерированных в основные фонды (в тысячах)	194	212	246	254,7	275	286,1	300,6
Посетители (не считая сотрудников ГБС)	76	–	140	152	132	120	117

	1986	1987	1988	1989	1990	1991	1992
Число листов, инсерированных в основные фонды (в тысячах)	311,2	324,8	334,3	343,7	361,8	373,9	381
Посетители (не считая сотрудников ГБС)	96	110	98	106	155	114	109

Таблица 2

Динамика численности основного фонда Гербария ГБС по разделам за последние 10 лет (в тысячах)

Раздел	1983	1984	1985	1986	1987	1988	1989	1990	1991	1992
Европейская часть	44,8	49,4	49,4	49,4	53,8	53,8	57,9	61,2	63,2	65,8
Московская область	16,1	18,1	18,1	19,1	20,3	20,7	20,7	22,7	22,7	25,5
Крым	3,3	6,2	6,2	7,2	8,5	8,6	9,5	9,5	10,8	11,5
Кавказ	29,2	29,2	29,2	31,9	33,7	33,7	33,7	33,7	37,0	37,0
Средняя Азия	35,0	35,0	36,9	39,2	40,8	40,8	42,6	42,6	42,9	42,9
Сибирь	30,5	30,5	33,7	35,0	35,1	35,1	35,1	45,2	45,2	45,2
Дальний Восток	50,6	52,1	52,1	54,5	54,5	54,5	56,0	56,0	56,3	56,7
Зарубежные страны	50,0	50,0	58,2	58,2	59,6	68,6	68,6	70,9	75,6	76,3
Интродуцированные растения	15,5	15,5	16,7	16,7	18,3	18,3	18,3	18,6	18,7	18,8
Типовой раздел (в листах)	–	–	–	–	–	74	1288	1290	1353	1377
Всего	275	286,1	300,6	311,2	324,8	334,3	343,8	361,8	373,9	381

мохообразных. Кроме этих сборов, основой для раздела послужили старые образцы разных коллекторов. Некоторые из них представляют известную ценность, в частности, сборы В.Н. Ворошилова из Приморского края, которые были определены А.С. Лазаренко. В дальнейшем основные поступления были связаны с изучением М.С. Игнатовым охраняемых территорий Московской области (заказники, Приокско-Террасный заповедник), заповедников Пинежского (Архангельская область), Тебердинского (Карачаево-Черкессия), Буреинского (Хабаровский край). Бриофлоры этих заповедников, Московской области и Башкирии (сборы в основном Е.А. Игнатовой)

опубликованы. Кроме того, материалы многих других заповедников (около 10) переданы в Гербарий ГБС для определения. С 1988 г. планомерно изучается бриофлора Алтая.

К 1993 г. фонд этой коллекции насчитывал около 20 тыс. образцов, из которых около 5 тыс. получено из зарубежных гербариев. Таким образом, коллекция мхов охватывает все части света и все природные зоны: собранные около 2 тыс. видов представляют почти четверть флоры листостебельных мхов мира. Флора печеночников представлена несколько слабее, около 500 видов. Несмотря на очень небольшой возраст, в Гербарии имеются типовые материалы по 12 видам (Orthodontopsis bardunovii Ignatov et Tan, Hypnobartlettia fontana Ochyra, Ochyraea tatrensis Vana и др.).

Кроме указанных разделов, в Гербарии ГБС имеется отдельная коллекция ив, берез и тополей А.К. Скворцова.

Обменный фонд насчитывает более 62 тыс. листов и составлен как из сборов типа эксикат (но без примечаний), так и из дублетов экспедиционных сборов. Зарубежный обмен до последних трудных лет был достаточно интенсивным (более 70 партнеров). Гербарий ГБС состоит в Международном обменном клубе в Льеже (Бельгия), тематика которого – флора Средиземноморья. Временные трудности сдерживают в настоящее время обмен гербарием, но мы надеемся на понимание наших партнеров и сохранение контактов.

Ежегодно более ста специалистов работают с нашими коллекциями, материалы которых использованы во многих монографических обработках [8] и при создании региональных "Флор" и "Определителей" [1, 2, 5, 6].

Количественный рост коллекций отражен в таблицах 1 и 2 (данные до 1971 г. представлены в статье А.К. Скворцова и Г.М. Проскуряковой [1]: начальная цифра – 1954 г. – 3 тыс. листов, 1964 г. – 48 тыс. листов, 1971 г. – 120 тыс. листов).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Флористические исследования в разных районах СССР. М.: Наука, 1985. 200 с.
2. Флористические исследования в Московской области. М.: Наука, 1990. 192 с.
3. *Скворцов А.К., Проскурякова Г.М.* Гербарий Главного ботанического сада АН СССР // Ботан. журн. 1973. Т. 58, № 1. С. 155–161.
4. *Скворцов А.К.* Гербарий: Пособие по методике и технике. М.: Наука, 1977. 199 с.
5. *Ворошилов В.Н.* Флора советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1966. 478 с.
6. *Ворошилов В.Н.* Определитель растений советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. 672 с.
7. *Трулевич Н.В.* Эколого-фитоценотические основы интродукции растений. М.: Наука, 1991. 215 с.
8. *Гогина Е.Е.* Изменчивость и формообразование в роде Тимьян. М.: Наука, 1990. 208 с.

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

SUMMARY

Beljanina N.B., Makarov V.V. **The activity of the Herbarium of the Main Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences over the past 20 years (1972/1992)**

The paper summerizes the activities of the Herbarium of the Main Botanical Garden RAS (Moscow) over the past 20 years and presents data on the growth of the mounted and filed collections preserved in its major susections, viz. The European part of Russia, the Crimea, the Caucasus, Siberia, Middle Asia, Far East, cultivated plants and Bryophyta. The total number of sheets stored in the Herbarium is 401000, with 381000 sheets representing vascular plants and 20000 sheets representing Bryophyta.

АЛФАВИТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ СТАТЕЙ, ОПУБЛИКОВАННЫХ В "БЮЛЛЕТЕНЕ ГЛАВНОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА" (ВЫПУСКИ 161–170)

Азбукина Н.Ю. Продолжительность цветения сортовых тюльпанов // 162. 1991. С. 66–70.

Азбукина Н.Ю. Фенологическая характеристика садовых групп тюльпанов в Москве // 163. 1992. С. 21–25.

Аксенова Н.А., Долгачева В.С. Итоги селекционной работы с облепихой в ботаническом саду МГУ // 162. 1991. С. 44–49.

Аксенова Н.П. (соавт.). См. *Лебедев Г.Н., Сабинина Е.Д., Егоров В.Г., Грачева Н.Ю., Аксенова Н.П., Баврин Т.В., Константинова Т.Н., Сергеева Л.И., Голяновская С.А., Зальцман О.О., Иванов М.Я., Востров И.С., Демидов А.С., Иванов В.Н., Хржановский Я.В., Кахнович З.Н., Епифанова Л.М.* // 169. 1994. С. 55–58.

Александрова В.С., Липатова Т.А., Плотникова И.В. Содержание ИУК в тканях яблони 'Пепин Шафранный' в связи с индукцией цветочных почек на побегах разного возраста // 164. 1992. С. 92–96.

Александрова М.С. Интродукция вересковых в Москве // 161. 1991. С. 7–13.

Александрова М.С. Роль интродукции в сохранении редких видов вересковых флоры нашей страны // 166. 1992. С. 53–58.

Александрова М.С., Возна Л.И. Влияние удобрений на рост и развитие рододендронов // 163. 1992. С. 37–42.

Александрова М.С., Демидов А.С. VII Всесоюзная конференция молодых ученых ботанических садов СССР // 162. 1991. С. 86–88.

Алферова З.Р., Павлова И.В. Некоторые виды редких растений флоры Средней Азии, выращиваемые в Москве // 162. 1992. С. 22–28.

Андреев Л.Н. Физиологические аспекты устойчивости растений к абиотическим и биотическим факторам при интродукции растений // 166. 1992. С. 18–22.

Антипова Е.А. О IX Всесоюзном совещании по семеноведению интродуцентов // 167. 1993. С. 150–152.

Арефьева Л.П. (соавт.). См. *Новожилова О.А., Арефьева Л.П., Кириченко Е.Б., Прусаков А.Н., Семихов В.Ф.* // 169. 1994. С. 36–40.

Артамонов В.Д. (соавт.). См. *Келдыш М.А., Артамонов В.Д.* // 167. 1993. С. 102–108.

Асиешвили Л.В. Редкие и исчезающие растения природной флоры Грузии в Центральном ботаническом саду // 166. 1992. С. 34–36.

Ахмедова М.М. Некоторые особенности мутационного процесса при лазерном воздействии на хлопчатник // 168. 1993. С. 161–168.

Alden Bjorn. The planning of a relation database for registering living plant collections – some experience made // 166. 192. С. 49–50.

Баврин Т.В. (соавт.). См. *Лебедев Г.Н., Сабинина Е.Д., Егоров В.Г., Грачева Н.Ю., Аксенова А.П., Баврин Т.В., Константинова Т.Н., Сергеева Л.И., Голяновская С.А., Зальцман О.О., Иванов М.Я., Востров И.С., Демидов А.С., Иванов В.Н., Хржановский Я.В., Кахнович З.Н., Епифанова Л.М.* // 169. 1994. С. 55–57.

Баглай Б.М. (соавт.). См. *Кириченко Е.Б., Руденко С.С., Баглай Б.М., Масикевич Ю.Г.* // 169. 1994. С. 50–55.

Байбурина Р.К., Катаева Н.В., Бутенко Р.Г., Старова Н.В. Клональное микроразмножение гетерозисных гибридов сосны и тополя // 163. 1992. С. 83–86.

Байкова Е.В. Особенности безрассадной и рассадной культуры декоративных однолетников в лесостепной зоне Западной Сибири // 168. 1993. С. 130–135.

Байкова Е.В. Формирование побеговой системы некоторых видов шалфея в ходе онтогенеза // 169. 1994. С. 74–81.

Байкова Е.В. Эколого-исторический анализ рода Salvia как основа интродукции // 170. 1994. С. 15–23.

Байтулин И.О. Охрана редких видов растений Казахстана // 166. 1992. С. 23–28.

Балаян Дж.В. Коллекция древесных лиан в ботаническом саду АН Армении // 163. 1992. С. 25–29.

Барыкина Р.Г. (соавт.). См. *Чурикова О.А., Румынин В.А., Барыкина Р.Г., Слюсаренко А.Г.* // 169. 1994. С. 105–111.

Белынская Е.В., Кондратьева В.В., Лыу Дам Кы. Динамика содержания абсцизовой кислоты и фенольных соединений в онтогенезе мяты // 170. 1994. С. 48–54.

Беляева Ю.Е. (соавт.). См. *Макридин А.И., Беляева Ю.Е.* // 163. 1992. С. 29–33.

Беляева Ю.Е. (соавт.). См. *Макридин А.И., Беляева Ю.Е.* // 165. 1992. С. 7–11.

Белянина Н.Б., Шатко В.Г. Флористические находки с Тарханкутского полуострова // 164. 1992. С. 57–63.

Белянина Н.Б., Макаров В.В. Гербарий Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина за 1971–1992 гг. // 170. 1994. С. 132–135.

Беркутенко А.Н. Интродукция растений и борьба с эрозией почв в Исландии // 168. 1993. С. 177–182.

Богарада А.П., Кривуненко В.П., Мартыновская Н.М. Вредители и болезни подорожника блошного на Украине // 169. 1994. С. 128–132.

Бондорина И.А. (соавт.). См. *Кръстев М.Т., Мельникова М.Н., Бондорина И.А., Окунева И.Б.* // 164. 1992. С. 24–30.

Богачев Г.В. (соавт.). См. *Петухова И.П., Богачев Г.В.* // 162. 1991. С. 71–77.

Бородина Н.А., Каменицка А. Сравнительное изучение влияния некоторых химических веществ на всхожесть семян и рост сеянцев Pinus silvestris и Larix decidua // 165. 1992. С. 81–88.

Бортняк Н.Н., Войтюк Ю.А., Голяченко Т.В., Любченко В.М. Адвентивные растения и одичавшие интродуценты флоры Среднего Приднепровья // 163. 1992. С. 57–61.

Бочкин В.Д., Тохторь В.П. К адвентивной флоре Донецка // 164. 1992. С. 70–73.

Бочкин В.Д. (соавт.). См. *Клинкова Г.Ю., Бочкин В.Д.* // 161. 1991. С. 46–51.

Бочкин В.Д. (соавт.). См. *Мосякин С.Н., Бочкин В.Д.* // 168. 1993. С. 56–60.

Бреговадзе М.А. (соавт.). См. *Михалевская О.Б., Шарашидзе Н.М., Бреговадзе М.А., Джибути Л.Т.* // 167. 1993. С. 65–71.

Бузук Г.Н. (соавт.). См. *Соколова С.М., Ловкова М.Я., Бузук Г.Н., Шелепова О.В., Шураева В.Н., Сафронова Л.М.* // 168. 1993. С. 101–105.

Бутенко Р.Г. (соавт.). См. *Байбурина Р.К., Катаева Н.В., Бутенко Р.Г., Старова Н.В.* // 163. 1992. С. 83–86.

Вавилова Л.П., Демидов А.С. Совет ботанических садов России // 167. 1993. С. 141–146.

Ваня Й., Игнатов М.С. Печеночники Пинежского заповедника (Архангельская область) и общий очерк его бриофлоры // 167. 1993. С. 29–35.

Варданян Ж.А. Некоторые особенности роста и развития реликтов дендрофлоры Армении в Ереванском ботаническом саду // 164. 1992. С. 21–24.

Виноградова Ю.К. История интродукции смородины золотистой и результаты ее культивирования в Главном ботаническом саду РАН // 169. 1994. С. 10–17.

Вирачева Л.Л. Семенная продуктивность козульника водопадного в условиях Хибин // 169. 1994. С. 137–141.

Владимиров Е.И., Каменских Л.Н., Шатко В.Г. Парк Карадагской биостанции // 168. 1993. С. 184–193.

Возна Л.И. (соавт.). См. *Немова Е.М., Возна Л.И.* // 162. 1991. С. 56–59.

Возна Л.И. (соавт.). См. *Александрова М.С., Возна Л.И.* // 163. 1993. С. 37–42.

Войтюк Ю.А. (соавт.). См. *Бортняк Н.Н., Войтюк Ю.А., Голяченко Т.В., Любченко В.М.* // 163. 1992. С. 57–61.

Волкова Т.И. Интродукция новых зарубежных сортов земляники в ГБС РАН // 163. 1992. С. 8–15.

Волкова Т.И. Интродукция ремонтантных сортов земляники в ГБС РАН // 167. 1993. С. 3–8.

Волковская И.Р. (соавт.). См. *Шатко В.Г., Волковская И.Р., Миронова Л.П.* // 169. 1994. С. 29–31.

Вольнович З.С. (соавт.). См. *Пасько О.А., Волькович З.С.* // 167. 1993. С. 120–123.

Воронина Е.П. Интродукция лаванды в Главном ботаническом саду РАН // 168. 1993. С. 3–8.

Ворончихин В.В. Диагностика родов Glycyrrhira и Meristotropis по строению семенной кожуры // 161. 1991. С. 71–74.

Ворончихин В.В. Специализация структур семенной кожуры у представителей рода Melilotus // 167. 1993. С. 133–140.

Ворончихин В.В. Ультраструктура семенной кожуры у представителей родов Glyccyrhira и Meristotropis // 168. 1993.

Ворончихин В.В. Анатомия и ультраструктура семенной кожуры представителей рода Coronilla // 170. 1994. С. 103–109.

Ворошилов В.Н. К систематике Aconitum delphinifolium (Ranunculaceae) // 167. 1993. С. 22–26.

Ворошилов В.Н., Макаров В.В., Шевырева Н.А. Aconitum jaluense на российском Дальнем Востоке // 168. 1993. С. 41–44.

Востров И.С. (соавт.). См. *Лебедев Г.Н., Сабинина Е.Д., Егоров В.Г., Грачева Н.Ю., Аксенова Н.П., Баврин Т.В., Константинова Т.Н., Сергеева Л.И., Голяновская С.А., Зальцман О.О., Иванов М.Я., Востров И.С., Демидов А.С., Иванов В.Н., Хржановский Я.В., Кахнович З.Н., Епифанова Л.М.* // 169. 1994. С. 55–58.

Врешпиак П. Развитие биомассы листьев тополя в городах Словакии // 165. С. 32–40.

Вышкова А.П. (соавт.). См. *Соколова С.М., Вышкова А.П.* // 161. 1991. С. 75–78.

Ганюшкин Е.В. Особенности физиологии покоя клубнелуковиц гладиолусов // 162. 1991. С. 78–83.

Ганюшкин Е.В. Некоторые физиологические аспекты стимулирования развития клубнелуковиц гладиолуса кампозаном // 167. 1993. С. 102–107.

Гапер Ян. Грибы, вызывающие образование дупла деревьев в городских насаждениях // 165. 1992. С. 72—74.

Гвритишвили М.Н. О формировании микобиоты деревьев и кустарников в Центральном ботаническом саду Академии наук Грузии // 166. 1992. С. 15–18.

Голивкина И.Н. (соавт.). См. *Лукина Л.Н., Данилова И.А., Голивкина И.Н.* // 167. 1993. С. 112–116.

Головкин Б.Н., Хохряков А.П., Новиков В.С. Ботанические сады Неаполя и Рима // 163. 1992. С. 97–102.

Головкин Б.Н. Пестролистные растения в закрытом грунте // 170. 1994. С. 11–14.

Голяновская С.А. (соавт.). См. *Лебедев Г.Н., Сабинина Е.Д., Егоров В.Г., Грачева Н.Ю., Аксенова Н.П., Баврин Т.В., Константинова Т.Н., Сергеева Л.И., Голяновская С.А., Зальцман О.О., Иванов М.Я., Востров И.С., Демидов А.С., Иванов В.Н., Хржановский Я.В., Кахнович З.Н., Епифанова Л.М.* // 169. 1994. С. 55–58.

Голяченко Т.В. (соавт.). См. *Бортняк Н.Н., Войтюк Ю.А., Голяченко Т.В., Любченко В.М.* // 163. 1992. С. 57–61.
Гонтарь С.Б. (соавт.). См. *Казаков Л.А., Гонтарь С.Б.* // 170. 1994. С. 34–39.
Горб Л.К., Федоровская Я.А. Цитоэмбриологическое исследование Halesia carolina // 169. 1994. С. 112–118.
Горбок В.М. Технология создания насаждений хвойных в степной зоне России // 169. 1994. С. 125–127.
Грачева Н.Ю. (соавт.). См. *Лебедев Г.Н., Сабинина Е.Д., Егоров В.Г., Грачева Н.Ю., Аксенова Н.П., Баврин Т.В., Константинова Т.Н., Сергеева Л.И., Голяновская С.А., Зальцман О.О., Иванов М.Я., Востров И.С., Демидов А.С., Иванов В.Н., Хржановский Я.В., Кахнович З.Н., Епифанова Л.М.* // 169. 1994. С. 55–58.
Грубик П. Новый вредитель семян софоры японской для Чехо-Словакии // 165. 1992. С. 62–64.
Данилова И.А. (соавт.). См. *Мухина Л.Н., Данилова И.А., Голивкина И.Н.* // 167. 1993. С. 112–116.
Двораковская В.М. Интродукция некоторых редких дальневосточных деревьев и кустарников в Москве // 162. 1991. С. 41–43.
Двораковская В.М. Размножение некоторых редких травянистых дальневосточных растений в культуре // 162. 1991. С. 29–32.
Дейстфельдт Л.А. Дифференциация морфотипов лютика кашубского в зависимости от местообитания // 169. 1994. С. 59–68.
Демидов А.С. IV конференция Европейско-Средиземноморского отделения МАБС // 163. 1992. С. 91–93.
Демидов А.С. Методика интродукционного прогнозирования в применении к тропическим и субтропическим растениям // 170. 1994. С. 3–10.
Демидов А.С., Коровин С.Е., Хржановский Я.В. Конференция "Промышленная ботаника: ее состояние и перспективы развития" // 162. 1991. С. 90–92.
Демидов А.С., Карпун Ю.Н., Чикалина А.К. В Совете ботанических садов Северного Кавказа // 167. 1993. С. 148–149.
Демидов А.С., Иванов В.Н., Мерзликина М.П. Конференция "Промышленная ботаника: состояние и перспективы развития" // 169. 1994. С. 153–154.
Демидов А.С. (соавт.). См. *Александрова М.С., Демидов А.С.* // 162. 1991. С. 86–88.
Демидов А.С. (соавт.). См. *Вавилова Л.П., Демидов А.С.* // 167. 1993. С. 141–146.
Демидов А.С. (соавт.). См. *Иванова И.А., Демидов А.С.* // 167. 1993. С. 146–148.
Демидов А.С. (соавт.). См. *Лебедев Г.Н., Сабинина Е.Д., Егоров В.Г., Грачева Н.Ю., Аксенова Н.П., Баврин Т.В., Константинова Т.Н., Сергеева Л.И., Голяновская С.А., Зальцман О.О., Иванов М.Я., Выстров И.С., Демидов А.С., Иванов В.Н., Хржановский Я.В., Кахнович З.Н., Епифанова Л.М.* // 169. 1994. С. 55–58.
Джибути Л.Т. (соавт.). См. *Михалевская О.Б., Шарашидзе Н.М., Брегвадзе М.А., Джибути Л.Т.* // 167. 1993. С. 65–71.
Джобава Н.Г. (соавт.). См. *Турчинская Т.Н., Калуцкий К.К., Джобава Н.Г., Рабая С.Д.* // 163. 1992. С. 102–106.
Дзецина А.Н. (соавт.). См. *Ядров А.А., Мухортова Т.Г., Дзецина А.Н.* // 167. 1993. С. 129–132.
Дзыбов Д.С. О формировании фитоценотического режима в экосистемах с доминированием травянистых растений // 162. 1991. С. 32–36.
Дзыбов Д.С., Чикалина А.К. Научное совещание "Эколого-ботанические аспекты интродукции растений в условиях Северного Кавказа" // 169. 1994. С. 155–156.
Долгачева В.С. Динамика урожайности облепихи селекции МГУ за 1985–1990 гг. // 168. 1993. С. 11–15.
Долгачева В.С. (соавт.). См. *Аксенова Н.А., Долгачева В.С.* // 162. 1991. С. 44–49.
Долгова С.П., Пермезский С.А., Маслова М.А. Качество зерна гибридов озимой пшеницы с неполными пшенично-колосняковыми амфидиплоидами // 165. 1992. С. 89–94.
Дорофеева Л.В. (соавт.). См. *Любимова В.Ф., Дорофеева Л.В., Иванова Т.Н.* // 168. 1993. С. 151–160.
Jackson Peters Wyse. The activities of the botanic gardens conservation secretariat in promoting the implementation of the botanic gardens conservation strategy and focterings the development of plant couservation programmes in the worldis botanic gardens // 1966. 1992. С. 43–48.
Егоров В.Г. (соавт.). См. *Лебедев Г.В., Сабинина Е.Д., Егоров В.Г., Грачева Н.Ю., Аксенова Н.П., Баврин Т.В., Константинова Т.Н., Сергеева Л.И., Голяновская С.А., Зальцман О.О., Иванов М.Я., Востров И.С., Демидов А.С., Иванов В.Н., Хржановский Я.В., Кахнович З.И., Епифанова Л.М.* // 169. 1994. С. 55–58.
Епифанова Л.М. (соавт.). См. *Лебедев И.Н., Сабинина Е.Д., Егоров В.Г., Грачева Н.Ю., Аксенова Н.П., Баврин Т.В., Константинова Т.Н., Сергеева Л.И., Голяновская С.А., Зальцман О.О., Иванов М.Я., Востров И.С., Демидов А.С., Иванов В.Н., Хржановский Я.В., Кахнович З.И., Епифанова Л.М.* // 169. 1994. С. 55–58.
Железняк Ф.М. (соавт.). См. *Зайцева Е.Н., Железняк Ф.М., Орленко М.Л.* // 163. 1992. С. 19–21.
Зайцева Е.Н., Железняк Ф.М., Орленко М.Л. Статистический анализ данных по началу цветения сортов азиатских и трубчатых гибридов лилии в ГБС РАН // 163. 1992. С. 19–21.
Зайцева Т.А. (соавт.). См. *Скворцов А.К., Зайцева Т.А.* // 164. 1992. С. 50–53.
Закиров П.К. Просветительская и учебная деятельность ботанического сада им. Ф.Н. Русанова АН Узбекистана // 166. 1992. С. 68–70.

Зальцман О.О. (соавт.). См. *Ледебев Г.Н., Сабинина Е.Д., Егоров В.Г., Грачева Н.Ю., Аксенова Н.П., Баврин Т.В., Константинова Т.Н., Сергеева Л.И., Голяновская С.А., Зальцман О.О., Иванов М.Я., Востров И.С., Демидов А.С., Иванов В.Н., Хржановский Я.В., Кахнович З.Н., Епифанова Л.М.* // 169. 1994. С. 55–58.
Земцов А.Н. (соавт.). См. *Михалевская О.Б., Земцов А.Н.* // 170. 1994. С. 86–95.
Зуева Э.Н. (соавт.). См. *Рябова Н.В., Зуева Э.Н.* // 167. 1993. С. 8–13.
Иванов А.М. Морфология фасциаций осевых органов растений // 167. 1993. С. 72–76.
Иванов В.Н. (соавт.). См. *Демидов А.С., Иванов В.Н., Мерзликина М.П.* // 169. 1994. С. 153–154.
Иванов В.Н. (соавт.). См. *Лебедев Г.Н., Сабинина Е.Д., Егоров В.Г., Грачева Н.Ю., Аксенов Н.П., Баврин Т.В., Константинова Т.Н., Сергеева Л.И., Голяновская С.А., Зальцман О.О., Иванов М.Я., Востров И.С., Демидов А.С., Иванов В.Н., Хржановский Я.В., Кахнович З.Н., Епифанова Л.М.* // 169. 1994. С. 55–58.
Иванов М.Я. (соавт.). См. *Лебедев Г.Н., Сабинина Е.Д., Егоров В.Г., Грачева Н.Ю., Аксенова Н.П., Баврин Т.В., Константинова Т.Н., Сергеева Л.И., Голяновская С.А., Зальцман О.О., Иванов М.Я., Востров И.С., Демидов А.С., Иванов В.Н., Хржановский Я.В., Кахнович З.Н., Епифанова Л.М.* // 169. 1994. С. 55–58.
Иванов И.А., Демидов А.С. Ассоциация Евро-Азиатских ботанических садов // 167. 1993. С. 146–148.
Иванов Т.Н. (соавт.). См. *Любимова В.Ф., Дорофеева Л.В.* // 168, 1993. С. 151–160.
Ивченко И.С. (соавт.). См. *Лыпа А.Л., Ивченко И.С.* // 163. 1992. С. 3–7.
Игнатенко М.М., Максимов В.И. Инвентаризация коллекций ботанического сада БИН АН СССР // 161. 1991. С. 99–101.
Игнатов М.С., Игнатова Е.А. Мхи Пинежского заповедника // 167. 1993. С. 36–47.
Игнатов М.С. (соавт.). См. *Ваня Й., Игнатов М.С.* // 167. 1993. С. 29–35.
Игнатова Е.А. (соавт.). См. *Игнатов М.С., Игнатова Е.А.* // 167. 1993. С. 36–47.
Игнатьева М.Е. Флора озелененных территорий Санкт-Петербурга // 169. 1994. С. 31–35.
Искендеров Э.О. Оценка перспективности интродукции некоторых редких и исчезающих древесных видов Кавказа в условиях Апшерона // 168. 1993. С. 8–11.
Казаков Л.А., Гонтарь С.Б. Дендрарий северных и высокогорных видов в Полярно-альпийском ботаническом саду // 170. 1994. С. 34–39.
Калуцкий К.К. (соавт.). См. *Турчинская Т.Н., Калуцкий К.К., Джобава Н.Г., Рабая С.Д.* // 163. 1992. С. 102–106.
Каменицка А. (соавт.). См. *Бородина Н.А., Каменицка А.* // 165. 1992. С. 81–88.
Каменских Л.Н. (соавт.). См. *Владимиров Е.И., Каменских Л.Н., Шатко В.Г.* // 168. 1993. С. 184–193.
Кара В. Озеленение приусадебных участков в г. Злате Моравце // 165. 1992. С. 26–32.
Карначук Р.А., Плотникова Ю.М. Совещание, посвященное памяти профессора В.Ф. Альтергота // 167. 1993. С. 152–154.
Карпачев В.В. (соавт.). См. *Кукушкин В.А., Карпачев В.В.* // 170. 1994. С. 110–112.
Карпун Ю.Н. (соавт.). См. *Демидов А.С., Карпун Ю.Н., Чикалина А.К.* // 167. 1993. С. 148–149.
Катаева Н.В. (соавт.). См. *Байбурина Р.К., Катаева Н.В., Бутенко Р.Г., Старова Н.В.* // 163. 1992. С. 83–86.
Кахнович З.Н. (соавт.). См. *Лебедев Г.Н., Сабинина Е.Д., Егоров В.Г., Грачева Н.Ю., Аксенова Н.П., Баврин Т.В., Константинова Т.Н., Сергеева Л.И., Голяновская С.А., Зальцман О.О., Иванов М.Я., Востров И.С., Демидов А.С., Иванов В.Н., Хржановский Я.В., Кахнович З.Н., Епифанова Л.М.* // 169. 1994. С. 55–58.
Келдыш М.А. Особенности распространения непо-вирусов в антропогенных экосистемах // 169. 1994. С. 132–136.
Келдыш М.А., Артамонов В.Д. К вопросу об идентификации заболевания эпифитотийного типа на злаковых // 167. 1993. С. 108–112.
Келдыш М.А. (соавт.). См. *Червякова О.Н., Келдыш М.А.* // 170. 1994. С. 126–131.
Кириченко Е.Б. Актуальные вопросы генеративного развития злаков // 167. 1993. С. 166–168.
Кириченко Е.Б., Фернандо Ш.С., Кузьмина Т.А., Чернядьев И.И. Особенности органогенеза эфиромасличных роз при клональном микроразложении // 167. 1993. С. 96–102.
Кириченко Е.Б., Мартынов О.Л. Корреляционные отношения между пигментным потенциалом генеративных органов и массой зерна у исходных форм и гибридов тритикале // 168. 1993. С. 114–121.
Кириченко Е.Б., Руденко С.С., Баглай Б.М., Масикевич Ю.Г. Культура изолированных листьев родиолы розовой in vitro // 169. 1994. С. 50–55.
Кириченко Е.Б. (соавт.). См. *Старчук Н.О., Кириченко Е.Б., Масикевич Ю.Г.* // 168. 1993. С. 106–109.
Кириченко Е.Б. (соавт.). См. *Новожилова О.А., Арефьева Л.П., Кириченко Е.Б., Прусаков А.Н., Семихов В.Ф.* // 169. 1994. С. 36–40.
Клинкова Г.Ю. К систематике узколистных рдестов sect. Graminifolii Нижнего Поволжья // 168. 1993. С. 47–51.
Клинкова Г.Ю., Бочкин В.Д. Флористические находки в Волгоградской области // 161. 1991. С. 46–51.
Князькова В.Г. Вегетативное размножение кизильников // 167. 1993. С. 14–17.
Коваленко С.Г., Ружицкая И.П., Петрик С.П. Новые находки Euphorbia dentata в Причерноморье // 163. 1992. С. 62.

Коваленко С.Г., Ружицкая И.П., Петрик С.П. Распространение заносных марантовых в Одессе // 164. 1992. С. 73–76.
Кожевникова З.В. Вегетативное размножение дальневосточных можжевельников на юге Приморья // 161. 1991. С. 90–98.
Колаковский А.А. Горные системы Западной Евразии как крупнейший центр эволюции колокольчиковых // 168. 1993. С. 44–46.
Кондратьева В.В. (соавт.). См. *Белынская Е.В., Кондратьева В.В., Лыу Дам Кы* // 170. 1994. С. 48–54.
Кондратьева В.В. (соавт.). См. *Лебедев Г.Н., Сабинина Е.Д., Егоров В.Г., Грачева Н.Ю., Константинова Т.Н.* (соавт.). См. *Лебедев Г.Н., Сабинина Е.Д., Егоров В.Г., Грачева Н.Ю., Аксенова Н.П., Баврин Т.В., Константинова Т.Н., Сергеева Л.И., Голяковская С.А., Зальцман О.О., Иванов М.Я., Востров И.С., Демидов А.С., Иванов В.Н., Хржановский Я.В., Кахнович З.Н., Епифанова Л.М.* // 169. 1994. С. 55–58.
Корнеева Т.М. (соавт.). См. *Шатко В.Г., Корнеева Т.М.* // 162. 1991. С. 89–90.
Коровин С.Е. Михаил Васильевич Культиасов как ботаник-географ (к 100-летию со дня рождения) // 167. 1993. С. 157–161.
Коровин С.Е. (соавт.). См. *Демидов А.С., Коровин С.Е., Хржановский Я.В.* // 162. 1991. С. 90–92.
Коровин С.Е. (соавт.). См. *Султонова С.Я., Коротков В.Н.* // 163. 1993. С. 34–37.
Коротков В.Н. (соавт.). См. *Черевченко Т.М., Косаковская И.В.* // 166. 1992. С. 29–31.
Косаковская И.В. (соавт.). См. *Черевченко Т.М., Косаковская И.В.* // 166. 1992. С. 29–31.
Котухов Ю.А. Биологические особенности пиона степного и интродукция его на Алтае // 161. 1991. С. 33–39.
Котухов Ю.А. Новый вид Potentilla из южного Алтая // 164. 1992. С. 49–50.
Крамаренко Л.А. Развитие абрикосов, размноженных in vitro в открытом грунте // 168. 1993. С. 15–25.
Криворотов С.Б., Шхагапсоев С.Х. К изучению лихенофлоры Кабардино-Балкарского высокогорного заповедника // 167. 1993. С. 47–52.
Кривуненко В.П. (соавт.). См. *Богарада А.П., Кривуненко В.П., Мартыновская Н.М.* // 169. 1994. С. 128–132.
Крылов А.Г., Храпко О.В. Эколого-ценотические особенности папоротников Сихотэ-Алиня и Алтая // 163. 1992. С. 63–68.
Кръстев М.Т., Мельникова М.Н., Бондорина И.А., Окунева И.Б. Оценка вегетативного размножения жимолости съедобной // 164. 1992. С. 24–30.
Кръстев М.Т. Рентгенографическое изучение привойных почек // 168. 1993. С. 88–95.
Кръстев М.Т. Влияние качества привойных почек на срастание компонентов прививки и развитие привитых растений // 169. 1994. С. 96–98.
Кръстев М.Т. Прогнозирование успешности прививки по результатам рентгенографической оценки привойных почек // 170. 1994. С. 116–119.
Кудрин С.Г. Орхидные Хинганского заповедника // 170. 1994. С. 43–46.
Кузьмин З.Е. Основные результаты научных исследований Главного ботанического сада РАН в 1986–1990 гг. // 163. 1992. С. 93–97.
Кузьмин З.Е., Панкратов В.П. Охрана и изучение редких и исчезающих видов флоры СССР: состояние и перспективы // 162. 1991. С. 84–86.
Кузьмин З.Е., Чикалина А.К. Научное совещание "Охрана, обогащение, воспроизводство и использование растительных ресурсов" // 162. 1992. С. 92–94.
Кузьмина Т.А. (соавт.). См. *Кириченко Е.Б., Фернандо Ш.С., Кузьмина Т.А., Чернядьев Н.И.* // 167. 1993. С. 96–102.
Куклина А.Г. Полиморфизм вегетативных органов жимолости синей // 169. 1994. С. 69–74.
Куклина А.Г. Интродукция сильфии пронзеннолистной (Silphium perfoliatum L.) в ГБС РАН // 170. 1994. С. 31–33.
Кукушкин В.А. Оценка признаков урожайности интродуцируемых сортов рапса // 163. 1992. С. 42–44.
Кукушкин В.А., Карпачев В.В. Этапы органогенеза яровой формы рапса // 170. 1994. С. 110–112.
Кулиев К.М. О самосеве среднеазиатских древесных растений, интродуцированных на Апшероне // 165. 1992. С. 78–80.
Куликов Г.В., Улейская Л.И. О классификации пестролистных форм древесных растений // 168. 1993. С. 122–130.
Куприянов А.Н. Ботаническому саду в Караганде – 50 лет // 168. 1993. С. 182–184.
Кутас Е.Н. Влияние светового режима на анатомическое строение растений // 161. 1991. С. 67–71.
Кушхов А.Х. К новому местонахождению канареечника канарского на Северном Кавказе // 161. 1991. С. 51–52.
Cortis Eric W. Botanic gardens and their visitors // 166. 1992. С. 63–65.
Лебедев Г.В., Сабинина Е.Д., Егоров В.Г., Грачева Н.Ю., Аксенова Н.П., Баврин Т.В., Константинова Т.Н., Сергеева Л.И., Голяновская С.А., Зальцман О.О., Иванов М.Я., Востров И.С., Демидов А.С., Иванов В.Н., Хржановский Я.В., Кахнович З.Н., Епифанова Л.М. Накопление стронция и цезия некоторыми растениями // 169. 1994. С. 55–58.
Леонов М.В. (соавт.). См. *Пименов М.Г., Леонов М.В.* // 162. 1991. С. 13–17.
Либацкая Т.Е. (соавт.). См. *Михалевская О.Б., Либацкая Т.Е.* // 161. 1991. С. 53–58.
Ловкова М.Я. (соавт.). См. *Соколова С.М., Ловкова М.Я., Бузук Г.Н., Шелепова О.В., Шураева В.Н., Сафронова Л.М.* // 168. 1993. С. 101–105.

Луферов А.Н. Номенклатура и география живокостей Дальнего Востока России // 164. 1992. С. 63–70.
Любимова В.Ф., Полева А.В. Новые разновидности Triticum agropyrotriticum // 163. 1992. С. 69–70.
Любимова В.Ф., Дорофеева Л.В., Иванова Т.Н. Создание нового вида пшеницы Triticum duromedium Lub. // 168. 1993. С. 151–160.
Любченко В.М. (соавт.). См. *Бортняк Н.Н., Войтюк Ю.А., Голяченко Т.В., Любченко В.М.* // 163. 1993. С. 57–61.
Липатова Т.А. (соавт.). См. *Александрова В.С., Липатова Т.А., Плотникова И.В.* // 164. 1992. С. 92–96.
Лынов Ю.С. Опыт исследования сезонного развития растений методом факторного анализа // 161. 1991. С. 13–20.
Лыпа А.Л., Ивченко И.С. Основные фонды аборигенных и интродуцированных хвойных в ботанических садах и дендрариях Европейской части нашей страны // 163. 1992. С. 3–7.
Лысенко Т.А. (соавт.). См. *Мельник В.И., Лысенко Т.А.* // 170. 1994. С. 23–31.
Лыу Дам Кы (соавт.). См. *Белынская Е.В., Кондратьева В.В., Лыу Дам Кы* // 170. 1994. С. 48–54.
Larsen Kai. The botanic garden in the city today // 166. 1992. С. 9–14. (Ларсен К.) Ботанические сады в городе.
Мазуренко М.Т. Новые виды проломника с Колымского нагорья // 163. 1992. С. 45–47.
Мазуренко М.Т., Хохряков А.П. Ботаническая экскурсия по юго-западной Болгарии // 169. 1994. С. 159–166.
Мазуренко М.Т., Хохрякова О.А. Онтогенез проломника Куваева с Колымского нагорья // 168. 1993. С. 96–100.
Мазуренко М.Т. (соавт.). См. *Хохряков А.П., Мазуренко М.Т.* // 163. 1992. С. 71–79.
Мазуренко М.Т. (соавт.). См. *Хохряков А.П., Мазуренко М.Т.* // 167. 1993. С. 59–65.
Майтулина Ю.К. К систематике смородин секции Symphocalyx // 168. 1993. С. 30–41.
Макаров В.В. (соавт.). См. *Ворошилов В.Н., Макаров В.В., Шевырева Н.А.* // 168. 1993. С. 41–44.
Макаров В.В. (соавт.). См. *Белянина Н.Б., Макаров В.В.* // 170. 1994. С. 132–135.
Макридин А.И., Беляева Ю.Е. Древесные растения в озеленении городов Ярославской области // 163. 1992. С. 29–33.
Макридин А.И., Беляева Ю.Е. Древесные растения городов подмосковного буроугольного бассейна // 165. 1992. С. 7–11.
Макридин А.И., Полякова Г.А., Ротов Р.А., Швецов А.Н. О натурализации бересклета карликового в старинных парках Средней России // 167. 1993. С. 26–29.
Макридин А.И. Дугласия (Pseudotsuga menziesii) в подмосковных Химках // 170. 1994. С. 119–121.
Максимов В.А. (соавт.). См. *Игнатенко М.М., Максимов В.А.* // 161. 1991. С. 99–101.
Мамаев С.А., Семенин А.Ф. Аномалии генеративных органов у камелии японской // 167. 1993. С. 76–84.
Мамедова К.А. Рост и развитие некоторых видов каркаса на Апшероне // 164. 1992. С. 18–21.
Маркаров А.М. (соавт.). См. *Мишуров В.П., Скупченко А.А., Маркаров А.М.* // 169. 1992. С. 97–103.
Мартынов О.Л. (соавт.). См. *Кириченко Е.Б., Мартынов О.Л.* // 168. 1993. С. 114–121.
Мартыновская Н.М. (соавт.). См. *Богарада А.П., Кривуненко В.П., Мартыновская Н.М.* // 169. 1994. С. 128–132.
Масикевич Ю.Г. (соавт.). См. *Старчук Н.О., Кириченко Е.Б., Масикевич Ю.Г.* // 168. 1993. С. 106–109.
Масикевич Ю.Г. (соавт.). См. *Кириченко Е.Б., Руденко С.С., Баглай Б.М., Масикевич Ю.Г.* // 169. 1994. С. 50–55.
Маслова М.А. (соавт.). См. *Долгова С.П., Пермезский С.А., Маслова М.А.* // 165. 1992. С. 89–94.
Мельник В.И., Лысенко Т.А. Кавказские виды рода Galanthus в лесном культурфитоценозе на Украине // 170. 1994. С. 23–31.
Мельникова М.Н. (соавт.). См. *Якушина Э.И., Мельникова М.Н.* // 162. 1991. С. 50–56.
Мельникова М.Н. (соавт.). См. *Кръстев М.Т., Мельникова М.Н., Бондорина И.А., Окунева И.Б.* // 164. 1992. С. 24–30.
Мерзликина М.П. Изменение почвенных условий под влиянием мульчи из древесной щепы // 169. 1994. С. 119–124.
Мерзликина М.П. (соавт.). См. *Демидов А.С., Иванов В.Н., Мерзликина М.П.* // 169. 1994. С. 153–154.
Минаева А.И. (соавт.). См. *Некрасов В.И., Смирнова Н.Г., Сусак Л.В., Минаева А.И.* // 165. 1992. С. 75–77.
Миргаесиев М. О влиянии ультрафиолета на продуктивность подземных органов растений // 169. 1994. С. 41–43.
Миронова Л.П. (соавт.). См. *Шатко В.Г., Волковская И.Р., Миронова Л.П.* // 169. 1994. С. 29–31.
Михалевская О.Б., Либацкая Т.Е. Сравнительная характеристика побегов и почек вечнозеленого и листопадных видов магнолии // 161. 1991. С. 53–58.
Михалевская О.Б., Шарашидзе Н.М., Брегвадзе М.А., Джибути Л.Т. Зимостойкость и сезонная динамика развития почек и побегов коричников // 167. 1993. С. 65–71.
Михалевская О.Б., Земцов А.Н. Структура и ветвление вегетативных побегов у трех видов коричника (Cinnamomum) // 170. 1994. С. 86–95.
Мишуров В.П., Скупченко А.А., Маркаров А.М. VII Всесоюзный симпозиум по новым кормовым растениям // 164. 1992. С. 97–103.
Мосякин С.Н., Бочкин В.Д. Североамериканские адвентивные виды Echinochloa во флорах Украины и России // 168. 1993. С. 56–61.

Мухина Л.Н., Данилова И.А., Голивкина И.Н. Полевая устойчивость голубики к годрониозу // 167. 1993. С. 112–116.
Мухортова Т.Г. (соавт.). См. *Ядров А.А., Мухортова Т.Г., Дзецина А.Н.* // 167. 1993. С. 129–132.
Недолужко В.А. Волчник корейский – новый вид для флоры России // 163. 1992. С. 47–48.
Недолужко В.А., Стародубцев В.Н. Новые находки во флоре Советского Дальнего Востока // 164. 1992. С. 54–57.
Некрасов В.И. Генные банки и обогащение генофонда интродуцентов // 166. 1992. С. 51–53.
Некрасов В.И. Арборетум Мустила (Финляндия) // 169. 1994. С. 157–159.
Некрасов В.И. Рецензия на книгу "Интродукция растений в Сибири" // 168. 1993. С. 172–176.
Некрасов В.И., Смирнова Н.Г., Сусак Л.В., Минаева А.И. Качество семян древесных растений Лесостепной опытно-селекционной станции // 165. 1992. С. 75–77.
Немова Е.М., Возна Л.И. Роль эдафического фактора при культивировании дальневосточных сливовых // 162. 1991. С. 56–59.
Немова Е.М., Федина Л.А. Сезонное развитие представителей подсемейства сливовых при интродукции в ГБС АН СССР // 162. 1991. С. 37–41.
Новиков В.С. (соавт.). См. *Головкин Б.Н., Хохряков А.П., Новиков В.С.* // 163. 1992. С. 97–102.
Новожилова О.А., Арефьева Л.П., Кириченко Е.Б., Прусаков А.Н., Семихов В.Ф. Изменение полипептидного состава белков узла кущения пшеницы в процессе зимовки // 169. 1994. С. 36–40.
Овсянников О.М., Шавнин С.А., Семкина Л.А. Феноменология первичных процессов фотосинтеза форзиции яйцевидной // 169. 1994. С. 44–50.
Озерова Л.В., Тимонин А.К. О новом типе анатомической структуры листьев у двудольных // 167. 1993. С. 84–87.
Озерова Л.В. (соавт.). См. *Тимонин А.К., Озерова Л.В.* // 168. 1993. С. 72–78.
Окунева И.Б. (соавт.). См. *Кръстев М.Т., Мельникова Н.П., Бондорина И.А., Окунева И.Б.* // 164. 1992. С. 24–30.
Орленко М.Л. О кодировании и группировке сортов азиатских гибридов лилии // 165. 1992. С. 51–54.
Орленко М.Л. Об экспертной оценке декоративности растений // 170. 1994. С. 113–116.
Орленко М.Л. (соавт.). См. *Зайцева Е.Н., Железняк Ф.М., Орленко М.Л.* // 163. 1992. С. 19–21.
Павленко Е.П. Анатомическое строение листьев межвидовых гибридов лука в связи с устойчивостью к пероноспорозу // 161. 1991. С. 59–67.
Павленко Е.П. Гистохимический анализ элементов покровной ткани листа межвидовых гибридов лука в связи с устойчивостью к пероноспорозу // 167. 1993. С. 88–95.
Павленко Е.П. Гистохимические особенности элементов покровной ткани листа межродовых гибридов лука в связи с устойчивостью и пероноспорозу // 168. 1993. С. 65–71.
Павлова И.В. (соавт.). См. *Алферова З.Р., Павлова И.В.* // 162. 1991. С. 22–28.
Памяти Н.И. Дубровицкой // 169. 1994. С. 169–170.
Панкратов В.П. (соавт.). См. *Кузьмин З.Е., Панкратов В.П.* // 162. 1991. С. 84–86.
Пасько О.А., Волькович З.С. Биологическое и техническое долголетие семян цветочных растений // 167. 1993. С. 120–123.
Пермезский С.А. (соавт.). См. *Долгова С.П., Пермезский С.А., Маслова М.А.* // 165. 1992. С. 89–94.
Петрик С.П. (соавт.). См. *Коваленко С.Г., Ружицкая И.П., Петрик С.П.* // 163. 1992. С. 62.
Петрик С.П. (соавт.). См. *Коваленко С.Г., Ружицкая И.П., Петрик С.П.* // 164. 1992. С. 73–76.
Петрова И.П. (соавт.). См. *Соколова С.М., Петрова И.П.* // 170. 1994. С. 55–59.
Петухова И.П., Богачев Г.В. Декоративные формы древесных растений во Владивостоке // 162. 1991. С. 71–77.
Петухова И.П. Экспозиция "Элементы древних фитоценозов Приморья" // 165. 1992. С. 59–61.
Петушкова Т.А. Цветение и плодоношение сингониума ноголистного в оранжерее ботанического сада Ростовского университета // 168. 1993. С. 25–29.
Пивоваров В.Я. Новое местонахождение Lotus corniculatus L. в Амурской области // 170. 1994. С. 47.
Пикалева А.В. Список сортов сирени, культивируемых в ботанических садах // 164. 1992. С. 38–48.
Пименов М.Г., Леонов М.В. Перспективы создания компьютерных баз данных по редким растениям // 162. 1991. С. 13–17.
Плотникова И.В. (соавт.). См. *Александрова В.С., Липатова Т.А., Плотникова И.В.* // 164. 1992. С. 92–96.
Плотникова Л.С. Редкие виды древесных растений СССР в культуре // 162. 1991. С. 18–22.
Плотникова Л.С. Значение старинных парков в охране генофонда и интродукции древесных растений // 165. 1992. С. 3–7.
Плотникова Л.С. Охрана редких видов древесных растений в природе и сохранение их в культуре // 166. 1992. С. 31–34.
Плотникова Л.С. На международном симпозиуме "Биология древесных растений. Коммерческое и ландшафтное значение" // 167. 1993. С. 154–155.
Плотникова Л.С. Некоторые аспекты интродукции растений дендрофлоры России // 169. 1994. С. 3–9.
Плотникова Ю.М. (соавт.). См. *Карначук Р.А., Плотникова Ю.М.* // 164. 1993. С. 152–154.
Полева Л.В. (соавт.). См. *Любимова В.Ф., Полева Л.В.* // 163. 1992. С. 69–70.

Полонская М.Ю. Декоративные степные многолетники в культуре и их жизненные формы // 163. 1992. С. 79–82.
Полякова Г.А. (соавт.). См. *Макридин А.И., Полякова Г.А., Ротов Р.А., Швецов А.Н.* // 167. 1993. С. 26–29.
Полякова Г.А., Ротов Р.А., Швецов А.Н. Современное состояние газонов старинных усадебных парков окрестностей Москвы и Санкт-Петербурга // 168. 1993. С. 136–139.
Попович С.Ю. (соавт.). См. *Устименко П.М., Попович С.Ю.* // 164. 1992. С. 76–81.
Прусаков А.Н. (соавт.). См. *Новожилова О.А., Арефьева Л.П., Кириченко Е.Б., Прусаков А.Н., Семихов В.Ф.* // 169. 1994. С. 36–40.
Рабая С.Д. (соавт.). См. *Турчинская Т.Н., Калуцкий К.К., Джобава Н.Г., Рабая С.Д.* // 163. 1992. С. 102–106.
Ратиани Н. Состояние и изучение генофонда растений Центрального ботанического сада АН Грузии // 166, 1992. С. 5–9.
Рогинский А.В. Редкие виды Clematis флоры Дальнего Востока и их охрана // 165. 1992. С. 55–58.
Ротов Р.А. (соавт.). См. *Макридин А.И., Полякова Г.А., Ротов Р.А., Швецов А.Н.* // 167. 1993. С. 26–29.
Ротов Р.А. (соавт.). См. *Полякова Г.А., Ротов Р.А., Швецов А.Н.* // 168. 1993. С. 136–139.
Руденко С.С. (соавт.). См. *Кириченко Е.Б., Руденко С.С., Баглай Б.М., Масикевич Ю.Г.* // 169. 1994. С. 50–55.
Ружицкая И.П. (соавт.). См. *Коваленко С.Г., Ружицкая И.П., Петрик С.П.* // 163. 1992. С. 62.
Ружицкая И.П. (соавт.). См. *Коваленко С.Г., Ружицкая И.П., Петрик С.П.* // 164. 1992. С. 73–76.
Румынин В.А. (соавт.). См. *Чурикова О.А., Румынин В.А., Барыкина Р.Г., Слюсаренко А.Г.* // 169. 1994. С. 105–111.
Рункова Л.В., Шахова Г.И. Действие ретардантов – культара и СУМИ на некоторые тропические растения // 164. 1992. С. 82–92.
Roudna M. Role of botanic gardens in the sphere of education // 166. 1992. С. 66–68.
Рябова Н.В. Семенная продуктивность видов жимолости // 162. 1991. С. 60–65.
Рябова Н.В. О показателе фенологической атипичности растений жимолости в ГБС им. Н.В. Цицина РАН // 164. 1992. С. 6–12.
Рябова Н.В. Роль интродукционного питомника Главного ботанического сада РАН в освоении древесных растений // 165. 1992. С. 12–16.
Рябова Н.В., Зуева Э.Н. Размножение и выращивание декоративных кустарников с мелкими семенами // 167. 1993. С. 8–13.
Сабинина Е.Д. (соавт.). См. *Лебедев Г.В., Сабинина Е.Д., Егоров В.Г., Грачева Н.Ю., Аксенова Н.П., Баврин Т.В., Константинова Т.Н., Сергеева Л.И., Голяновская С.А., Зальцман О.О., Иванов М.Я., Востров И.С., Демидов А.С., Иванов В.Н., Хржановский Я.В., Кахнович З.Н., Епифанова Л.М.* // 169. 1994. С. 55–58.
Савов К.П. О состоянии липы в городской среде // 161. 1991. С. 84–90.
Савов К.П. О состоянии и динамике лесной растительности Останкинской дубравы // 167. 1993. С. 53–58.
Савов К.П. (соавт.). См. *Шанцер А.И., Савов К.П.* // 169. 1994. С. 167–168.
Сахарова С.Г. Лабораторная всхожесть семян рододендронов // 167. 1993. С. 124–129.
Сахарова С.Г. Фотопериодическое воздействие на однолетние сеянцы рододендрона кэтевбинского // 168. 1993. С. 109–114.
Саутин Е.А. К биологии и интродукции клевера темно-каштанового // 169. 1994. С. 99–104.
Сафронова Л.М. (соавт.). См. *Соколова С.М., Ловкова М.Я., Бузук Г.Н., Шелепова О.В., Шураева В.Н., Сафронова Л.М.* // 168. 1993. С. 101–105.
Связева О.А. Интродукция видов рода Juglans в Ленинграде // 161. 1991. С. 20–28.
Семенин А.Ф. (соавт.). См. *Мамаев С.А., Семенин А.Ф.* // 167. 1992. С. 76–84.
Семенова Г.П. Плоды и семена фиалки надрезанной // 168. 1993. С. 140–144.
Семенченко П.П. Феноритмы видов Ribes L., интродуцированных в Молдове // 161. 1991. С. 39–43.
Семихов В.Ф. (соавт.). См. *Новожилова О.А., Арефьева Л.П., Кириченко Е.Б., Прусаков А.Н., Семихов В.Ф.* // 169. 1994. С. 36–40.
Семкина Л.А. (соавт.). См. *Овсянникова О.М., Шавнин С.А., Семкина Л.А.* // 169. 1994. С. 44–50.
Сергеева Л.И. (соавт.). См. *Лебедев Г.Н., Сабинина Е.Д., Егоров В.Г., Грачева Н.Ю., Аксенова Н.П., Баврин Т.В., Константинова Т.Н., Сергеева Л.И., Голяновская С.А., Зальцман О.О., Иванов М.Я., Востров И.С., Демидов А.С., Иванов В.Н., Хржановский Я.В., Кахнович З.Н., Епифанова Л.М.* // 169. 1994. С. 55–58.
Сидорович Я.М. (соавт.). См. *Третьяк П.Р., Сидорович Я.М., Жеребецкий Р.М.* // 167. 1993. С. 18–21.
Скворцов А.К. Охрана редких видов in situ и ex situ проблемы и взаимоотношение двух стратегий охраны // 162. 1991. С. 3–6.
Скворцов А.К., Зайцева Т.А. Костер многоцветковый в природе и интродукции // 164. 1992. С. 50–53.
Смирнова Н.Г. (соавт.). См. *Некрасов В.И., Смирнова Н.Г., Сусак Л.В., Минаева А.И.* // 165. 1992. С. 75–77.
Скупченко А.А. (соавт.). См. *Мишуров В.П., Скупченко А.А., Маркаров А.М.* // 164. 1992. С. 97–103.
Слово об Н.А. Аврорине. // 168. 1993. С. 196–198.
Слюсаренко А.Г. (соавт.). См. *Чурикова О.А., Румынин В.А., Баврина Р.Г., Слюсаренко А.Г.* // 169. 1994. С. 105–111.
Соболевская К.А. Некоторые аспекты сохранения исчезающих видов Сибири // 162. 1991. С. 7–10.
Соколова С.М., Вышкова А.П. Биохимические аспекты эволюции бамбуковых // 161. 1991. С. 75–78.

Соколова С.М., Ловкова М.Я., Бузук Г.Н., Шелепова О.В., Шураева В.Н., Сафронова Л.М. Об алколоидоносности лилейных // 168. 1993. С. 101-105.
Соколова С.М., Петрова И.П. Содержание макро- и микроэлементов в плодах разных видов рябины // 170. 1994. С. 55–59.
Старова Н.В. (соавт.). См. *Байбурина Р.К., Катаева Н.В., Бутенко Р.Г., Старова Н.В.* // 163. 1992. С. 83–86.
Стародубцев В.Н. (соавт.). См. *Недолужко В.А., Стародубцев В.Н.* // 164. 1992. С. 54–57.
Старчук Н.О., Кириченко Е.Б., Масикевич Ю.Г. Элементный состав корневищ родиолы розовой и ее корнеобитаемого слоя в Карпатах // 168. 1993. С. 106–109.
Степанов Н.В. Об интродукции селезеночника нитевидного // 161. 1991. С. 44–45.
Стеценко Н.М.(соавт.). См. *Храпко О.В., Стеценко Н.М.* // 164. 1992. С. 3–6.
Стойко С.М. Фитосозологические категории редких и исчезающих видов растений Украины, критерии их определения и система мер охраны // 166. 1992. С. 37–42.
Султонова С.Я., Коротков В.Н. Вербейник монетчатый – перспективное почвопокровное растение // 163. 1993. С. 34–37.
Супука Ян. Хлоридизация дорог и ее влияние на рост и развитие древесных растений // 165. 1992. С. 45–51.
Сусак Л.В. (соавт.). См. *Некрасов В.И., Смирнова Н.Г., Сусак Л.В., Минаева А.И.* // 165. 1992. С. 75–77.
Тарбаева В.М. Строение семян и семенных покровов у трех видов тисса // 168. 1993. С. 145–150.
Тарбаева В.М. Строение семени и семенной оболочки у таксодиевых // 169. 1994. С. 147–152.
Тарбаева В.М. Строение семян и семенной кожуры у представителей сем. кипарисовых // 169. 1994. С. 141–146.
Тарбаева В.М. Строение семян и семенных покровов у видов сем. Тахасеае // 170. 1994. С. 96–103.
Татаренко И.В. Морфология побеговых систем и жизненные формы орхидных Приморья // 170. 1994. С. 60–73.
Термена Б.П., Турлай О.И. Некоторые биоэкологические особенности листопадных магнолий, интродуцированных в Северную Буковину // 164. 1992. С. 13–17.
Тимонин А.К., Озерова Л.В. О ложно-бифациальных листьях Senecio serpens // 168. 1993. С. 72–78.
Тимонин А.К. (соавт.). См. *Озерова Л.В., Тимонин А.К.* // 167. 1993. С. 84–87.
Тимохина Е.Т. Интродукция разрезнокорончатых нарциссов в ГБС АН СССР // 161. 1991. С. 28–32.
Токар Ф. Аккумуляция химических элементов в надземной биомассе каштана съедобного // 165. 1992. С. 41–45.
Тохтарь В.К. (соавт.). См. *Бочкин В.Д., Тохтарь В.К.* // 164. 1992. С. 70–73.
Третьяк П.Р., Сидорович Я.М., Жеребецкий Р.М. Опыт компьютеризации ботанических исследований во Львовском ботаническом саду // 167. 1993. С. 18–21.
Трофимова И.А. Структура побеговой системы и морфогенез некоторых видов рода Pseuderanthemum // 169. 1994. С. 81–91.
Трофимова И.А. О ранних постэмбриональных этапах онтогенеза культивируемых видов сем. Acanthaceae // 170. 1994. С. 73–86.
Трулевич Н.В. Редкие виды растений природной флоры в коллекции ГБС АН СССР // 162. 1991. С. 11–13.
Трулевич Н.В. Изучение ценопопуляций и опыт интродукции редких растений // 163. 1992. С. 15–18.
Трулевич Н.В. Значение трудов М.В. Культиасова для теории и практики интродукции растений // 167. 1993. С. 162–164.
Труненков И.П. Влияние витаминов группы В в условиях гипервитаминоза на устойчивость растений хлопчатника к Verticillum dahliae Kleb. // 161. 1991. С. 78–83.
Труненков И.П. Влияние неактивных аналогов биотина, тиамина и пантотеновой кислоты на устойчивость растений хлопчатника к Verticillum dahliae // 163. 1992. С. 86–90.
Туркеня В.Г. Биоклиматические исследования в ботанических садах с горным рельефом // 164. 1992. С. 30–37.
Турлай О.И. (соавт.). См. *Термина Б.П., Турлай О.И.* // 164. 1992. С. 13–17.
Турчинская Т.Н., Калуцкий К.К., Джобава Н.Г., Рабая С.Д. Приморскому парку Гагра – 90 лет. // 163. 1992. С. 102–106.
Улейская Л.И. (соавт.). См. *Куликов Г.В., Улейская Л.И.* // 168. 1993. С. 122–130.
Устименко П.М., Попович С.Ю. Растительность проектируемого Славяногорского национального парка и зонирование его территории // 164. 1992. С. 76–81.
Федина Л.А. Ритм сезонного развития некоторых древесных растений южного Приморья // 169. 1994. С. 17–21.
Федина Л.А. (соавт.). См. *Немова Е.М., Федина Л.А.* // 162. 1991. С. 38–41.
Федоровская Я.А. (соавт.). См. *Горб Л.П., Федоровская Я.А.* // 169. 1994. С. 17–21.
Федорук А.Т. Анализ культурной дендрофлоры Белоруссии // 161. 1991. С. 3–7.
Фернандо Ш.С. (соавт.). См. *Кириченко Е.Б., Фернандо Ш.С., Кузьмина Т.А., Чернядьев И.И.* // 167. 1993. С. 96–102.
Фролов В.Д. Значение признаков вегетативных органов во внутривидовой систематике ели аянской // 168. 1993. С. 51–56.
Хегай С.В. Флористические находки с Баджальского хребта (Хабаровский край) // 170. 1994. С. 40–43.

Хохряков А.П. Изменения и дополнения к флоре Аджарии // 163. 1992. С. 49–57.
Хохряков А.П. Новые изменения и дополнения к флоре Аджарии // 169. 1994. С. 22–29.
Хохряков А.П., Жмылев П.Ю. По поводу обработки рода Saxifraga во "Флоре советского Дальнего Востока" // 168. 1993. С. 61–64.
Хохряков А.П., Мазуренко М.Т. Эфемероиды средиземноморских субтропиков // 163. 1992. С. 71–79.
Хохряков А.П., Мазуренко М.Т. Однолетние растения Южной Колхиды // 167. 1993. С. 59–65.
Хохряков А.П. (соавт.). См. *Головкин Б.Н., Хохряков А.П., Новиков В.С.* // 163. 1992. С. 97–102.
Хохряков О.А. (соавт.). См. *Мазуренко М.Т., Хохрякова О.А.* // 168. 1993. С. 96–100.
Хохряков А.П. (соавт.). См. *Мазуренко М.Т., Хохряков А.П.* // 169. 1994. С. 159–166.
Храпко О.В., Стеценко Н.М. Сравнительные результаты интродукции папоротников в Киеве и Владивостоке // 164. 1992. С. 3–6.
Храпко О.В. (соавт.). См. *Крылов А.Г., Храпко О.В.* // 163. 1992. С. 63–68.
Хржановский Я.В. (соавт.). См. *Демидов А.С., Коровин С.Е., Хржановский Я.В.* // 162. 1991. С. 90–92.
Хржановский Я.В. (соавт.). См. *Лебедев Г.Н., Сабинина Е.Д., Егоров В.Г., Грачева Н.Ю., Аксенова Н.П., Баврин Т.В., Константинова Т.Н., Сергеева Л.И., Голяновская С.А., Зельцман О.О., Иванов М.Я., Востров И.С., Демидов А.С., Иванов В.Н., Хржановский Я.В., Кахнович З.Н., Епифанова Л.М.* // 169. 1994. С. 55–58.
Циновскис Р.Е. Создание генофонда ценных деревьев и кустарников Латвии // 166. 1992. С. 58–62.
Червякова О.Н. Вредоносность некоторых вирусов на Rosa и Sorbus // 167. 1993. С. 116–119.
Червякова О.Н., Келдыш М.А. Вирусы NEPO-группы на представителях родов Rosa и Sorbus // 170. 1994. С. 126–131.
Черевченко Т.М., Косаковская И.В. Сохранение генофонда редких и исчезающих видов тропических и субтропических растений в ботанических садах // 166. 1992. С. 29–31.
Чернядьев И.И. (соавт.). См. *Кириченко Е.Б., Фернандо Ш.С., Кузьмина Т.А., Чернядьев И.И.* // 167. 1993. С. 96–102.
Чикалина А.К. (соавт.). См. *Кузьмин З.Е., Чикалина А.К.* // 162. 1992. С. 92–94.
Чикалина А.К. (соавт.). См. *Демидов А.С., Карпун Ю.Н., Чикалина А.П.* // 167. 1993. С. 148–149.
Чикалина А.К. (соавт.). См. *Дзыбов Д.С., Чикалина А.П.* // 169. 1994. С. 155–156.
Чурикова О.А., Румынин В.А., Барыкина Р.Г., Слюсаренко А.Г. Морфогенетические процессы в луковичных чешуях некоторых видов лилий в условиях масс-клонального размножения // 169. 1994. С. 105–111.
Шавнин С.А. (соавт.). См. *Овсянникова О.М., Шавнин С.А., Семкина Л.А.* // 169. 1994. С. 44–50.
Шанцер А.И., Савов К.П. I Конференция Центра по охране и изучению растений // 169. 1994. С. 167–168.
Шарашидзе Н.М. (соавт.). См. *Михалевская О.Б., Шарашидзе Н.М., Брегвадзе М.А., Джибути Л.Т.* // 167. 1993. С. 65–71.
Шатило В.И. Вирус мозаики георгины: диагностика и цитопатологический эффект // 170. 1994. С. 122–126.
Шатко В.Г., Корнеева Т.М. Всесоюзная конференция "Заповедники СССР, их настоящее и будущее" // 162. 1991. С. 89–90.
Шатко В.Г., Волковская И.Р., Миронова Л.П. О находке Nectaroscordum miliophyllum Juz. на Карадаге // 169. 1994. С. 29–31.
Шатко В.Г. (соавт.). См. *Белянина Н.Б., Шатко В.Г.* // 164. 1992. С. 47–63.
Шатко В.Г. (соавт.). См. *Владимиров Е.И., Каменских Л.Н., Шатко В.Г.* // 168. 1993. С. 184–193.
Шахова Г.И. (соавт.). См. *Рункова Л.В., Шахова Г.И.* // 164. 1992. С. 82–92.
Швецов А.Н. (соавт.). См. *Макридин А.И., Полякова Г.А., Ротов Р.А., Швецов А.Н.* // 164. 1993. С. 26–29.
Швецов А.Н. (соавт.). См. *Полякова Г.Н., Ротов Р.А., Швецов А.Н.* // 168. 1993. С. 136–139.
Шевелуха В.С. Монография М.А. Махалина "Межродовая гибридизация зерновых колосовых культур" // 167. 1993. С. 165–166.
Шевырева Н.А. (соавт.). См. *Ворошилов В.Н., Макаров В.В., Шевырева Н.А.* // 168. 1993. С. 41–44.
Шелепова О.В. (соавт.). См. *Соколова С.М., Ловкова М.Я., Бузук Г.Н., Шелепова О.В., Шураева В.Н., Сафронова Л.М.* // 168. 1993. С. 101–105.
Шураева В.Н. (соавт.). См. *Соколова С.М., Ловкова М.Я., Бузук Г.Н., Шелепова О.В., Шураева В.Н., Сафронова Л.М.* // 168. 1993. С. 101–105.
Шхагапсоев С.Х. (соавт.). См. *Криворотов С.Б., Шхагапсоев С.Х.* // 167. 1993. С. 47–52.
Югасова Г. Результаты изучения микрофлоры городских насаждений // 165. 1992. С. 64–71.
Юрьев А.И. Полиморфизм печеночницы благородной в Подмосковье // 169. 1994. С. 91–95.
Ядров А.А., Мухортова Т.Г., Дзецина А.Н. Качество семян некоторых представителей Juglans // 167. 1993. С. 129–132.
Якушина Э.И., Мельникова М.Н. Размножение крыжовника и смородины летними черенками // 162. 1991. С. 50–56.
Якушина Э.И. Древесные растения в озеленении промышленных зон // 165. 1992. С. 20–26.
Якушина Э.И. Рецензия на книгу "Экологические принципы создания и защиты зеленых насаждений" // 168. 1993. С. 169–172.
Яхимович А.В. Опыт интродукции древесных растений в дендропарке житомирского НПО "Элита" // 165. 1992. С. 16–19.

СОДЕРЖАНИЕ

Интродукция и акклиматизация

Демидов А.С. Методика интродукционного прогнозирования в применении к тропическим и субтропическим растениям 3
Головкин Б.Н. Пестролистные растения в закрытом грунте..... 11
Байкова Е.В. Эколого-исторический анализ рода Salvia как основа интродукции..... 15
Мельник В.И., Лысенко Т.А. Кавказские виды рода Galanthus в лесном культурфитоценозе на Украине 22
Куклина А.Г. Интродукция сильфии пронзеннолистной (Silphium perfoliatum L.) в Главном ботаническом саду РАН..... 30
Казаков Л.А., Гонтарь О.Б. Дендрарий северных и высокогорных видов в Полярно-альпийском ботаническом саду 33

Флористика и систематика

Хегай С.В. Флористические находки с Баджальского хребта (Хабаровский край)..... 39
Кудрин С.Г. Орхидные Хинганского заповедника..... 42
Пивоваров В.Я. Новое местонахождение Lotus corniculatus L. в Амурской области..... 46

Физиология, биохимия

Бельнская Е.В., Кондратьева В.В., Лыу Дам Кы. Динамика содержания абсцизовой кислоты и фенольных соединений в онтогенезе мяты..... 47
Соколова С.М., Петрова И.П. Содержание макро- и микроэлементов в плодах разных видов рябины 54

Морфология, анатомия

Татаренко И.В. Морфология побеговых систем и жизненные формы орхидных Приморья 59
Трофимова И.А. О ранних постэмбриональных этапах онтогенеза культивируемых видов семейства Acanthaceae..... 72
Михалевская О.Б., Земцов А.Ю. Структура и ветвление вегетативных побегов у трех видов коричника (Cinnamomum)..... 85
Тарбаева В.М. Строение семян и семенных покровов у видов сем. Тахасеае 95
Ворончихин В.В. Анатомия и ультраструктура семенной кожуры представителей рода Coronilla... 102
Кукушкин В.А., Карпачев В.В. Этапы органогенеза яровой формы рапса..... 109

Озеленение и цветоводство

Орленко М.Л. Об экспертной оценке декоративности растений..... 112
Кръстев М.Т. Прогнозирование успешности прививки по результатам рентгенографической оценки привойных почек..... 115
Макридин А.И. Дугласия (Pseudotsuga menziesii) в подмосковных Химках..... 118

Защита растений

Шатило В.И. Вирус мозаики георгины: диагностика и цитопатологический эффект..... 120
Червякова О.Н., Келдыш М.А. Вирусы NEPO-группы на представителях родов Rosa и Sorbus..... 124

Информация

Белянина Н.Б., Макаров В.В. Гербарий Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН за 1972–1992 гг. 130
Алфавитный указатель статей, опубликованных в "Бюллетене Главного ботанического сада (выпуски 161–170) " 134

Научное издание

Бюллетень
Главного ботанического сада

Выпуск 170

Утверждено к печати
Главным ботаническим садом им. Н.В. Цицина
Российской академии наук

Руководитель фирмы "Наука–Биология"
И.Б. Ветрова

Редактор Г.П. Панова
Художественный редактор Н.Н. Михайлова
Технический редактор Т.А. Резникова
Корректор Т.И. Шеповалова

Набор выполнен в издательстве
на компьютерной технике

ИБ № 963

ЛР № 020297 от 27.11.91 г.

Подписано к печати 18.07.94. Формат 70 × 100 1/16
Гарнитура Таймс. Печать офсетная
Усл.печ.л. 11,7. Усл.кр.-отт. 12,0. Уч.-изд.л. 15,1
Тираж 440 экз. Тип.зак. 252

Ордена Трудового Красного Знамени издательство "Наука"
117864 ГСП-7, Москва В-485, Профсоюзная ул., 90

Санкт-Петербургская типография № 1 РАН
199034, Санкт-Петербург В-34, 9-я линия, 12